



UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA  
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

**AUGUSTO BARBOSA DE QUEIROZ**

**DIVERSIDADE BETA E FUNCIONAL DE COMUNIDADES ARBÓREAS AO  
LONGO DE UM GRADIENTE ALTITUDINAL NO NORDESTE DO BRASIL**

CAMPINA GRANDE-PB

FEVEREIRO - 2015

## **AUGUSTO BARBOSA DE QUEIROZ**

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação no Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba.

**Orientador:** Prof<sup>o</sup> Dr<sup>o</sup> Sérgio de Faria Lopes (UEPB)

**Co-orientadora:** Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Maria Jesus Nogueira Rodal (UFRPE)

CAMPINA GRANDE-PB

FEVEREIRO – 2015

É expressamente proibida a comercialização deste documento, tanto na forma impressa como eletrônica. Sua reprodução total ou parcial é permitida exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, desde que na reprodução figure a identificação do autor, título, instituição e ano da dissertação.

Q3d Queiroz, Augusto Barbosa de.  
Diversidade beta e funcional de comunidade arbóreas ao longo de um gradiente altitudinal no Nordeste do Brasil [manuscrito] / Augusto Barbosa de Queiroz. - 2015.  
57 p. : il. color.

Digitado.  
Dissertação (Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação) - Universidade Estadual da Paraíba, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, 2015.  
"Orientação: Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes, Departamento de Biologia".  
"Co-Orientação: Prof. Dr. Maria Jesus Nogueira Rodal, Departamento de Biologia".  
1. Área foliar. 2. Densidade de madeira. 3. Tipos funcionais de plantas. I. Título.

21. ed. CDD 582.16

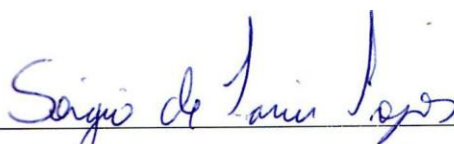
**AUGUSTO BARBOSA DE QUEIROZ**

**DIVERSIDADE BETA E FUNCIONAL DE COMUNIDADES ARBÓREAS AO LONGO DE  
UM GRADIENTE ALTITUDINAL NO NORDESTE DO BRASIL**

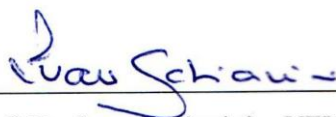
Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação no Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba.

**APROVADO EM 26/02/2015**

**BANCA EXAMINADORA**



Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes – UEPB  
(Orientador)



Prof. Dr. Ivan Schiavini – UFU



Prof. Dr. Cléber Ibraim Salimon – UEPB

*“Os dias prósperos não vêm por acaso;  
nascem de muita fadiga e persistência...”*

**Henry Ford**

*A fé ri das impossibilidades (Salmo 37)*

**AOS MEUS PAIS:**

PEDRO FREIRE DE QUEIROZ E RISONETE BARBOSA DE QUEIROZ,

COM TODO MEU AMOR E RESPEITO...

**OFEREÇO...**

**AOS MEUS QUERIDOS AMIGOS**

*Com amizade e orgulho...*

**AOS MEUS TIOS ABELARDO BARBOSA, LUIZA FREIRE DE QUEIROZ, RISONEIDE BARBOSA, RISONILDA BARBOSA, MARIA DA CRUZ FREIRE,**

*Com amor...*

**AOS MEUS PRIMOS ADAILSA QUEIROZ, DANILO JOSÉ, DÉBORA BEATRIZ, JOÃO BORGES NETO, MINERVINO NETO, PAULA GERMANO, RAIED FREIRE, WALKER VÍNICIUS, WALBER VICTOR**

*Com alegria...*

**AOS MEUS AVÓS PTERNOS: IVONETE GOMES E MINERVINO FREIRE(IN MEMORIAN), MATERNOS: SEVERINA BARBOSA E FRANCISCO GUARDIANO.**

*Com gratidão e saudades...*

**DEDICO...**

## AGRADECIMENTOS

Resolvi lembrar daqueles que contribuíram de alguma forma para que eu pudesse vencer esta etapa. Talvez por esquecimento, algumas pessoas ficarão de fora desta lista, mas de antemão devo acrescentar que, para cada pessoa que me conhece, que torceu por mim e que sabe o peso e o valor desta jornada, receba meus sinceros agradecimentos.

A Deus, pela oportunidade que me deu em ser um jovem saudável e determinado para a realização desse trabalho, colaborando ainda em me presentear com uma família que sempre esteve presente nos momentos mais especiais de minha vida, por ter me acompanhado nos bons momentos, ter me socorridos nos maus momentos e principalmente não ter permitido que eu desistisse. Por ter me mostrado que não existem limites para quem deseja e faz a sua parte.

Aos meus pais exemplares, Pedro Freire de Queiroz e Risonete Barbosa de Queiroz, que sempre me incentivaram, e que foram a minha fortaleza em todos os momentos. Os que me apoiam de olhos fechados, os quais fizeram de mim o homem que sou. A vocês, dedico toda e qualquer vitória a que eu venha alcançar nessa vida!

Ao Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes, pela orientação, confiança e por todas as sugestões. Foi um prazer tê-lo como orientador e é uma honra tê-lo como amigo. Sou imensamente agradecido e espero que nossas colaborações não parem por aqui. E em especial a Prof. Dr<sup>a</sup>. Maria Jesus Nogueira Rodal pela “co-orientação”, disponibilidade, confiança e contribuições valiosas para o engrandecimento do meu trabalho.

Aos professores examinadores Ivan Schiavini e Cléber Salimon, pelas sugestões e contribuição neste trabalho.

Aos meus avós Severina da Conceição Barbosa e Francisco Guardiano da Silva pelo amor que eles têm por mim, MUITO OBRIGADO por me acolherem com tanta gratidão e carinho. Vocês são tudo na minha vida.

À CAPES, pela bolsa de mestrado. Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, e a Universidade Estadual da Paraíba, pelo financiamento e apoio à realização deste trabalho.

A todos que fizeram e fazem parte do Laboratório de Ecologia Vegetal (LEVe), pela amizade e em especial a Thallyta Guimarães e Antônio Pedro pela grande ajuda na coleta de dados. A Gilbevan e Maiara, por toda ajuda. Obrigado pelos bons momentos. Isso não tem preço!

Aos meus colegas da Pós-Graduação Climélia Nóbrega, Rafaela Brito, ThaináLycarião pela companhia e horas de prosa.

Ufa!!! A todos os amigos, colegas, familiares, conhecidos. Que ao longo desta jornada perguntavam insistentemente e ansiosamente quando tudo terminaria... Está bem pertinho... Estou quase lá... Quando chegar ao fim poderei dizer a cada um T-E-R-M-I-N-E-I...Valeu por se preocuparem!



## RESUMO

A diversidade biológica pode influenciar a estrutura e o funcionamento das comunidades de diversas maneiras, como por exemplo, alterando a complementaridade no uso de recursos pelas espécies. Formas de quantificar a diversidade beta e funcional estão sendo desenvolvidas e perguntas sobre as relações de parentesco das espécies (filogenia) ou das suas características funcionais devem ser melhores previsores dos processos ecológicos das comunidades. Podemos dividir esta dissertação em dois capítulos. O primeiro capítulo tem o objetivo de particionar a diversidade de espécies arbóreas ao longo de um gradiente altitudinal, onde foram alocados 375 pontos quadrantes, dividido em três cotas altitudinais. Através da NMDS, observamos a ordenação de três agrupamentos relacionados positivamente com a cota altitudinal que estavam inseridos. A PERMIDISP, mostrou que a estrutura da comunidade variou entre 32,91 a 41,35 em relação ao centroide de cada agrupamento. A NMDS, formou grupos conforme a sua posição ao longo do gradiente altitudinal, assim a composição e a estrutura da vegetação da área estão associadas com a altitude. Assim sugerimos que a diversidade alfa e beta encontrada neste trabalho, sugerem uma elevada heterogeneidade nas florestas estacionais do semiárido brasileiro. No segundo capítulo utilizamos o enfoque da diversidade funcional, o presente estudo busca identificar e caracterizar tipos funcionais de plantas, ao longo de um gradiente altitudinal agrupados de acordo com um conjunto de atributos foliares e da madeira. Baseado na hipótese, de que é possível detectar, a partir de um conjunto de atributos selecionadosm grupos funcionais coesos de plantas arbóreas ao longo de um gradiente altitudinal. O dendrograma apontou a formação de quatro grupos funcionais, que foram formados ao longo do gradiente altitudinal e não foram relacionados com a altitude. O G1 composto por cinco espécies, apresenta espécies com baixa área foliar e baixa área foliar específica, neste grupo as espécies investem na proteção de folhas. O G2 formado por quatro espécies, agrupou espécies que apresentaram alta área foliar específica, alta área foliar e baixa densidade de madeira. O G3 apresentou espécies que apresentaram alta densidade de madeira, valores médios de área foliar específica e baixa área foliar, composto por três espécies de crescimento relativamente lento. O G4 formado por espécies que apresentara alta densidade de madeira, alta área foliar específica e alta área foliar. A formação dos grupos funcionais foi satisfatória ao representar o papel desempenhado pelo conjunto de espécies com características semelhantes na floresta.

Palavras-chave: área foliar específica, densidade da madeira, diversidade alfa e beta, estrutura, tipos funcionais de plantas

## ABSTRACT

Biological diversity can influence the structure and operation of communities in various ways, such as by altering the complementarity of resource use by species. Ways to quantify the beta and functional diversity are being developed and questions about the species relationships (phylogeny) or its functional characteristics should be better predictors of the ecological processes of communities. Podemos divide this essay into two chapters. The first chapter aims to partition the tree species diversity along an altitudinal gradient, which were allocated 375 points quadrants, divided into three altitudinal quotas. Through NMDS, we observe the ordination of three groups positively related to altitudinal quota that were inserted. The PERMIDISP showed that the community structure varied from 32.91 to 41.35 relative to the centroid of each cluster. The NMDS formed groups according to their position along the altitudinal gradient, so the composition and structure of the vegetation area are associated with altitude. So we suggest that alpha and beta diversity found in this study suggest a high heterogeneity in the dry forests of the Brazilian semiarid region. In the second chapter used the approach of functional diversity, the present study aims to identify and characterize functional types of plants, along an altitudinal grouped according to a set of attributes and foliar timber. Based on the hypothesis that it is possible to detect from a set of attributes seleccionadosm cohesive functional groups of woody plants along an altitudinal. The dendrogram showed the formation of four functional groups, which were formed along the altitudinal gradient and were not related to the altitude. The G1 composed of five species, presents species with low leaf area and low specific leaf area, this group species invest in the sheet protection. The G2 consists of four species, grouped species with high specific leaf area, leaf area high and low wood density. G3 presented species with high wood density, average values of specific leaf area and low leaf area, consisting of three species of relatively slow growth. The G4 formed by species introduced high wood density, high specific leaf area and high leaf area. The formation of the functional groups was satisfactory to represent the role played by the group of species with similar characteristics in the forest.

Keywords: specific leaf area, wood density, diversity alpha and beta, structure, plant functional types

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>11</b>
<b>ARTIGO I.....</b>	<b>22</b>
<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>23</b>
<b>OBJETIVO GERAL.....</b>	<b>24</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>25</b>
Área de Estudo.....	25
Análise dos dados.....	26
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>26</b>
<b>DISCUSSÃO.....</b>	<b>28</b>
<b>CONCLUSÕES.....</b>	<b>31</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>32</b>
<b>ANEXOS.....</b>	<b>35</b>
<b>ARTIGO II .....</b>	<b>41</b>
<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>42</b>
<b>OBJETIVO GERAL.....</b>	<b>43</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>43</b>
Área de Estudo.....	43
Análise dos dados.....	45
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>45</b>
<b>DISCUSSÃO.....</b>	<b>47</b>
<b>CONCLUSÕES.....</b>	<b>50</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>51</b>
<b>ANEXOS.....</b>	<b>54</b>

## INTRODUÇÃO GERAL

A partição da diversidade tem sido um tema central em estudos ecológicos. A diversidade de espécies em uma área é importante para analisar muitas questões em ecologia, bem como para o desenvolvimento de ações de manejo para a conservação da biodiversidade (EGEN, SAETHER, SVERDRUP-THYGESON, GROGAN e ODEGARD, 2008). A partição da diversidade de espécies em componentes aditivos dentro e entre comunidades fornece um quadro pelo qual a diversidade pode ser medida em diferentes níveis de organização (LANDE, 1996). Whittaker (1960) foi um dos primeiros em relacionar a diversidade de espécies com a estrutura espacial, observando o grau de diferenciação da composição da comunidade ao longo de um gradiente ambiental. A diversidade biológica foi delimitada por Whittaker (1960), em três níveis: (i) diversidade alfa, a “riqueza de espécies de um local ou determinada comunidade”, (ii) diversidade beta, a “extensão da mudança na composição da comunidade”, (iii) diversidade gama, a “diversidade de espécies em um determinado número de comunidades”.

Primeiramente, Whittaker (1960) propôs uma relação multiplicativa entre os três componentes, onde a diversidade gama seria obtida pela multiplicação entre os componentes alfa e beta. A diversidade beta é um fator chave para entender o funcionamento dos ecossistemas tropicais e as causas da sua diversidade (CONDIT *et al.* 2002). Se refere as mudanças na composição de espécies com a distância e pode refletir processos determinísticos, como a adaptação de espécies a diferentes climas ou substratos, ou como resultado da limitação a dispersão (CONDIT *et al.* 2002). A heterogeneidade ambiental e a diferenciação de nichos na diversidade alfa e beta em gradientes de altitude, aumentaram em investigações nos últimos 15 anos, revelando a importância de processos de montagem de comunidades pela limitação na dispersão (HUBBELL, 2001), o qual são considerados por Tuomisto *et al.* (2003) um propulsor da composição florística em escala de paisagem.

Nas florestas neotropicais ocorrem mudanças florísticas e estruturais ao longo de gradientes altitudinais das terras baixas até montanhas (VALENCIA, 1995; GENTRY, 1988). O Nordeste do Brasil, a região da floresta ombrófila (FO), ocupa a faixa tropical úmida (0 a 3 meses) e ocorre num gradiente topográfico que vai desde o nível do mar até cerca de 2.000 m de altitude (VELOSO & GÓES FILHO, 1982). Dentro desta região (FO) foram mapeadas para o Nordeste, as formações aluviais e de terras baixas, em áreas de planície e do planalto rebaixado litorâneo (altitudes inferiores a 100 m) e as formações submontanas (100 – 600 m) e montanhas (600 – 2.000 m), assentadas predominantemente no planalto da Borborema, planalto do Baturité e na chapada Diamantina. Apesar da literatura (TAVARES *et al.* 2000; RODAL, 2002, LOPES *et al.* 2012) sugerir mudanças fisionômico-estruturais através do gradiente de terras baixas montanhas. As florestas montanhas, também conhecidas no nordeste como brejos de altitude, apresentam flora relacionada à das florestas de terras baixas (LOPES *et al.* 2012), quando situadas no rebordo oriental do planalto da Borborema, das quais diferem por apresentar maior área basal (RODAL, 2002).

Normalmente a riqueza de espécies e a composição florística têm sido comparadas ao longo de gradiente de altitude, latitude, precipitação e fertilidade do solo. Estas comparações revelaram que tanto a diversidade como a composição florística é muitas vezes previsível ao longo de um amplo espectro de gradientes ambientais (GRUBB e WHITMORE, 1966, GENTRY, 1988). Em regiões tropicais as alterações na composição florística e na estrutura fitossociológica das

comunidades vegetais estão relacionadas a gradientes altitudinais (OGDEN; POWEL, 1979; LIERBERMAN *et al.* 1985; RODAL *et al.* 1998; DAMASCENO-JUNIOR, 2005; MEIRELES *et al.* 2008, COSTA *et al.* 2011). Os estudos nestes gradientes buscam entender padrões na relação entre altitude e a diversidade da comunidade vegetal (LEE *et al.* 2005) e evidenciam três tipos principais de padrões da riqueza em relação ao aumento da altitude: redução da riqueza com o aumento da altitude; (2) a riqueza é relativamente constante nas altitudes mais baixas, e diminuindo com o aumento da altitude; (3) aumento da riqueza em altitudes intermediárias (RAHBEEK, 2005), sendo este padrão o mais encontrado em estudos de gradientes altitudinais (WATKINS *et al.* 2006). É interessante notar que a resposta da vegetação aos fatores ambientais não é uniforme. A partir daí, a abordagem sobre a resposta funcional foi delimitada através de sub-conjuntos de espécies, o qual são denominados tipos funcionais e representam grupos de espécies não relacionadas filogeneticamente, mas com comportamento similar no ecossistema devido a um conjunto de atributos em comum (GITAV; NOBLE, 1997). Tais agrupamentos podem ser estabelecidos em função da resposta das plantas a um determinado fator ambiental (tipos funcionais de resposta), em função do seu efeito no ecossistema (tipos funcionais de efeito) ou mesmo pela combinação de efeito-resposta (LAVOREL; GARNIER, 2002).

Os padrões e processos de organização de comunidades também podem ser compreendidos utilizando a diversidade funcional, pois diferentes distribuições nas características funcionais podem implicar diferentes mecanismos de coexistência (PETCHEY *et al.* 2007). Os estudos sobre a diversidade funcional em comunidades vegetais têm-se centrado sobre a importância dos traços associados à fisiologia vegetal. O conceito de diversidade funcional (DÍAZ & CABIDO, 2001) atualmente é utilizado pela comunidade científica dedicada ao estudo da biodiversidade, pelos estreitos vínculos com os processos ecológicos e seu papel chave na manutenção dos ecossistemas. A princípio, a diversidade funcional era definida, simplesmente, como o número de grupos funcionais representados pelas espécies em uma comunidade (NAEEM; LI, 1997). Posteriormente, Tilman (2001) menciona que a diversidade funcional se refere aos componentes da diversidade biológica que influem a forma como um ecossistema funciona e opera. Recentemente, se incorpora a abundância relativa das características como componente chave da diversidade funcional definindo-se então como o valor e a variedade dos traços funcionais das espécies (morfológicos e/ou fisiológicos) presentes em um ecossistema (DÍAZ & CABIDO, 2001; PETCHEY & GASTON, 2006). O valor se refere à presença e abundância relativa de certos caracteres como tamanho da folha, conteúdo de nitrogênio foliar, altura do dossel, características de dispersão de sementes e fenologia vegetativa e reprodutiva (CORNELISSEN *et al.* 2003). A variedade faz referência a diferença entre valores dentro dos mesmos traços, por exemplo a gama de tamanhos de folhas, os estratos de altura e as diferentes profundidades de enraizamento (DÍAZ & CABIDO, 2001).

A verdadeira necessidade de aprofundar o conhecimento da diversidade funcional não está apenas em seu papel chave no funcionamento dos ecossistemas, mas também sua relação com a manutenção da qualidade de vida das sociedades humanas (DÍAZ *et al.* 2007). De acordo, com Naeem (2000), os avanços na área de Ecologia Funcional possibilitaram a medição de caracteres que representam indiretamente as estratégias ecológicas de plantas, tais como: produtividade, ciclagem de nutrientes, ou transferência trófica (DÍAZ *et al.* 2002), e são conhecidos como tipos funcionais de plantas (TFPs). Os tipos funcionais de plantas são assembleias de plantas parecidas ecologicamente que diferem em sua taxonomia, são definidos baseados em um conjunto de traços úteis para explicar efeitos ambientais ou propriedades ecossistêmicas (DÍAZ *et al.* 2007). Os TFPs

podem agrupar espécies tolerantes a altas temperaturas, ou resistentes a secas ou geadas (CASANOVES *et al.* 2011), portanto, a capacidade de aplicar respostas funcionais a múltiplos fatores e a interpretação da distribuição de plantas ao longo de gradientes pode ser complexa e limitada (LAVOREL&GARNIER, 2002).

O funcionamento das espécies no ecossistema não se deve apenas aos seus atributos funcionais, mas a abundância relativa com que estes atributos estão presentes ao nível da comunidade (MARTÍN-LOPESE *et al.* 2007). O tipo de atributo funcional que apresenta as espécies dominantes em uma área refletem quais são os fatores ambientais seletivos mais importantes que por sua vez influem sobre a taxa e magnitude dos principais processos ecossistêmicos (DÍAZ *et al.* 2002; LAVOREL & GARNIER, 2002).

Para prever quais são os efeitos da diversidade das espécies no funcionamento dos ecossistemas e para poder estabelecer comparações entre ecossistemas é necessário agrupar as espécies em um termo menos amplo que o de produtores ou consumidores, porém mais amplo que o de espécie, baseados em características taxonômicas, morfológicas, fisiológicas e seus atributos fenológicos, sobre todos aqueles atributos relacionados ao tamanho da planta e o uso de recursos. Este é o objetivo de classificação das espécies em grupos funcionais (WALKER, 1992).

A variação da estrutura funcional das comunidades em respostas às condições ambientais e às perturbações pode ser verificada a partir da convergência ou divergência dos atributos, assim como através da estrutura de grupos funcionais. A convergência e a divergência de atributos são descritas como processos chave na assembleia de espécies nas comunidades (CORNWELL *et al.* 2006). A convergência está associada aos efeitos dos filtros ambientais (e.g fertilidade do solo, luz, perturbações) (GRIME, 2006). De acordo com essa hipótese, apenas as espécies com um dado atributo, ou um valor específico do atributo, seriam capazes de passar por esses filtros (CORNWELL *et al.* 2006). Desta maneira, o efeito do filtro ambiental seria responsável pelo aumento da convergência dos atributos (DÍAZ & CABIDO, 1997). Já a interação biótica entre os componentes no mesmo nível trófico seria responsável pela divergência de atributos (GRIME, 2006; CARLUCCI *et al.* 2012). Essa ideia parte da premissa que a divergência expressa uma maior partição no uso dos recursos (menor sobreposição de nicho) e, portanto permitiria a coexistência de diversas espécies (GRIME, 2006; PILLAR *et al.* 2009). As variações na abundância e frequência de grupos funcionais também podem expressar às condições ambientais e perturbações (MULLER *et al.* 2006; CHAZDON *et al.* 2010).

Um grupo funcional é um conjunto de espécies que exploram a mesma classe de recursos ambientais de maneira similar, sobrepondo seu nicho ecológico (GITAY e NOBLE, 1997), ou seja, reduz uma quantidade de espécies em um pequeno conjunto de tipos funcionais, que incorporam respostas a perturbações ou que possuem os mesmos aspectos de polinização, dispersão, sobrevivência e competição (MÉDAIL *et al.* 1998). Alguns estudos clássicos (DU RIETZ, 1931; BOX, 1981a) e recentes (CORNELISSEN *et al.* 2003; RETUERTO & CARBALLEIRA, 2004) concordam que a resposta a variação climática seria a base para dividir espécies em grupos funcionais, já que alguns dos parâmetros climáticos são descritores da distribuição das espécies (CAREY *et al.* 1995). No entanto, as plantas possuem diversos atributos capazes de serem utilizados na busca de grupos funcionais e a escolha dos atributos depende das perguntas realizadas (PRENDY *et al.* 2007). As características funcionais fornecem informações sobre a utilização de

recursos e exigências do habitat das espécies, e têm o potencial de elucidar os processos que governam os padrões de biodiversidade e as regras de montagem de comunidades impulsionados por características funcionais (MASON *et al.* 2005). Alguns atributos como a massa foliar por área, densidade da madeira e altura máxima, são considerados bons preditores ecológicos (WESTOBY, 1988; WEIHER *et al.* 1998).

Lavorel e Garnier (2002) e Flynn *et al.* (2009), afirmam que os traços funcionais abrigam informações da função que as espécies desempenham no ecossistema e sua resposta diante de um determinado fator ambiental e aos impactos ecológicos de sua perda. As características funcionais das espécies são muito difíceis de avaliar de forma direta, sobre tudo quando se trata de um grande número de espécies (MASON *et al.* 2005). Portanto, a maioria dos trabalhos realizados sobre diversidade funcional tem medido a função indiretamente com o uso dos traços simples que são indicativos das características funcionais. Por exemplo: a área foliar específica (AFE) se relaciona com a estratégia de alocação de luz e é visto como um indicador de adaptação ambiental (GARNIER *et al.* 2001). Juntos, a AFE e o conteúdo de massa seca foliar (MSF) refletem um intercâmbio no funcionamento da planta entre uma rápida produção de biomassa e uma eficiente conservação de nutrientes; a densidade de madeira é um atributo que está correlacionado com o conteúdo de carbono e com numerosas propriedades morfológicas, mecânicas, fisiológicas e ecológicas (CHAVE *et al.* 2006).

Para compreender processos ecológicos é útil a determinação da variação de traços entre as diferentes espécies que compõem os ecossistemas (CHAVE *et al.* 2006). O tamanho, peso, conteúdo de nutrientes e resistência da folha, estão relacionados com o crescimento e defesa (CORNELISSEN *et al.* 2003). A densidade de madeira influi na quantidade de carbono fixado e está inversamente relacionada a taxa de crescimento, mortalidade, de tempo de reprodução (SWENSON & ENQUIST, 2007). Espécies com baixa densidade de madeira são, portanto, espécies oportunistas em áreas de clareira, de crescimento rápido, com menor resistência mecânica e muitas vezes de grande porte (ZANNE *et al.* 2010). Uma alta densidade de madeira se encontra muitas vezes em ambientes com presença de fatores que geram estresse nas plantas, como: baixa radiação solar, vento, baixas temperaturas, abundância de fungos decompositores de madeira e baixa fertilidade do solo (CHAVE *et al.* 2006). A densidade de madeira também é uma importante variável para compreender as estimativas de estoque de carbono e as emissões de gases do efeito-estufa (CHAVE *et al.* 2005; NOGUEIRA *et al.* 2005; MALHI *et al.* 2006).

Plantas investem fotossintatos e nutrientes minerais na construção de folhas, que por sua vez retornam através do fluxo de fotossintatos ao longo da vida da folha. O fotossintato é usado para adquirir nutrientes, proporcionar o metabolismo e reinvestir em novas folhas, caule e outras partes da planta (WRIGHT *et al.* 2004). Todas as plantas vasculares realizam este processo de investimento e reinvestimento e, entender como estes processos variam entre as espécies, tipo funcional de plantas e a vegetação de diferentes biomas é o maior objetivo para os ecológicos de plantas.

Embora exista uma grande diversidade de folhas entre espécies de plantas no que se refere a sua estrutura e função, como forma de crescimento, tamanho foliar, forma foliar e arranjo no dossel, existem também algumas relações que ocorrem nas espécies como estratégia da planta para fixar carbono (WRIGHT *et al.* 2001). Como exemplo, observa-se em diversos tipos de vegetação que a

área foliar específica tende a ser correlacionada positivamente com o nitrogênio foliar por unidade de massa seca, fotossíntese, taxa de respiração noturna, porém negativamente correlacionada com a longevidade foliar (KITAJIMA *et al.* 1997; WRIGHT *et al.* 2001). A relação entre capacidade fotossintética e o nitrogênio pode ser alterada em função da área foliar específica (AFE) (Reich *et al.* 1998). Os autores explicam que, em um dado nível de N, a capacidade fotossintética é elevada se a AFE também for aumentada. Neste sentido, muitas variações entre as espécies de plantas podem ser entendidas com um único espectro de correlações de características (WRIGHT *et al.* 2001).

A área foliar específica em estudos ecológicos têm sido destaque há bastante tempo (GRUBB, 2002), uma vez que esta característica se relaciona com várias outras da folha e da planta (WRIGHT *et al.* 2002). Espécies com baixa área foliar específica tendem a conservar o recurso (nutriente) nas folhas e, geralmente apresentam folhas com características escleromórficas (WRIGHT *et al.* 2001; WRIGHT *et al.* 2002; ISHIDA *et al.* 2008), e mais longevas (WRIGHT *et al.* 2002; ISHIDA *et al.* 2008), desta forma, tornando-se folhas mais resistentes ao ataque de herbívoros e outros danos físicos (REICH *et al.* 1997). Essas características são justificadas pela, relativamente, mais baixa taxa de assimilação de carbono, o que reflete em mais tempo para repor o que foi investido na construção da folha (WRIGHT *et al.* 2002).

Evolutivamente, o porte arbóreo surgiu da competição por luz (CHAVE *et al.* 2009). Com isso, direcionou uma grande quantidade de recursos para a madeira com o objetivo de posicionar as folhas numa situação mais alta, o que foi de grande importância para a evolução das árvores que atualmente dominam alguns biomas terrestres (POORTER *et al.* 2008). O posicionamento das folhas acima daquelas dos indivíduos vizinhos permite a árvore interceptar uma grande proporção de radiação solar, dando a ela uma forte vantagem seletiva (POORTER *et al.* 2008). Neste sentido, o estudo de Poorteret al. (2008), revelou que plantas que tem alta densidade de madeira apresentam, relativamente, menor taxa de crescimento e menor mortalidade, tendo em vista que estas plantas são mais longevas e alcançam grandes alturas e, portanto, tendem a investir num caule forte para suportar a planta como um todo, além de resistir aos riscos ambientais.

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 da madeira, para obter uma estimativa real do estoque de carbono nos maiores biomas terrestres. A densidade da madeira varia entre 0,1 e 1,5 g. cm<sup>3</sup>, e, portanto, também indica o investimento ou armazenamento de carbono por unidade de volume de caule (BUNKER *et al.* 2005; CHAVE *et al.* 2009). Além disso, a densidade de madeira descreve a proporção do caule que é tecido e paredes celulares, ou seja, parede dos vasos do xilema, e o espaço entre duas paredes celulares, que são as aberturas dos vasos do xilema (SWENSON & ENQUIST, 2007). A densidade de madeira varia em função da altura da planta, resistência a cavitação e idade, uma vez que com o envelhecimento da madeira a parte interna do alburno é convertida em cerne (CHAVE *et al.* 2009). Plantas com alta densidade de madeira, portanto com forte suporte mecânico para a planta toda, aumentam a resistência à quebra do caule, e assim diminuem a mortalidade, devido a forças extrínsecas, como o vento, que em última análise influencia a estrutura e dinâmica da comunidade (STEEGE & HAMMOND, 2001). Madeiras densas também são mais resistentes à implosão dos vasos do xilema ou ruptura, portanto, menos vulneráveis a cavitação do xilema (HACKE *et al.* 2001).



De forma geral, verifica-se que a densidade de madeira está negativamente relacionada com o potencial hídrico (ACKERLY, 2004; BUCCI *et al.* 2004). Plantas com grande quantidade de água armazenada na madeira exibem pequena variação no potencial hídrico e alta condutividade hidráulica (STRATTON *et al.* 2000). A variação na densidade da madeira também reflete na alocação diferencial de produtos metabólicos, tendo em vista que madeiras mais densas, por definição, contêm mais carbono e energia por unidade de volume que madeiras menos densas (ENQUIST *et al.* 1999). 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* entre todas as funções envolvidas na alocação de produtos metabólicos, como defesa, manutenção, reprodução, biomecânica (WESTOBY, 1998) e o funcionamento hidráulico (BOCHERT, 1994a).

Esta dissertação está dividida em dois capítulos. O capítulo I tem como objetivo analisar a partição da diversidade de espécies de uma comunidade vegetal de Floresta Estacional Semidecidual, comparando três diferentes cotas altitudinais, procurando calcular quais seriam as respectivas diversidades alfa e beta entre as cotas altitudinais. O Capítulo II tem como objetivo analisar as espécies e suas funções no ambiente, agrupando as espécies quanto as suas características funcionais, que é fundamental para se compreender as relações com o ambiente onde elas se encontram.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACKERLY, D.D. 2004. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. **Ecological Monographs** 74: 25-44.
- BAKER, T.R.; AFFUM-BAFFOE, K.; BURSLEM, D.F.R.P. & SWAINE, M.D. 2002. Phenological differences in tree water use and the timing of tropical inventories: conclusions from patterns of dry season diameter change. **Forest Ecology and Management** 171: 261-274.
- BORCHERT, R. 1994a. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. **Ecology** 75: 1437-1449.
- BUCCI, S.J.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; SCHOLZ, F.G.; FRANCE, A.C. & BUSTAMANTE, M. 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. **Tree Physiology** 24: 891-899.
- BUNKER, D.E.; DECLERCK, F.; BRADFORD, J.C.; COLWELL, R.K.; PERFECTO, I.; PHILLIPS, O.L.; SANKARAN, M. & NAEEM, S. 2005. Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. **Science** 310: 1029-1031.
- BOX, E.O. (1981a) Predicting physiognomic vegetation types with climate variables. *Vegetatio* 45, 127–139.
- CAREY PD, WATKINSON AR, GERARD FFO. 1995. The determinants of the distribution and abundance of the winter annual grass *Vulpiciliata* ssp. *ambigua*. *J. Ecol.* 83:177-87
- CHAVE, J.; COOMES, D.; JANSEN, S.; LEWIS, S.L.; SWENSON, N.G. & ZANNE, A.E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters** 12: 351–366.

- CHAVE, J.; MULLER-LANDAU, H.C.; BAKER, T.R.; EASDALE, T.A.; STEEGE, H.T.; WEBB, C.O. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 Neotropical tree species. *Ecological Applications*, 16: 2356 - 2367.
- CHAVE, J.; ANDALO, C.; BROWN, S.; CAIRNS, M. A.; CHAMBERS, J. Q.; EAMUS, D. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forest, **Oecologia**, 145: 87-99.
- CHAZDON, R., FINEGAN, B., CAPERS, R.S., SALGADO-NEGRET, B., CASANOVES, F., BOUKILI, V., et al.(2010) Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in Northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 42, 31–40.
- CONDIT, R., et al. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295: 666-669.
- CORNELISSEN, J.H.C. 1999. A triangular relationship between leaf size and seed size among woody species: allometry, ontogeny, ecology and taxonomy. *Oecologia* 118:248-255.
- CORNWELL, W.K., D.W. SCHWILK & D.D. ACKERLY. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87:1465-1471
- COSTA, M.P.; PEREIRA, J.A.A.; FONTES, M.A.L.; MELO, P.H.A.; PÍFANO, D.S.; PELLICCIOTTI, A.S.; POMPEU, P.V.; SILVA, R.S. 2011. Estrutura e diversidade da comunidade arbórea de uma floresta supermontana, no planalto de Poços de Caldas (MG). *Ciência Florestal*, 21: 711-725.
- DAMASCENO-JUNIOR, G.A. 2005. Estudo Florístico e Fitossociológico de um gradiente altitudinal no Morraria Urucum, Mato Grosso do Sul, Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, SP, Brasil. 153p. 2005. Universidade Estadual de Campinas, SP, Brasil. 153p. 2005
- DÍAZ, S.; BRISKE, D.; MCINTYRE, S. (2002a) Range management and plant functional types. In Hodgkinson K, Grice AC (eds) *Global Rangelands: Progress and Prospects*. CAB International, Wallingford, pp 81-100.
- DÍAZ, S., CABIDO, M., 2001. Vive la différence. Plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology and Evolution** 16, 646–655.
- DÍAZ, S.; LAVOREL, S.; DE BELLO, F.; QUERTIER, F.; GRIGULIS, K.; ROBSON, T. M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 104: 20684-20689.
- DU REITZ, G.E. (1931) Life forms of terrestrial flowering plants. *Acta Phytogeographica Suecica* 3, 1–95
- ENGEN, S., SAETHER, B., SVERDRUP-THYGESON, A., GROTTAN, V., & ODEGAARD, F. (2008). Assessment of species diversity from species abundance distributions at different localities. *Oikos*, 117(5), 738-748.

- ENQUIST, B.J.; WEST, G.B.; CHARNOV, E.L. & BROWN, J.H. 1999. Allometric scaling of production and life history variation in vascular plants. **Nature** 401: 907–911.
- FLYNN, D.F.B., GOGOL-PROKURAT, M., NOGEIRE, T., MOLINARI, N., RICHERS, B.T., LIN, B.B., SIMPSON, N., MAYFIELD, M.M., DECLERCK, F., 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. **Ecology Letters** 11, 1–12.
- GARNIER E, SHIPLEY B, ROUMET C, LAURENT G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15: (In press.)
- GENTRY, A. 1988. Changes in plant community diversity and florist composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:1-34.
- GRIME, J.P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17:255-260.
- GITAY H, NOBLE IR (1997) What are functional types and how should we seek them? In: Smith TM, Shugart HH, Woodward FI (eds) *Plant Functional Types. Their Relavance to Ecosystem Properties and Global Change*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 3-19
- GRUBB, P.; WHITMORE, T. 1966. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. II. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forests. *Journal of Ecology* 54: 303-333.
- GRUBB, P.J. 2002. Leaf form and function – towards a radical new approach. *New Phytologist* 155: 317-320.
- HACKE, U.G.; SPERRY, J.S.; POCKMAN, W.T.; DAVIS, S.D. & MCCULLOH, K.A. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia** 126: 457–461.
- HUBBEL, S. 2001. *The unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- ISHIDA, A.; MAKANO, T.; YAZAKI, K.; MATSUKI, S.; KOIKE, N.; LAUENSTEIN, D. L.; SHIMIZU, M. & YAMASHITA, N. 2008. Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperm. *Oecologia* 156: 193-202.
- KITAJIMA, K.; MULKEY, S.S. & WRIGHT, S.J. 1997. Seasonal leaf phenotypes in the canopy of a tropical dry forest: photosynthetic characteristics and associated traits. *Oecologia* 109: 490-498.
- LAVOREL, S.; GARNIER, E. (2002). Predicting the effects of environmental changes on plant community composition and ecosystem functioning revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556
- LANDE, R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76(1), 5-13.
- LAVOREL, S. & GARNIER, E. 2001. Aardvarck to Zyzyxia – functional groups across kingdoms. **New Phytologist** 149, 360–363

- LEE, S.H., LEE, S.K., PAIK, D., MIN, K.J. 2012. Overexpression of Fatty-Acid- $\beta$ -Oxidation-Related Genes Extends the Lifespan of *Drosophila melanogaster*. *Oxid. Med. Cell. Longev.*
- LIEBERMAN, M., LIEBERMAN, D., HARTSHORN, G.S. & PERALTA, R. 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology* 73:505-516
- LOPES, S. F.; SCHIAVINI, I.; VALE, V. S.; PRADO-JUNIOR, J. A. 2012. Historical review of studies in seasonal semideciduous forests in Brazil: a perspective for conservation. *Brazilian Geographical Journal* 2(1): 21-40.
- MALHI Y, WOOD D, BAKER T R, WRIGHT J, PHILLIPS O L, COCHRANE T, MEIR P, CHAVE J, ALMEIDA S, ARROYO L, HIGUCHIS N, KILLEEN T J, LAURANCE S G, LAURANCE W F, LEWISS S L, MONTEAGUDO A, NEILL D A, VARGAS P N, PITMAN N C A, QUESADA C A, SALOMAO R, SILVA J N M, LEZAMA A T, TERBORGH J, MARTINEZ R V, VINCETI B. 2006. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biol*, 12: 1107–1138
- MARTIN-LÓPEZ, B.; MONTES, C. & BENAYAS, J. (2007) The role user's characteristics on the ecosystem services valuation. The case of Doñana Natural Protected Area (SW Spain), *Environmental Conservation*, 34: 215-224.
- MASON, N.W.H., MOUILLOT, D., LEE, W.G. & WILSON, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*. 111(1):112-118.
- MEDAIL F, ROCHE P, TATONI T (1998) Functional groups in phytoecology: an application to the study of isolated plant communities in Mediterranean France. ***Acta Oecologica*** 19(3): 263-274.
- MEIRELES, L.D.; SHEPHERD, G.J. ; KINOSHITA, L.S. Variações na composição florística e na estrutura fitossociológica de uma floresta ombrófila densa alto-montana na Serra da Mantiqueira, Monte Verde, MG. *Revista Brasileira de Botânica*, 31: 559-574. 2008
- MULLER, S.C., OVERBECK, G.E., PFADENHAUER, J. & PILLAR, V.D. (2006) Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest–grassland ecotones. *Plant Ecology*, 189(1), 1–14
- NAEEM, S.; LI, S. (1997). Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, 390, 507-509
- NASCIMENTO, L.M. 2001. **Caracterização fisionômico-estrutural de um fragmento de floresta montana no nordeste do Brasil**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- NOGUEIRA E M, NELSON B W, FEARNSIDE P M. 2005. Wood density in dense forest in central Amazonia, Brazil. *Forest Ecol Manage*, 208: 261–286
- OGDEN, J. & POWELL, J.A. 1979. A quantitative description of the forest vegetation on an altitudinal gradient in the Mount Field National Park, Tasmania, and a discussion of its history and dynamics. *Australian Journal of Ecology* 4:293-325.

- PETCHEY, O.L., GASTON, K.J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters** 9, 741–758.
- PECTHEU, O. L. EVANS, K.L.; FISHBUM, I.S. & GASTON, K. J. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology* 92: 767-777.
- PILLAR, V.D., DUARTE, L.D.S., SOSINSKI, E.E. & JONER, F. 2009. Discriminating trait-convergence and trait divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* 20:334-348.
- POORTER, L.; WRIGHT, S.J.; PAZ, H.; ACKERLY, D.D.; CONDIT, R.; IBARRA-MANRÍQUEZ, G.; HARMS, K.E.; LICONA, J.C.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; MAZER, S.J.; MULLER-LANDAU, H.C.; PEÑA-CLAROS, M.; WEBB, C.O. & WRIGHT, I.J. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. **Ecology** 87: 1908-1920.
- PRENDY, C.A.; DICK, J.; PULLAN, M.R. (2007). In search of a functional flora-towards a greater integration of ecology and taxonomy. *Plant Ecol.* 192: 161-167.
- RAHBEK, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species–richness patterns. – *Ecol. Lett.* 224– 239.
- REICH, P. B.; WALLTERS, M. B. & ELLSWORTH, D. S. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 13730-13734.
- REICH, P. B.; ELLSWORTH, D. S. & WALLTERS, M. B. 1998. Leaf structure (specific leaf area) regulates photosynthesis-nitrogen relation: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* 72: 61-74.
- RETUERTO, R.; CARBELLEIRA, A. (2004). Estimating plant responses to climate by direct gradient analysis and geographic distribution analysis. *Plant Ecol.* 170. 185-202.
- RODAL, M.J.N.; ANDRADE, K.V.A.; SALES, M.F. ; GOMES, A.P.S. 1998. Fitossociologia do componente lenhoso de um refúgio vegetal no município de Buíque, Pernambuco. *Revista Brasileira de Biologia*, 58: 517-526.
- RODAL, M.J.N. 2002. Montane forests in Northeast Brazil: a phytogeographical approach. **Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie** 124(1): 1-10.
- STEEGE, H. & HAMMOND, D.S. (2001) Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana. *Ecology*, 82, 3197 – 3212.
- STRATTON, L.; GOLDSTEIN, G. & MEINZER, F.C. 2000. Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. **Plant, Cell and Environment** 23: 99-106.

- TAVARES, M.C.G.; RODAL, M.J.N.; MELO, A.L. & ARAÚJO, M.F. 2000. Fitossociologia do componente arbóreo de um trecho de Floresta Ombrófila Montana do Parque Ecológico João Vasconcelos Sobrinho, Caruaru, Pernambuco. **Naturalia** 25: 17-32.
- TILMAN, D. 2001. Functional diversity. In: Encyclopedia of Biodiversity (ed. Levin, S.A.). Academic Press, San Diego, CA, pp. 109–120.
- TUOMISTO, H., RUOLAINEN, K.; YLI-HALLA, M. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation in the western Amazonian forest. *Science*, 299: 241-244
- VALENCIA, R. 1995. Composition and structure of an Andes forest fragment in eastern Ecuador. Pp. 239-249. In: S.P. Churchill; H. Blaslev; E. Forero & J.L. Luteyn (eds.). Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. New York, New York Botanical Garden.
- VELOSO, H.P. & GÓES FILHO, L. 1982. Fitogeografia brasileira, classificação fisionômico-ecológica da vegetação neotropical. **Boletim Técnico, Série Vegetação** 1.
- ZANNE, A.E., WESTOBY, M., FALSTER, D.S., ACKERLY, D.D., LOARIE, S.R., ARNOLD, S.J., COOMES, D.A. 2010. Angiosperm wood structure: global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany*, 92, 207-215.
- WALKER, B. H. (1992). Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6(1): 18-23.
- WATKINS, J. E. JR et al. 2006. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *J. Ecol.* 94: 144-156
- WESTOBY, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. **Plant and soil** 199, 213-227.
- WHEIRER, W.; PAUL CLARKE, G. D.; KEDDY, P. A. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. **Oikos** 81: 309-322.
- WHITTAKER, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*. Lawrence, v. 30, n. 3, p. 279-338
- WRIGHT, I. J. et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- WRIGHT, I.J.; WESTOBY, M. & REICH, P.B. 2002. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology* 90: 534-543
- WRIGHT, I.J.; REICH, P.B. & WESTOBY, M., 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high and low-nutrient habitats. *Functional Ecology* 15: 423-434.

## ARTIGO 1

**Partição da diversidade em uma floresta estacional semidecidual no nordeste do Brasil**

**Augusto Barbosa de Queiroz\***, Thallyta Guimarães Araújo, Maria Jesus Nogueira Rodal, Sérgio de Faria Lopes

**Resumo:** O objetivo deste estudo foi particionar a diversidade de espécies arbóreas ao longo de um gradiente altitudinal, com altitude entre 800 e 1000 m. Foram alocados 375 pontos quadrantes ao longo de todo gradiente, dividido em Cota 1 (800 a 850 m; base), Cota 2 (851 a 900 m; intermediária) e Cota 3 (acima de 901 m; topo). Através da NMDS, observamos a ordenação de três agrupamentos. A PERMIDISP mostrou que a estrutura da comunidade variou entre 32,91 e 41,35 em relação ao centroide de cada agrupamento. O agrupamento foi confirmado pela ANOSIM, onde as comparações pareadas mostraram que ocorreu diferença entre as cotas altitudinais. A NMDS, formou grupos conforme a sua posição ao longo do gradiente altitudinal, assim a composição e a estrutura da vegetação da área estão associadas com a altitude. A diversidade alfa e beta, encontradas neste trabalho, sugerem uma elevada heterogeneidade nas florestas estacionais do semiárido brasileiro.

Palavras-chave: análise de ordenação, brejos de altitude, diversidade alfa e beta, estrutura, heterogeneidade.

---

<sup>1</sup> Laboratório de Ecologia Vegetal – LEVe; Universidade Estadual da Paraíba, Departamento de Biologia. CEP 58428-500, Campina Grande, PB, Brasil

\*email: [abqueiroz@gmail.com](mailto:abqueiroz@gmail.com)

## INTRODUÇÃO

Padrões de diversidade de espécies mudam ao longo das escalas espaciais. O padrão observado dentro de uma comunidade local pode ser muito diferente daqueles encontrados em áreas mais amplas. (Willis & Whittaker 2002). O termo diversidade beta e “*turnover* de espécies” são frequentemente usados como sinônimos na literatura ecológica (Harrison *et al.* 1992). A diversidade beta expressa a relação entre o número total de espécies em um dado conjunto de amostras e o número de indivíduos. O *turnover* de espécies é definido como a taxa ou a magnitude da mudança na composição de espécies ao longo de gradientes ambientais. (Condit *et al.* 2002; Silva & Soares 2003) A diversidade beta e o *turnover* de espécies são numericamente equivalentes, a diferença é simplesmente que a diversidade beta compara amostras dentro de uma comunidade, e o *turnover* de espécies, amostras de diferentes comunidades (Qian *et al.* 2005; Normand *et al.* 2006; Speziale *et al.* 2010, Lopes *et al.* 2012).

A heterogeneidade ambiental pode afetar a distribuição de espécies, e, portanto a diversidade beta. Isso pressupõe que habitats heterogêneos podem fornecer mais nichos e diversas formas de explorar os recursos ambientais, e, assim aumentar a diversidade de espécies (Simpson 1949). A maioria das teorias que explicam a alta diversidade de espécies arbóreas nas regiões tropicais conta com os efeitos do habitat e a distância (Soininen *et al.* 2007). A teoria de nicho (Clark *et al.* 1998) salientam a importância da heterogeneidade ambiental, enquanto a teoria neutra (Hubbell *et al.* 2001) enfatiza os efeitos do isolamento espacial, juntamente com a limitação na dispersão. Portanto, em condições de alta variabilidade climática e topográfica, o efeito da limitação na dispersão é bastante difícil de avaliar (Davidar *et al.* 2007). As diferenças na diversidade beta entre as áreas podem ocorrer tanto devido a variações na heterogeneidade do habitat quanto às distâncias espaciais entre as unidades amostrais de cada área (Heino *et al.* 2013). Grandes distâncias espaciais entre os locais de uma área podem promover a variação na composição de espécies, devido à limitação a dispersão tornando-se a força mais importante quanto maior as distâncias geográficas.



O conceito de diversidade beta descreve a variação na composição de espécies quando comparados unidades de amostragem. Existem duas principais abordagens para a definição da diversidade beta (Anderson *et al.* 2006): *turnover* direcional e variação não-direcional. A abordagem da diversidade beta medida através do *turnover* direcional indica a mudança da composição da comunidade de uma unidade de amostragem para outra ao longo de um gradiente ambiental. Em contraste a diversidade beta na abordagem da variação não-direcional é entendida como a variação na estrutura da comunidade entre um conjunto de unidades de amostragem dentro de uma determinada extensão espacial (Legendre *et al.* 2005; Anderson *et al.* 2006). Em ambos os casos a diversidade beta desempenha um papel fundamental na ligação entre a diversidade local e regional, tornando-se de fundamental importância na distribuição espacial das espécies.

Estudos sobre a partição da diversidade em diferentes escalas espaciais demonstraram que uma significativa variabilidade da riqueza e diversidade da comunidade vegetal ocorre em pequenas escalas espaciais, entre as amostras (Silva & Soares 2003; Lopes *et al.* 2012). A diversidade beta foi definida no presente estudo como a variação espacial em escalas pequenas (entre cotas altitudinais) da composição da comunidade vegetal dentro de uma área, enquanto a diversidade alfa foi considerada a riqueza e diversidade de espécies de cada cota. A diversidade beta foi medida como a média da dissimilaridade entre as cotas (Anderson *et al.* 2006) dentro de uma área. Essa técnica apresenta uma vantagem sobre a medida original de Whittaker (1960), pois pode ser utilizada para testar se existem diferenças na diversidade beta entre áreas ou grupos, através de testes multivariados de homogeneidade das dispersões. Foi assumido que, as menores distâncias geográficas entre as amostras de uma área favorecem uma menor variação na composição de espécies devido à ausência (ou restrição) da limitação à dispersão.

## OBJETIVO GERAL

Neste contexto, o presente trabalho teve como objetivo analisar a partição da diversidade de espécies arbóreas ao longo de um gradiente altitudinal. Embora existam alguns estudos de

caracterização da flora e estrutura arbórea, nenhum destes fatores fornece estratégias específicas para sua conservação, em termos de seleção de áreas representativas quanto à diversidade em escala local e regional. O estudo busca preencher esta lacuna de conhecimento, por meio da análise das diversidades alfa e beta das comunidades arbóreas de um remanescente de floresta estacional semidecidual. Baseado na hipótese de que, mudanças na estrutura da comunidade são capazes de influenciar na partição da diversidade.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Área de Estudo**

O estudo foi realizado em um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual, denominado como Parque João Vasconcelos Sobrinho, também conhecido como Serra dos Cavalos (S 08°22'11.8" / W 036°06'50.3"), localizada a 13 km do município de Caruaru – PE, microrregião do brejo pernambucano (Figura 1). A reserva foi selecionada como uma área piloto da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica (Lima 1998), com aproximadamente 359 ha. O clima da região é bastante distinto em relação ao semiárido que circunda a serra, segundo a classificação de Köppen, o clima é tropical chuvoso (As'), com verão seco (Peel *et al.* 2007). A temperatura média é de 24°C e a precipitação média anual oscila entre 650 – 900 mm, com maior pluviosidade entre os meses de abril e junho (CPRH 1994).

Para a amostragem da vegetação foi utilizado o método de quadrantes centrados (Cottam & Curtis 1956), o qual foram agrupados em parcelas. O gradiente altitudinal, varia entre 800 – 1000 m de altitude, o qual, foi dividido em três faixas altitudinais (COTA 1 (800 – 850 m), COTA 2 (851 – 900 m), COTA 3 (acima de 900 m). Em cada ponto foram medidos quatro indivíduos (DAP - *diâmetro à altura do peito*  $\geq 4,78$  cm), bem como a altura e a distância entre o ponto quadrante e o centro da árvore. A partir dos dados obtidos durante o levantamento florístico foi elaborada a lista de famílias e espécies encontradas na área, segundo o sistema APG III (2009).

## Análise dos dados

Para a análise dos dados estruturais de cada cota altitudinal foi utilizado o FITOPAC 2 (Shepherd 2010). Os pontos quadrantes foram agrupados em parcelas. Tal transformação foi realizada para calcular as curvas de rarefação (Gotelli & Colwell 2001), com o Programa Estimates 8.2 com 1000 aleatorizações. Essas estimativas foram calculadas através do estimador Chao1. Para avaliar diferenças entre os parâmetros estruturais entre as faixas altitudinais, foi realizada uma ANOVA, no programa PAST (Hammer *et al.* 2003). Com o intuito de testar diferenças quanto à diversidade para cada cota altitudinal, foi usado o *Diversity t test*, calculado no PAST.

Para descrever visualmente a variação na distribuição espacial dos organismos das comunidades amostradas utilizou-se uma ordenação multidimensional não paramétrica (*non-metric Multi-dimensional Scaling – NMDS*). O teste de homogeneidade das dispersões multivariadas (PERMIDISP) (Anderson *et al.* 2006) foi utilizado para testar se as dispersões multivariadas dentro cada área diferem entre as áreas. Este método proposto por Anderson *et al.* (2006), permite que a diversidade beta (baseada em presença/ausência) ou a variação da estrutura da assembleia (se baseada em dados de abundância), sejam medidas para um grupo de unidades amostrais em uma dada área, como, a média da distância (ou dissimilaridade) de cada unidade individual para o centroide do grupo. Para avaliar estatisticamente a diferença entre a estruturação da comunidade entre as cotas foi utilizado o teste t de Student. Finalmente, de forma a melhor perceber as principais semelhanças na composição das comunidades, foi igualmente realizada uma análise SIMPER (*similarity percentage breakdown*).

## RESULTADOS

A diversidade alfa baseada na riqueza de espécies, apresentou o maior valor na primeira cota (44 espécies), seguida da terceira cota (41 espécies) e o menor valor na cota2 (37 espécies). Estes

valores corresponderam entre 86% a 100% da estimativa de Chao1 para cada área. As curvas de rarefação, demonstraram um sinal de estabilização para as áreas 2 e 3, enquanto a área 1 apresentou uma tendência a estabilização, mesmo assim a amostragem foi suficiente para representar a composição florística da área estudada (Figura 2).

As espécies que compõem a fitocenose da área estudada, de acordo com o levantamento florístico, estão listadas na Tabela 1, ordenados em ordem alfabética por família. As dez espécies mais abundantes totalizaram 65.6% do número total de indivíduos amostrados e são elas: *Tapirira guianensis* (273 indivíduos), *Byrsonima sericea* (123), *Ocotea glomerata* (114), *Guapira laxiflora* (85), *Thyrsodium schomburgkianum* (79), *Casearia sylvestris* (73), *Eriotheca crenulicalyx* (71), *Artocarpus heterophyllus* (62), *Eugenia puniceifolia* (55) e *Clusia dardanoi* (50).

De acordo com os dados obtidos o índice de diversidade de Shannon ( $H'$ ) foi de 3,21, a equabilidade de Pielou ( $J$ ) 0,795 e o índice de Simpson foi de 0,065 para a área total da serra. A área basal total amostrada foi 45,7 m<sup>2</sup>. ha<sup>-1</sup>. Comparamos os parâmetros estruturais através da ANOVA, entre as faixas altitudinais e percebemos que a densidade ( $F= 9.539$ ;  $p < 0,05$ ) e dominância ( $F= 9.871$ ;  $p < 0,05$ ), diferiram significativamente, porém a área basal ( $F= 0.11$ ,  $p > 0,05$ ) não diferiu entre as faixas altitudinais (Tabela 2).

Através do teste de ordenação da NMDS, ou seja, a diversidade beta, observamos a ordenação de três agrupamentos. O valor de “stress” encontrado foi de 0,26, o que indica que a ordenação é adequada para a interpretação. A estrutura da comunidade vegetal da serra diferiu significativamente entre as cotas altitudinais (Pseudo- $F= 10,04$ ;  $p_{perm} = 0.001$ ) (Figura 3). O teste PERMIDISP mostrou que em termos de dispersão em relação ao centroide de cada agrupamento a estrutura da comunidade variou entre 32,91 e 41,35 (dados de abundância, média de Bray-Curtis da distância para o centroide do grupo). Esse agrupamento foi confirmado pela análise de similaridade (ANOSIM), onde as comparações pareadas mostraram que ocorreu diferença entre as cotas altitudinais. (Tabela 3)

A análise de SIMPER mostrou 45,13% de similaridade entre os táxons da amostra da 1ª cota, 55,51% de similaridade entre a amostra da 2ª cota, e 42,99% na 3ª cota. Na tabela podemos observar os organismos que mais contribuíram em cada cota para esta similaridade (Tabela 4).

## DISCUSSÃO

A altitude é uma variável ambiental indireta de grande importância para a caracterização dos tipos vegetacionais da Floresta Atlântica (Scudeller *et al.* 2001). Entretanto, distintos fatores locais podem influenciar na vegetação dentro de uma mesma cota altitudinal, não nos permitindo indicar sem medições e análises pertinentes quais os fatores envolvidos na substituição florística e nas mudanças estruturais. Estudos realizados em florestas estacionais semidecíduais, por exemplo, demonstraram diferentes correlações entre variáveis topográficas e edáficas para explicar a organização florística e estrutural (Botrel *et al.* 2002; Espírito-Santo *et al.* 2002), sugerindo que as variáveis associadas à organização espacial das espécies, entre comunidades vegetais mudam de caso a caso.

Primeiramente, evidenciamos que a riqueza e os parâmetros estruturais (densidade, dominância) diferiram significativamente. Com isso, percebe-se uma contribuição diferente de cada espécie entre as cotas. A verificação de uma maior densidade na faixa altitudinal intermediária (3.068 ind.ha<sup>-1</sup>) pode ser atribuída à maior concentração dos indivíduos nas classes de alturas iniciais. Apesar de não haver diferenças estatísticas quanto à área basal e altura, também não foi observado um aumento da área basal com a altitude, semelhante ao encontrado por Nascimento & Rodal (2008). A estrutura da serra é caracterizada por uma dominância de *B. sericea*, *T. guianensis*, *O. fastigiata*, *E. crenulaticalyxe*, *S. pickelli*, isso deve-se principalmente a densidade, assim como o grande porte destas espécies. A segunda cota, com menor diversidade é assim condicionada pelo excesso de luz, e as próprias características climáticas do incremento da altitude, que podem dificultar a colonização de muitas espécies (Gentry 1995; Homeier *et al.* 2010; Kraft *et al.* 2011). Este estudo corrobora a ideia de que as florestas estacionais semidecíduais apresentam alta

heterogeneidade em diferentes escalas espaciais (Mazancourt 2001; Tuomisto *et al.* 2003; Silva & Soares 2003; Lopes *et al.* 2012).

O aumento da riqueza de espécies aumenta o potencial de limitação de dispersão, e assim promove a neutralidade, (Hubbell 2001; Gravel *et al.* 2006). Em populações pequenas a diversidade beta está associada a um baixo *turnover*, na distribuição espacial das espécies. A distribuição das plantas ao longo de um gradiente altitudinal é favorecida de acordo com as condições climáticas, para uma melhor sobrevivência. O *turnover* de espécies ao longo do gradiente é observada entre as faixas altitudinais de 800 – 900 m, o que reflete uma menor dispersão dos dados em relação ao centroide. O baixo *turnover* de espécies em altitudes mais elevadas reflete a co-ocorrência de espécies nessas faixas altitudinais, assim como foi observado na PERMIDISP. De acordo com Steven (1992), em altitudes mais elevadas há um aumento da diversidade gama, aumentando a probabilidade de sobreposição entre as espécies. Assim, pode-se inferir que a substituição de espécies diminui em altitudes mais elevadas.

De acordo com a análise de ordenação NMDS, os grupos foram ordenados conforme sua posição ao longo do gradiente altitudinal. Assim, a composição e a estrutura da vegetação da área estudada estão associadas com a altitude (Oliveira-Filho & Fontes 2000; Moreno *et al.* 2003; Meireles *et al.* 2008). Os resultados de classificação e ordenação mostram uma importante heterogeneidade entre as cotas altitudinais, tanto na composição de espécies como na estrutura da vegetação. Segundo, Thomas *et al.* (2009) e Lopes *et al.* (2012) as florestas estacionais semidecíduais apresentam uma elevada heterogeneidade ambiental, refletindo uma alta diversidade beta. A diversidade beta tem um grande destaque, porque ela mede o *turnover* das espécies, permitindo a comparação de áreas, podendo até mesmo indicar o padrão de heterogeneidade ambiental (Balvanera *et al.* 2002; Bridgewater *et al.* 2004), ou seja, a NMDS, representando a diversidade beta, indicam uma distribuição equitativa das espécies entre as faixas altitudinais.

De acordo com a literatura, as explicações para a mudança na estrutura das comunidades e no *turnover* de espécies variam em relação a algum fator ecológico ou ambiental. Conrado *et al.* (2009) afirmam que dependendo da escala analisada, o componente que melhor explica a variação, pode variar. A grande maioria dos trabalhos está concentrada em florestas tropicais no Panamá e Amazônia (Tuomisto *et al.* 2003; Normand *et al.*, 2006; Anderson *et al.* 2006), sendo poucos trabalhos em outras formações florestais (Quian *et al.* 2005; Legendre *et al.* 2009). Certamente são necessários mais estudos para a compreensão dos padrões associados à estruturação de comunidades, especialmente para indicar se existe um padrão recorrente quanto aos fatores que governam a diversidade beta, ou se os padrões diferem entre diferentes regiões do mundo, ou entre diferentes tipos de formações e ecossistemas.

A estrutura da vegetação variou entre as parcelas de uma mesma área. Esta variabilidade foi claramente observada pela dispersão das parcelas no diagrama de ordenação e pelas diferenças detectadas pelo PERMIDISP. Dessa maneira, as cotas que apresentam parcelas que exibem uma menor dominância de uma determinada espécie ou que alternam a dominância entre as parcelas são mais heterogêneas. A comparação fornecida pela PERMANOVA, mostrou uma diferença entre as faixas altitudinais, elucidando a diversidade beta na serra. A diferenciação entre elas está condicionada às especificidades de cada uma, como o estágio sucessional (Silva 2009; Martins *et al.* 2009; Kessler 2011). Essa diferença entre as faixas altitudinais é provavelmente mais dependente do tamanho do nicho das espécies combinado com a estrutura espacial do meio (Harrison *et al.* 1992). Embora não tenham sido realizadas análises de fatores ambientais nas amostras, o padrão de distribuição das espécies formados a partir da segregação dos grupos foi tido como uma boa forma de inferir subjetivamente a diversidade beta (Felfili *et al.* 2007).

## CONCLUSÕES

Os fatores diretos e indiretos vinculados à altitude, a diversidade dos ambientes ao longo do gradiente estudado culmina na formação de distintos habitats, com distintas composições e distintas estruturas, o que faz com que a vegetação avaliada seja vista como de grande importância ecológica por causa de sua variação, integridade e representatividade. Em síntese, as análises da diversidade alfa e beta, encontradas neste trabalho, sugere uma elevada heterogeneidade nas florestas estacionais no semiárido brasileiro. Análises mais refinadas, que incluam dados ambientais detalhados das amostras, são necessárias para a melhor compreensão da partição da diversidade nestas florestas.



## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON, M.J.; ELLINGSEN, K.E.; MCARDLE, B.H. 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology letters*, v. 9, n. 6, p. 683–93.
- BALVANERA, P.; LOTT, E.; SEGURA, G.; SIEBE, C. & ISLAS, A. 2002. Patterns of beta diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*, 13, 145-158.
- BRIDGEWATER, S.; RATTER, J. A.; RIBEIRO, J. F. 2004. Biogeographic patterns,  $\beta$  diversity and dominance in the cerrado biome of Brazil. *Biodiversity and Conservation* 13:2295-2318.
- CLARK, D. B.; CLARK, D. A.; READ, J. M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *J Ecol* 86:101–112
- CONDIT, R., et al. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295: 666-669.
- CPRH. 1994. Diagnóstico para recuperação do Parque Ecológico João Vasconcelos Sobrinho. Recife.
- DAVIDAR, P.; ARJUNAN, M.; MAMMEN, P. C. (2007) Forest degradation in the Western Ghats biodiversity hotspot: resource collection, livelihood concern and sustainability. *CurrSci* 93:1573–1578
- GOTELLI, N.J. & COLWELL, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379-391.
- HAMMER, O.; HARPER, D. A. T. & RYAN, P. D. 2003. *Paleontological Statistics - PAST*.
- HARRISON, S., ROSS, S.J. & LAWTON, J.H. (1992) Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 61, 141–148.

- HEINO, J.; GRÖNROOS, M.; ILMONEN, J.; KARHU, T.; NIVA, M.; PAASIVIRTA, L. 2013. Environmental heterogeneity and beta diversity of stream macroinvertebrate communities at intermediate spatial scales. *Freshwater Science*, 32, 142-154.
- HUBBELL, S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- LOPES, S. F.; SCHIAVINI, I.; VALE, V. S.; PRADO-JUNIOR, J. A. 2012. Historical review of studies in seasonal semideciduous forests in Brazil: a perspective for conservation. *Brazilian Geographical Journal* 2(1): 21-40.
- LEGENDRE, P.; BORCARD, D.; PERES-NETO, P. R. 2005. Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. ***Ecological Monographs***, v. 75, p. 435–450.
- MAZANCOURT, C. 2001. Consequences of community drift. *Science* 293: 1772.
- MEIRELES, L. D.; SHEPHERD, G. J. & KINOSHITA, L. S. 2008. Variações na composição florística e na estrutura fitossociológica de uma floresta ombrófila densa Alto-Montana na Serra da Mantiqueira, Monte Verde, MG. *Revista Brasileira de Botânica* 31(4): 559-574.
- MORENO, M.R.; NASCIMENTO, M.T. & KURTZ, B.C. 2003. Estrutura e composição florística do estrato arbóreo em duas zonas altitudinais na mata atlântica de encosta da região do Imbé, RJ. *Acta Botanica Brasilica* 17(3): 371-386.
- NASCIMENTO, L. M.; RODAL, M. J. N. 2008. Fisionomia e estrutura de uma floresta estacional Montana do maciço da Borborema, Pernambuco – Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 31(1): 27-39.
- NORMAND, S., VORMISTO, J., SVENNING, J.-C., GRÁNDEZ, C. & BALSLEV, H. 2006. Geographical and environmental controls of palm beta diversity in paleo-riverine terrace forests in Amazonian Peru. *Plant Ecology*, 186, 161–176.

- PEEL ET AL., M. C. AND FINLAYSON, B. L. AND MCMAHON, T. A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Australia, Hydrology and Earth System Sciences* v. 11, p. 1633–1644.
- QIAN, H., RICKLEFS, R.E. & WHITE, P.S. (2005) Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecology Letters*, 8, 15–22.
- SHEPHERD, G.J. 2010. FITOPAC 2: manual do usuário. Campinas: UNICAMP, 91p.
- SILVA, L. A.; SOARES, J. J. 2003. Composição florística de um fragmento de floresta estacional semidecídua no município de São Carlos – SP. *Revista Árvore* 27(5): 647-656.
- SIMPSON, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163: 688
- SOININEN, J.; LENNON, J. J.; HILLEBRAND, H. 2007. A multivariate analysis of beta diversity across organisms and environments. *Ecology* 88:2830–2838
- SPEZIALE, K. L., RUGGIERO, A.; EZCURRA, C. 2010. Plant species richness-environment relationships across the Subantarctic-Patagoian transition zone. *Journal of Biogeography* 37: 449-464.
- STEVENS, G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapaport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist*, 140: 893-911.
- TUOMISTO, H., RUOLAINEN, K.; YLI-HALLA, M. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299: 241-244.
- WHITTAKER, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*. Lawrence, v. 30, n. 3, p. 279-338.
- WILLIS, K. & WHITTAKER, R. 2002. Species diversity- scale matters. *Science*, 295, 1245-1248.

## ANEXOS

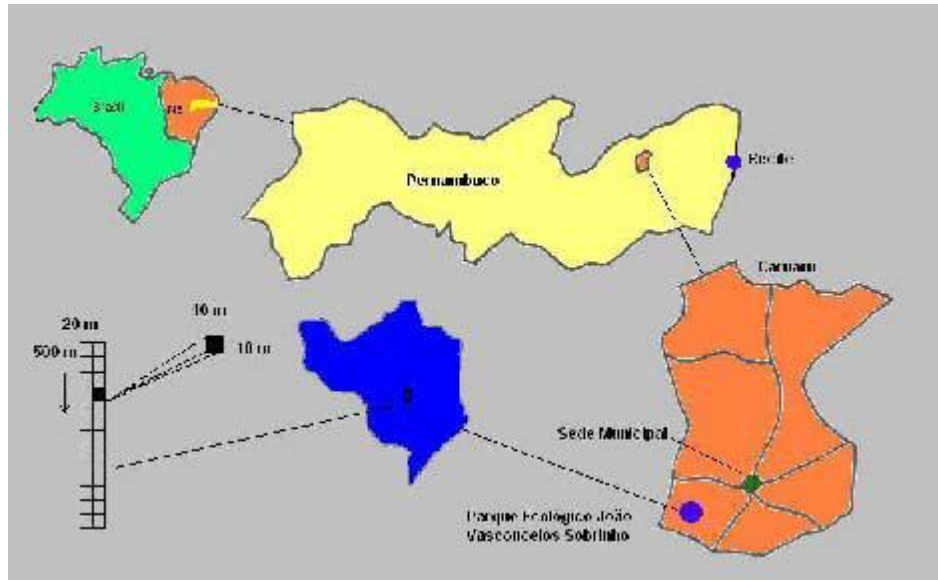


FIGURA 1: Localização geográfica da área de estudo no Parque Ecológico João Vasconcelos Sobrinho, Caruaru, Pernambuco – Brasil (Tavares, 1998).

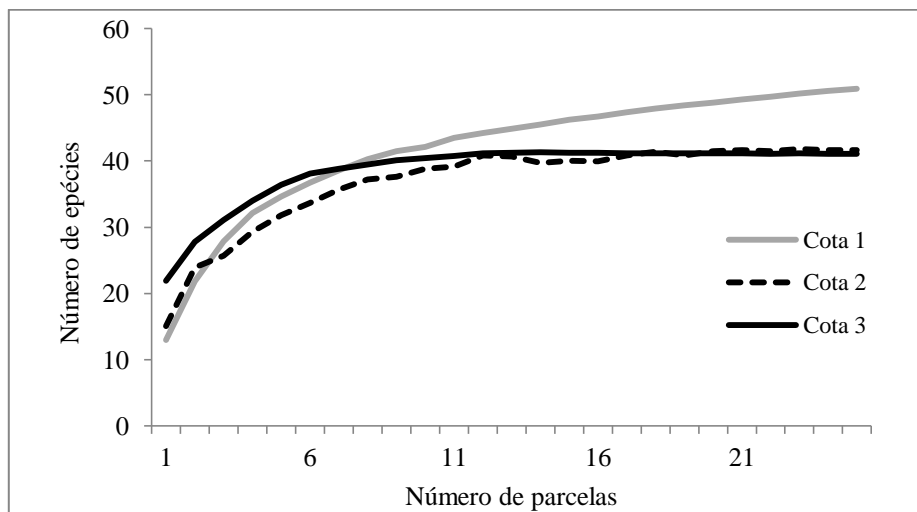


Figura 2: Curvas de rarefação baseadas em amostras, expressas como número esperado de espécies encontradas em função do número de parcelas na área estudada.

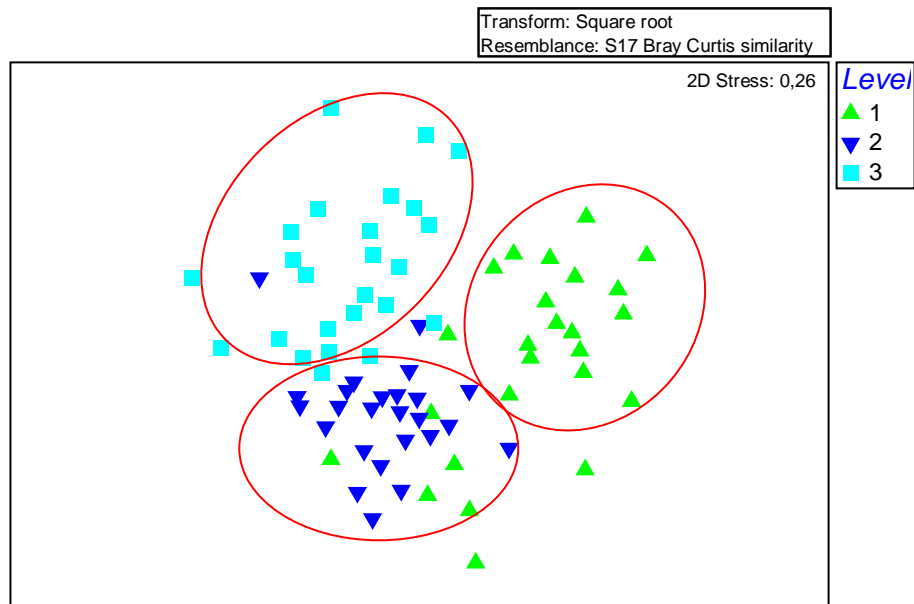


Figura 3. Diagrama de ordenação produzido pela análise NMDS baseado nos dados de abundância no fragmento estudado de Floresta Estacional Semidecidual localizados em Caruaru, PE.

**Tabela 1:** Parâmetros estruturais de cada cota altitudinal no Brejo dos Cavalos - PE, ordenadas por famílias. (N= número e indivíduos, DoA= dominância absoluta (%), AB= área basal (%)).

FAMILIA/Espécie	Cota 1			Cota 2			Cota 3			AB TOTAL
	N	DoA	AB	N	DoA	AB	N	DoA	AB	
<b>ANACARDIACEAE</b>										
<i>Anacardium occidentale</i> L.	4	5,45	0,35	-	-	-	-	-	-	0,35
<i>Tapiriraguianensis</i> Aubl.	71	45,48	1,27	101	54,84	0,9	101		1,01	3,18
<i>Thyrsodium schomburgkianum</i> Benth.	60	49,54	0,19	4	2,46	0,04	15	0,37	0,06	0,29
<b>APOCYNACEAE</b>										
<i>Aspidosperma</i> sp.	-	-	-	1	7,18	0,11	-	-	-	0,11
<b>ARALIACEAE</b>										
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyer. & Frodin	-	-	-	3	0,41	-	4	0,07	0,01	0,01
<b>ARECACEAE</b>										
<i>Attalea oleifera</i> Barb. Rodr.	1	2,4	0,15	-	-	-	2	0,02	-	0,15
<b>BORAGINACEAE</b>										
<i>Cordia sellowiana</i> Cham	2	1,68	0,1	2	0,19	0,18	12	5,19	1,34	1,62
<b>CECROPIACEAE</b>										
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	22	11,89	0,77	4	5,56	0,09	-	-	-	0,86
<b>CLUSIACEAE</b>										
<i>Clusia dardanoi</i> G. Mariz & Maguire	3	0,44	0,02	29	6,89	0,11	18	12,8	0,09	0,22
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Pers.	8	0,32	0,02	-	-	-	5	0,12	0,02	0,04
<b>COMBRETACEAE</b>										
<i>Buchenavia capitata</i> Eichl.	-	-	-	1	9,72	0,16	-	-	-	0,16
<b>CRYSOBALANACEAE</b>										
<i>Licania octandra</i> Kuntze	-	-	-	-	-	-	1	0,01	0,01	0,01

<b>ERYTHROXYLACEAE</b>										
<i>Erythroxylum mucronatum</i> Benth.	1	0,04	-	6	1,91	0,03	2	0,06	0,01	0,01
<b>Euphorbiaceae</b>										
<i>Mabea occidentalis</i> Benth	-	-	-	-	-	-	6	0,22	0,03	0,03
<b>FABACEAE</b>										
<i>Albizia polycephala</i> (Benth.) Killip. ex Record	1	1,35	0,08	11	21,03	0,34	6	0,06	0,01	0,43
<i>Andira fraxinifolia</i> Benth.	1	0,03	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Andira nitida</i> Mart. ex Benth.	2	0,19	0,01	1	1,68	0,02	2	1,26	0,22	0,25
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	-	-	-	-	-	-	1	0,01	-	-
<i>Ingasp.</i>	32	7,31	0,47	1	0,11	-	3	0,35	0,06	0,53
<i>Machaerium hirtum</i> (Vell.) Stellfeld	2	0,07	-	7	2,38	0,22	3	0,35	0,03	0,25
<i>Ormosia fastigiata</i> Tul.	13	5	0,32	28	63,67	1,05	8	0,97	0,17	1,54
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	1	1,11	0,07	-	-	-	-	-	-	0,07
<i>Pterocarpus violaceus</i> Voguel	-	-	-	-	-	-	2	1,59	0,28	0,28
<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i> (Willd.) Hochr	8	9,47	0,61	9	18,62	0,3	8	9,02	1,96	2,87
<i>Swartzia pickellii</i> Killip. ex. Ducke	5	18,59	1,2	11	77,42	1,27	3	2,51	0,45	2,93
<b>LAURACEAE</b>										
<i>Nectandra cuspidata</i> (Ness & Mart) Ness.	16	8,84	0,57	3	0,6	-	17	7,22	0,42	0,92
<i>Ocotea gardneri</i> Mez.	-	-	-	-	-	-	6	0,63	0,11	0,11
<i>Ocotea glomerata</i> (Ness.) Mez	32	4,81	0,32	37	34,24	0,56	45	3,41	0,62	1,5
<b>MALPIGHIACEAE</b>										
<i>Byrsonima crispera</i> A. Juss.	1	1,59	0,1	-	-	-	-	-	-	0,1
<i>Byrsonima sericea</i> DC	46	45,48	2,95	63	224,3	3,97	17	5,35	0,91	7,83
<b>MALVACEAE</b>										
<i>Eriotheca arenulata</i> A. Robyns	8	49,54	3,21	40	255,91	4,22	23	9,73	4,82	12,2
<b>MELASTOMATACEAE</b>										
<i>Miconia munutiflora</i> (Bonpl.) DC.	-	-	-	7	2,38	0,03	15	1,37	0,25	0,28
<b>MELIACEAE</b>										
<i>Cedrela fissilis</i> Vell	4	0,7	0,04	-	-	-	2	1,63	0,29	0,33
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	13	2,28	0,14	2	0,22	-	7	0,13	0,02	0,16
<b>MORACEAE</b>										
<i>Artocarpus heterophyllus</i> Lam.	40	20,33	1,26	21	29,37	0,48	-	-	-	1,74
<i>Ficus cf. maxima</i> P. Miller	-	-	-	-	-	-	3	2,5	0,45	0,45
<b>MYRSINACEAE</b>										
<i>Rapanea guianensis</i> Aubl.	1	0,09	-	2	0,38	-	-	-	-	-
<b>MYRTACEAE</b>										
<i>Eugenia punicifolia</i> (Kunth) DC.	18	2,63	0,17	2	4,03	0,06	35	4,46	0,81	1,04
<i>Myrcia sylvatica</i> (G. Mey) DC.	9	1,22	0,07	29	5,96	0,09	9	0,19	0,03	0,19
<b>NYCTAGINACEAE</b>										
<i>Guapira laxiflora</i> (Choisy) Lundell	15	5,88	0,38	19	21,1	0,35	51	6,76	1,23	1,96
<b>PODOCARPACEAE</b>										
<i>Podocarpus sellowii</i> Klotzsch	-	-	-	1	0,11	-	10	3,99	0,72	0,72
<b>RUBIACEAE</b>										

<i>Coffea arabica</i> L.	2	0,06	-	2	0,22	-	3	0,04	-	-
<i>Genipa americana</i> L.	1	0,43	0,02	3	0,37	-	2	0,22	0,04	0,06
<i>Palicourea crocea</i> (Sw.) Roem&Schult.	2	0,07	-	1	0,11	-	3	0,07	0,01	0,01
<b>RUTACEAE</b>										
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	3	0,2	0,01	-	-	-	6	0,91	0,16	0,17
<b>SALICACEAE</b>										
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	31	2,47	0,16	30	12,78	0,21	12	0,45	0,03	0,4
<b>SAPINDACEAE</b>										
<i>Talisia esculenta</i> (A. St.-Hil)	1	0,03	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>SAPOTACEAE</b>										
<i>Micropholis</i> sp.	-	-	-	5	6,28	0,1	21	6,57	1,69	1,79
<b>SIMAROUBACEAE</b>										
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	4	5,9	0,38	6	32,04	0,52	2	1,52	0,27	1,17
<b>VERBENACEAE</b>										
<i>Cytherexylon</i> sp.	3	2,65	0,17	-	-	-	-	-	-	0,17
<b>INDETERMINADA</b>										
Morfoespecie1	4	0,58	0,03	1	0,7	0,01	-	-	-	0,04
Morfoespecie2	1	0,62	0,04	-	-	-	2	0,06	0,01	0,05
Morfoespecie3	4	0,62	0,04	1	0,11	-	-	-	-	0,04
Morfoespecie4	1	0,06	-	6	8,16	0,13	7	1	0,18	0,31
Morfoespecie5	1	0,03	-	-	-	-	-	-	-	-
Morfoespecie6	2	0,22	0,01	-	-	-	-	-	-	0,01

Tabela 2: Valores dos parâmetros estruturais com base no teste de Tukey, para cada cota altitudinal.

Parâmetros Estruturais	Cota 1	Cota 2	Cota 3
Número de espécies	44	37	41
Número de famílias	22	24	25
Densidade (ind.ha <sup>-1</sup> )	780.68b	3069.53a	278.37c
Área basal total (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	300.06 ± 300.82	311.20 ± 357.39	382.65 ± 320.0
Dominância absoluta	245.29	924.83	83.10
Diâmetro – médio (cm)	14.03 ± 4.03	13.72 ± 3.88	14.58 ± 4.21
Altura – média (m)	12.43 ± 3.59	10.23 ± 2.04	13.86 ± 2.22
Equabilidade (J)	0.79	0.78	0.82
Diversidade (H')	3.02a	2.84c	2.99b

Tabela 3: Comparação pareada (*pairwisetest*) da Análise de Similaridade (ANOSIM) entre as cotas altitudinais. Nível de significância de  $p < 0,01$  segundo correção por critério de Bonferroni.

Áreas	t	p
1 x 2	3,33	0,0001
1 x 3	3,20	0,0001
2 x 3	2,93	0,0001

Tabela 4: Análise de porcentagem de similaridade (SIMPER) para os táxons responsáveis pela diferença observada entre as faixas altitudinais.

ESPÉCIES	Abund. Med. %	Contrib %	Cum %
<b>GRUPO I</b>			
<i>Tapiriraguianensis</i> Aubl.	0.88	17.04	17.04
<i>Thyrsodiumschomburgkianum</i> Benth.	0.72	11.02	28.06
<i>Ingasp.</i>	0.72	10.87	38.94
<i>Cecropiapachystachya</i> Trécul	0.68	9.96	48.59
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	0.64	8.76	57.65
<i>Artocarpusheterophyllus</i> Lam	0.64	8.59	66.23
<i>Ocoteaglomerata</i> (Ness.) Mez	0.56	6.64	72.88
<i>Bysonimasericea</i> DC.	0.56	6.35	79.23
<i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC.	0.44	3.68	82.90
<i>Nectandracuspidata</i> (Ness& Mart) Ness.	0.40	3.19	86.09
<i>Guareamacrophylla</i> Vahl	0.36	2.64	88.72
<i>Guapira laxiflora</i> (Choisy) Lundell	0.36	2.38	91.11



<b>GRUPO II</b>	<b>Abund. Med.</b>	<b>Contrib %</b>	<b>Cum %</b>
	<b>%</b>		
<i>B. sericea</i>	0.92	14,31	14.31
<i>T. guianensis</i>	0.92	14.26	28.57
<i>O. glomerata</i>	0.88	13.04	41.60
<i>C. sylvestris</i>	0.80	10.42	52.02
<i>Eriothecacrenulaticalyx</i> A. Robyns	0.72	8.10	60.12
<i>Myrciasilvicata</i> (G. Mey) DC.	0.68	7.62	67.74
<i>Ormosiafastigiata</i> Tul.	0.68	7.62	75.35
<i>Clusiadardanoi</i> G. Mariz & Maguire	0.60	5.84	81.19
<i>Guapira laxiflora</i> (Choisy) Lundell	0.56	4.93	86.12
<i>Artocarpusheterophyllus</i> Lam.	0.62	4.20	90.32

<b>GRUPO III</b>	<b>Abund. Med.</b>	<b>Contrib %</b>	<b>Cum %</b>
	<b>%</b>		
<i>T. guianensis</i>	0.92	17.64	17.64
<i>O. glomerata</i>	0.84	14.36	31.99
<i>G. laxiflora</i>	0.76	12.07	44.06
<i>E. crenulaticalyx</i>	0.68	9.02	53.08
<i>E. puniceifolia</i>	0.60	7.29	60.37
<i>Michropholis</i> sp.	0.52	4.99	65.36
<i>Miconoiaminutiflora</i>	0.48	4.72	70.08
<i>N. cuspidata</i>	0.44	3.77	73.86
<i>C. dardanoi</i>	0.44	3.66	77.52
<i>B. sericea</i>	0.40	2.97	80.48
<i>T. schomburgkianum</i>	0.40	2.79	83.27
<i>C. sylvestris</i>	0.36	2.35	85.62
<i>Cordiasellowiana</i> Cham.	0.36	2.34	87.96
<i>M. sylvicata</i>	0.28	1.37	89.33
<i>Stryphnodendronpulcherrimum</i> (Willd.)	0.28	1.33	90.67
Hochr			

## ARTIGO 2

### **Atributos funcionais de espécies arbóreas em uma floresta estacional semidecidual, no Nordeste do Brasil**

**Augusto Barbosa de Queiroz\*, Antonio Pedro, Maria Jesus Nogueira Rodal, Sérgio de Faria Lopes**

**Resumo:** Agrupar as espécies em grupos funcionais pode auxiliar na compreensão das funções de uma comunidade vegetal no contexto do ecossistema. Este trabalho tem a hipótese de que é possível detectar, a partir de um conjunto de atributos selecionados, grupos funcionais coesos de plantas arbóreas ao longo de um gradiente altitudinal, no nordeste do Brasil. O dendrograma apontou a formação de quatro grupos funcionais, que foram formados ao longo do gradiente altitudinal e não foram relacionados com a altitude. O G1 composto por cinco espécies, formado por apresentarem baixa área foliar e baixa área foliar específica, neste grupo as espécies investem na proteção de folhas. O G2 formado por quatro espécies agrupou as espécies que apresentaram alta área foliar específica, alta área foliar e baixa densidade de madeira. O G3 formado por espécies que apresentaram alta densidade de madeira, valores médios de área foliar específica e baixa área foliar, composto por três espécies que apresentam crescimento relativamente lento. O G4 formado por espécies que apresentaram alta densidade de madeira, alta área foliar específica e alta área foliar. A formação dos grupos funcionais foi satisfatória ao representar o papel desempenhado pelo conjunto de espécies com semelhantes características na floresta.

**Palavras-chave:** altitude, área foliar, área foliar específica, densidade de madeira, tipos funcionais de plantas.

---

<sup>1</sup> Laboratório de Ecologia Vegetal – LEVe; Universidade Estadual da Paraíba, Departamento de Biologia. CEP 58428-500, Campina Grande, PB, Brasil

\*email: [abqueiroz@gmail.com](mailto:abqueiroz@gmail.com)

## INTRODUÇÃO

A ecologia funcional permite agrupar espécies de plantas para compreender os processos em ecossistemas. Os tipos funcionais se baseiam em características morfológicas, anatômicas e fisiológicas, associadas às respostas das plantas ao ambiente (Petchey & Gaston, 2006). A descrição de comunidades vegetais, relacionando formas com o ambiente baseia-se na observação de que fatores físicos e biológicos do meio são determinantes da fisionomia da vegetação. O ambiente funciona como um filtro, removendo as espécies que não apresentam determinada adaptação. A presença e abundância das espécies podem ser interpretadas como uma resposta à variação dos fatores. (Díaz *et al.* 1992).

Apesar da grande variabilidade dos traços funcionais entre as espécies, a sobreposição de nichos é muito comum em comunidades vegetais tropicais. Isso significa que espécies coexistentes podem ser funcionalmente similares (Walker 1992). Assim, o aumento na riqueza de espécies não é, necessariamente, proporcional ao aumento da diversidade funcional (Mouillot *et al.* 2005). Estudos envolvendo traços funcionais em plantas normalmente comparam as médias dos atributos funcionais entre espécies (Albert *et al.* 2011). O enfoque da ecologia funcional se baseia em que certos caracteres do fenótipo do organismo – chamados traços funcionais – influem, e por sua vez respondem, aos processos ecossistêmicos. Um traço concede informação da função que uma espécie desempenha no ecossistema, e de sua resposta a um determinado fator ambiental (Lavorel & Garnier 2001).

As características foliares estão diretamente relacionadas a processos ecossistêmicos, como produtividade e decomposição, devido a sua capacidade de influenciar a intensidade de fluxos de carbono e nutrientes e os estoques de biomassa nos ecossistemas (Díaz *et al.* 2004). A caracterização de espécies a partir de características foliares pode fornecer indicativos das estratégias ecológicas apresentadas pelas diferentes espécies em uma dada comunidade (Garnier *et*

*al.* 2004; Díaz *et al.* 2001). Vários estudos têm proposto um grupo de traços morfo-funcionais que se revelam como preditores independentes de um comportamento ecológico das espécies (Westoby *et al.* 2002). Entre estes, quatro têm recebido maior atenção pela fácil mensuração e interpretação: (a) área foliar específica; (b) altura máxima; (c) a densidade de madeira e (d) massa da semente. A área foliar específica (AFE) é um importante determinante da taxa de crescimento, porque uma maior AFE, indica uma maior área para a captura de luz por unidade de massa (Lambers & Poorter 1992).

A densidade de madeira representa a biomassa investida por unidade de volume de madeira. Espécies com madeira densa tendem a ser constituídas de pequenas células com paredes espessas e espaço intercelular limitado, produzindo menor volume por unidade de biomassa e consequentemente, apresentam menores taxas de crescimento, maior resistência à quebra e menor suscetibilidade a patógenos, o que aumenta as taxas de sobrevivência (Muller-Landau 2004; King *et al.*, 2006).

## OBJETIVO GERAL

Utilizando o enfoque da diversidade funcional, o presente estudo pretende identificar e caracterizar tipos funcionais de plantas, dentro de um gradiente altitudinal agrupados de acordo com um conjunto de atributos foliares e da madeira. Baseados na hipótese, de que é possível detectar, a partir de um conjunto de atributos selecionados, grupos funcionais coesos de plantas arbóreas ao longo de um gradiente altitudinal.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Área de Estudo

Vide Capítulo 1

### Seleção das espécies e indivíduos

A seleção das espécies foi feita utilizando o IVC (Índice de Valor de Cobertura), selecionando as espécies que representaram  $\geq 70\%$  da densidade e da biomassa em cada cota altitudinal, a partir do levantamento fitossociológico da área estudada (dados não publicados)(Tabela 1). Segundo Cornelissen *et al.* (2003), as espécies mais representativas de uma comunidade podem ser consideradas aquelas que sumarizam cerca de 70-80% da abundância total da comunidade. Os traços funcionais foram avaliados em indivíduos adultos que não apresentassem grandes indícios de ataques por herbívoros ou patógenos, a partir dos critérios de seleção de indivíduos e mensuração dos traços funcionais propostos por Cornelissen *et al.* (2003).

### Traços funcionais

Para cada indivíduo foi medida três características funcionais relativos ao funcionamento da comunidade: área foliar, área foliar específica e densidade da madeira. Para cada espécie foram coletadas 50 folhas jovens, totalmente expandidas, totalizando cinco indivíduos, em cada cota altitudinal. Mantivemos as folhas em sacos plásticos, para evitar a perda de água e deterioração. No laboratório, medimos a massa fresca, em seguida as folhas foram digitalizadas no Imaje J (Rasband 2004) para determinação da área foliar (AF). As folhas foram secas em estufa a 80° C por 72 horas, e em seguida, tiveram seu conteúdo de massa seca foliar (MSF) mensuradas. A área foliar específica (AFE) foi calculada através da razão  $AF (mm^2) / MSF (mg)$ . O uso da unidade  $mm^2 \cdot mg^{-1}$  para a AFE seguiu a padronização sugerida por Cornelissen *et al.* (2003), e utilizada pela maioria dos estudos. Medimos a espessura do limbo foliar com o paquímetro, evitando as nervuras principais das folhas. Nas espécies com folhas compostas, os atributos foliares foram calculados para a folha como um todo, e não entre folíolos. Segundo Hulshof & Swenson (2010), a variabilidade entre os folíolos é muito maior que entre as folhas e entre os indivíduos da espécie, e por isso, deve ser avaliada para a folha como um todo.

Para a densidade de madeira, a coleta seguiu o modelo proposto por Truguilho *et al.* (1990) no qual selecionamos cinco indivíduos de cada espécie, dos quais foram extraídos segmentos de 10

cm de seções dos caules (cerne). No laboratório, as amostras foram imersas em água, por cinco dias até a saturação completa. Finalizada esta etapa, cada peça foi mantida em descanso por um período de 5-10 minutos para que o excesso de água da saturação pudesse escorrer. O volume das amostras foi medido pelo deslocamento do líquido, sendo cada amostra colocada em um recipiente contendo água a um volume conhecido. A diferença entre volume final (após adicionar a amostra no recipiente) e volume inicial indicou o volume da amostra. Em seguida, as amostras foram depositadas em sacos de papel identificados e depositadas em estufa a 72° C, por 96 horas para secagem do material e depois pesadas em uma balança de precisão, sendo obtida a massa seca. A densidade da madeira foi calculada a partir da razão entre massa seca (g) e volume (cm<sup>3</sup>).

#### Análises dos dados

Para comparação das médias dos atributos funcionais – área foliar específica – entre as espécies co-ocorrentes ao longo do gradiente altitudinal, foi utilizado o Teste t de Student, visando assim detectar se houve inferência ao longo do gradiente. A análise dos dados com correlação a fim de obter diferentes *insights* que facilitaram a interpretação das informações obtidas, para avaliar as interações interespecíficas entre os traços. Os testes foram realizados com o auxílio do programa BioEstat 5.3.

Inserimos os atributos coletados dos caracteres funcionais das espécies em matriz, onde as espécies eram as linhas e os caracteres as colunas. Para padronizar as características mensuradas transformamos os valores obtidos em  $\text{Log } x+1$ , e em seguida normalizados. Aplicamos o coeficiente de distância euclidiana na matriz, para ordenar os atributos das espécies de acordo com a sua similaridade funcional. Este método produz uma representação gráfica da similaridade entre amostras em pequeno número de dimensões (Henderson & Seaby 2008). Esta análise foi realizada com o auxílio do Primer 6 + Permanova.

## RESULTADOS

A partir do IVC, foram selecionadas 18 espécies, totalizando 1177 indivíduos que representaram 80% da biomassa total da comunidade. Dentre as espécies selecionadas, quatro espécies foram comuns às três cotas altitudinais: *Byrsonima sericea*, *Eriotheca crenulicalyx*, *Ocotea glomerata*, *Tapirira guianensis*.

Na primeira cota, *Eriotheca crenulicalyx* foi a espécie que apresentou o maior valor médio de SLA ( $25,52 \text{ mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1} \pm 5,57$ ), seguido de *Tapirira guianensis* ( $18,80 \text{ mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1} \pm 10,10$ ) e *Casearia silvestres* ( $18,42 \text{ mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1} \pm 3,73$ ). Na segunda cota, a espécie que apresentou o maior valor médio de SLA foi *Swartzia pickelli* ( $39,83 \text{ mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1} \pm 2,58$ ), seguida por *Tapirira guianensis* ( $26,11 \text{ mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1} \pm 4,12$ ) e *Casearia silvestres* ( $19,60 \text{ mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1} \pm 2,05$ ). Na terceira cota as espécies que apresentaram os maiores valores de SLA, foram: *Tapirira guianensis* ( $21,18 \text{ mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1} \pm 1,97$ ), *Cordiasellowiana* ( $13,33 \text{ mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1} \pm 3,69$ ) e *Ocotea glomerata* ( $11,95 \text{ mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1} \pm 1,28$ ) (Tabela 2).

O teste t de Student realizado para o atributo área foliar específica entre as espécies comuns das três cotas apresentou diferença significativa para *B.sericea* ( $t= 8.956$ ;  $p < 0,05$ ), *E. crenulicalyx* ( $t= 4,77$ ;  $p < 0,05$ ), *O. glomerata* ( $t=14,76$ ;  $p < 0,05$ ) e *T. guianensis* ( $t=12,71$ ;  $p < 0,05$ ) (Figura 1). A correlação entre SLA x DM, não foi significativa ( $r= 0,22$ ;  $p > 0,05$ ).

Ao observamos a tabela 3, verifica-se que as espécies foram caracterizadas em A e B, com base na densidade de madeira, a qual variou de  $0,24 - 1,16 \text{ g/cm}^3$ . Dentro da categoria A, *Casearia silvestres* e *Thyrsodium schomburgkianum* apresentaram os maiores valores absolutos de densidade de madeira, enquanto que, *Guapira laxiflora* e *Cecropiapachystachya*, na categoria B, os menores valores.

O dendrograma formado a partir da análise de agrupamento por média de grupo (UPGMA) determinou a formação de quatro grupos funcionais (Figura 2), os grupos formados não possuem relação com a altitude ( $r= 0,03$ ;  $p > 0,05$ ), e estão distribuídos ao longo do gradiente altitudinal independente das cotas.

O grupo 1, foi formado por cinco espécies, sendo *Swartziapickelli*, *Guapira laxiflora*, *Podocarpus sellowi*, *Byrsonima sericea*, *Inga* sp., caracterizadas por uma baixa densidade de madeira, baixa área foliar específica e baixa área foliar. O grupo 2, possui espécies alta área foliar específica, baixa densidade de madeira e alta área foliar, composto por *Ocotea glomerata*, *Cordia sellowiana*, *Artocarpus heterophyllus* e *Nectandra cuspidata*. O grupo 3, formado por três espécies com alta densidade de madeira, valores médios de área foliar específica e baixa área foliar, composto por *Micropholis* sp., *Eugenia puniceifolia*, *Thyrsodium schomburgkianum*. O grupo 4, formado por seis espécies, *Tapirira guianensis*, *Ormosia fastigiata*, *Eriotheca crenulaticalyx*, *Cecropia pachystachya*, *Styphnodendron pulcherrimum* e *Casearia silvestris*, agrupadas por uma alta densidade de madeira, alta área foliar específica e alta área foliar.

## DISCUSSÃO

Dentre as espécies comuns ao longo do gradiente altitudinal, *B. sericea*, *E. crenulaticalyx*, *O. glomerata*, *T. guianensis* apresentaram diferença na área foliar específica ao longo do gradiente, comprovando que estas espécies apresentaram plasticidade ao ambiente que estão inseridas. A variabilidade dos traços foliares entre as espécies foi observada em diversos estudos (Westoby *et al.* 2002; Hulshof & Enquist 2010). Cianciaruso *et al.* (2009) reafirmam a importância da variação dentro de uma mesma espécie para o funcionamento da comunidade. A variação intraespecífica dos atributos aumenta a similaridade funcional das espécies e a competição (Laughlin *et al.* 2012).

A área foliar específica mostra um comportamento independentemente da densidade da madeira, uma vez que não encontra-se correlacionado. A correlação inconsistente de AFE e DM, são encontrados na literatura, que reflete um *trade-off* entre crescimento rápido e sobrevivência na sombra. Wright *et al.* (2007) afirmam que a AFE diminui substancialmente com o aumento da DM. Essa relação pode ser explicada pelo tamanho e forma dos sistemas hidráulicos das espécies, pois folhas maiores que exigem mais seiva, raramente coexistem com madeiras densas que a conduzem com menor intensidade (Coomes *et al.* 2008).



Neste estudo, a AFE variou de 9,75 mm<sup>2</sup>.mg<sup>-1</sup> a 39,83 mm<sup>2</sup>.mg<sup>-1</sup>. Kattge *et al.* (2011) compilaram dados de alguns traços funcionais de plantas em todo o mundo e encontraram valores de SLA que variam de 3 mm<sup>2</sup>.mg<sup>-1</sup> a 100 mm<sup>2</sup>.mg<sup>-1</sup>. Estes resultados realçam a grande riqueza funcional das florestas estacionais semidecíduais perante as outras comunidades vegetais.

Wright *et al.* (2004) comentam que o comportamento fisiológico apresentado por espécies de alta densidade de madeira é típico de locais com baixa disponibilidade de recursos. A categoria (A) representou um maior número de espécies neste estudo. Plantas que apresentam alta densidade de madeira detêm um forte suporte mecânico. O aumento na resistência do caule para garantir condutividade hidráulica e evitar a cavitação resulta no aumento do custo energético para a construção de paredes de vasos mais espessos, tendo como consequência um maior uso de carbono, diminuindo assim, a quantidade da produção metabólica alocada para o crescimento vertical (Swenson & Enquist 2007)

Através da análise de agrupamento, esperavamos encontrar uma relação positiva entre os grupos funcionais e a altitude, assim como foi encontrado por Queiroz *et al.* (dados não publicados) na mesma área de estudo, a formação de grupos florísticos foram relacionados com a cota altitudinal que estavam inseridos. Mesmo com a pequena variação altitudinal, os autores detectaram modificações na composição e diferenças na estrutura das comunidades, fato que não foi evidenciado na formação de grupos funcionais. O gradiente altitudinal não agiu como um filtro ecológico promovendo prioritariamente a coexistência de espécies que são ecologicamente similares. Isso apóia uma das maiores premissas da teoria neutra de biodiversidade, na qual a dispersão é altamente associada à composição e diversidade as espécies, explicando a alta diversidade de espécies nas regiões tropicais (Hubbell 2001).

O grupo 1, se caracteriza por conter espécies com baixos valores de área foliar e área foliar específica, ou seja, estas espécies tendem a alocar elevadas quantidades de energia na proteção das folhas. O grupo, se caracteriza por possuir uma maior inversão em defesa e longevidade foliar

(Cornelissen *et al.* 2003). Geralmente a baixa área foliar específica, é comum em espécies de crescimento lento, devido a alta densidade foliar (Poorter *et al.* 2008), que é causada por uma alta espessura foliar. De acordo com Poorter *et al.* (2008), algumas espécies sobrevivem por mais tempo ao economizar nos investimentos em área foliar específica. A baixa densidade de madeira, se deve principalmente a pouca inversão de recursos e reservas sobre estruturas permanentes como caules e ramos. Um exemplo desta espécie é *G. laxiflora* (0,24 g/cm<sup>3</sup>). Segundo Roderick (2000) e Santiago *et al.* (2004) a baixa densidade de madeira pode ser produto de uma elevada taxa de crescimento nesta espécie.

O grupo 2, apresentou os maiores valores de área foliar específica. O aumento na área foliar específica esta frequentemente relacionado ao aumento de N foliar (maior concentração da enzima Rubisco, principal enzima da fotossíntese) e da capacidade fotossintética por unidade de biomassa investida (Reich *et al.* 2003)

O grupo 3, é caracterizado por apresentar um conjunto de espécies com atributos de espécies conservativas. Esse grupo exibe uma baixa área foliar e valores intermediários de área foliar específica. Entre as espécies com alta densidade de madeira dentro deste grupo destaca-se *T. schomburgkianum* (0,69 g/cm<sup>3</sup>). O alto valor de densidade de madeira, sugere que o conjunto de espécies que forma este grupo mantém uma taxa de crescimento lenta com uma baixa área foliar, característico de espécies conservativas.

O grupo 4, está representando por espécies de folhas grandes, que demandam uma grande recepção de luz. São espécies que adquirem recursos rapidamente, pois crescem rápido e tendem a dominar os primeiros estágios de sucessão (Reich *et al.* 1999; Garnier *et al.* 2004). Espécies com crescimento rápido retiram nutrientes do solo mais rapidamente do que espécies de crescimento lento (Lamber *et al.* 2008). Sabendo que a maior parte dos nutrientes é liberada aos poucos pela decomposição da matéria orgânica do solo (Eyre 1968), leva vantagem a planta que retirar mais

rapidamente os nutrientes que chegam ao solo. Esse é um exemplo de como a competição pode levar a convergência de atributos funcionais.

## **CONCLUSÕES**

Com isso podemos concluir que a variação intraespecífica das espécies independente do agrupamento, pode estar relacionada com o seu nicho ecológico. Em relação ao agrupamento funcional, a pouca variação altitudinal não consegue refletir em uma formação de grupos funcionais diferenciados ao longo do gradiente altitudinal, mas a formação de grupos distribuídos no ambiente independente da cota altitudinal. Estudos desse tipo são de grande importância para a compreensão da plasticidade das espécies, bem como a coexistência entre elas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBERT, C. H.; GRASSIEN, F.; SCHURR, F. M.; VIEILLEDENT, G.; VIOLLE, C. 2011. When and how should intraespecific variability be considered en trait-based plant ecology? Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 13: 217-225.
- CORNELISSEN, J. H. C., LAVOREL, S., GARNIER, E. *et al.* 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 51: 335-380.
- COOMES, D. A.; HEATHCOTE, S.; GODFREY, E. R.; SHEPHERD, J. J.; SACK, L. Scaling of xylem vessels and veins within the leaves of oak species. **Biological Letters**, v.4, p.302-306, 2008.
- DÍAZ, S.; ACOSTA, A.; CABIDO, M. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. Journal of Vegetation Science, v.3, p.689-696, 1992.
- DÍAZ, S., CABIDO, M., 2001. Vive la différence. Plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends in Ecology and Evolution 16, 646–655.
- GARNIER, E.; CORTEZA, J.; BILLÈS, G.; NAVAS, M. L., ROUMET, C.; DEBUSSCHE, M.; LAURENT, G.; BLANCHARD, A.; AUBRY, D.; BELLMANN, A.; NEILL, C.; TOUSSAINT, J. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. Ecology 85(9) 2630-2637. 2004.
- HUBBELL, S. 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- HULSHOF, C. M.; SWENSON, N. G. 2010. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. Functional Ecology 24: 217-223.

- KATTGE *et al.* 2011. TRY – a global database of plant functional traits. *Global Change Biology* 17(9): 2905-2935.
- KING, D. A.; DAVIES, S. J.; TAN, S.; SUPARDI, M. N. N. 2006. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, v.94, p.670-680, 2006.
- LAMBERS, H., AND H. POORTER.1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 23:187–261.
- MOUILLOT, D., MASON, N. W. H., DUMAY, O. *et al.* 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. / *Oecologia* 142: 353/359
- MULLER-LANDAU, H.C. 2004. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees.*Biotropica*, 36(1):20-32.
- PETCHEY, O.L. & GASTON, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* 9(6):741-758.
- POORTER, L., WRIGHT, S. J., PAZ, H. *et al.* 2008. Are functional traits good predictor of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. **Ecology**, 89(7): 1908-1920.
- REICH, PB; ELLSWORTH, DE; WALTERS, MB; VOSE, JM; GRESHAM, C; VOLIN, JC; BOWMAN,W.1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80(6)1955- 1969.
- REICH, P. B; WRIGHT, I. J.; CAVENDER-BARES, J. CRAINE, J. M. OLEKSYN, J.; WESTOBY, M.; WALTERS, M. B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164: S143-s164.

- RODERICK , ML. 2000. On the measurement of growth with applications to the modelling and analysis of plant growth. *Functional Ecology* 14:244-251.
- SANTIAGO, LS; GOLDSTEIN, G; MEINZER, FC; FISHER, JB; MACHADO, K; WOODRUFF, D; JONES, T. 2004. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia* 140:543-550.
- SWENSON, N. G.; ENQUIST, B. J. 2007. Ecological and evolutionary determinants of key plant functional trait: Wood density and its community – wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* 94: 451-459.
- TRUGILHO, P.F., SILVA, D.A., FRAZÃO, F.J.L. & MATOS, J.L.M. 1990. Comparação de métodos de determinação da densidade básica em madeira. *Acta Amazonica* 20:307-319.
- WALKER, B. H. 1992. Biodiversity and Ecological Redundancy. *Conservation Biology* 6: 19-23
- WESTOBY, M.; FALSTER, D. S.; MOLES, A. T.; VESK, P. A.; WRIGHT, I. J. 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125 – 159
- WRIGHT, I. J.; ACKERLY, D. D.; BONGERS, F.; HARMS, K. E.; IBARRA-MANRÍQUEZ, G.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; MAZER, S. J.; MULLER-LANDAU, H. C.; PAZ, H.; PITMAN, N. C. A.; POORTER, L.; SILMAN, M.; VRIESENDORP, C. F.; WEBB, C. O.; WESTOBY, M.; WRIGHT, S. J. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation. in seven Neotropical Forests. *Annals of Botany*, v.99, p.1003-1015, 2007.

## ANEXOS

Tabela 1: Principais espécies arbóreas selecionadas para análise da diversidade funcional, a partir do cálculo do (IVC) em uma floresta estacional semidecidual, no Parque João Vasconcelos Sobrinho, Caruaru, Pernambuco. Ni: número de indivíduos; DR: densidade relativa; DoR: dominância relativa; IVC: índice do valor de cobertura.

<b>Espécies</b>	<b>Ni</b>	<b>DR</b>	<b>DoR</b>	<b>IVC</b>
<i>Tapiriraguianensis</i> Aubl.	273	18.2	6.89	25.09
<i>Byrsonimasericea</i> DC.	123	8.2	16.45	24.65
<i>Eriothecacrenulaticalyx</i> A. Robyns	71	4.73	19.89	24.62
<i>Ocotea</i> glomerata (Ness.) Mez	114	7.6	3.23	10.83
<i>Guapira laxiflora</i> (Choisy) Lundell	85	5.67	4.23	9.9
<i>Artocarpusheterophyllus</i> Lam.	62	4.13	3.91	8.04
<i>Swartziapickelli</i> Killip. Ex. Ducke	19	1.27	6.35	7.62
<i>Styphnodendronpulcherrimum</i> (Willd.) Hochr	25	1.67	5.54	7.2
<i>Ormosiafastigiata</i> Tul.	49	3.27	3.35	6.62
<i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC.	55	3.67	2.26	5.93
<i>Thyrsodiumschomburgkianum</i> Benth.	79	5.27	0.64	5.91
<i>Casearia silvestris</i> Sw.	71	4.87	0.98	5.85
<i>Nectandracuspidata</i> (Ness& Mart) Ness.	36	2.4	2.18	4.58
<i>Microphollis</i> sp.	26	1.73	2.8	4.54
<i>Cordiasellowiana</i> Cham	16	1.07	2.93	4
<i>Cecropiapachystachya</i> Trécul	26	1.73	1.86	3.6
<i>Ingasp.</i>	36	2.4	1.17	3.57
<i>Pordocarpussellowi</i> Klotzsch	11	0.73	1.57	2.31
<b>Total</b>	<b>1177</b>			<b>164.86</b>

Tabela 2: Lista em ordem alfabética das espécies ocorrentes no gradiente altitudinal, no Parque João Vasconcelos Sobrinho, Caruaru, Pernambuco. Valores de média  $\pm$  desvio padrão. AFE: área folia específica.

<b>Espécies</b>	<b>AFE (mm<sup>2</sup>.mg<sup>-1</sup>)</b>		
	<b>Cota 1</b>	<b>Cota 2</b>	<b>Cota 3</b>
<i>Artocarpusheterophyllus</i>	13,47 $\pm$ 3,64	-	-
<i>Byrsonimasericea</i>	6,75 $\pm$ 1,72	10,49 $\pm$ 2,05	9,13 $\pm$ 0,60
<i>Casearia silvestris</i>	18,42 $\pm$ 3,73	19,60 $\pm$ 2,05	-
<i>Cecropiapachystachya</i>	7,76 $\pm$ 3,19	-	-

<i>Cordiasellowiana</i>	-	-	13,33 ± 3,69
<i>Eriotheacrenulaticalyx</i>	25,52 ± 5,57	4,74 ± 1,46	7,16 ± 3,69
<i>Eugenia puniceifolia</i>	-	-	-
<i>Guapira laxiflora</i>	-	-	10,61 ± 2,34
<i>Ingasp.</i>	14,31 ± 4,10	-	-
<i>Microphollissp.</i>	-	-	-
<i>Nectandracuspidata</i>	6,86 ± 2,97	-	10,31 ± 2,46
<i>Ocoteaglomerata</i>	11,48 ± 4,23	9,84 ± 2,64	11,95 ± 2,19
<i>Ormosiafastigiata</i>	-	10,74 ± 0,75	-
<i>Pordocarpussellowi</i>	-	-	7,99 ± 1,86
<i>Styphynodendronpulcherrimum</i>	-	-	7,84 ± 4,00
<i>Swartziapickelli</i>	-	39,83 ± 2,58	-
<i>Tapiriraguianensis</i>	18,80 ± 10,10	26,11 ± 4,12	21,18 ± 1,97
<i>Thyrsodiumschomburgkianum</i>	9,75 ± 4,01	-	-

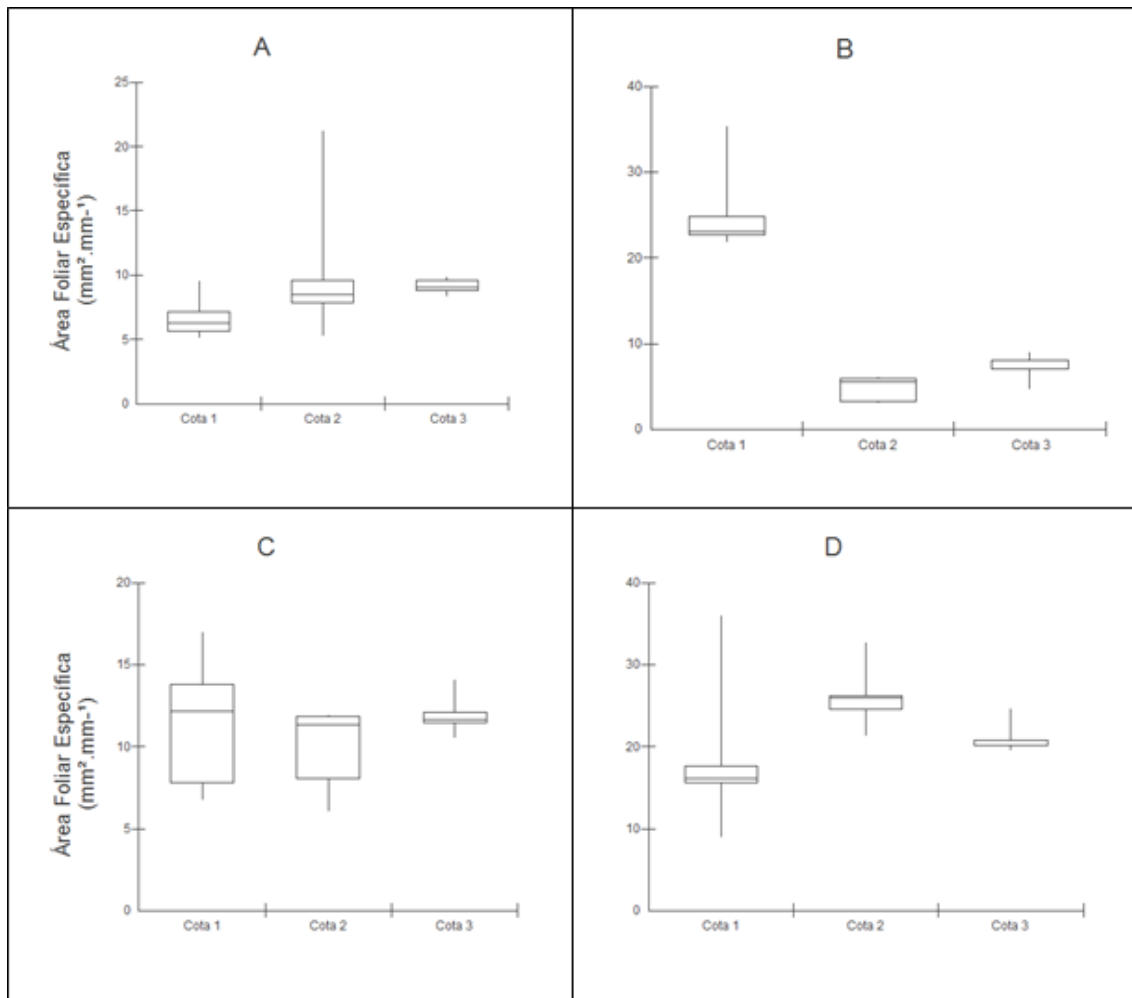




Figura 1: Área foliar específica das espécies comuns nas três cotas altitudinais, no Parque João Vasconcelos Sobrinho, Caruaru, Pernambuco. A: *Byrsonimasericea*; B: *Eriothecacrenulaticalyx*; C: *Ocoteaglomerata*; D: *Tapiriraguianensis*.

Tabela 2: Lista em ordem alfabética das espécies ocorrentes no gradiente altitudinal, no Parque João Vasconcelos Sobrinho, Caruaru, Pernambuco. Valores de média  $\pm$  desvio padrão.

Espécies	Densidade de Madeira (g/cm <sup>3</sup> )			Categoria
	Cota 1	Cota 2	Cota 3	
<i>Artocarpusheterophyllus</i>	0,44 $\pm$ 0,01	-	-	B
<i>Byrsonimasericea</i>	0,57 $\pm$ 0,06	0,56 $\pm$ 0,02	0,56 $\pm$ 0,02	A
<i>Casearia silvestris</i>	1,16 $\pm$ 0,09	1,16 $\pm$ 0,09	-	A
<i>Cecropiapachystachya</i>	0,30 $\pm$ 0,06	-	-	B
<i>Cordiasellowiana</i>	-	-	0,43 $\pm$ 0,07	B
<i>Eriothecacrenulaticalyx</i>	0,53 $\pm$ 0,26	0,41 $\pm$ 0,05	0,47 $\pm$ 0,09	A
<i>Eugenia puniceifolia</i>	-	-	0,63 $\pm$ 0,06	A
<i>Guapira laxiflora</i>	-	-	0,24 $\pm$ 0,09	B
<i>Ingasp.</i>	0,53 $\pm$ 0,06	-	-	A
<i>Microphollis</i> sp.	-	-	0,62 $\pm$ 0,05	A
<i>Nectandracuspidata</i>	0,55 $\pm$ 0,03	-	0,45 $\pm$ 0,06	A
<i>Ocoteaglomerata</i>	0,54 $\pm$ 0,02	0,45 $\pm$ 0,03	0,52 $\pm$ 0,09	A
<i>Ormosiafastigiata</i>	-	0,57 $\pm$ 0,06	-	A
<i>Pordocarpussellowi</i>	-	-	0,50 $\pm$ 0,03	A
<i>Styphnodendronpulcherrimum</i>	-	-	0,72 $\pm$ 0,13	A
<i>Swartziapickelli</i>	-	0,48 $\pm$ 0,20	-	B
<i>Tapiriraguianensis</i>	0,48 $\pm$ 0,04	0,46 $\pm$ 0,06	0,62 $\pm$ 0,09	A
<i>Thyrsodiumschomburgkianum</i>	0,69 $\pm$ 0,08	-	-	A

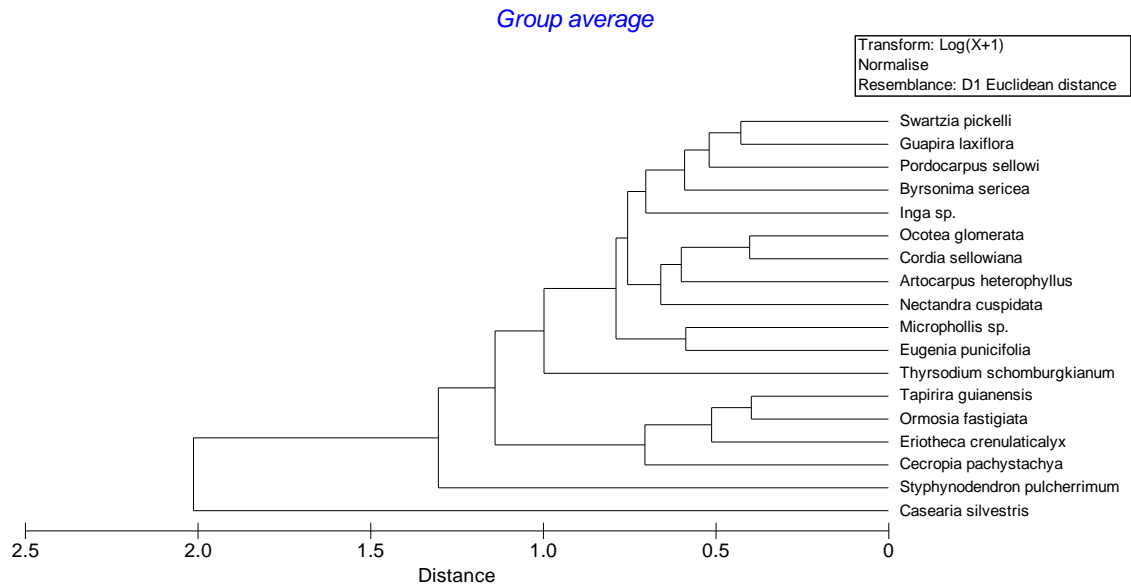


Figura 2: Análise de agrupamento das 18 espécies selecionadas no gradiente altitudinal do Parque João Vasconcelos Sobrinho, Caruaru, Pernambuco, calculada utilizando-se o coeficiente de distância euclidiana. Nesta análise foram considerados os valores médios de AFE, AF, DM das espécies. AFE: área foliar específica, AF: área foliar e DM: densidade de madeira.