



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

RUBENICE DA COSTA CORREIA ARAÚJO

**FATORES CLIMÁTICOS E EDÁFICOS DIRECIONAM A VARIAÇÃO FENOTÍPICA EM
POPULAÇÕES VEGETAIS EM AMBIENTE SEMIÁRIDO**

CAMPINA GRANDE-PB

2021

RUBENICE DA COSTA CORREIA ARAÚJO

**FATORES CLIMÁTICOS E EDÁFICOS DIRECIONAM A VARIAÇÃO FENOTÍPICA EM
POPULAÇÕES VEGETAIS EM AMBIENTE SEMIÁRIDO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Área de concentração: Ecologia Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes.

CAMPINA GRANDE-PB

2021

É expressamente proibido 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 do trabalho.

A663f Araújo, Rubenice da Costa Correia.
Fatores climáticos e edáficos direcionam a variação fenotípica em populações vegetais em ambiente semiárido [manuscrito] / Rubenice da Costa Correia Araújo. - 2021.
66 p.

Digitado.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) - Universidade Estadual da Paraíba, Pró-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa, 2021.

"Orientação : Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes, Coordenação de Curso de Biologia - CCBS."

1. *Croton blanchetianus* Baill. 2. Floresta Tropical. 3. Variáveis ambientais. 4. Ecologia vegetal. I. Título

21. ed. CDD 581.7

RUBENICE DA COSTA CORREIA ARAÚJO

**FATORES CLIMÁTICOS E EDÁFICOS DIRECIONAM A VARIAÇÃO FENOTÍPICA EM
POPULAÇÕES VEGETAIS EM AMBIENTE SEMIÁRIDO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Área de concentração: Ecologia Vegetal.

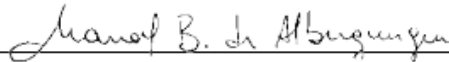
Aprovada em: 30/03/2021.

BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes (Orientador)

Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)



Prof. Dr. Manoel Bandeira de Albuquerque

Universidade Federal da Paraíba (UFPB)



Profa. Dr^a. Keila Rêgo Mendes (UFRN)

Universidade Federal do Rio Grande do Norte

Ao meu pai, José Rinaldo da Costa (*In memoriam*),
DEDICO.

Minha mãe, irmãs e esposo por todo amor, companheirismo
e compreensão nos momentos de ausência, **DEDICO.**

AGRADECIMENTOS

Feliz e grata por ter chegado até aqui! Pude vivenciar experiências incríveis e somadas aos desafios que surgiram amadureci pessoal e profissionalmente. Agradeço a Deus pela possibilidade de viver cada momento, por superar cada dificuldade e por sempre está ao meu lado nos momentos de medo e incertezas... Por manter e elevar minha coragem e determinação. Apenas estou encerrando este ciclo devido a ajuda de muitas pessoas, da minha família natural e acadêmica. Jamais chegaria até aqui sozinha!

Meus pais, Erivonilda e José (*in memoriam*) que educaram a mim e minhas irmãs (Raiany e Raíssa) com humildade, respeito e honestidade, mesmo diante de tantas dificuldades. Obrigada por nos guiar pelo caminho do bem. Todas minhas conquistas são, na verdade, de vocês! Todo meu amor, respeito e gratidão!!! À toda família, em especial a minha avó Marly, nossa fonte de inspiração e fortaleza, a minhas irmãs Raiany e Raíssa, minha Tia Eri, meu Tio Pedrinho, meu primo/irmão Emanuel e meus cunhados Lucas Coutinho e Lucas Batista e tantos outros que contribuem diretamente em todo processo! Gratidão ao meu marido, Gelvano, por todo o companheirismo (inclusive para finalização das coletas e triagem do material durante a pandemia rrsrs), pela confiança, pela compreensão nos momentos de ausência. Tantas vezes abdicou seu tempo, compromissos para ajudar nas minhas atividades. Todo meu amor e gratidão!

Aos professores que partilharam dessa jornada de muito conhecimento, em especial ao meu Prof. Orientador Sérgio de Faria Lopes, sempre presente e compreensivo, um verdadeiro exemplo de pessoa e profissional. A toda equipe do Laboratório Ecotropics: Gilbevan, Maiara, D'ávilla, Anderson, Fernanda, Brenna, Tamires, Wilson, Renally, Graci. De modo muito especial, agradeço a Gilbevan, Tamires, Wilson e Renally, com os quais compartilhei momentos únicos em campo e também em laboratório. Nada teria sido possível nesse trabalho sem ajuda de vocês. Gratidão a todos! E também a equipe do laboratório de botânica (novatos e veteranos), Thaynara, Elimar, Macelly, Robson e Elizabeth Tolke por toda disponibilidade e ajuda.

Agradeço também a todos que fazem parte da coordenação do PPGEC, em especial ao secretário Júlio, extremamente responsável, solícito e eficiente nas atividades. Além de muitas vezes ser também um amigo sempre disposto a conversar, ouvir e orientar. Por fim, agradeço a Coordenação de

Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pelo fornecimento de recursos financeiros que subsidiaram toda a pesquisa!

“Não é o mais forte da espécie que sobrevive, nem o mais inteligente. É aquele que se melhor adapta as mudanças”

Charles Darwin

RESUMO

Populações vegetais em ambientes semiáridos estão submetidas à imprevisibilidade, heterogeneidade ambiental e perturbação antrópica que requerem adaptações morfológicas, fisiológicas e anatômicas que garantam a sobrevivência e evitem extinções locais. Compreender como as plantas modificam seus traços funcionais em resposta às condições ambientais é imprescindível, pois possibilita o entendimento do nicho daquela espécie e o seu comportamento sob mudanças ambientais. O objetivo central da dissertação é avaliar os efeitos das variáveis climáticas e edáficas sobre a variação intraespecífica em traços morfoanatômicos de *Croton blanchetianus* Baill, uma espécie vegetal endêmica e amplamente distribuída na Caatinga. Foram selecionadas seis populações de *C. blanchetianus* distribuídas ao longo de um gradiente de precipitação (400-850mm) e níveis de cobertura vegetal distintos na caatinga (menor cobertura (SAVI 0.2-0.5); maior cobertura (SAVI 0.6-0.8)), em cada população foram marcados 10 indivíduos e coletadas amostras foliares para as análises morfológicas e anatômicas. As variáveis climáticas foram obtidas no repositório atualizado mundial de variáveis bioclimáticas no *WorldClim* e para os dados edáficos foram coletadas amostras deformadas e indeformadas em cada ponto da população. Os dados demonstraram variação substancial dos traços funcionais entre as populações de *C. blanchetianus*. Essa modificação é moldada principalmente pela interação conjunta das condições ambientais, cobertura vegetal (SAVI), precipitação média anual, fertilidade e água disponível no solo. Sob menor disponibilidade de água e nutrientes, há redução no tamanho da folha e área foliar específica, ao passo que há investimento no revestimento das superfícies foliares por denso indumento de tricomas tectores, e também estômatos em ambas as faces da folha, de modo a garantir elevada atividade fotossintética no período de disponibilidade hídrica. Nota-se pela variação intraespecífica nos traços foliares, uma amplitude de nicho elevada da espécie, com adaptabilidade aos condicionantes abióticos predominantes do ambiente. Estes níveis de variação fenotípica podem contribuir para a persistência de *C. blanchetianus* em cenários de mudanças ambientais presentes e iminentes.

Palavras-chave: *Croton blanchetianus* Baill. Floresta Tropical Sazonalmente Seca. variáveis ambientais. variação intraespecífica.

ABSTRACT

Vegetable populations in semiarid environments are subject to unpredictability, environmental heterogeneity and anthropogenic disturbance that require morphological, physiological and anatomical adaptations that guarantee survival and avoid local extinctions. Understanding how plants modify their functional attributes in response to environmental conditions is essential, as it makes it possible to understand the niche of that species and its behavior under environmental changes. The main objective of the dissertation is to evaluate the effects of climatic and edaphic variables on the intraspecific variation in morphoanatomical attributes of *Croton blanchetianus* Baill, an endemic plant species widely distributed in the Caatinga. Six populations of *C. blanchetianus* were selected, distributed along a precipitation gradient (400-850mm) and different vegetation levels in the caatinga (lower coverage (SAVI 0.2-0.5); greater coverage (SAVI 0.6-0.8)), ten individuals were marked in each population and leaf samples were collected for morphological and anatomical analyzes. The climatic variables were obtained from the updated global repository of bioclimatic variables at WorldClim and for edaphic data, deformed and undeformed samples were collected at each point in the population. The data showed substantial variation in the functional traits between the populations of *C. blanchetianus*. This modification is shaped mainly by the joint interaction of environmental conditions, vegetation cover (SAVI), average annual precipitation, fertility and available water in the soil. Under less availability of water and nutrients, there is a reduction in leaf size and specific leaf area, while there is investment in the coating of leaf surfaces by a dense trichome inductor, and also stomata on both sides of the leaf, in order to guarantee high photosynthetic activity in the period of water availability. It is noted by the intraspecific variation in leaf traits, a high niche range of the species, with adaptability to the abiotic conditions prevailing in the environment. These levels of phenotypic variation may contribute to the persistence of *C. blanchetianus* in scenarios of present and imminent environmental changes.

Keywords: *Croton blanchetianus* Baill. Seasonally Dry Tropical Forest. environmental variables. intraspecific variation.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Previsões para a relação dos traços funcionais (AF – área foliar, AFE – área foliar específica, CP – comprimento do pecíolo, MFA – massa foliar por área, DF – densidade foliar, CMSF – conteúdo de matéria seca foliar) de populações de *Croton blanchetianus* Baill. ao longo do gradiente de precipitação média anual (mm), cobertura vegetal (SAVI), fertilidade (V%) e água disponível (AD) no solo **30**
- Figura 2.** Localização das seis populações (P1, P2, P3, P4, P5, P6) amostradas de *Croton blanchetianus* Baill. no estado da Paraíba, região nordeste do Brasil (**A**). As populações distribuídas em duas mesorregiões paraibanas, Borborema e Agreste (**B**) e sobre diferentes níveis de cobertura vegetal e um gradiente de precipitação (400-850mm) (**C**). As populações submetidas a maior cobertura vegetal (SAVI alto) estão destacados com círculo preto (●) e aquelas presentes em menor cobertura vegetal (SAVI baixo) em círculo cinza (◐) (**B, C**). Em cada população foram demarcados 10 indivíduos, os quais estão destacados com círculos tracejados (**D**). A numeração das populações, coordenadas geográficas e variáveis ambientais estão disponíveis no apêndice D..... **31**
- Figura 3.** Epiderme foliar de *Croton blanchetianus* Baill. São expostos apenas os registros das populações das extremidades do gradiente de precipitação (P1 e P5). **A** - Indumento denso de tricomas tectores ramificados (Face abaxial/ P1). **B** - Tricomas tectores estrelados (Face adaxial/ P1). **C** – Cobertura de tricomas (Face abaxial/ P5). **D** – Cobertura de tricomas (Face adaxial/P5). **E** – Tricomas tectores e estômatos (Face abaxial/P1). **F** – Tricoma tector estrelado e muito ramificado tectores (Face abaxial/P1). **G** – Tricoma e estômatos (Face adaxial/ P5). **H e I**– Tricomas tectores ramificados e estrelados comumente encontrados na epiderme foliar da espécie estudada **43**

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Valores médios, desvio padrão e coeficiente de variação (CV%) dos traços morfológicos nas seis populações de *Croton blanchetianus* Baill.: Espessura foliar (EF, mm); Área foliar (AF, mm²); Área foliar específica (AFE, mg⁻¹.mm²); Comprimento do pecíolo (CP, mm²); Densidade foliar (DF, mm².mg. g⁻¹); Conteúdo de massa seca das folhas (CMSF, mg. g⁻¹); Massa foliar por área (MFA, mm².mg-1). A distribuição das populações (P1 – P6) está disposta conforme o gradiente precipitação que estão submetidas (400-850mm) **39**
- Tabela 2.** Valores médios, desvio padrão e coeficiente de variação (CV%) dos traços anatômicos foliares das populações de *Croton blanchetianus* Baill.: Densidade de tricomas (n° de tricomas/2mm²) (abaxial e adaxial) e de estômatos (face adaxial) (n° de estômatos/0.5mm²)..... **41**
- Tabela 3.** Resultados das análises de regressão múltipla de traços morfológicos e anatômicos em *Croton blanchetianus* Baill. com variáveis climáticas e edáficas. Para cada passo, foram utilizados os valores médios de cada indivíduo. Traços foliares: Área foliar (AF, mm²); Área foliar específica (AFE, mg⁻¹. mm²); Densidade foliar (DF, mm².mg. g⁻¹); Massa foliar por área (MFA, mg. mm²); Densidade de tricomas (n° de tricomas/2mm²) (abaxial e adaxial) e de estômatos (face adaxial) (n° de estômatos/0.5mm²) **42**

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AF	Área foliar
AFE	Área foliar específica
CP	Comprimento do pecíolo
CMSF	Conteúdo de matéria seca foliar
DF	Densidade foliar
EF	Espessura foliar
MFA	Massa foliar por área
ETR	Evapotranspiração real
ETP	Evapotranspiração potencial
CWD	Déficit hídrico de longo prazo
LAT.	Latitude
LONG.	Longitude
SAVI	Índice de vegetação ajustado ao solo
DAC	Distúrbios Antropogênicos Crônicos
FTSS	Floresta Tropical Sazonalmente Seca
AD	Água disponível no solo
V%	Saturação por bases – Indicador da fertilidade do solo
VIF	Fator de inflação da variância

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL.....	12
2 OBJETIVOS.....	18
2.1 Objetivo geral.....	18
2.2 Objetivos específicos.....	18
3 PERGUNTAS E HIPÓTESES.....	19
4 REFERÊNCIAS	20
CAPÍTULO I - FATORES CLIMÁTICOS E EDÁFICOS DIRECIONAM A VARIAÇÃO FENOTÍPICA EM POPULAÇÕES VEGETAIS EM AMBIENTE SEMIÁRIDO.....	27
1 INTRODUÇÃO.....	28
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	31
2.1 Áreas de estudo.....	31
2.2 Seleção das parcelas: desenho amostral	32
2.3 Seleção da espécie alvo: <i>Croton blanchetianus</i> Baill.....	33
2.4 Variáveis ambientais: climáticas e edáficas	33
2.5 Traços morfológicos.....	34
2.6 Traços anatômicos: Densidade de tricomas e estomática	35
2.7 Análise de dados.....	37
3 RESULTADOS	39
4 DISCUSSÃO.....	45
4.1 Variação dos traços funcionais morfológicos.....	45
4.2 Traços anatômicos: densidade de tricomas e estomática.....	49
5 CONCLUSÕES.....	52
REFERÊNCIAS.....	53
APÊNDICES.....	62

1 INTRODUÇÃO GERAL

Avaliar os efeitos dos condicionantes abióticos nas populações naturais é importante para entender os processos evolutivos que mantêm a biodiversidade (GARCIA et al., 2014), e também garante uma melhor compreensão de como as plantas se adaptam e se estabelecem em um local (FALCÃO et al., 2015), principalmente em cenários de mudanças climáticas iminentes (IPCC, 2014; MAGRIN et al., 2014). Neste contexto, a abordagem de traços funcionais é comumente utilizada, uma vez que estes respondem plasticamente aos diferentes filtros ambientais (MITCHELL; BAKKER, 2014), permitindo o estabelecimento, a sobrevivência e adaptação às condições ambientais locais (JAGER et al., 2015; REICH et al., 2003; VIOLLE et al., 2007). No entanto, a compreensão dos fatores que influenciam a variação de traços a nível individual em gradientes ambientais é um verdadeiro desafio, mas fundamental para conservação (ZORGER et al., 2019).

As pressões seletivas impostas pelos filtros ambientais às espécies vegetais impulsionam a exteriorização de um fenótipo adaptado aos condicionantes ambientais (LÁZARO-NOGAL et al., 2015). Este fenótipo pode ser investigado através da abordagem dos traços funcionais, os quais correspondem a qualquer atributo morfológico, fisiológico ou fenológico mensurado a nível individual (VIOLLE et al., 2007) que exercem influência no estabelecimento, sobrevivência e aptidão da planta no ambiente natural (REICH et al., 2003). As respostas das plantas às condições ambientais (VIOLLE et al., 2007) promovem variações na expressão dos traços, as quais podem ser interespecíficas ou intraespecíficas (SALAZAR et al., 2018). Por um longo período, a abordagem intraespecífica foi negligenciada em estudos ecológicos (VIOLLE et al., 2012) e prevalecia a variação interespecífica. Entretanto, a utilização dos valores médios de traços para descrever uma dada espécie omite grande variação funcional em duas escalas ecológicas diferentes: dentro das populações (BOLNICK et al., 2011) e entre populações (MITCHELL; BAKKER, 2013), particularmente ao longo de gradientes ambientais (ALBERT et al., 2010).

Dessa forma, a abordagem intraespecífica tem recebido maior notoriedade e é considerada uma agente promotora da diversidade, uma vez que garante maior coexistência das espécies na comunidade (JUNG et al., 2010), já que as interações bióticas e abióticas ocorrem a nível individual (VIOLLE et al., 2012). Adicionalmente, a variação intraespecífica exerce influência na dinâmica ecológica e montagem de comunidades (BOLNICK et al., 2011; SFAIR et al., 2018) e define a

capacidade de uma espécie de maximizar sua aptidão ao longo de gradientes ambientais e, em última análise, a amplitude de seu nicho ecológico (ALBERT et al. 2010; CORNWELL et al., 2007; LAFOREST-LAPOINTE et al., 2014), ou seja, fornece informações significativas sobre as respostas das características ao longo dos gradientes ambientais (LAFOREST-LAPOINTE, 2014). E pode ser impulsionada por diferentes condições abióticas, como temperatura (FAJARDO; PIPER 2011), estresse hídrico (JUNG et al., 2014) e fatores edáficos (AUGER; SHIPLEY, 2012; ORDOÑEZ et al., 2009), como também tem sido associada às diferenças genéticas e/ou a plasticidade fenotípica da espécie (LEMOS-FILHO, 2008).

Dentre o conjunto de traços funcionais na estrutura vegetal, os foliares tendem a apresentar maiores valores de variação intraespecífica, uma vez que as folhas controlam o equilíbrio entre absorção e perda de água e respondem efetivamente aos fatores abióticos (GUERRA et al., 2018), como a disponibilidade de água, temperatura e outros estressores ambientais (HOFFMANN et al., 2005). Entre os traços foliares morfológicos que comumente são avaliados estão a área foliar (AF) característica ecologicamente importante (MOLES, 2018), relacionada com a aquisição de recursos e determina o tamanho da superfície de captura de luz (CORNELISSEN et al., 2003; WRIGHT et al., 2017); a área foliar específica (AFE) indicador da taxa de crescimento relativo da planta (POORTER et al., 2009), envolvido na captação e eficiência no uso de recursos (PÉREZ-HARGUINDEGUT et al., 2013); o conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) envolvido na resistência física e dureza contra danos físicos e herbívoros (PÉREZ-HARGUINDEGUT et al., 2013); a massa foliar por área (MFA) é uma medida da quantidade de biomassa investida na construção de uma determinada área de folha (MOLES, 2018); a densidade foliar (DF) envolvida com a proteção da função foliar, no que se refere à dessecação e herbivoria (NIINEMETS et al., 2001); a espessura foliar (EF) associada com o potencial hídrico, assimilação de carbono das plantas e proteção da folha contra radiação e elevadas temperaturas (CIANCIARUSO et al., 2012; LEIGHT et al., 2012) e também o comprimento do pecíolo (CP), que fornece suporte a lâmina foliar, no que diz respeito ao posicionamento espacial.

Estruturas anatômicas foliares também podem ser avaliadas e no contexto semiárido são desenvolvidas a fim de otimizar a economia hídrica (BARROS; SOARES, 2013). Como por exemplo, o revestimento da superfície foliar com tricomas tectores, que estão diretamente envolvidos na defesa estrutural contra herbívoros e na proteção de fatores ambientais adversos (elevada incidência luminosa e temperaturas), a deposição de cera epicuticular que garante menor

perda de água, e também a posição dos estômatos que permite um controle hídrico pela planta (GUERRA et al., 2018). Essas últimas estruturas podem variar quanto à quantidade, frequência, tamanho, forma e distribuição na folha, como mecanismo adaptativo as condições ambientais locais (WILLMER; FRICKER, 1996). No entanto, as variações nos traços funcionais estão sujeitas ao tipo de espécie vegetal, aos traços analisados e às condições ambientais na qual as plantas estão submetidas (FALCÃO et al., 2015).

Estudos apontam elevada variação de traços funcionais entre e dentro de populações em resposta a diferentes fatores ambientais. Por exemplo, Souza et al., (2018), Mclean et al., (2014) e Laforest-Lapointe et al., (2014) encontraram alta variação intraespecífica em *Copaifera langsdorffii* Desf., *Eucalyptus tricarpa* L.A.S. Johnson, *Pinus sylvestris* L. respectivamente, ao longo de um gradiente climático. Enquanto, Aranda et al., (2017) observaram elevada variação fenotípica e funcional em populações de *Fagus sylvatica* L. em resposta ao estresse hídrico. Falcão et al., (2015) mostram que *Poincianella pyramidalis* (Tul.) L.P. Queiroz exibe elevada plasticidade fenotípica e capacidade de aclimatização em diferentes estágios sucessionais na caatinga. Moore et al., (2020) detectaram diferenças nos traços foliares entre populações de *Pelargonium scabrum* em resposta a sazonalidade e fatores climáticos associados (temperatura e precipitação média anual). Dessa forma, as populações podem modificar a expressão dos seus traços foliares a fim de adequar-se às condições ambientais locais (SALAZAR et al., 2018).

Os diferentes fatores abióticos exercem forças seletivas sob as plantas e direcionam a seleção de características (POORTER et al., 2009), cuja variação dos traços é primordial para ocorrência de espécies em gradientes ambientais e perturbação (ZORGER et al., 2019). No entanto, para a maioria das espécies não é conhecido os mecanismos envolvidos na variação de traços (GRASSEIN et al., 2010). E raramente é investigado como uma única espécie pode responder ao longo de gradientes ambientais (MOORE et al., 2020). Nesse contexto, mensurar a variabilidade de características intraespecíficas em ambientes heterogêneos pode fornecer importantes preditores de como as espécies irão se comportar frente às mudanças ambientais (BUCHER et al., 2017; OKE; WANG, 2015), e provável aumento da aridez (IPCC, 2014), com uma redução consistente nos níveis de precipitação pluviométrica (22%) e aumento na temperatura (2-6 °C) (MAGRIN et al., 2014).

Um conjunto complexo de condicionantes ambientais severos são comumente encontrados em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSSs, PENNINGTON et al., 2000, 2009), como

elevadas taxas de radiação solar, temperatura, intensa sazonalidade (LÁZARO-NOGAL et al., 2015) e grande variabilidade no seu regime pluviométrico com extremos de precipitação total variando em um gradiente de 240 mm a 1500 mm por ano (PENNINGTON et al., 2009). Tais estressores ambientais atuam conjuntamente e promovem a predominância de uma vegetação decídua, com estrutura altamente heterogênea e com adaptações únicas (DA SILVA et al., 2017). Sob estas condições, a sobrevivência das plantas depende da combinação de características morfológicas, anatômicas e fisiológicas (FAHN; CUTLER, 1992), ou seja, estratégias ecológicas adaptativas, como mecanismo de otimizar a utilização da água (SARMENTO et al. 2018), a fim de obter vantagens adaptativas e permanecer localmente (MARACAHIPES et al. 2018).

Dentre as FTSSs, a Caatinga compartilha ampla heterogeneidade abiótica (JIANG et al., 2015), cujos condicionantes abióticos severos e distúrbios antropogênicos crônicos (DAC; sensu SINGH, 1998) promovem diferenças na cobertura vegetal, com variações desde fragmentos com dossel fechado até com copas relativamente abertas (DA SILVA et al., 2017), ocasionando diferenças nas condições microclimáticas locais. E, conseqüentemente, ocasiona em escala regional ou local adaptações funcionais nas plantas para obtenção e utilização dos recursos (VIOLE et al., 2007). Então, espera-se que populações distribuídas em fragmentos com maior biomassa vegetal e maior disponibilidade hídrica exteriorize traços que garantam maior eficiência na absorção e captação de luz (MOORE et al., 2020). Em contraposição aos menores níveis de precipitação em que as plantas ajustam suas características foliares a fim de reduzir a perda de água excessiva, de modo a garantir melhor eficiência no uso da água (MCLEAN et al., 2014). Por exemplo, folhas com menor área foliar, maior espessura (MCLEAN et al., 2014) e densidade foliar, que reduzem a evaporação, evitam a desidratação (NIINEMETS, 2001) e impede danos em altas temperaturas (LEIGH et al., 2012), respectivamente. Assim como, um denso indumento de tricomas não glandulares na superfície da folha, os quais reduzem a taxa de transpiração e também a temperatura foliar devido o reflexo da radiação solar (SANDQUIST; EHLERINGER, 1997). Outrossim, a presença de estômatos em ambas as faces da folha (anfistomastia) (GUERRA et al., 2018) que fornece maior controle da condutância foliar e possibilita aumento das taxas fotossintéticas (CAMARGO; MARENCO, 2011), fundamental para espécies de estratégias aquisitivas, como *C. blanchetianus*.

Outro fator ambiental que impulsiona a variação do traço funcional são os fatores edáficos (SOUZA, 2016). Estudos comunitários demonstram a importância da relação traço solo,

principalmente na montagem das comunidades vegetais (JAGER et al., 2015; ORDOÑEZ et al., 2009; PAKEMAN, 2013; PINHO et al., 2019; RITO et al. 2017). Por exemplo, Janger et al., (2015), em uma abordagem intra e interespecífica, observa que solos com elevada disponibilidade de nutriente do solo, as folhas tendem a apresentar maiores valores de AFE, e nutrientes de N e P, e menores valores de CMSF e espessura. Enquanto, Pakeman (2013) observou menores valores de AFE em solos com menor retenção hídrica, e folhas com maior AFE em solos férteis, resultado também observado por ORDOÑEZ et al., (2009) em escala global. Então, a disponibilidade de nutrientes no solo, como também a capacidade de retenção de água (MINASNY ET AL., 2018) atuam como propulsores de características funcionais das plantas (SOUZA, 2016). No entanto, a nível populacional e individual as relações traço-solo são pouco compreendidas (SOUZA, 2016).

Os estressores abióticos e DAC sobre a vegetação da caatinga produzem efeitos negativos em algumas espécies, mas beneficiam outras, as quais exibem alta variabilidade intraespecífica de traços e ajustam suas características conforme as condições ambientais em mudança (RIBEIRO et al. 2015, 2016; RIBEIRO-NETO et al., 2016; ZORGER et al., 2019). Exemplo disso são espécies da família Euphorbiaceae, um grupo monofilético altamente diverso (SILVA et al., 2003) e comum em áreas degradadas da Caatinga (RIBEIRO et al. 2015, 2016; RIBEIRO-NETO et al. 2016). Porém, a proliferação destas espécies não é um processo aleatório, as espécies apresentam características particulares ou estratégias de história de vida que conferem maior aptidão em determinados cenários de perturbação (TABARELLI et al., 2008; RITO et al., 2017).

Uma das espécies da família Euphorbiaceae é *Croton blanchetianus* Baill, adaptada às condições adversas da região e imprescindível para manutenção do equilíbrio ecológico do sistema (MCCHESENEY et al., 1991; GRANJA, 2013). *C. blanchetianus*, uma planta nativa de porte arbustivo-arbóreo (ALEXANDRE, 2017) está entre as mais distribuídas no semiárido nordestino (MCCHESENEY et al., 1991) e apresenta elevada abundância e densidade populacional. No período de estiagem, a espécie pode perder todas as suas folhas e rebrota rapidamente no período chuvoso, sendo assim classificada como decídua tardia (5-6 meses sem folhagem) (SILVA et al., 2014). Entretanto, Santos e Melo (2010) observaram que *C. blanchetianus* perdem pelo menos 50% das folhas a cada ano, podendo ser também classificadas como semidecidual. No entanto, é considerada uma espécie “invasora” de Caatingas antropizadas, uma vez que exhibe elevada propagação vegetativa e alta capacidade de rebrota (PEREIRA, ANDRADE et al., 2001). Tais características da espécie são importantes em termos de recuperação de áreas degradadas, já que ela pode ocupar

nichos inóspitos, proporcionando assim melhorias nas condições do solo e permitindo a continuidade da sucessão ecológica do ecossistema no qual está presente (SANTANA, 2009)

Espécies vegetais amplamente distribuídas, como *C. blanchetianus*, ocorrem em uma variedade de condições ambientais, através da combinação de adaptações genéticas locais e plasticidade fenotípica (LEMOS-FILHO et al., 2008; MCLEAN et al., 2014), incluindo também alterações na morfofisiologia foliar (CORNWELL et al., 2007). Tais espécies com maior capacidade de aclimatização e variação fenotípica respondem a rápidas mudanças ambientais e antropogênicas (MCLEAN et al., 2014). Isso porque existe a capacidade de modificar suas estratégias ecológicas através de suas características funcionais a fim de superar o estresse ambiental e tolerar os distúrbios presentes (LÁZARO-NOGAL et al., 2015), o que torna estas espécies excelentes modelos para avaliar possíveis consequências das mudanças climáticas sobre populações naturais devido a suas distintas respostas aos fatores ambientais (SOUZA, 2016).

Dessa forma, aqui investigamos a variabilidade de traços funcionais em uma espécie amplamente distribuída e endêmica da Caatinga (*Croton blanchetianus* Baill.) ao longo de um gradiente de precipitação e sob diferentes níveis de cobertura vegetal, onde foram exploradas as relações entre traços funcionais, variáveis climáticas e edáficas, com intuito de compreender as respostas adaptativas frente aos diferentes filtros e mudanças do ambiente.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

- Avaliar os efeitos das variáveis climáticas e edáficas na modelagem de traços morfofuncionais intraespecíficos de uma espécie vegetal endêmica e amplamente distribuída na Caatinga.

2.2 Objetivos específicos

- Quantificar os traços morfológicos e anatômicos em populações de *Croton blanchetianus* Baill.
- Verificar a existência de diferenças intraespecíficas na expressão dos traços morfológicos e anatômicos sob diferentes condições ambientais.
- Avaliar a influência dos fatores edáficos e climáticos na expressão dos traços foliares da espécie.

3 PERGUNTAS E HIPÓTESES

- Haverá variação intraespecífica de traços funcionais ao longo do gradiente de precipitação na Caatinga?
- Os fatores ambientais, climáticos e edáficos, exercem influência na modelagem dos traços funcionais?

Hipótese 1. Haverá variação intraespecífica dos traços funcionais em *Croton blanchetianus* Baill. em resposta aos condicionantes ambientais, onde em áreas com menores níveis de cobertura vegetal e precipitação média anual predominarão folhas com menor área foliar (AF), área foliar específica (AFE), maior conteúdo de matéria seca (CMSF) e massa foliar por área (MFA), bem como folhas com maior cobertura de tricomas tectores e estômatos em ambas as faces da epiderme, em contraposição as áreas de maior cobertura vegetal e maior ocorrência de precipitação.

Hipótese 2. Solos com maior teor de matéria orgânica, fertilidade e disponibilidade de água no solo se relacionam com traços funcionais envolvidos na aquisição de recursos, como maiores valores de área foliar específica, área foliar, e menores valores de massa foliar por área e conteúdo de matéria seca foliar.

4 REFERÊNCIAS

- ALBERT, C. H.; THUILLER, W.; YOCCOZ, N. G.; SOUDANT, A.; BOUCHER, F.; SACCONI, P.; LAVOREL, S. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. **Journal of Ecology**, 98, 604–613, 2010.
- ALEXANDRE, F. S. O. ***Croton blanchetianus* Baill: variação intraespecífica da composição química volátil e não-volátil**. Tese - Coordenação do Programa de Pós-graduação em Química do Departamento de Química Orgânica e Inorgânica da Universidade Federal do Ceará, 2017.
- ARANDA, I.; BAHAMONDE, H. A.; DAVID SÁNCHEZ-GÓMEZ. Intra-population variability in the drought response of a beech (*Fagus sylvatica* L.) population in the southwest of Europe. **Tree Physiology** 37, 938–949, 2017.
- AUGER, S.; SHIPLEY, B. Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. **Journal of Vegetation Science**, 24, 419, 2012.
- BARROS, I. O.; SOARES, A. A. Anatomical adaptations in leaves of the quince and velame of the Brazilian caatinga. **Revista Ciência Agronômica**, 44, (1): 192-198, 2013
- BOLNICK, D. I.; AMARASEKARE, P.; ARAUJO, M. S.; BÜRGER, R.; LEVINE, J.; NOVAK, M.; RUDOLF, V.H.W.; SCHREIBER, S. J.; URBAN, M. C.; VASSEUR, D. A. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, 26, 183–192, 2011.
- BUCHER, S.F.; AUERSWALD, K.; GRÜN-WENZEL, C.; HIGGINS, S. I.; JORGE, J. G.; RÖMERMANN, C. Stomatal traits relate to habitat preferences of herbaceous species in a temperate climate. **Flora**, 229, 107–115, 2017.
- CAMARGO, M. A. B.; MARENCO, R. A. Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia. **Acta amazonica**, 41, 205 – 212, 2011.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A.; GASTON, K. J.; PETCHEY, O. L. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: moving from species to individuals. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 14, 205–216, 2012.
- CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; STEEGE, H. T.; MORGAN, H. D.; VANDERHEIJDEN, M. G. A.; PAUSAS, J. G.; POORTER, H. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian journal of Botany**, 51, 335-380, 2003.

CORNWELL, W. K.; BHASKAR, R.; SACK, L.; CORDELL, S.; LUNCH, C. K. Adjustment of structure and function of Hawaiian *Metrosideros polymorpha* at high versus low precipitation. **Functional Ecology**, 21, 1063–1071, 2007.

DA SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (Eds.). **Caatinga: The largest tropical dry forest Region in South America**. Springer International Publishing, Switzerland, 2017.

DÍAZ, S.; KATTGE, J.; CORNELISSEN, J. H. C.; WRIGHT, I. J., et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, 529, 167-171, 2016.

FAHN, A.; CUTLER, D. (1992) **Xerophytes**. Gebruder Borntraeger, Berlin Gentry AH (1991) The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz FE, Mooney HA (eds) The biology of vines. Cambridge

FAJARDO, A.; PIPER F. I. Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. **New Phytologist**, 189, 259–271, 2011.

FALCÃO, H. M.; MEDEIROS, C. D.; SILVA, B. L.R.; SAMPAIO, E.V.S.B.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; SANTOS, M. G. Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry forest chronosequence: A study case with *Poincianella pyramidalis*. **Forest Ecology and Management**, 340, 62–69, 2015.

GARCIA, R. A.; CABEZA, M.; RAHBEEK, C.; ARAUJO, M. B. Multiple dimensions of climate change and their implications for biodiversity. **Science**, 2014; 344, 1247579–1247579, 2014.

GRANJA, J. A. A. **Adaptações morfofisiológicas de *Croton blanchetianus* Baill em condições de semiárido pernambucano**. Recife. Dissertação - Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, 2013.

GRASSEIN, F.; TILL-BOTTRAUD, I.; LAVOREL, S. Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. **Annals of Botany**, 106, 637–645, 2010.

GUERRA A.; SCREMIN-DIAS E. Leaf traits, sclerophylly and growth habits in plant species of a semiarid environment. **Brazilian Journal of Botany**, 41, 131–144, 2018.

HOFFMANN, W. A.; FRANCO, A. C.; MOREIRA, M. Z.; HARIDASAN, M. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology**, 19, 932–940, 2005.

IPCC. **Climate change 2014: synthesis report**. In: Pachauri RK, Mayer L, eds. Climate change 2014: synthesis report. Contribution of Working Groups I, II 27 and III to the Fifth Assessment

Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva: Intergovernmental Panel on Climate Change, 2014.

JAGER, M. M.; RICHARDSON, S. J.; BELLINGHAM, M. et al. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. **Journal of Ecology**, 103, 374–385, 2015.

JIANG, Y., ZANG, R., LETCHER, S.G., DING, Y., HUANG, Y., LU, X., HUANG, J., LIU, W., ZHANG, Z. Associations between plant composition/diversity and the abiotic environment across six vegetation types in a biodiversity hotspot of Hainan Island, China. **Plant and Soil**, 403, 21-35, 2015

JUNG, V.; ALBERT, C. H.; VIOLLE, C.; KUNSTLER, G.; LOUCOUGARAY G., et al. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. **Journal of Ecology**, 102, 45–53, 2014.

JUNG, V.; VIOLLE, C. MONDY, C.; HOFFMANN, L.; MULLER, S. Intraspecific variability and trait-based community assembly. **Journal of Ecology**, 98, 1134-1140, 2010.

LAFORÉST-LAPOINTE, I.; MARTÍNEZ-VILALTA, J.; RETANA, J. Intraspecific variability in functional traits matters: case study of Scots pine. **Oecologia**, 175, 1337–1348, 2014.

LÁZARO-NOGAL, A.; MATESANZ, S.; GODOY, A. et al. Environmental heterogeneity leads to higher plasticity in dry-edge populations of a semi-arid Chilean shrub: insights into climate change responses. **Journal of Ecology**, 103, 338–350, 2015.

LEIGHT, A.; SEVANTO, S.; BALL M. C.; CLOSE J. D.; ELLSWORTH D. S.; KNIGHT, C. A.; VOGEL S. Do thick leaves avoid thermal damage in critically low wind speeds? **New Phytologist**, 194, 477–487, 2012.

LEMONS-FILHO, J. P.; GOULART, M. F.; LOVATO, M. B. Populational approach in ecophysiological studies: the case of *Plathymenia reticulata*, a tree from Cerrado and Atlantic Forest. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, 20, 205–216, 2008.

MAGRIN, G. O. et al. Central and South America. **Climate change**, 1499-1566, 2014.

MARACAHIPES, L.; CARLUCCI, M. B.; LENZA, E.; MARIMON, B. S.; JR, B. H. M.; GUIMARÃES, F. A. G.; CIANCIARUSO, M. V. How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 34, 17–25, 2018.

- MCCHESENEY, J. D.; CLARK, A. M.; SILVEIRA, E. R. Antimicrobial diterpenes *Croton sonderianus*, 1. Hardwickic and 3,4-secotrachylobanoic acids. **Journal of Natural Products**, 54, 1625-1633, 1991.
- MCCHESENEY, J. D.; CLARK, A. M.; SILVEIRA, E. R. Antimicrobial diterpenes *Croton sonderianus*, 1. Hardwickic and 3,4-secotrachylobanoic acids. **Journal of Natural Products**, 54, 1625-1633, 1991.
- MCLEAN, E. H.; PROBER, S. M.; STOCK, W. D.; STEANE, D. A.; POTTS, B. M.; VAILLANCOURT, R. E.; BYRNE, M. Plasticity of functional traits varies clinally along a rainfall gradient in *Eucalyptus tricarpa*. **Plant, Cell and Environment**, 37, 1440–1451, 2014.
- MENDES, K. R.; GRANJA, J. A. A.; OMETTO, J.P.; ANTONINO, A. C. D.; MENEZES, R. S. C.; PEREIRA, E. C.; POMPELLI, M. F. *Croton blanchetianus* modulates its morphophysiological responses to tolerate drought in a tropical dry forest. **Functional Plant Biology**, 44, 1039–1051, 2017.
- MINASNY, B.; MCBRATNEY, A. B. Limited effect of organic matter on soil available water capacity. **European Journal of Soil Science**, January, 69, 39–47, 2018.
- MITCHELL, R. M.; BAKKER, J. D. Quantifying and comparing intraspecific functional trait variability: a case study with *Hypochoeris radicata*. **Functional Ecology**, 28: 258–269, 2013.
- MITCHELL, R. M.; BAKKER, J. D. Intraspecific trait variation driven by plasticity and ontogeny in *Hypochoeris radicata*. **Plos one**, 9, 258-269, 2014.
- MOLES, A. T. Being John Harper: Using evolutionary ideas to improve understanding of global patterns in plant traits. **Journal of Ecology**, 106, 1–18, 2018.
- MOORE, T. E.; JONES, C. S.; CHONG, C.; SCHLICHTING, C. D. Impact of rainfall seasonality on intraspecific trait variation in a shrub from a Mediterranean climate. **Functional Ecology**, 34, 865 -876, 2020.
- MORO, M. F.; LUGHADHA, E. N.; ARAÚJO, F. S.; MARTINS, F. R. A. Phytogeographical Metaanalysis of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil. **The Botanical Review**, 82, 91–148, 2016.
- NIINEMETS, Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density and thickness in trees and shrubs. **Ecology**, 82, 453–469, 2001.
- OKE, T. A.; WANG, J. R. Assessing population-level response to interacting temperature and moisture stress. **Ecological Research**, 30, 931–940, 2015.

ORDOÑEZ, J. C.; BODEGOM, P. M. V.; WITTE, J. M.; WRIGHT, I. J.; REICH, P. B.; AERTS, R. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. **Global Ecology and Biogeography**, 18: 137–149.

PAKEMAN, R. J. Intra-Specific Leaf Trait Variation: Management and Fertility Matter More than the Climate at Continental Scales. **Folia Geobotanica**, 48, 355–371, 2013.

PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: Perspectives from seasonally dry tropical forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 40, 37–457, 2009.

PENNINGTON, R. T.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, 27, 261–273, 2000.

PEREIRA, I. M.; ANDRADE, L. A.; COSTA, J. R. M.; DIAS, J. M. Regeneração natural em um remanescente de Caatinga sob diferentes níveis de perturbação, no agreste Paraibano. **Acta Botanica Brasilica**, 15, 413-426, 2001.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, 61, 167-234, 2013.

POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; RAFAEL VILLAR. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (MFA): a meta-analysis. **New Phytologist**, 182, 565–588, 2009.

REICH, P. B.; WRIGHT, I. J.; CAVENDER-BARES, J., et al. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences** 164, 143-164, 2003.

RIBEIRO, E. M. S.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; SANTOS, B. A.; TABARELLI, M.; LEAL, I. R. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of applied Ecology**, 52, 611-620, 2015.

RIBEIRO, E. M. S.; SANTOS, B. A.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; TABARELLI, M.; SOUZA G.; LEAL, I. R. Empobrecimento filogenético de comunidades vegetais após distúrbios humanos crônicos na Caatinga brasileira. **Ecology**, 97, 1583-1592, 2016.

RIBEIRO-NETO, J. D.; ARNAN, X.; TABARELLI, M.; LEAL, I. R. O distúrbio antropogênico crônico causa homogeneização de comunidades de plantas e formigas na Caatinga brasileira. **Environmental Conservation**, 25, 943–956, 2016.

RITO, K. F.; TABARELLI, M.; LEAL, I. R. Euphorbiaceae responses to chronic anthropogenic disturbances in Caatinga vegetation: from species proliferation to biotic homogenization. **Plant Ecology**, 218, 749-759, 2017.

SALAZAR, P. C.; NAVARRO-CERRILLO, R. M.; CRUZ, G.; VILLAR, R. Intraspecific leaf functional trait variability of eight *Prosopis pallida* tree populations along a climatic gradient of the dry forests of northern Peru. **Journal of Arid Environments**, 152, 12–20, 2018.

SANDQUIST, D. R.; EHLERINGER, J. R. Intraspecific variation of leaf pubescence and drought response in *Encelia farinosa* associated with contrasting desert environments. **New Phytologist**, 135, 635-644, 1997.

SANTANA, J. A. S. Padrão de distribuição e estrutura diamétrica de *Croton sonderianus* Muell. Arg. (marmeleiro) na Caatinga da estação ecológica de Seridó. **Revista Verde**, 4, 85-90, 2009.

SARMENTO, C. D.; FRANCA, M. G. C. **Neotropical Forests from their Emergence to the Future Scenario of Climatic Changes**. Vegetação Allan Sebata, IntechOpen, Disponível em: <https://www.intechopen.com/books/vegetation/neotropical-forests-from-their-emergence-to-the-future-scenario-of-climatic-changes>. Acesso em: 15 de maio de 2020, 2018.

SFAIR, J. C.; BELLO, F. DE; FRANCA, T. Q. DE; BALDAUF, C.; TABARELLI, MARCELO. Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. **Environmental Research Letters**, 13, 2018.

SILVA, A. M. L.; LOPES, S. F.; VITORIO, L. A. P.; SANTIAGO, R. R.; MATTOS, E. A.; TROVÃO, D. M. B. M. Plant functional groups of species in semiarid ecosystems in Brazil: wood basic density and SLA as an ecological indicator. **Brazilian Journal of Botany**, 37, 229–237, 2014.

SILVA, R. A.; SANTOS, A. M. M.; TABARELLI, M. **Riqueza de plantas lenhosas em cinco unidades de paisagem da Caatinga**. In: Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC (eds.) *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Editora Universitária da UFPE, Recife, pp 337–366, 2003.

SINGH, S. P. Perturbação crônica, uma das principais causas de degradação ambiental nos países em desenvolvimento. **Environmental Conservation**, 25, 1–2, 1998.

SOUZA, M. L. **Functional traits among populations of *Copaifera langsdorffii* (Leguminosae) in an environmental gradient**. Tese de Doutorado na Universidade Federal de Minas Gerais, Belo horizonte, 2016.

SOUZA, M. L.; DUARTE, A. A.; LOVATO, M. B.; FAGUNDES, M.; VALLADARES, F.; LEMOS-FILHO, J. P. Climatic factors shaping intraspecific leaf trait variation of a neotropical tree along a rainfall gradient. **Plos One**, 13, 2018.

SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. **Evolution & Development**, 5, 25–33, 2003

TABARELLI, M.; LOPES, A.V.; PERES, C. A. Os efeitos de borda direcionam fragmentos de florestas tropicais em direção a um sistema sucessional precoce. **Biotropica** 40, 657–661, 2008.

VIOLLE, C.; ENQUIST, B. J.; MCGILL, B. J.; JIANG; ALBERT L.; HULSHOF, C. H. C.; JUNG, V.; MESSIER. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. **Ecology & Evolution**, 27, 244–252, 2012.

VIOLLE, C.; NAVAS, M. L.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I.; GARNIER, E. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, 116, 882–892, 2007.

WILLMER, C.; FRICKER, M. **Stomata**. 2nd ed. Londres: Chapman & Hall, 392 p., 1996.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, 428, 821–927, 2004.

WRIGHT, I. J.; DONG, N.; MAIRE, V.; PRENTICE, I. C.; WESTOBY, M.; DÍAZ, S.; GALLAGHER, R.V. et al. Global climatic drivers of leaf size. **Science**, 357, 917–921, 2017

ZORGER, B. B.; TABARELLI, M.; QUEIROZ, R. T. DE; ROSADO, B. H. P.; PINHO, B. X. Functional organization of woody plant assemblages along precipitation and human disturbance gradients in a seasonally dry tropical forest. **Biotropica**, 00, 1–13, 2019.

CAPÍTULO I

FATORES CLIMÁTICOS E EDÁFICOS DIRECIONAM A VARIAÇÃO FENOTÍPICA EM POPULAÇÕES VEGETAIS EM AMBIENTE SEMIÁRIDO

Rubénice da Costa Correia Araújo¹; Sérgio de Faria Lopes²

¹Pós-Graduação em Ecologia e Conservação – Universidade Estadual da Paraíba, Campina Grande, Brasil; e-mail: correiarubénice@gmail.com

² Departamento de Biologia; Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação – Universidade Estadual da Paraíba, Campina Grande, Brasil.

RESUMO

Espécies vegetais amplamente distribuídas ocorrem sob diferentes condições abióticas e respondem rapidamente a mudanças ambientais e antropogênicas, devido principalmente a sua capacidade de aclimatização e variabilidade intraespecífica dos traços funcionais. Assim, foram investigadas populações de *Croton blanchetianus* Baill, a fim de (1) comparar a variabilidade intraespecífica dos traços de uma espécie vegetal endêmica e amplamente distribuída na Caatinga e (2) explorar as relações entre traços funcionais (morfológicos e anatômicos) e as suas relações com as variáveis climáticas e edáficas. Foram selecionadas seis populações de *C. blanchetianus* distribuídas ao longo de um gradiente de precipitação (400-850mm) e níveis de cobertura vegetal (SAVI) distintos na Caatinga (maior cobertura 0,6-0,8 e menor cobertura 0,2-0,5), e marcados 10 indivíduos, totalizando 60 unidades amostrais, dos quais foram coletadas amostras foliares para as análises morfológicas e anatômicas. As variáveis climáticas foram obtidas do repositório atualizado mundial de variáveis bioclimáticas no *WorldClim* e para as informações edáficas foram coletadas amostras deformadas e indeformadas em cada ponto da população. Para verificar a existência de diferenciação das populações com base na variação dos traços funcionais entre as populações foram utilizadas a PERMANOVA e PERMIDISP. A relação entre os traços e as variáveis climáticas e edáficas foram testadas através das regressões múltiplas. Os dados demonstraram variação substancial dos traços funcionais entre as populações de *C. blanchetianus*. Essa modificação é moldada principalmente pela interação conjunta das condições ambientais, cobertura vegetal (SAVI), precipitação média anual, fertilidade e água disponível no solo. Sob menor disponibilidade de água e nutrientes, há redução no tamanho da folha e área foliar específica, ao passo que há investimento no revestimento das superfícies foliares por denso indumento de tricomas tectores, e também estômatos em ambas as faces da folha, de modo a garantir elevada atividade fotossintética no período de disponibilidade hídrica. Nota-se pela variação intraespecífica nos traços foliares, uma amplitude de nicho elevada, com adaptabilidade aos condicionantes abióticos predominantes do ambiente. Estes níveis de variação fenotípica podem contribuir para a persistência de *C. blanchetianus* em cenários de mudanças ambientais ocasionadas pelas alterações climáticas e antrópicas em escala global e local, respectivamente.

Palavras-chave: Traços funcionais, *C. blanchetianus*, variáveis ambientais, variação intraespecífica, caatinga.

1 INTRODUÇÃO

A seleção e modificação dos traços funcionais ao longo da história evolutiva das espécies vegetais refletem nos mecanismos de exploração dos recursos, e conseqüentemente, promove a diferenciação de nicho e coexistência das espécies na comunidade (HE et al., 2018; MACARTHUR; LEVINS, 1964). Adicionalmente, a amplitude da variação dos traços funcionais entre e dentro de populações permite que as espécies vegetais persistam em uma gama de condições ambientais (BARUCH et al., 2016), contribuindo para superação dos fatores abióticos e bióticos (MITCHELL; BAKKER, 2013), principalmente em cenários de mudanças climáticas iminentes (IPCC, 2014; MAGRIN et al., 2014).

As espécies amplamente distribuídas são expostas a múltiplos fatores ambientais que podem atuar conjuntamente no desempenho da planta (LANG et al., 2019), como variações na precipitação, temperatura, fertilidade do solo (LÁZARO-NOGAL et al., 2015), cuja permanência é garantida devido a combinação de adaptações genéticas e plasticidade fenotípica (MCLEAN et al., 2014; LEMOS FILHO et al., 2008). Por possuírem elevada capacidade de aclimatização, estas espécies respondem rapidamente a mudanças ambientais e antropogênicas e quando submetidas a gradientes ambientais ajustam suas características foliares e estratégias ecológicas a fim de garantir melhor eficiência na utilização dos recursos disponíveis (MCLEAN et al., 2014).

Dessa forma, a variabilidade nas características funcionais entre e dentro de populações permite que as espécies vegetais persistam em uma gama de condições ambientais (BARUCH et al., 2016; SALAZAR et al., 2018), e isso contribui para a distribuição e ocupação nos diferentes espaços do gradiente ambiental (BOLNICK et al., 2011), e conseqüentemente na superação dos filtros ambientais (MARACAHIPES et al., 2018). No entanto, para a maioria das espécies não são conhecidos os mecanismos envolvidos na variação de traços (GRASSEIN et al., 2010) e respostas de espécies individuais ao longo de gradientes ambientais não são explicitamente examinadas (MOORE et al., 2020), uma vez que é comumente utilizado valores médios de traços para descrever uma única espécie em estudos ecológicos comunitários, o que pode esconder grande variação funcional existente (MITCHELL; BAKKER, 2013).

Entre as Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSSs, PENNINGTON et al., 2000, 2009) encontra-se a Caatinga que é reconhecida pela sazonalidade do recurso hídrico devido a variação na ocorrência da precipitação (300-1000mm) que juntamente com outros fatores estressantes, como altas taxas de radiação solar, temperatura (DA SILVA et al., 2017; MORO et

al., 2016) e distúrbios antropogênicos crônicos (DAC, *sensu* SINGH, 1998) promovem diferenças na cobertura vegetal, com fragmentos que exibem uma estrutura heterogênea, com copas de dossel abertos e fechados (DA SILVA et al., 2017), o que resulta em variações nas condições microclimáticas locais. Também são observadas variações nas condições edáficas, com predominância de solos rasos, com diferentes tipologias e elevada disponibilidade de nutrientes (MORO et al., 2016). No entanto, a influência das variáveis edáficas na expressão dos traços funcionais em plantas tem recebido maior ênfase em uma abordagem comunitária (JAGER et al., 2015; PINHO et al., 2018) e as relações traço-solo pouco são compreendidas em nível populacional (SOUZA, 2016). Mas, tanto a disponibilidade de nutrientes no solo, como também a capacidade de reter e disponibilizar água para plantas (MINASNY ET AL., 2018) podem atuar como propulsores na variação de características funcionais das plantas (SOUZA, 2016).

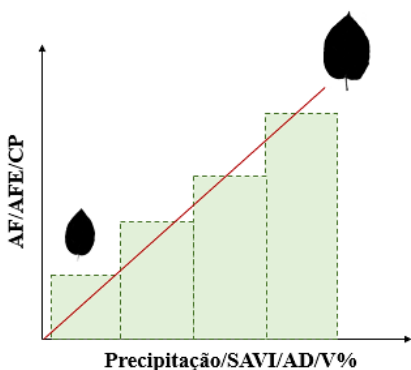
A heterogeneidade de fatores adversos produz efeitos negativos em algumas espécies, porém podem beneficiar outras, as quais exibem alta variabilidade intraespecífica de traços e ajustam suas características conforme as condições ambientais em mudança (ZORGER et al., 2019; RIBEIRO et al. 2015, 2016; RIBEIRO-NETO et al., 2016). Exemplo disso, é a espécie *Croton blanchetianus* Baill. (Euphorbiaceae), planta nativa de porte arbustivo-arbóreo (ALEXANDRE, 2017), decídua tardia (5-6 meses sem folhagem) (SILVA et al., 2014) que apresenta elevada densidade populacional e é adaptada às condições adversas da região, imprescindível para manutenção do equilíbrio ecológico do sistema (MCCHESNEY et al., 1991; GRANJA, 2013). Mesmo se tratando de uma espécie com fenologia decídua, espera-se adaptações foliares frente às condições estressantes que predominam na Caatinga (SAMPAIO, 1995; BARROS et al., 2010).

Tanto a limitação hídrica, como a baixa disponibilidade de umidade do ar (AUSTIN et al., 2011; BARROS et al, 2013) são fatores limitantes para as populações vegetais em ambiente semiárido. Então, espera-se que sob maior restrição hídrica, temperaturas elevadas haja investimento na construção de folhas com menor área foliar para reduzir a perda excessiva de água por evaporação (DÍAZ et al., 2016), maior espessura e densidade foliar que impedem danos sob altas temperaturas e evitam a desidratação (LEIGH et al., 2012); investimento em conteúdo de matéria seca da folha que garante resistência a danos físicos e herbivoria (PÉREZ-HARGUINDEGUT et al., 2013); assim como, há redução da área foliar específica (AFE) (POORTER et al., 2009) e menor extensão do comprimento do pecíolo a fim de reduzir a exposição do limbo foliar (SOUZA et al., 2018). Espera-se também presença de estômatos em ambas as

superfícies das folhas, com maior densidade de estômatos na porção abaxial, para controle da transpiração excessiva (VILE et al., 2012). E, por fim, uma cobertura de tricomas não glandulares que formam um indumento denso sobre a superfície foliar atuando no reflexo da radiação solar e, conseqüentemente reduzindo a temperatura foliar, isso porque agem como uma barreira à perda de água com aumento da profundidade da camada de ar aprisionada acima da folha (SANDQUIST; EHLERINGER, 1997). Porém, as variações nos traços funcionais estão sujeitas ao tipo de espécie vegetal, aos traços analisados e às condições ambientais na qual as plantas estão submetidas (FALCÃO et al., 2015).

Avaliar as respostas das plantas em diferentes condições ambientais permite compreender os fatores envolvidos na estruturação e distribuição das populações naturais. Dessa forma, este estudo objetiva (1) comparar a variabilidade intraespecífica dos traços em uma espécie vegetal endêmica e amplamente distribuída na Caatinga (2) explorar as relações entre os traços funcionais com as variáveis climáticas e edáficas. Então, iremos avaliar a extensão da variação fenotípica em resposta ao gradiente de precipitação, níveis de cobertura vegetal (SAVI) e condições edáficas distintas, comparando os traços funcionais de seis populações de *Croton blanchetianus* Baill. Com base nos padrões observados, hipotetizamos que *Croton blanchetianus* possui atributos anatômicos e morfológicos que variam de acordo com a distribuição das chuvas, níveis de cobertura vegetal (SAVI) e condições edáficas distintas (Figura 1).

Figura 1. Previsões para a relação dos traços funcionais (AF – área foliar, AFE – área foliar específica, CP – comprimento do pecíolo, MFA – massa foliar por área, DF – densidade foliar, CMSF – conteúdo de matéria seca foliar) de populações de *Croton blanchetianus* Baill. ao longo do gradiente de precipitação média anual (mm), cobertura vegetal (SAVI), fertilidade (V%) e água disponível do solo (AD).



Premissa (1):

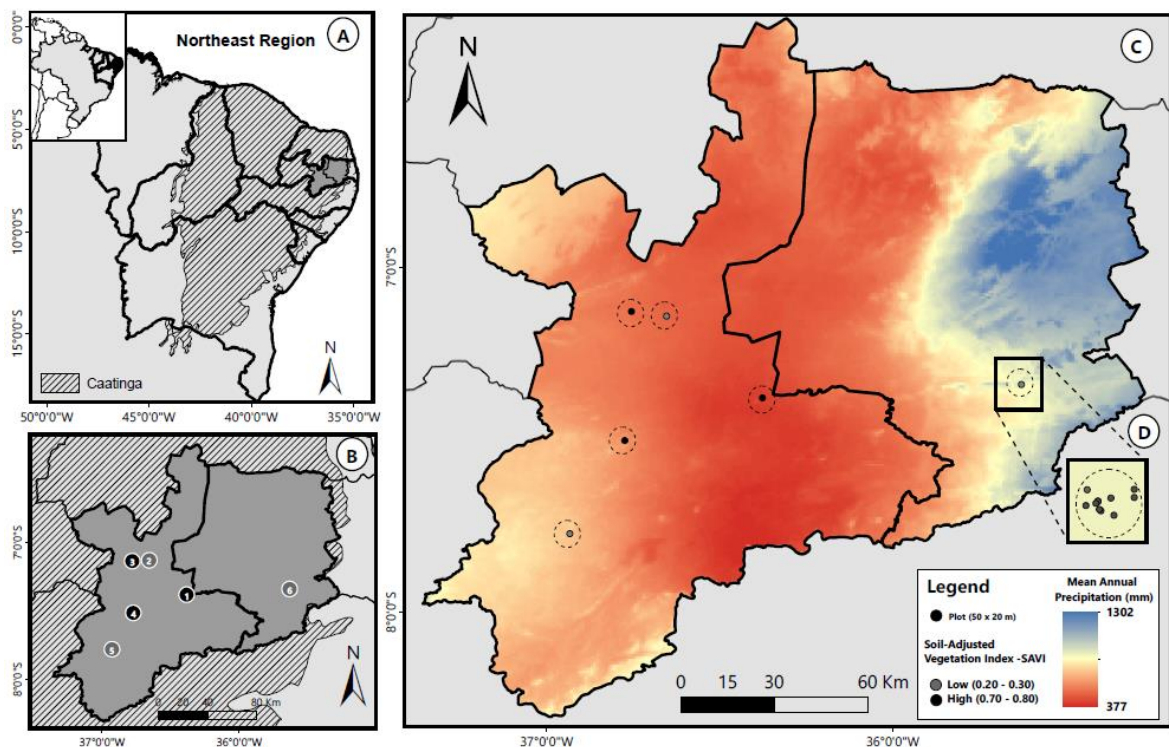
- Maior disponibilidade hídrica associada com maior cobertura vegetal (SAVI), fertilidade e água disponível no solo proporcionam condições abióticas favoráveis as populações, onde haverá construção de folhas que garantam uma rápida aquisição de recursos, com maiores valores AFE, AF, CP, em contraste das populações submetidas a maior restrição hídrica, que exibirão maiores valores de traços estruturais, como MFA, DF ou CMSF que permitam proteção da função foliar.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Áreas de estudo

As áreas geográficas para coleta de dados foram as mesorregiões paraibanas, Borborema e Agreste (Figura 2), ambas inclusas no semiárido do Brasil e submetidas a condições severas: clima do tipo Bsh' (ÁLVARES et al., 2013), altas taxas de radiação solar, temperatura média anual e evapotranspiração, baixos índices de nebulosidade e precipitações irregulares (LEAL; TABARELLI, 2003). Exibem geralmente solos rasos e pedregosos e com elevada disponibilidade de nutrientes (EMBRAPA, 2013; MORO et al., 2016).

Figura 2. Localização das seis populações (P1, P2, P3, P4, P5, P6) amostradas de *Croton blanchetianus* Baill. no estado da Paraíba, região nordeste do Brasil (A). As populações distribuídas em duas mesorregiões paraibanas (B) e sobre diferentes níveis de cobertura vegetal e um gradiente de precipitação (400-850mm) (C). As populações submetidas a maior cobertura vegetal (SAVI alto) estão destacados com círculo preto (●) e aquelas presentes em menor cobertura vegetal (SAVI baixo) em círculo cinza (●) (B, C). Em cada população foram demarcados 10 indivíduos, os quais estão destacados com círculos tracejados (D). A numeração das populações, coordenadas geográficas e variáveis ambientais estão disponíveis no apêndice D.



2.2 Seleção das parcelas: desenho amostral

Para seleção da espécie vegetal com maior abundância e representatividade foi realizada a amostragem da composição da vegetação, em que foram plotadas aleatoriamente seis parcelas de 0,1 ha (50 m x 20 m) no estado da Paraíba. A seleção das parcelas foi realizada através de sorteios no programa Excel (2016) e foram levados em consideração dois fatores principais: (i) precipitação média anual e (ii) cobertura vegetal indicada pelo índice de vegetação ajustado ao solo. E para fins do sorteio foram definidos os seguintes critérios: i) as áreas sorteadas devem assumir um gradiente de precipitação e sob diferentes níveis de cobertura vegetal e (ii) as áreas devem possuir acesso facilitado, viabilizando o trajeto até a ponto sorteado para instalação da parcela. Foram plotados aleatoriamente pontos com distância de 1 km com o software ArcGis 10.5.

As áreas selecionadas estão situadas em um gradiente de precipitação que varia entre 400 – 850 mm ao ano e sob diferentes níveis de cobertura vegetal estabelecidos por meio do Índice de Vegetação Ajustado ao Solo (SAVI), com fator de ajuste de 0.5 (HUETTE, 1988). Para o cálculo do SAVI foram utilizadas imagens do Satélite LandSAT8/sensor OLI (Operacional Terra Imager), adquiridas no site USGS (United States Geological Survey), no período de setembro a novembro 2018, devido aos baixos índices de nebulosidade e qualidade da imagem. Para este último procedimento foi utilizado o software ArcGis 10.5. Enquanto os dados de precipitação anuais foram coletados no repositório global de dados climáticos do WorldClim 2 no período de 30 anos (1970-2000) (FICK; HIJMANS 2017; <http://www.worldclim.org/bioclim>). A resolução espacial será de 1 km² e os dados foram coletados usando o pacote 'raster' (HIJMANS 2016) no programa estatístico R studio (R Core Team 2019).

Entre as seis parcelas selecionadas segundo os critérios supracitados, três parcelas apresentam maior cobertura vegetal (SAVI entre 0.6-0.8) e outras três com menor cobertura vegetal (SAVI entre 0.2-0.5) (Apêndice A), distribuídas ao longo de um gradiente de precipitação (400mm-850mm). As parcelas selecionadas foram plotadas, com 20 × 50 m de dimensão, cada qual equidistantes pelo menos 5 km de distância, em locais dominados por vegetação arbustiva-arbórea, expostos a distúrbios antropogênicos crônicos. Em cada parcela foram amostradas e identificadas ao nível das espécies todas as plantas lenhosas com diâmetro no solo ≥ 3 cm e altura ≥ 1 m.

O levantamento fitossociológico permitiu o conhecimento composicional da comunidade vegetal, e garantiu a seleção da espécie amplamente distribuída e com maior abundância nos

fragmentos analisados. Com a determinação da espécie alvo, em cada parcela foi demarcada uma população de 10 indivíduos, totalizando seis populações. Cada indivíduo corresponde a uma unidade amostral, totalizando 60 unidades amostrais (Figura 2).

2.3 Seleção da espécie alvo: *Croton blanchetianus* Baill.

A seleção da espécie ocorreu através de um prévio levantamento fitossociológico nas seis parcelas demarcadas, conforme anteriormente supracitado, a fim de selecionar a espécie vegetal nativa/endêmica da Caatinga com maior abundância e representatividade. Na amostragem fitossociológica foram registrados 2.013 indivíduos adultos, pertencentes a 32 espécies vegetais lenhosas. Desse total, a espécie com maior abundância total foi *Croton blanchetianus* Baill, pertencente à família Euphorbiaceae e com registro de 893 indivíduos nas seis parcelas.

Croton blanchetianus Baill. conhecida como marmeleiro preto, é uma espécie vegetal arbustiva-arbórea pertencente à família Euphorbiaceae Juss., endêmica e nativa do território brasileiro, com distribuição geográfica no estado de Minas Gerais e em estados do nordeste (Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte, Sergipe). Planta com porte ereto, com variação de 1-8 m de altura, geralmente suas folhas são membráceas a papiráceas, pecíolo curto, com lâmina foliar oval-lanceolada, face adaxial e abaxial com tricomas, margem inteira, ápice acuminado a agudo, base cordada a atenuada. Fruto em columela(s) com lobos apicais pouco diferenciado (FLORA DO BRASIL, 2020). Durante o período de estiagem, perde todas as suas folhas, porém no período de chuvas, imediatamente rebrota e se desenvolve, formando densa e extensa cobertura vegetal, com aroma característico, agradável e peculiar da Caatinga. (SILVEIRA; PESSOA, 2005).

Em campo, foi marcada uma população com dez indivíduos em cada uma das seis parcelas anteriormente selecionadas. A seleção dos indivíduos seguiu alguns critérios de inclusão (i) todos com altura entre 1 e 3 metros e diâmetro acima de 3 cm; (ii) todos em estágio ontogenético adultos, de modo a evitar o efeito da ontogenia nos traços analisados (Apêndice E)

2.4 Variáveis ambientais: climáticas e edáficas

Os dados de precipitação e temperatura média anual em cada parcela foram obtidos no repositório atualizado mundial de variáveis bioclimáticas no WorldClim

(<https://www.worldclim.org/bioclim>). A evapotranspiração potencial (ETP) e a evapotranspiração real (ETR) foram retirados do conjunto de dados Global Evapor-Transpiration (Global-PET) e Global Aridity Index (Global-Aridity) (<http://www.cgiar-csi.org>), os quais foram resultantes da modelagem dos dados no WorldClim Global Climate Data. A partir destes últimos dados climáticos foram calculados: e o índice de déficit hídrico de longo prazo (CWD), definido como meses em que a evapotranspiração excede a precipitação, corresponde à diferença entre precipitação e evapotranspiração apenas durante os meses secos e, por definição, é negativo. Sites com $CWD = 0$ não sofrem estresse sazonal de água; em contraste, locais com valores muito negativos de CWD são fortemente estressados sazonalmente pela água.

Nas proximidades de cada população foram coletadas amostras compostas de solo na região que corresponde à porção radicular das plantas, aproximadamente de 0-30cm de profundidade, a fim de analisar a granulometria (teores de areia, silte e argila), matéria orgânica e fertilidade do solo, esta última estimada pela saturação de bases do solo (V%). Também foram obtidas amostras indeformadas dos solos, com auxílio de anéis de PVC com dimensões de (50 mm x 50 mm), que garantiram a integridades dos poros, para determinação capacidade de campo (CC/ -30 KPa) e ponto de murcha permanente (PMP/-1500KPa). Estes parâmetros foram determinados utilizando-se a câmara de Richard. A capacidade de campo do solo (CC) corresponde a porcentagem de água que o solo pode reter na saturação. Enquanto que o ponto de murcha permanente (PMP) é definido como o teor de água do solo, no qual as plantas murcham e não recuperam a turgidez mesmo em ambientes saturados (KLEIN, 2014). A capacidade de água disponível no solo (AD) para as plantas é definida como o conteúdo de água entre a capacidade de campo (CC) e o ponto de murcha permanente (PMP), ou seja, $AD = CC - PMP$ (TEIXEIRA et al., 2017). Todas as análises foram realizadas no Laboratório de Análise de Solo, Tecido Vegetal e Fertilizante da Universidade Federal de Viçosa.

2.5 Traços morfológicos

Foram medidos sete traços funcionais foliares: Área Foliar (AF), Área Foliar Específica (AFE), Conteúdo de Matéria Seca Foliar (CMSF), Massa Foliar por Área (MFA), Espessura foliar (EF), comprimento do pecíolo (CP) e densidade foliar (DF). Para mensuração desses traços foram realizadas coletas das amostras foliares no período de fevereiro a abril de 2020 (período chuvoso), e em cada indivíduo foram selecionadas dez folhas, totalizando 600 folhas analisadas

morfologicamente. Esses traços estão relacionados à estratégia de uso da água, competição, colonização e defesa de grandes herbívoros (Apêndice E). Os procedimentos de coleta e armazenamento dos traços seguiram o protocolo de mensuração de traços funcionais de plantas (PEREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013) e literatura especializada e foram realizadas no Laboratório de Ecologia e Conservação Florestas Tropicais Secas (EcoTropics) na Universidade Estadual da Paraíba (*Campus I – Campina Grande-PB*)

Para mensuração de traços foliares foram selecionadas apenas as folhas expostas ao sol e totalmente expandidas, sem nenhum sintoma evidente de danos de patógenos ou herbívoros (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Dez folhas foram recolhidas de 10 indivíduos da espécie e as medidas assumirão pecíolos e ráquis como parte da folha. Ainda em campo, as folhas coletadas foram envolvidas em papel toalha umedecido dentro de um saco plástico, armazenadas em uma caixa térmica até o laboratório, e foram mantidas sob condições de refrigeração e em ambiente escuro. A espessura foliar foi medida no centro da lâmina, evitando as grandes nervuras da folha com auxílio do paquímetro digital. Em seguida, as folhas foram digitalizadas e no programa ImageJ v. (<https://imagej.nih.gov>) medida a AF e o comprimento do pecíolo. A razão entre AF e Massa Seca Foliar (MSF) resultou nos valores de AFE. O CMSF foi obtido pela divisão da Massa Seca Foliar (mg) e Massa Fresca Foliar (g). A MFA foi calculada pela razão entre Massa Fresca Foliar e Área foliar (PÉREZ-HARGUINDEGUT et al., 2013). Por fim, a densidade foliar (DF) obtida pela razão entre a massa seca foliar e o resultado da multiplicação entre a área foliar e espessura foliar.

2.6 Traços anatômicos: Densidade de tricomas e estomática

¹Para análise anatômica foram utilizadas cinco populações* de *C. blanchetianus* distribuídas ao longo do gradiente de precipitação. Três folhas foram recolhidas, sem danos físicos e expostas ao sol, de três indivíduos da espécie. Totalizando 45 unidades amostrais, a fim de verificar a existência de traços anatômicos xeromórficos foliares: como a posição dos estômatos (hipoestomático, epistomático e anfistomático), densidade estomática, densidade de tricomas (GUERRA et al., 2018).

¹ *Foram coletadas as folhas de apenas cinco populações (P1-P5) para análise anatômica devido à inviabilidade de coleta causada pela pandemia do Sars-Cov-2.

Em campo, as folhas foram fixadas em solução FAA 70% (Formaldeído 37% (50ml); ácido acético glacial PA (50ml) e álcool etílico (900ml)) e alocadas em potes de vidro devidamente etiquetados. Estas amostras foliares fixadas permaneceram em solução durante 72 horas, após esse intervalo foram lavadas com água destilada e continuaram imersas durante 30 minutos. Após esse processo de lavagem, as amostras foliares foram mantidas em álcool 70% devidamente conservadas.

A densidade de tricomas e estomática foram obtidas através da dissociação da epiderme via solução de Franklin (peróxido de hidrogênio e ácido acético 1:1) (FRANKLIN, 1945). Para isso, cortes de aproximadamente 2 cm² foram retirados na região mediana do limbo foliar, especificamente na região da nervura central, uma vez que favorece a diferenciação da face abaxial e adaxial da folha nas etapas posteriores, e em seguida imersos na solução de Franklin em potes lacrados com fita adesiva e condicionados em estufa à 60°C durante 24 horas. Após este período e com auxílio de um microscópio estereoscópio, as amostras foram cuidadosamente lavadas com água destilada e retirada a face epidérmica abaxial e adaxial. Nesta etapa, a película epidérmica abaxial e adaxial foram separadas e coradas com safranina alcoólica 50%, e em seguida montadas em lâminas semipermanentes em glicerina PA e vedadas com esmalte incolor.

Após montagem das lâminas, em um microscópio binocular, com aumento de 100 vezes, foram obtidas imagens, as quais foram analisadas no software ImageJ v. (<https://imagej.nih.gov>). A contagem de tricomas foi realizada em ambas as faces da folha, porém a contagem de estômatos apenas na face adaxial, devido a grande quantidade de tricomas na face abaxial, em algumas amostras, impossibilitando a visualização holística dos estômatos. Utilizou-se uma área determinada para realização da contagem dos tricomas na face abaxial e adaxial. Vale ressaltar que em cada face da folha (abaxial e adaxial) foram realizadas três contagens de tricomas, a fim de obter um valor médio representativo. A densidade de tricomas foi calculada como a razão entre o número de tricomas/área (2.8mm²). Já para a contagem dos estômatos foi realizada em três campos de 0.5mm² na face adaxial. A densidade de estômatos foi medida como a razão entre o número de estômatos/área (0.5mm²).

2.7 Análise de dados

Examinaram-se o ajuste das variáveis explicativas e respostas aos pressupostos de normalidade dos dados, dos resíduos e homogeneidade através dos testes de Shapiro-Will, Kolmogorov Smirnov e Barlett, respectivamente. Foi observado que os valores brutos dos traços foliares morfológicos (AF, AFE, EF, CP, CMSF, MFA, DF) não seguiam os pressupostos de normalidade e homogeneidade, então, foi utilizada a análise de variância permutativa (PERMANOVA), seguida do PERMIDISP, a fim de verificar a variação de traços funcionais entre as populações investigadas (objetivo I) e detectar diferenças entre as mesmas. Estas análises foram realizadas usando os pacotes ‘permute’, ‘lattice’ e ‘vegan’ com a medida de distância euclidiana e 9999 permutações. Já os traços anatômicos (densidade de tricomas e estomática) apresentaram variação homogênea e normal entre as populações e foram analisadas estatisticamente através da análise de variância (ANOVA), seguida do teste de Tukey. Foram calculados e comparadas as médias e coeficientes de variação (CV%) das distribuições de todos os traços analisados de *C. blanchetianus*.

A associação entre os traços foliares e suas relações com as variáveis ambientais (climáticas e edáficas) foram investigadas através de regressões lineares múltiplas, a fim de testar o segundo objetivo da pesquisa. Entre as variáveis ambientais foram apenas consideradas: (I) Precipitação média anual (mm), (III) Fertilidade do solo (V%), (IV) Água disponível no solo (AD) e (V) cobertura vegetal (SAVI). A seleção ocorreu através do cálculo do fator de inflação da variância (VIF) [ou seja, $VIF = 1 / (1 - R^2)$], cujos valores de $VIF < 10$ indicam fraca colinearidade entre as variáveis (JOU, HUANG & CHO 2014). Modelos foram montados com todas as variáveis ambientais (climáticas e edáficas) em interação e calculados os valores de VIF, apenas foram mantidos no modelo as combinações com valor de $VIF < 10$, ou seja, fracamente colineares. Quanto aos traços foliares morfológicos foram selecionados: área foliar (AF), área foliar específica (AFE), densidade foliar (DF) e massa foliar por área (MFA) e conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), sendo os três primeiros log-normalmente distribuída; e entre os traços anatômicos foram utilizadas: densidade de tricomas adaxial e a densidade de estômatos. A seleção ocorreu por dois motivos: (1) colinearidade fraca entre os traços; (2) atende aos pressupostos de normalidade e homogeneidade requeridos pela análise. Vale ressaltar que para realização das regressões foram utilizados os valores médios dos traços para cada indivíduo da população. Assim, com as variáveis ambientais preditoras e os traços foliares foram elaborados modelos para testar as interações até a formulação do modelo simplificado com as relações significativas.

Os valores medianos dos traços funcionais foliares (morfológicos e anatômicos) foram resumidos e ordenados em BloxPlots através do pacote ‘gplots2’, o que permitiu uma comparação visual dos dados disponíveis. Todas as análises foram realizadas no Programa Rstudio (R Core Team, 2019).

3. RESULTADOS

Todos os traços foliares analisados apresentaram uma variação intraespecífica substancial (Tabela 1), com coeficientes de variação (CV%) que variaram de 13.9% para MFA e 96.3% para EF. Adicionalmente, houveram diferenças significativas nas populações em todos os traços foliares (AF, AFE, EF, CP, DF, MFA, CMSF) (Tabela 1, apêndice B e 5) quando analisadas via PERMANOVA, porém comparações entre as populações através da PERMIDISP mostram diferenças nos seguintes traços: AF, AFE, EF, CP E MFA. No entanto, a diferenciação entre as populações foi marcada principalmente pela variação da área foliar, área foliar específica e comprimento do pecíolo. Nota-se, portanto, uma variação intraespecífica dos traços foliares de *C. blanchetianus*.

Conforme a disposição das populações ao longo do gradiente de precipitação (P1-P6, 400-850mm) e observando os valores médios dos traços analisados, notamos maiores valores médios de traços relacionados a aquisição de recursos, como AF, CP, AFE nas populações submetidas à maior precipitação e menor aridez (P3, P4, P5, P6). Enquanto, que DF apresentou maiores valores nas populações no início do gradiente de precipitação, ou seja, sob maior restrição hídrica (P2). Os demais traços foliares (CMSF e MFA) apresentaram valores médios pouco variáveis ao longo do gradiente de precipitação. (Apêndice C; Tabela 1).

Tabela 1. Valores médios, desvio padrão e coeficiente de variação (CV%) dos traços morfológicos nas seis populações de *Croton blanchetianus* Baill.: Espessura foliar (EF, mm); Área foliar (AF, mm²); Área foliar específica (AFE, mg⁻¹.mm²); Comprimento do pecíolo (CP, mm²); Densidade foliar (DF, mm².mg. g⁻¹); Conteúdo de massa seca das folhas (CMSF, mg. g⁻¹); Massa foliar por área (MFA, mm².mg-1). A distribuição das populações (P1 – P6) está disposta conforme o gradiente precipitação que estão submetidas (400-850mm).

Traços funcionais	Parâmetros estatísticos	400mm	POPULAÇÕES						850mm
			P1	P2	P3	P4	P5	P6	
EF	Média		0.136 ^a	0.106 ^a	0.100 ^a	0.132 ^{ab}	0.129 ^a	0.172^a	
	DP		0.036	0.102	0.023	0.053	0.045	0.039	

	CV%	26.4%	96.3%	23.2%	40.2%	35.1%	22.7%
AF	Média	4011.97 ^b	3131.74 ^a	4754.80 ^b	4377.41 ^{ab}	7240.84^d	5297.63 ^c
	DP	1607.1	875.374	2371.69	1224.090	2475.985	1515.477
	CV%	40.0%	27.9%	49.8%	28.0%	34.2%	28.6%
AFE	Média	15.60 ^a	14.18 ^a	20.53^b	14.22 ^{ab}	17.70 ^c	16.16 ^a
	DP	2.405	2.228	7.651	3.772	5.103	2.748
	CV%	15.4%	15.7%	37.2%	26.5%	28.8%	17.0%
CP	Média	14.97 ^a	13.99 ^a	24.26 ^c	17.81 ^b	28.110^d	22.82 ^a
	DP	4.817	3.228	7.135	5.474	7.426	4.885
	CV%	32.1%	23.0%	29.4%	30.7%	26.4%	21.4%
DF	Média	0.5150 ^a	0.8335^a	0.5549 ^a	0.63 ^a	0.522 ^a	0.389 ^a
	DP	0.158	0.771	0.176	0.213	0.204	0.110
	CV%	30.7%	92.4%	31.8%	33.9%	39.0%	28.2%
CMSF	Média	402.20 ^a	396.42 ^a	377.32 ^a	458.16^a	432.01 ^a	339.92 ^a
	DP	93.022	85.305	119.167	90.514	126.695	68.206
	CV%	23.1%	21.5%	31.5%	19.8%	29.3%	20.1%
MFA	Média	0.065 ^b	0.072^{ab}	0.053 ^a	0.07 ^a	0.061 ^a	0.064 ^c
	DP	0.010	0.010	0.016	0.018	0.018	0.011
	CV%	15.6%	13.9%	30.8%	24.1%	28.8%	16.8%

* Os números marcados com a mesma letra não diferem significativamente pelo PERMIDISP.

* Valores destacados em negrito indicam maior valor médio do traço foliar

No que se refere aos traços anatômicos de *C. blanchetianus* foram observadas variações entre as populações de *C. blanchetianus*, com coeficientes de variação (CV%) entre 9% para densidade de tricomas (abaxial) e 95% para densidade estomática (Tabela 2), porém maiores variações observadas para densidade estomática. Vale ressaltar que apenas as populações nos extremos do gradiente de precipitação (P1 e P5) diferenciaram-se entre si quanto à densidade de tricomas e estomática (Tabela 2). As populações de *Croton blanchetianus* submetidas a menor disponibilidade hídrica (P1/P2) exibiram maiores valores médios da densidade de tricomas em ambas as faces foliares, assim como a densidade estomática.

Tabela 2. Valores médios, desvio padrão e coeficiente de variação (CV%) dos traços anatômicos foliares das populações de *Croton blanchetianus* Baill.: Densidade de tricomas (nº de tricomas/2mm) (abaxial e adaxial) e de estômatos (face adaxial) (nº de estômatos/0.5mm).

Traços anatômicos	Parâmetros estatísticos	Traços anatômicos				
		P1	P2	P3	P4	P5
Dens. de tricomas (abaxial)	Média	53.243^c	35.820 ^b	39.189 ^b	33.706 ^b	25.781 ^a
	DP	5.559	8.003	6.213	2.901	5.093
	CV%	10%	22%	16%	9%	20%
Dens. de tricomas (adaxial)	Média	31.182^c	22.817 ^b	22.727 ^b	19.268 ^{bc}	12.042 ^a
	DP	5.142	6.331	10.114	3.399	3.122
	CV%	16%	28%	45%	18%	26%
Dens. de estômatos (adaxial)	Média	125.466^b	47.255 ^a	80.402 ^{ab}	81.087 ^{ab}	57.840 ^a
	DP	32.239	45.578	37.496	34.167	20.216
	CV%	26%	96%	47%	42%	35%

* Os números marcados com a mesma letra não diferem significativamente pelo teste de Tukey.

* Valores destacados em negrito indicam maior valor médio do traço foliar

A superfície foliar de *C. blanchetianus* é coberta por um indumento denso de tricomas, em ambas as faces da folha (abaxial e adaxial), porém maior densidade de tricomas é encontrada na face abaxial, os quais são compridos intensamente ramificados, e revestem completamente a superfície foliar, protegendo os estômatos presentes. Os tricomas observados são do tipo tectores, pluricelulares, ramificados e muito variáveis entre os indivíduos da espécie, com predominância da forma estrelado, conforme a classificação de Webster et al., 1996. A média da densidade de tricomas na superfície superior da folha variou de 12.042/mm (P5) a 31.182/mm (P1), enquanto que na face inferior com variação de 25.781/mm (P5) a 53.243/mm (P1).

Quanto aos estômatos estão localizados em ambas as superfícies da folha (abaxial e adaxial), portanto, a folha é caracterizada como anfiestomática, a qual é protegida por um indumento denso de tricomas tectores (Figura 3). O tipo de estômato consiste é anomocítico, ou seja, ao mesmo nível das demais células epidérmicas. A média da densidade estomática na face adaxial variou entre 47.255/mm (P2) e 125.466/mm (P1).

A relação entre os traços e as variáveis ambientais foram avaliadas (Tabela 3), e estas em conjunto exerceram influência significativa na exteriorização dos traços foliares em *C. blanchetianus*. Os traços foliares relacionados a maior aquisição de recursos, como a AF e AFE foram positivamente associados com a precipitação média anual, cobertura vegetal e fertilidade do solo. Enquanto que aqueles estruturais, como MFA foi afetado negativamente pela fertilidade do solo, cobertura vegetal e água disponível. Já o CMSF foi apenas correlacionado negativamente com a água disponível no solo. Assim, como a DF, que também apresentou menores valores sob maiores níveis de precipitação, cobertura vegetal e água disponível no solo. Em suma, as populações de *C. blanchetianus* submetidas a maior disponibilidade hídrica e sombreamento, bem como fertilidade e água disponível no solo investiram em maior área foliar para otimizar a captação de luz, e também em maior área foliar específica, em contraste, reduziram os valores de traços estruturais como a MFA, CMSF, DF.

A densidade estomática apresentou relação positiva e significativa com a cobertura vegetal (SAVI), ou seja, populações submetidas a maior cobertura vegetal, investiram em maior número de estômatos na face adaxial. Enquanto que a densidade de tricomas exibiu uma relação negativa e significativa com a precipitação média anual (Tabela 3). As variáveis edáficas não exerceram influência significativa na densidade de estomática e tricomas. Dessa forma, os modelos preveem que as interações entre preditores ambientais influenciam significativamente na construção do fenótipo foliar de *C. blanchetianus* (Tabela 3).

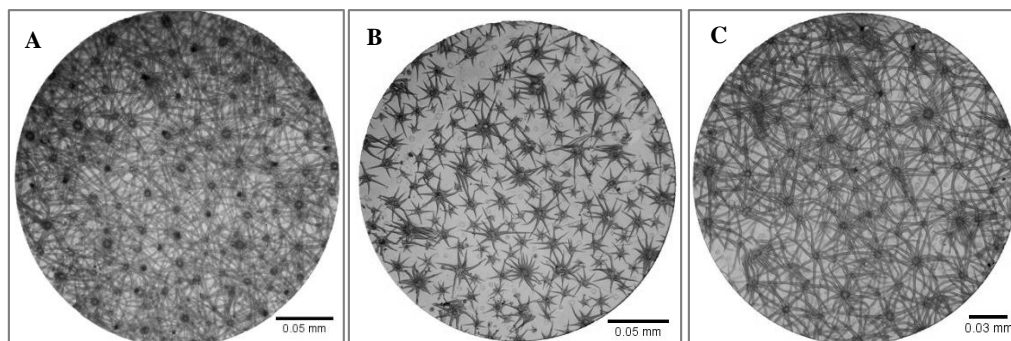
Tabela 3. Resultados das análises de regressão múltipla de traços morfológicos e anatômicos em *Croton blanchetianus* Baill. com variáveis climáticas e edáficas. Para cada traço, foram utilizados os valores médios de cada indivíduo. Traços foliares: Área foliar (AF, mm²); Área foliar específica (AFE, mg⁻¹. mm²); Densidade foliar (DF, mm².mg. g⁻¹); Massa foliar por área (MFA, mg. mm²); Densidade de tricomas (nº de tricomas/2.8mm) e de estômatos (face adaxial) (nº de estômatos/0.5mm).

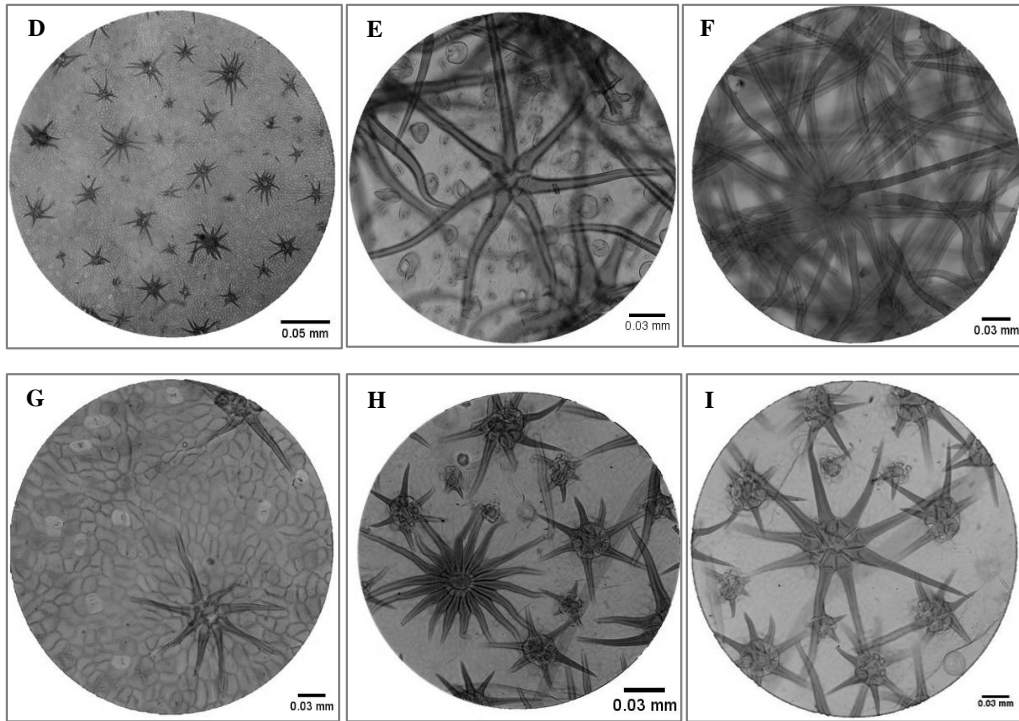
Regressão (Intercepto ± Slope)	RSE*	R²ajustado	F	P
logAF= 2.7004701 + 0.0039860 V% + 0.0008248 PRE. + 0.3232238 SAVI	0.10	0.41	14.72	<0.001

LogAFE= 0.5986321 + 0.0041749V% + 0.2599429 SAVI +0.0002550 PRE	0.0677	0.3738	12.74	<0.001
MFA= 0.1253742 - 0.0004160V% - 0.0217694 SAVI - 0.2542372 AD	0.010	0.2736	8.406	<0.001
CMSF= 546.02 - 2203.96 AD	53.4	0.1831	14.23	<0.001
LogLD= 0.4397045 - 0.0003242 PRE - 0.2421474 SAVI - 5.8330590 AD	0.0841	0.5564	25.67	<0.001
Den. de estômatos = 17.55 + 105.29 SAVI	38.4	0.20	12.1	<0.01
Dens. de tricomas = 60.87315 - 0.07320 PRE	6.059	0.5019	45.34	<0.001

Pre=Precipitação média anual (mm); V%=Fertilidade do solo; AD=Água disponível no solo para as plantas; SAVI = Índice de vegetação ajustado ao solo
*RSE= Erro padrão residual
**R² ajustado

Figura 3. Epiderme foliar de *Croton blanchetianus* Baill. São expostos apenas os registros das populações das extremidades do gradiente de precipitação (P1 e P5). **A** - Indumento denso de tricomas tectores ramificados (Face abaxial/ P1). **B** - Tricomas tectores estrelados (Face adaxial/ P1). **C** - Cobertura de tricomas (Face abaxial/ P5). **D** - Cobertura de tricomas (Face adaxial/P5). **E** - Tricomas tectores e estômatos (Face abaxial/P1). **F** - Tricoma tector estrelado e muito ramificado tectores (Face abaxial/P1). **G** - Tricoma e estômatos (Face adaxial/ P5). **H** e **I** - Tricomas tectores ramificados e estrelados comumente encontrados na epiderme foliar da espécie estudada.





4. DISCUSSÃO

4.1 Variação dos traços funcionais morfológicos

De modo geral, os resultados mostram elevada variação na expressão dos traços funcionais entre e dentro das populações de *C. blanchetianus* Baill. ao longo do gradiente de precipitação. E para a maioria das características analisadas, a variação é explicada principalmente pela precipitação média anual, cobertura vegetal (SAVI), a fertilidade e água disponível no solo. Estudos preexistentes também encontraram forte variação intraespecífica com outras espécies vegetais *Hypochaeris radicata* (MICHELL; BAKKER, 2014), *Copaifera langsdorffii* (SOUZA et al., 2018), *Prosopis pollida* (SALAZAR et al., 2018), *Eucalyptus tricarpa* (MCLEAN et al., 2014) e outras (AUGER; SHIRPLEY, 2012; GOTSCH et al., 2010; JUNG et al., 2014; MARACAHIPES et al., 2018) que observaram modificações morfofuncionais dentro da espécie ao longo de diferentes condições e gradientes ambientais.

Espécies decíduas, como *C. blanchetianus*, são reconhecidas por construírem folhas que garantam um retorno rápido dos recursos no período de disponibilidade hídrica (EAMUS, 1999; FU et al., 2012; SOUZA et al., 2015), uma vez que perdem a folhagem no período seco como estratégia de evitar a seca (EAMUS, 1999). O fenótipo foliar reflete esta estratégia, com valores elevados de AFE, AF e menor investimento em massa foliar (MFA, DF, CMSF), o que permite maior capacidade fotossintética, auxiliando na competição por recursos (POORTER; BONGERS, 2006). Mesmo que a espécie seja decídua, enfrenta condições adversas mesmo no período úmido, uma vez que na caatinga as chuvas são erráticas e irregulares, as temperaturas são elevadas e a radiação intensa (BARROS et al., 2010; SAMPAIO, 1995). Dessa forma, entre populações de uma mesma espécie podem ocorrer adaptações as condições locais predominantes impulsionadas fortemente pela plasticidade nos traços foliares (MITCHELL; BAKKER, 2014).

As populações de *C. blanchetianus* distribuídas sob maior precipitação média anual apresentaram folhas maiores, eficientes fotossinteticamente (AFE), com maior comprimento do pecíolo, garantindo maior exposição e absorção de luz (CIANCIARUSO et al., 2012; PÉREZ-HARGUINDEGUT et al., 2013). A população (P6) distribuída em um local com maior precipitação e menor aridez exibiu maiores valores de EF, porém também se encontra submetida a maior temperatura média, o que pode ter contribuído diretamente para aumento da espessura foliar, uma vez que aumentos mínimos deste traço impede danos a estrutura foliar causados por altas

temperaturas (LEIGH et al., 2012). Não foram detectadas diferenças no CMSF e DF entre as populações, isso porque a espécie investe em folhas de vida curta, baixo custo energético e processam recursos rapidamente (WRIGHT et al., 2004), em contrapartida são menos resistentes aos perigos físicos. Nota-se que todas as populações apresentaram folhas com pequenos e pouco variáveis valores de MFA, isso é comumente encontrado em espécies com fenologia decídua e de estratégia aquisitiva para obtenção de recursos (DÍAZ et al., 2016; POORTER et al., 2009). No entanto, estas espécies decíduas que produzem folhas com baixos valores MFA, comumente se decompõem rapidamente, levando ao aumento do ciclo de carbono e nutrientes, acelerando a produtividade do ecossistema (CORNELISSEN et al., 1999), com efeito ‘pós-vida’ para biota associada (POORTER et al., 2009). Nota-se, portanto, respostas altamente específicas e variáveis ao longo do gradiente de precipitação.

Vários estudos que analisaram a relação entre o gradiente climáticos e as características morfológicas foliares em vários ecossistemas no mundo divergem nos resultados. McLean et al., (2014) observaram variações as características funcionais *Eucalyptus tricarpa*, ao longo do gradiente de climático na Austrália, nos locais de menor precipitação, as árvores geralmente apresentam folhas menores, mais espessas e densas. Já Salazar et al. (2018) observaram que a precipitação não foi relacionada com nenhuma característica foliar de *Prosopis pallida*, no nordeste do Peru. Lang et al., (2019) avaliaram os padrões de resposta entre indivíduos de três espécies ao longo do gradiente de precipitação na Mongólia, e não houve variação intraespecífica em resposta ao gradiente. Enquanto, Souza et al., (2018) observaram variação intraespecífica em *Copaifera langsdorffii* ao longo de um gradiente climático em três ecossistemas brasileiros (caatinga, cerrado e mata atlântica). Dessa forma, os gradientes climáticos impõem pressões seletivas que dão origem a variações nas características funcionais das plantas (GOULD et al., 2014). Porém, múltiplos fatores ambientais também contribuem conjuntamente para o desempenho da planta (LANG et al., 2019), como a disponibilidade de nutrientes no solo, a temperatura (MOLES et al., 2014; KICHENIN et al., 2013). Nesse contexto, a variação de características intraespecíficas tende a contribuir e facilitar a distribuição e ocupação nos diferentes espaços do gradiente ambiental (BOLNICK et al., 2011), devido principalmente à elevada amplitude de nicho da espécie (HE et al., 2018).

Nota-se que os preditores ambientais em interação (Tabela 3) apresentaram maior explicabilidade na variação do fenótipo foliar de *C. blanchetianus* que quando analisados

individualmente. Então, a construção da folha da espécie foi significativamente influenciada pela ação conjunta dos fatores ambientais aos quais está submetida. Sob condições ambientais climáticas favoráveis, como maiores níveis de precipitação e temperatura amenas, a espécie modula o tamanho da folha, de modo que haja aumento na absorção de luz, proporcionando maior alocação de recursos pela planta (CIANCIARUSO et al., 2012; CORNELISSEN et al., 2003; DÍAZ et al., 2016). Outrossim, também investe em maior AFE, garantindo maior assimilação de radiação fotossintética ativa, e por conseguinte, maior capacidade fotossintética (GREEN et al., 2003) e taxa de crescimento relativo da planta (POORTER et al., 2009). Já quando submetida as condições climáticas estressantes, as folhas apresentaram maiores valores de densidade do tecido foliar, contribuindo diretamente para tolerância à desidratação e proteção da folha (NIINEMETS, 2001). Além disso, a redução da área foliar em condições adversas pelas populações influencia diretamente a regulação da temperatura e a taxa de transpiração e, conseqüentemente, também impacta no calor e no equilíbrio de água (DÍAZ et al. 2016).

Dentre as variáveis edáficas, a fertilidade do solo é tida como fator primordial para diferenciação de populações de plantas (SOUZA, 2018), e conseqüentemente a montagem e estruturação de comunidades vegetais em florestas tropicais secas (GROSSIORD et al. 2017; RITO et al. 2017; PINHO et al., 2019). Estudos anteriores avaliaram a relação traço-solo em uma abordagem comunitária e observaram uma relação positiva entre traços aquisitivos e fertilidade do solo (; JAGER et al., 2015; ORDOÑEZ et al., 2009; PINHO et al., 2018), e o oposto para traços que correspondem a estratégia conservativa (PAKEMAN, 2013). Nossos resultados vão de acordo com estas premissas, onde a fertilidade do solo foram associados positivamente com folhas de maior área AF e AFE, e negativamente com traços que refletem investimento em biomassa foliar, como a MFA (MOLES et al., 2018).

É amplamente conhecido que os solos da Caatinga exibem elevados níveis de fertilidade, porém as diferentes classes e tipologias de solo encontradas nesses ambientes (MORO et al., 2016) contribuem para uma estrutura granulométrica variável, onde a forma e o arranjo das partículas do solo afetam a quantidade de água que o solo é capaz de reter (BORTOLINI, 2016; EMBRAPA, 2007). Comumente, os solos com maior teor de argila e silte tendem a apresentar maior disponibilidade de água para as plantas, uma vez que possuem maior capacidade de reter água e também garantem que a demanda hídrica das plantas seja atendida por um maior período de tempo, em contraste aos solos arenosos (DA COSTA et al., 2013). Nossos resultados apontaram que os

solos argilosos e siltosos associados com maior teor de matéria orgânica exibem maior capacidade de disponibilizar água para planta (AD) e foram negativamente associados com traços estruturais, como CMSF, MFA e DF, ou seja, haverá construção de folhas com maior investimento em carbono e mais resistentes nos solos que possuem menor capacidade de fornecer água para a planta. Nesse sentido, diferentes condições ambientais direcionam a seleção de características (POORTER et al., 2009) e estas condições não atuam ou funcionam de forma independente (MOLES, 2018).

Além da imprevisibilidade e estressores ambientais (RIBEIRO et al., 2015; MORO et al., 2016), os distúrbios antropogênicos crônicos (DAC; *sensu* SINGH, 1998) têm afetado a vegetação da caatinga (DA SILVA et al., 2017), cuja cobertura vegetal tem sofrido intensas alterações (FONSECA et al., 2017), promovendo fragmentação da flora da Caatinga (DA SILVA et al., 2017). Essas modificações podem ser observadas indiretamente através dos índices de vegetação (como o SAVI) que indicam através da reflectância da vegetação quais áreas apresentam maior ou menor densidade vegetal (CRUZ et al., 2011). Maior cobertura vegetal proporciona condições microclimáticas locais amenas, como maior sombreamento, umidade e menor temperatura, os quais minimizam os efeitos dos fatores estressantes e favorecem o desenvolvimento das espécies vegetais. Observamos nos resultados, uma relação positiva e significativa entre AF/AFE com cobertura vegetal, e o inverso com a MFA e DF (Tabela 3), ou seja, quando submetidas a maior insolação apresentaram menores valores de AF, AFE e maiores valores DF e MFA. Sob condições abióticas estressantes e limitantes, como menor disponibilidade hídrica, umidade, a espécie tende a reduzir sua AF para minimizar a perda de água por evaporação (LAMBERS et al., 2008), como também ajusta o comprimento do pecíolo para reduzir a exposição do limbo foliar (KING et al., 1999) aos intensos raios de luz e temperatura, enquanto aumentam os valores nos traços que protegem a função das folhas devido à presença de estressores ambientais, como CMSF, MFA, DF (DÍAZ et al., 2004; NIINEMETS, 2001). Estas variações nos traços morfológicos são expressões fenotípicas de fatores ecológicos, tanto bióticos quanto abióticos, no intuito de adequar-se às condições ambientais vigentes (REICH et al., 2003).

Nota-se que *C. blanchetianus* modifica a expressão dos traços foliares a fim de utilizar eficientemente os recursos e atender as condições ambientais locais. Tal modificação a nível de espécie influencia diretamente na amplitude da distribuição espacial, com possibilidade de ocupação em diferentes ambientes (LAVOREL et al., 2007). A variação fenotípica e capacidade de aclimatização de *C. blanchetianus* foi também observada em outros estudos em fragmentos de

floresta de Caatinga. Santos et al. (2010) e Mendes et al., (2017) ressaltaram a elevada capacidade da espécie em adequar a morfologia e fisiologia sobre diferentes condições de luz. A capacidade de construir folhas adaptadas a um novo ambiente é tida como a estratégia de aclimação mais relevante dessa espécie (SANTOS et al., 2010). Esta variação fenotípica também favorece a proliferação e permanência habitats cronicamente perturbados na Caatinga (RITO et al., 2017).

Porém, também vale ressaltar que *C. blanchetianus* é uma árvore de vida longa, decídua tardia (SILVA et al., 2014) e submetida a várias condições ambientais durante sua história de vida, com elevada densidade populacional em fragmentos de caatinga antropizados (RITO et al., 2017). Assim, a capacidade de aclimatização da espécie em ambientes heterogêneos permite que os novos metâmeros foliares exteriorizados a cada nova rebrota apresentem características moldadas pelas condições ambientais locais, contribuindo para a persistência das populações mesmo em habitats antropizados e heterogêneos. E por apresentar uma variabilidade de traços que garantem uma estratégia aquisitiva na obtenção de recurso tende a facilitar sua permanência local e também na montagem de múltiplas assembleias comunitárias (BARUCH et al., 2016).

4.2 Traços anatômicos: densidade de tricomas e estomática

A densidade estomática e de tricomas diferiram entre as populações de *C. blanchetianus* distribuídas nos extremos do gradiente de precipitação, cuja variação foi explicada principalmente pela precipitação média anual e cobertura vegetal (SAVI). Estudos anteriores com espécies vegetais da caatinga também encontraram variações e diferenças em traços anatômicos xeromórficos em resposta aos fatores ambientais circundantes (BARROS, 2010; BARROS; SOARES, 2013; SANTOS, 2018).

Os estômatos estão presentes em ambas superfícies foliares de *C. blanchetianus*, caracterizando-a como folha anfiestomática, a qual é comumente encontrada em espécies de ambientes áridos e semiáridos (PARKHURST, 1978). Este tipo de distribuição de estômatos permite um aumento na condutância de gás carbônico, e conseqüentemente possibilita que a folha atinja altas taxas fotossintéticas (CAMARGO; MARENCO, 2011). Dessa forma, a elevada incidência luminosa na caatinga associada com a disponibilidade hídrica durante o período chuvoso favorece as espécies anfiestomáticas, as quais podem captar gás carbônico rapidamente e otimizar a aquisição de recursos (BARROS, 2010), principalmente para espécies de estratégia aquisitiva, como *C. blanchetianus*. Porém, além de uma estratégia de aclimatização, a construção de folhas

anfiestomáticas é uma estratégia evolutiva e adaptativa de longo prazo, pela qual as plantas alteram as características anatômicas das folhas para lidar com mudanças permanentes nas condições ambientais (CAMARGO; MARENCO, 2011).

A densidade estomática apresentou fortes variações entre as populações de *C. blanchetianus*, com maiores valores médios nos indivíduos submetidas a menor precipitação e maior déficit hídrico (P1), o que pode contribuir para um maior controle nas taxas de perda de água e absorção de gás carbônico (LEMOS et al., 2020). Também observamos uma relação positiva e significativa da densidade de estomática com a cobertura vegetal (SAVI), provavelmente para otimizar as taxas fotossintéticas e garantir a obtenção eficiente de recursos pela planta. Essa variação intraespecífica na quantidade, frequência, forma e distribuição de estômatos nas folhas favorecem os mecanismos de adaptação das plantas as condições ambientais que estão inseridas (WILLMER; FRICKER, 1996). E além da disponibilidade hídrica, outros fatores também podem exercer influência na densidade estomática, como a umidade do ar, concentração de CO₂ atmosférico e temperatura (WOODWARD; KELLY 1995). No entanto, cada espécie responde e desenvolve uma estratégia adaptativa diferente para lidar com o ambiente semiárido (GUERRA et al., 2018).

Os tricomas, estruturas comumente encontradas em plantas de ambientes semiáridos (FAHN; CUTLER, 1992) foram observados em ambas as superfícies foliares de *C. blanchetianus*, são do tipo tectores (não glandulares), pluricelulares, muito ramificados e muito variáveis entre os indivíduos da espécie, principalmente na face foliar abaxial, com predominância da forma estrelado, conforme a classificação de Webster et al., 1996. Estudos anteriores com *C. blanchetianus* corroboram nossos resultados e mostram adicionalmente a presença de tricomas glandulares lignificados (BARROS; SOARES, 2013). A presença de tricomas tectores ramificados e estrelados são eficientes na cobertura da epiderme (LUCENA et al., 2006) e formam um indumento denso sobre a superfície foliar, e conseqüentemente protegem os estômatos da perda de água excessiva (BARROS; SOARES, 2013) e também dos danos causados pelos raios solares (MANETAS, 2003).

Maiores médias da densidade de tricomas (abaxial e adaxial) foram observadas nas populações submetidas a menor disponibilidade hídrica (P1 e P2), e foram detectadas relações significativas e negativas com a precipitação média anual, ou seja, maior cobertura de tricomas nas folhas de indivíduos distribuídos sob maior déficit hídrico. A presença de tricomas em ambas as

faces da folha, além de afetar diretamente a transpiração, contribui também para economia de água das plantas através da regulação da temperatura (FAHN, 1986), protege os tecidos de danos causados por raios UV-B (MANETAS, 2003) e atua na proteção contra herbivoria (LEVIN, 1973), imprescindíveis para o desenvolvimento e sobrevivência das populações de *C. blanchetianus*.

Nesse sentido, a elevada variação fenotípica adaptativa de *C. blanchetianus* as intempéries ambientais do ambiente semiárido, justifica a ampla distribuição da espécie em áreas antropizadas da caatinga, sendo um indicativo da importância da espécie para recuperação de áreas degradadas, já que ela pode ocupar nichos mais inóspitos, proporcionando, assim, melhorias nas condições do solo, e conseqüentemente permite a continuidade da sucessão ecológica do ecossistema (SANTANA, 2009) e contribui para manutenção do equilíbrio ecológico local (GRANJA, 2013; MCCHESENEY et al., 1991). Assim, plantas com elevada capacidade de alterar seu fenótipo mediante mudanças nas condições ambientais tendem a ser selecionadas em ambientes de maior heterogeneidade (SALAZAR et al., 2018), o que explica o sucesso de espécies amplamente distribuídas (SOUZA et al, 2018).

5. CONCLUSÕES

Os dados mostram variação substancial nos traços funcionais foliares das populações de *Croton blanchetianus* Baill., as quais investem a cada novo processo de rebrota na exteriorização de um fenótipo foliar adaptado às condições ambientais predominantes, principalmente sob influência conjunta das variáveis ambientais analisadas: cobertura vegetal (SAVI), precipitação média anual, fertilidade e água disponível no solo. A capacidade de responder a uma vasta gama de exigências ambientais facilita e contribui para sua presença em múltiplas assembleias comunitárias em ambiente semiárido, inclusive em áreas antropizadas. Observamos que quando submetidas as condições abióticas adversas, como menor disponibilidade de água e nutrientes, há redução no tamanho da folha, como também na eficiência fotossintética, ao passo que investe em folhas mais resistentes e também no revestimento de ambas as superfícies foliares com denso indumento de tricomas tectores. Dessa forma, a capacidade de aclimatização e variação fenotípica frente às mudanças no ambiente podem explicar o sucesso desta espécie ao longo de uma série de habitats na Caatinga, inclusive em áreas submetidas a distúrbios antropogênicos crônicos. Estudos que forneçam informações sobre as respostas funcionais intraespecíficas são imprescindíveis para identificar aquelas espécies que melhor respondem as mudanças ambientais presentes e iminentes.

REFERÊNCIAS

- ÁLVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. M.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22, 711-728, 2013.
- AUGER, S.; SHIPLEY, B. Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *Journal of Vegetation Science*, 24, 419, 2012.
- BARROS, I. O. **Anatomia Ecológica Foliar De Espécies Da Caatinga**. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2010.
- BARROS, I. O.; SOARES, A. A. Anatomical adaptations in leaves of the quince and velame of the Brazilian caatinga. *Revista Ciência Agronômica*, 44, 1, 192-198, 2013
- BARUCH, Z.; CHRISTMAS, M. J.; BREED, M. F.; GUERIN, G. R.; CADDY-RETALIC, S.; MCDONALD, J.; JARDINE, D. I.; LEITCH, E.; GELLIE, N.; HILL, K.; MCCALLUM, K.; LOWE, A. J. Leaf trait associations with environmental variation in the wide-ranging shrub *Dodonaea viscosa* subsp. *Angustissima* (Sapindaceae). *Austral Ecology*, 2016.
- BOLNICK, D. I.; AMARASEKARE, P.; ARAUJO, M. S.; BÜRGER, R.; LEVINE, J.; NOVAK, M.; RUDOLF, VHW.; SCHREIBER, S. J.; URBAN, M. C.; VASSEUR, D. A. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 183–192, 2011.
- BORTOLINI, D. **Estimativa da retenção e disponibilidade de água nos solos do Estado de Santa Catarina**. Centro de Ciências Agroveterinárias, Universidade do Estado de Santa Catarina - UDESC, Biblioteca Setorial do CAV/UDESC, 211 p. 2016.
- BUKATSCH, F. **Azul de Astra e Safranina**. In: Kraus, J., Arduin, M. (Eds.), *Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal*. Edur, Seropédica, Rio de Janeiro, p. 26, 1972.
- CAMARGO, M. A. B.; MARENCO, R. A. Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia. *Acta amazonica*, 41, 205 – 212, 2011.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. et al. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: moving from species to individuals. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14, 205–216, 2012.

CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; STEEGE, H. T.; MORGAN, H. D.; VANDERHEIJDEN, M. G. A.; PAUSAS, J. G.; POORTER, H. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian journal of Botany**, 51, 335-380, 2003.

CORNELISSEN, J. H. C.; PEREZ-HARGUINDEGUY, N.; DIAZ, S.; GRIME, J. P.; MARZANO, B.; CABIDO, M.; VENDRAMINI, F.; CERABOLINI, B. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. **New Phytologist**, 143, 191–200, 1999.

CRUZ, M. A. S.; SOUZA, A. M. B.; JESUS, J. S. **Avaliação da cobertura vegetal por meio dos Índices de Vegetação SR, NDVI, SAVI e EVI na bacia do rio Japarutuba -Mirim em Sergipe**. In: Simp. Bras. Sens. Remoto, 15. (SBSR). 2011, Curitiba. São José dos Campos: INPE, 2011. p. 1357-1364. DVD, Internet. ISBN 978-85-17-00056-0 (Internet), 978-85-17-00057-7 (DVD), 2011.

DA COSTA, A; ALBUQUERQUE, J. A.; ALMEIDA, J. A.; COSTA, A.; LUCIANO, R. V. Pedotransfer functions to estimate retention and availability of water in soils of the state of Santa Catarina, Brazil. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, 37, 4, 889-910, 2013.

DA SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (Eds.). **Caatinga: The largest tropical dry forest Region in South America**. Springer International Publishing, Switzerland, 2017.

DÍAZ, S.; HODGSON, J. G.; CABIDO, M. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. **Journal of vegetation science**, 5, 295-304, 2004.

DÍAZ, S.; KATTGE, J.; CORNELISSEN, J. H. C.; WRIGHT, I. J., et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, 529, 167-171, 2016.

EAMUS, D. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. **Trends in Ecology & Evolution**, 14, 11-16, 1999.

EMBRAPA. **Centro Nacional de Pesquisa de solos. Sistema brasileiro de classificação de solos (SiBCS)**. Embrapa solos. Rio de Janeiro. 3ª ed, 2013.

FAHN, A. Structural and Functional Properties of Trichomes of Xeromorphic Leaves. **Annals of Botany** 57, 631-637, 1986.

FAHN, A.; CUTLER, D. **Xerophytes**. Gebruder Borntraeger, Berlin Gentry AH (1991) The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz FE, Mooney HA (eds) The biology of vines. Cambridge, 1992.

FALCÃO, H. M.; MEDEIROS, C. D.; SILVA, B. L.R.; SAMPAIO, E.V.S.B.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; SANTOS, M. G. Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry forest chronosequence: A study case with *Poincianella pyramidalis*. **Forest Ecology and Management**, 340, 62–69, 2015.

FICK, S.E.; R.J. HIJMANS. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, 37, 4302-4315, 2017.

Flora do Brasil 2020 em construção. **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 25 maio 2020

FONSECA, R. C. **Análise de índices de vegetação (NDVI E SAVI) no estudo da dinâmica geoespacial e espectro-temporal da vegetação de caatinga, cultura irrigada e solo exposto do município de Petrolina/PE**. Trabalho de Conclusão de Curso, Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Engenharia Cartográfica, 2017.

FRANKLIN, G.L. Preparation of thin sections of synthetic resin and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. **Nature**, 155, 51, 1945.

FU, P. L.; JIANG, Y. J.; WANG, A. Y.; BRODRIBB, T. J.; ZHANG, J. L.; ZHU, S. D.; CAO, K. F. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. **Annals of Botany**, 110, 189-199, 2012.

GOTSCH, S. G.; POWERS, J. S.; LERDAU, M. T. Leaf traits and water relations of 12 evergreen species in Costa Rican wet and dry forests: patterns of intra-specific variation across forests and seasons. **Plant Ecology**, 11, 133–146, 2010.

GOULD, B.; MOELLER, D.A.; ECKHART, V.M.; TIFFIN, P.; FABIO, E.; GEBER, M.A. Local adaptation and range boundary formation in response to complex environmental gradients across the geographic range of *Clarkia xantiana* ssp. *xantiana*. **Journal of Ecology**, 102, 95-107, 2014.

GRANJA, J. A. A. **Adaptações morfofisiológicas de *Croton blanchetianus* Baill em condições de semiárido pernambucano**. Recife. Dissertação - Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, 2013.

GRASSEIN, F.; TILL-BOTTRAUD, I.; LAVOREL, S. Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. **Annals of Botany**, 106, 637–645, 2010.

GREEN, D. S.; ERICKSON, J. E.; KRUGER, E. L. Foliar morphology and canopy nitrogen as predictors of light-use efficiency in terrestrial vegetation. **Agricultural and Forest Meteorology**, 115, 163–171, 2003.

GROSSIORD, C.; SEVANTO, S.; ADAMS, H.D.; COLLINS, A.D.; DICKMAN, L.T.; MCBRANCH, N.; MICHALETZ, S.T.; STOCKTON, E.A.; VIGIL, M.; MCDOWELL, N.G. Precipitation, not air temperature, drives functional responses of trees in semi-arid ecosystems. **Journal of Ecology**, 105, 163–175, 2017.

GUERRA, A.; SCREMIN-DIAS E. Leaf traits, sclerophylly and growth habits in plant species of a semiarid environment. **Brazilian Journal of Botany**, 41, 131–144, 2018.

HE, D.; CHEN, Y.; ZHAO, K.; CORNELISSEN, J. H. C.; CHU, C. Intra- and interspecific trait variations reveal functional relationships between specific leaf area and soil niche within a subtropical forest. **Annals of Botany**, 121, 1173–1182, 2018.

HUETE, A. R. A Soil-adjusted vegetation index (SAVI). **Remote Sensing of Environment**, 25, 295–309, 1988.

IPCC. **Climate change 2014: synthesis report**. In: Pachauri RK, Mayer L, eds. Climate change 2014: synthesis report. Contribution of Working Groups I, II 27 and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva: Intergovernmental Panel on Climate Change, 2014.

JAGER, M. M.; RICHARDSON, S. J.; BELLINGHAM, M. et al. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. **Journal of Ecology**, 103, 374–385, 2015.

JOU, Y. J., HUANG, C. C.; CHO, H.J. A VIF-based optimization model to alleviate collinearity problems in multiple linear regression. **Computational Statistics**, 29, 1515–1541, 2014

JUNG, V.; ALBERT, C. H.; VIOLLE, C.; KUNSTLER, G.; LOUCOUGARAY G., et al. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. **Journal of Ecology**, 102, 45–53, 2014.

KICHENIN, E.; WARDLE, D. A.; PELTZER, D. A.; MORSE, C. W.; FRESCHET, G. T.; Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. **Functional Ecology**, 27, 1254–1261, 2013.

KING, D. A.; MAINDONALD, J. H. Tree architecture in relation to leaf dimensions and tree stature in temperate and tropical rain forests. **Journal of Ecology**, 87, 1012–1024, 1999.

KLEIN, V. A. **Física do solo**. Passo Fundo: UPF Editora, 2014.

LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.; PONS, T. L. **Plant physiological Ecology**. 2 ed^a. 605p. 2008.

LANG, B.; GEIGER, A; MUNKHUU, O. et al. Intraspecific trait variation patterns along a precipitation gradient in Mongolian rangelands. **Flora**, 254, 135–146, 2019.

LAVOREL, S.; DÍAZ, S. CORNELISSEN, J. H. C.; GARNIER, E. et al. **Plant functional types: Are we getting any closer to the holy grail?** In: CANADELL, J. G.; PATAKI, D. PITELKA, L. (Eds.) *Terrestrial Ecosystems in a changing world*. The IGBP Series, Springer – Verlag, Berlin Heidelberg, cap.13, p. 149-164., 2007.

LÁZARO-NOGAL, A.; MATESANZ, S.; GODOY, A. et al. Environmental heterogeneity leads to higher plasticity in dry-edge populations of a semi-arid Chilean shrub: insights into climate change responses. **Journal of Ecology**, 103, 338–350, 2015.

LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife: Ed. Universitária da UFPE, 822 p. 2003.

LEIGH, A.; SEVANTO, S.; BALL M. C.; CLOSE J. D.; ELLSWORTH D. S.; KNIGHT, C. A.; VOGEL S. Do thick leaves avoid thermal damage in critically low wind speeds? **New Phytologist**, 194, 477–487, 2012.

LEMOES, V. O. T.; LUCENA, E. M. P.; BONILLA, O. H.; BRUNO; EDSON-CHAVES; FREITAS M. A. Ecological anatomy of *Myrcia guianensis* (Aubl.) DC. leaf in Restinga in Ceará state. *Ci. Fl.*, Santa Maria, 30, 2, 307-32, 2020.

LEVIN, D. A. The role of trichomes in plant defense. **The Quarterly Review of Biology**, 48, 3-15, 1973.

LUCENA, M. F. A.; SALES, M. F. Tricomas foliares em espécies de *Croton* l. (Crotonoideae-Euphorbiaceae). **Rodriguésia**, 57, 1, 11-25, 2006.

MACARTHUR, R.; LEVINS, R. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 51, 1207-1210, 1964.

MAGRIN, G. O. et al. Central and South America. **Climate change**, p. 1499-1566, 2014.

MANETAS, Y. The importance of being hairy: the adverse effects of hair removal on stem photosynthesis of *Verbascum speciosum* are due to solar UV-B radiation. **New Phytologist**, 158, 503-508, 2003.

- MARACAHIPES, L.; CARLUCCI, M. B.; LENZA, E. et al. How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. Perspectives in Plant Ecology, **Evolution and Systematics**, 34, 17–25, 2018.
- MATESANZ, S.; GIANOLI, E.; VALLADARES, F. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants: Global change and plasticity. **Annals of the New York Academy of Sciences**, 1206, 35–55, 2010.
- MCCHESENEY, J. D.; CLARK, A. M.; SILVEIRA, E. R. Antimicrobial diterpenes *Croton sonderianus*, 1. Hardwickic and 3,4-secotrachylobanoic acids. **Journal of Natural Products**, 54, 1625-1633, 1991.
- MCLEAN, E. H.; PROBER, S. M.; STOCK, W. D.; STEANE, D. A.; POTTS, B. M.; VAILLANCOURT, R. E.; BYRNE, M. Plasticity of functional traits varies clinally along a rainfall gradient in *Eucalyptus tricarpa*. **Plant, Cell and Environment**, 37, 1440–1451, 2014.
- MENDES, K. R.; GRANJA, J. A. A.; OMETTO, J.P.; ANTONINO, A. C. D.; MENEZES, R. S. C.; PEREIRA, E. C.; POMPELLI, M. F. *Croton blanchetianus* modulates its morphophysiological responses to tolerate drought in a tropical dry forest. **Functional Plant Biology**, 44, 1039–1051, 2017.
- MINASNY, B.; MCBRATNEY, A. B. Limited effect of organic matter on soil available water capacity. **European Journal of Soil Science**, January, 69, 39–47, 2018.
- MITCHELL, R. M.; BAKKER, J. D. Quantifying and comparing intraspecific functional trait variability: a case study with *Hypochoeris radicata*. **Functional Ecology**, 28, 258–269, 2013.
- MITCHELL, R. M.; BAKKER, J. D. Intraspecific trait variation driven by plasticity and ontogeny in *Hypochoeris radicata*. **Plos one**, 9, 258-269, 2014.
- MOLES, A. T. Being John Harper: Using evolutionary ideas to improve understanding of global patterns in plant traits. **Journal of Ecology**, 106, 1–18, 2018
- MOLES, A. T.; PERKINS, S. E.; LAFFAN, S. W.; FLORES-MORENO, H.; AWASTHY, M.; TINDALL, M. L.; SACK, L. et al. Which is a better predictor of plant traits: temperature or precipitation? **Journal of Vegetation Science**, 25, 1167–1180, 2014.
- MOORE, T. E.; JONES, C. S.; CHONG, C.; SCHLICHTING, C. D. Impact of rainfall seasonality on intraspecific trait variation in a shrub from a Mediterranean climate. **Functional Ecology**, 34, 865 -876, 2020.

MORO, M. F.; LUGHADHA, E. M.; ARAÚJO, F. S.; MARTINS, F. R. A. Phytogeographical Metaanalysis of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil. **The Botanical Review**, 82, 91–148, 2016.

NIINEMETS, Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density and thickness in trees and shrubs. **Ecology**, 82, 453–469, 2001.

ORDOÑEZ, J. C.; BODEGOM, P. M. V.; WITTE, J. M.; WRIGHT, I. J.; REICH, P. B.; AERTS, R. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. **Global Ecology and Biogeography**, 18, 137–149.

PAKEMAN, R. J. Intra-Specific Leaf Trait Variation: Management and Fertility Matter More than the Climate at Continental Scales. **Folia Geobotanica**, 48, 355–371, 2013.

PARKHURST, D. F. Adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. **Journal of Ecology**, 66, 367–383, 1978.

PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: Perspectives from seasonally dry tropical forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 40, 37–457, 2009.

PENNINGTON, R. T.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, 27, 261–273, 2000.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, 61, 167–234, 2013.

POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; RAFAEL VILLAR. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (MFA): a meta-analysis. **New Phytologist**, 182, 565–588, 2009.

POORTER, L.; BONGERS, F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology**, 87, 1733–1743, 2006.

R Core Team, 2019. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.r-project.org/index.html>.

REICH, P. B.; WRIGHT, I. J.; CAVENDER-BARES, J.; CRAINE, J. M.; OLEKSYN, J.; WESTOBY, M.; WALTERS M. B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, 164, 143–164, 2003.

RIBEIRO, E. M. S.; SANTOS, B. A.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; TABARELLI, M.; SOUZA G.; LEAL, I. R. Empobrecimento filogenético de comunidades vegetais após distúrbios humanos crônicos na Caatinga brasileira. **Ecology**, 97, 1583-1592, 2016.

RIBEIRO, E. M. S.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; SANTOS, B. A. et al. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of applied Ecology**, 52, 611-620, 2015.

RIBEIRO-NETO, J. D.; ARNAN, X.; TABARELLI, M.; LEAL, I. R. O distúrbio antropogênico crônico causa homogeneização de comunidades de plantas e formigas na Caatinga brasileira. **Environmental Conservation**, 25, 943–956, 2016.

RITO, K. F.; TABARELLI, M.; LEAL, I. R. Euphorbiaceae responses to chronic anthropogenic disturbances in Caatinga vegetation: from species proliferation to biotic homogenization. **Plant Ecology**, 218, 749-759, 2017.

SALAZAR, P. C.; NAVARRO-CERRILLO, R. M.; CRUZ, G.; VILLAR, R. Intraspecific leaf functional trait variability of eight *Prosopis pallida* tree populations along a climatic gradient of the dry forests of northern Peru. **Journal of Arid Environments**, 152, 12–20, 2018.

SAMPAIO, E. V. S. B. Overview of the Brazilian caatinga. In: BULLOCK, S. H.; MOONEY, H. A.; MEDINA, E. (Ed.). Seasonally dry tropical forest. Cambridge: Cambridge University Press, p. 35-63, 1995

SANDQUIST, D. R.; EHLERINGER, J. R. Intraspecific variation of leaf pubescence and drought response in *Encelia farinosa* associated with contrasting desert environments. **New Phytologist**, 135, 635-644, 1997.

SANTANA, J. A. S. Padrão de distribuição e estrutura diamétrica de *Croton sonderianus* Muell. Arg. (marmeleiro) na Caatinga da estação ecológica de Seridó. **Revista Verde**, 4, 85-90, 2009.

SANTOS, A. C. J.; MELO, J. I. M. Flora vascular de uma área de caatinga no estado da Paraíba – Nordeste do Brasil. **Revista Caatinga**, 23, 32–40, 2010.

SANTOS, P.F. **Características de anatomia foliar de *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae) ao longo de um gradiente edafoclimático.** 135 p.: il. Orientador: Evaristo Mauro de Castro Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2018.

SILVA, A. M. L.; LOPES, S. F.; VITORIO, L. A. P.; SANTIAGO, R. R.; MATTOS, E. A.; TROVÃO, D. M. B. M. Plant functional groups of species in semiarid ecosystems in Brazil: wood basic density and SLA as an ecological indicator. **Brazilian Journal of Botany**, 37:229–237, 2014.

SILVEIRA, E. R.; PESSOA, O. D. L. **Constituintes Micromoleculares de Plantas do Nordeste com Potencial Farmacológico com Dados de RMN 13C**. Fortaleza: Expressão Gráfica, 216p., 2005.

SINGH, S. P. Perturbação crônica, uma das principais causas de degradação ambiental nos países em desenvolvimento. **Environmental Conservation**, 25, 1–2, 1998.

SOUZA, B. C.; OLIVEIRA, S. R.; ARAÚJO, F. S. Divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais. **Rodriguésia**, 66, 021-032, 2015.

SOUZA, M. L.; DUARTE, A. A.; LOVATO, M. B.; FAGUNDES, M.; VALLADARES, F.; LEMOS-FILHO, J. P. Climatic factors shaping intraspecific leaf trait variation of a neotropical tree along a rainfall gradient. **Plos One**, 13, 2018.

TEIXEIRA, P. C.; DONAGEMMA, G. K.; FONTANA, A.; TEIXEIRA, W. G. **Manual de métodos de análise de solo**. 3ª edição revista e ampliada Brasília, DF: Embrapa, 2017.

VILE, D. et al. Arabidopsis growth under prolonged high temperature and water deficit: independent or interactive effects? **Plant, Cell & Environment, Wiley**, 35, 702-718, 2012.

WEBSTER, G.L., DEL-ARCO-AGUILAR, M. J., SMITH, B. A. Systematic distribution of foliar trichome types in *Croton* (Euphorbiaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, 121: 41-57, 1996.

WILLMER, C.; FRICKER, M. **Stomata**. 2nd ed. Londres: Chapman & Hall, 1996. 392 p.

WILSON, P. J.; THOMPSON, K.; HODGSON, J. G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. **New Phytologist**, 143, 155-162, 1999.

WOODWARD, F.I.; KELLY, C.K. 1995. The influence of CO² concentration on stomatal density. **New Phytologist**, 131: 311- 327.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, 428, 821-927, 2004.

ZORGER, B. B.; TABARELLI, M.; QUEIROZ, R. T. DE; ROSADO, B. H. P.; PINHO, B. X. Functional organization of woody plant assemblages along precipitation and human disturbance gradients in a seasonally dry tropical forest. **Biotropica**, 00, 1–13, 2019.

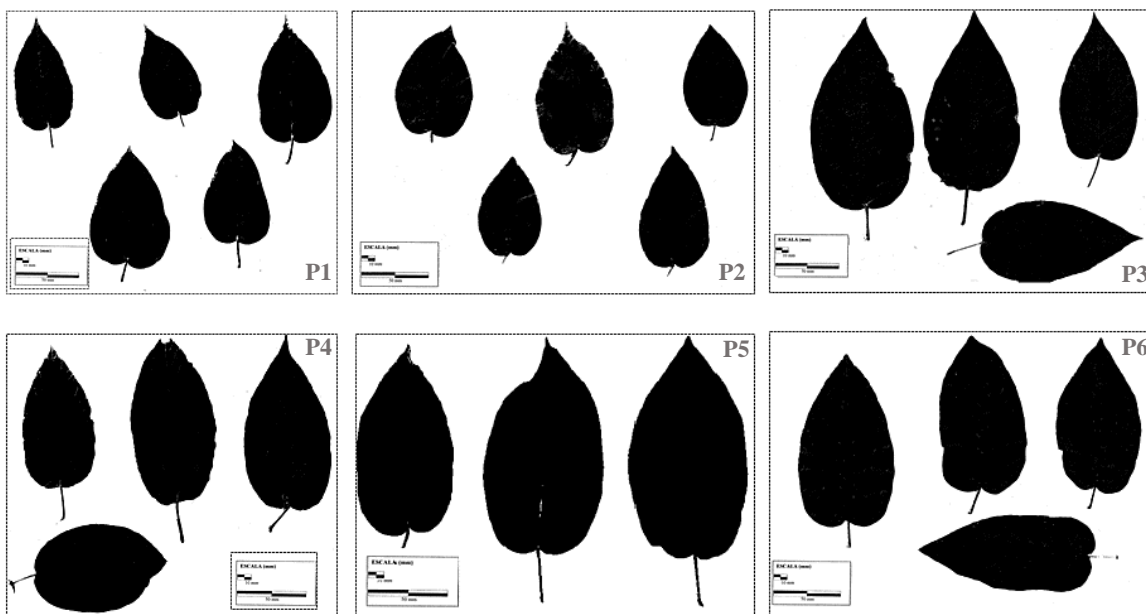
APÊNDICES

APÊNDICE A. Ilustração das populações de *Croton blanchetianus* Baill distribuídas sobre diferentes valores do índice de cobertura vegetal ajustado ao solo (SAVI). Menor cobertura vegetal (A e C) e maior cobertura vegetal (B e D). Fonte: A autora (2020).

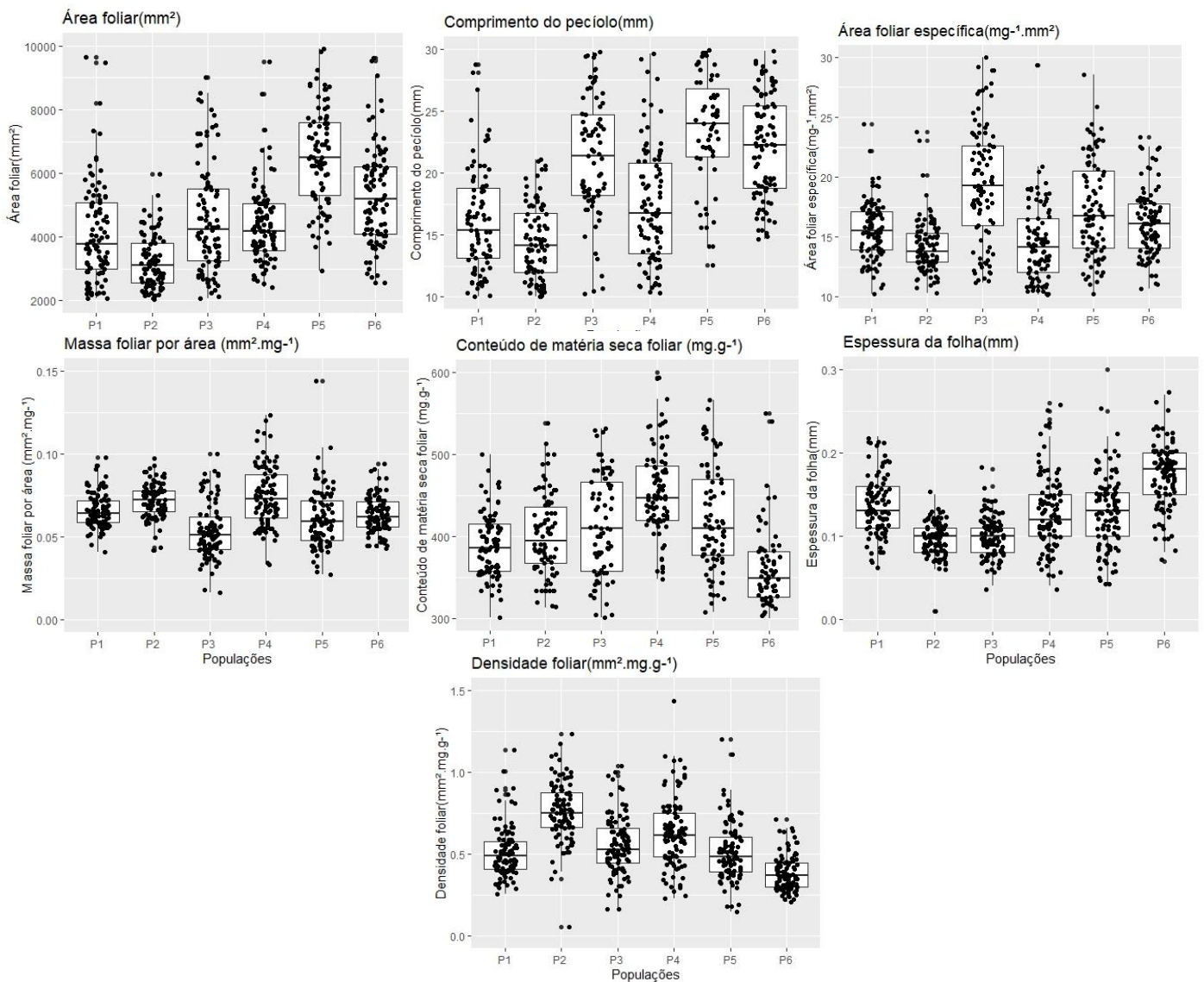


Fonte: A autora (2020).

APÊNDICE B. Representação esquemática das folhas das seis populações de *Croton blanchetianus* Baill. distribuídas ao longo do gradiente de precipitação (400-850mm).



APÊNDICE C. Distribuição dos valores medianos dos traços foliares nas populações de *C. blanchetianus* distribuídas ao longo do gradiente de precipitação. Espessura foliar (EF, mm); Área foliar (AF, mm²); Área foliar específica (AFE, mg⁻¹.mm²); Comprimento do pecíolo (CP, mm²); Densidade foliar (DF, mm².mg. g⁻¹); Conteúdo de massa seca das folhas (CMSF, mg. g⁻¹); Massa foliar por área (MFA, mg.mm²). A distribuição das populações está disposta conforme o gradiente precipitação que estão submetidas (400-850mm).



APÊNDICE D. Dados de localização, condições climáticas anuais médias (1970-2000) e variáveis edáficas locais para as seis populações estudadas de *Croton blanchetianus* Baill. As populações

Variáveis ambientais	Populações					
	P1	P2	P3	P4	P5	P6
Variáveis climáticas						
Long. (°E)	-36.37	-36.35	-36.75	-36.77	-36.93	-35.62
Lat. (°N)	-7.37	-7.14	-7.12	-7.50	-7.77	-7.34
Precipitação(mm)	423	494	515	582	668	807
Temperatura(°C)	23.19	23.16	22.85	22.42	23	24.11
AET (mm)	319	407	425	456	503	636
PET (mm)	1626	1648	1634	1605	1694	1666
CWD (mm)	-1228.63	-1169.43	-1190.93	-1141.997	-1099.15	-851.66
SAVI	0.72	0.29	0.82	0.60	0.45	0.36
Variáveis edáficas						
Fertilidade do solo	75.5	81.9	83.2	57.3	88	74
Matéria orgânica	1.88	1.34	1.34	0.67	2.28	2.02
Água disponível no solo (AD)	0.068	0.054	0.063	0.05	0.071	0.086
Nitrogênio total	0.080	0.068	0.077	0.037	0.128	0.097
Fósforo (P)	18,3	11,5	11,3	1,2	206,8	2,5
Potássio (K)	96	145	295	46	227	147
Sódio (Na)	4,51	12,58	2,50	0	0,48	18,64
Areia grossa	0.449	0.496	0.341	0.574	0.346	0.303
Areia fina	0.169	0.227	0.321	0.217	0.238	0.341
Silte	0.216	0.122	0.116	0.134	0.224	0.166
Argila	0.166	0.155	0.222	0.075	0.192	0.189
Caracterização das áreas						
Vegetação fechada	X	-	X	X	-	-
Vegetação aberta	-	X	-	-	X	X
+ Sinais de distúrbios antropogênicos	-	+	-	-	+	+

*Longitude (Long. °E), latitude (Lat. °N), precipitação média anual (mm), temperatura média anual (°C), índice de vegetação ajustado ao solo (SAVI), índice de déficit hídrico de longo prazo (CWD), evapotranspiração real (ETR), evapotranspiração potencial (ETP), água disponível no solo (AD = capacidade de campo – ponto de murcha permanente).

(P1-P6) estão organizadas conforme o gradiente de precipitação (400-850mm) estabelecido.

APÊNDICE E. Traços morfológicos e anatômicos que foram mensurados neste estudo, incluindo tipo, categoria/ unidades e relevância ecológica.

Traços	Tipo	Unidade	Relevância ecológica
Área foliar	Contínuo	mm ²	Captação de luz e absorção de recursos
Área foliar específica	Contínuo	mm ² .mg ¹	Eficiência fotossintética e longevidade foliar
Comprimento do pecíolo	Contínuo	mm ²	Suporte da lâmina foliar, no que diz respeito ao posicionamento espacial
Conteúdo de matéria seca foliar	Contínuo	mg.g ¹	Indicador da resistência foliar contra danos físicos e correlacionado positivamente com longevidade foliar
Massa foliar por área	Contínuo	mg.mm ²	Participa dos processos de fixação de carbono e reforço estrutural da folha, correlacionado positivamente com longevidade foliar
Densidade foliar	Contínuo	mm ² .mg.g ⁻¹	Fornecer maior tolerância a desidratação
Posição dos estômatos	Catagórico	Hipoestomático, epistomático e anfistomático	Controle hídrico
Tricomas	Catagórico	Tectores e glandulares	Defesa estrutural contra herbívoros e proteção contra fatores ambientais

*Referências: PÉREZ- HARGUINDEGUT et al., (2013); POORTER et al., (2009); LEIGH et al., (2012); GUERRA et al., (2018); CORNELISSEN et al., (2003)