



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

GILBEVAN RAMOS DE ALMEIDA

**DIVERSIDADE FUNCIONAL DE COMUNIDADES DE PLANTAS EM
GRADIENTES DE ALTITUDE EM ECOSSISTEMA SEMIÁRIDO
BRASILEIRO**

CAMPINA GRANDE - PB

2018

GILBEVAN RAMOS DE ALMEIDA

**DIVERSIDADE FUNCIONAL DE COMUNIDADES DE PLANTAS EM
GRADIENTES DE ALTITUDE EM ECOSSISTEMA SEMIÁRIDO
BRASILEIRO**

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 Funcional.

Orientador(a): Dra. Dilma Maria de Brito Melo Trovão

Co-orientador: Dr. Sérgio de Faria Lopes

CAMPINA GRANDE - PB

2018

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.

A447d Almeida, Gilbevan Ramos de.
Diversidade funcional de comunidades de plantas em gradientes de altitude em ecossistema semiárido brasileiro [manuscrito] : / Gilbevan Ramos de Almeida. - 2018.
65 p. : il. colorido.

Digitado.

Dissertação (Mestrado em Pós Graduação em Ecologia e Conservação) - Universidade Estadual da Paraíba, Pró-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa, 2018.

"Orientação : Profa. Dra. Dilma Maria de Brito Melo Trovão, Departamento de Biologia - CCBS."

"Coorientação: Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes, Departamento de Biologia - CCBS.""

1. Ecologia vegetal. 2. Diversidade funcional. 3. Plantas. 4. Traços funcionais.

21. ed. CDD 581.7

GILBEVAN RAMOS DE ALMEIDA

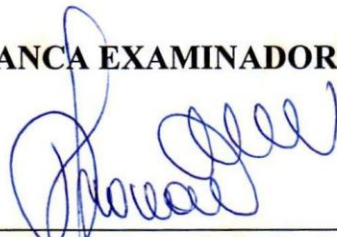
**DIVERSIDADE FUNCIONAL DE PLANTAS EM GRADIENTES DE ALTITUDE EM
ECOSSITEMA SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

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.

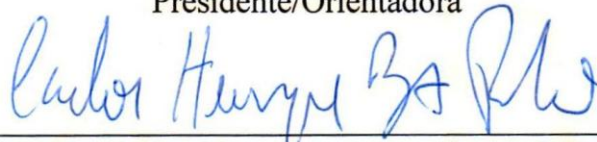
Área de concentração: Ecologia Funcional.

Aprovada em: **28 de fevereiro de 2018.**

BANCA EXAMINADORA



Profa. Dra. Dilma Maria de Brito Melo Trovão
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)
Presidente/Orientadora



Prof. Dr. Carlos Henrique Britto de Assis Prado
Universidade Federal de São Carlos (UFSCar)
Membro Externo



Prof. Dr. Ênio Wocyli Dantas
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)
Membro Externo

“Não existe melhor termômetro para delimitar o nordeste seco do que extremos da própria vegetação da caatinga. até onde vão as diferentes fáceis de caatinga de modo relativamente contínuo, estaremos na presença de ambientes semiáridos.” (AZIZ AB’SÁBER)

*Aos amores da minha vida: minha mãe
Marizete, meus irmãos Germano, Geano
e Geana, meu sobrinho Genival Roberto
e minha noiva Magna Cely.
...Dedico.*

AGRADECIMENTOS

Antes de começar os meus agradecimentos, adianto que não serão poucos e, peço desculpas pela falta de formalidade no texto, mas aqui deixo minha gratidão na sua forma mais singela. Pode até parecer clichê, mas não há palavras suficientes que descrevam fielmente a gratidão que sinto nesse momento, são muitos os sentimentos que resumem esta fase. Esses dois anos de mestrado fazem parte da experiência mais intensa, decisiva e importante da minha vida profissional. Muitos foram os momentos bons, agradáveis que irei guardar com grande saudosismo e muitos foram os momentos de crescimento, fortalecimento profissional e de fé.

Agradeço a Deus, primeiramente, fonte de minha força e que esteve no meu lado em muitos momentos difíceis e nos de maior inspiração dessa caminhada. “Posso todas as coisas naquele que me Fortalece” (Filipenses, 4:13).

Muitas são as pessoas a quem devo agradecimentos pela conclusão deste trabalho e pelo cumprimento de mais uma etapa na minha trajetória acadêmica. Para tentar pôr um pouco de organização e não esquecer ninguém, tentarei seguir uma sequência que considero pertinente, começo agradecendo às pessoas e instituições diretamente envolvidas na pesquisa aqui apresentada e no meu mestrado em si, para, em seguida, agradecer as pessoas que fizeram desta fase mais suave pelo simples fato de existirem.

Aos meus dois orientadores por todas as oportunidades e ensinamentos nesses dois anos de convivência. Bom! Seguindo as regras de etiqueta e cavalheirismo, irei começar com as damas. Agradeço, imensamente, à Professora Dilma Trovão, por tudo, pelos ensinamentos, paciência e confiança. Aprendi muito observando ela, com sua forma de enxergar o mundo, a buscar e lutar por aquilo que acredita (a lutar um bom combate) e com sua forma diferenciada de ver a ciência. Nesses dois anos, ouvi muito dela está frase: “Gilbevan, você precisa viver mais, divirta-se”. Serei eternamente grato e espero que essa parceria e me arrisco a falar amizade se perpetue ao passar dos anos.

Ao Prof. Sérgio de Faria Lopes, muito mais que um professor ou orientador. São pouco mais de seis anos que ele está presente na minha vida acadêmica, essa parceria vem desde da graduação. Junto a sua função de professor e orientador, tornou-se um pai, um amigo e acima de tudo um exemplo a ser seguido. Sua frase preferida, a tão temida “Gilbevan, nós não podemos parar um dia sequer, temos que publicar”, sempre ensinou ensinamentos e impulsionou-me a seguir em frente. Agradeço por ele, nunca ter desistido de mim e acreditar no meu futuro na academia, mesmo quando nem eu mesmo acredito. Sérgio, o senhor é o

grande responsável pelo meu crescimento profissional e pessoal, ensinando-me valores éticos e morais, que jamais serão esquecidos. O exemplo é o melhor ensinamento. Espero um dia poder retribuir tudo que aprendi! Foi um prazer e uma honra inenarrável tê-los como orientadores.

Ao Prof. Jamir Afonso, detentor de uma simplicidade e humildade admirável, que mesmo não me conhecendo me acolheu em sua casa em Uberlândia e foi de grande ajuda nas análises estatísticas, bem como nas interpretações dos resultados e na criativa tarefa de deduzir implicações para os resultados. Muito obrigado Jamir. Ao Prof. André Pessanha que sempre esteve ali disponível para ajudar nessa tão árdua e difícil tarefa que é analisar dados e, acima de tudo, por sempre está preocupado comigo, perguntando-me como estava e se precisava de algo. Muito obrigado.

Aos professores membros da banca, os doutores Carlos Henrique Britto de Assis Prado e Ênio Wocylis Dantas pela disponibilidade em avaliar o trabalho, além das valiosas sugestões de melhorias.

À coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação -PPGEC da UEPB, nas pessoas dos professores André Pessanha e Joseline Molozzi e do servidor administrativo Júlio César, pela presteza com que sempre desempenham a suas funções. Ao Júlio “Julius” agradeço pelos momentos de descontração com seu senso de humor peculiar e as vezes, aterrorizador, que nas horas de bancas expressava a seguinte frase, “Por que você está apreensivo, o pior que pode acontecer é você não passar e perder a bolsa”. Obrigado.

A todos os professores que fizeram parte desta conquista; aqueles que me auxiliaram deste a graduação e agora no mestrado. Este resultado dependeu muito dos esforços por eles empenhados.

Ao professor Dr. José Iranildo Miranda de Melo (taxonomista), pelo o auxílio na identificação das espécies.

A todos os colegas e amigos da Pós-graduação, Anderson, Camilla, Erimágna, Fernanda, Fernando, Fabrícia, Graciele (“Graci”), Gleydson, Jéssica, Lidiane (“Lili”), Maiara, Monalisa (“Mona”), Valbia (“Bia”) e ao Muribi (“Café com leite”), por todas as coisas que construímos juntos, pelos momentos criativos, pela ajuda nas tarefas das disciplinas e, principalmente pelos belos momentos de descontração.

Aos amigos e amigas do Laboratório de Ecologia Vegetal (LEVe) que continuamente disponibilizaram seu tempo com discussões teóricas enriquecedoras, contudo sempre com boas risadas e um bom café. Ao amigo Anderson, trabalhando e aprendendo junto deste os “primórdios” da formação do LEVe, obrigado por tudo. À Maiara, que está comigo deste o

primeiro campo do Laboratório, juntos fizemos parte da fundação do LEVe, torço muito pelo seu sucesso. À amiga D'Ávilla Ruama, alegre e espontânea, é sempre um prazer trabalhar com você, iremos fazer muitos trabalhos juntos. À amiga Lúcia Virginia, a quem dedico um carinho enorme de irmão, torço muito pelo seu sucesso. À amiga Fernanda Kelly, que esteve presente na minha banca de graduação, sempre com boas ideias e risadas. Aos amigos e amigas, Pablo José, Rubenice, Brenna, Humberto, Thallyta, Camila, Fabrício, Brenda e Evellyn, por todos os momentos de discussões, ajuda nas coletas e acima de tudo, pelas boas risadas.

Aos colegas do Laboratório de Ecofisiologia da Caatinga (LEPCaa), pelos bons momentos em campo, especialmente, a Mayara Kícia, menina inteligente e sempre bem-humorada e ao Marcos Júnior, detentor de uma inteligência admirável. Muito obrigado a todos.

As amigas Monalisa (a espécie “exótica”, menina das águas) e Lúcia Virgínia, por tornarem esta etapa mais suave, pelos incentivos nos momentos difíceis, pela disponibilidade em ajudar e acima de tudo, pela enorme amizade. Tenho um carinho enorme por vocês. Aos amigos de Graduação e que hoje tornaram-se amigos para vida e que sempre estão comigo: Edson, Diena, Elanne, Jéssica, Miscilene, Lysianne e Tércio. Carinhosamente obrigado.

As técnicas de Laboratório, Elaine, Climélia e Marcelly, por toda a ajuda e disponibilidade no suporte para as análises do material em laboratório, sempre disponíveis para ajudar e, além disso, pelos incentivos e boas conversas.

A Universidade Estadual da Paraíba, pelo apoio logístico para idas em campo e, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos durante o período do mestrado.

Agora, começo a segunda parte dos agradecimentos, falando um pouco daqueles que me deram um importante e valioso presente, a oportunidade de estudar, mesmo não sendo uma opção viável em muitos momentos. Ao meu pai Genival Almeida, que apesar de ter partido desta vida, foi e continua sendo meu melhor exemplo. Em especial, a minha mãe Marizete, por me introduzir ao mundo acadêmico há mais de duas décadas atrás com os extintos cadernos de caligrafia, a ajuda nas lições de casa e a constante preocupação com a minha formação. Já disse que sou humanamente incapaz de retribuir à altura, mas ofereço as minhas conquistas como um sinal de que seu papel maternal é um sucesso. Aos meus irmãos, Germano, Geano e minha tão amada irmãzinha Geana e meu sobrinho Genival Roberto, por todo apoio desde sempre, por acreditarem em mim e tornar tudo isso possível. Minha força e confiança são alicerçadas em seus ensinamentos e cuidados. Amo vocês.

Aos meus sogros, Sr. Luiz e Dona Graça, pelo companheirismo, apoio e valorização do meu trabalho profissional. A minha noiva, Magna Cely, minha maior benção enviada por Deus. Amor, agradeço pela compreensão, paciência e seu amor mesmo nos momentos de ausência. Ficamos bem juntos e sempre estaremos juntos. Amo muito você. #TamoJuntoSempre.

A minha nova família de fé, Mainha Cida e painho Naldo e meus novos irmãos: Ailson, Alberto, Diego, Eduarda, Elaine, Elissandro, Flávio, Mailson, Micael, Mayara, Rômulo, Renata, Simone (irmã mais velha TOP!!!), Vanúcia e Viviane, por todos nossos momentos de fé e oração e pelo acolhimento. Obrigado!

A tantos amigos não mencionados aqui que, de alguma forma, me acompanharam e incentivaram para que eu pudesse cumprir mais uma etapa. Aqui, deixo meus agradecimentos a cada um destes que passaram por minha vida e que de alguma forma contribuíram para finalização deste trabalho.

Deixo, por fim, meus agradecimentos à natureza e seus “mistérios” por nos instigar a busca de sua compreensão. ‘Look deep into nature, and then you will understand everything better’ (Albert Einstein).

Muito obrigado a todos vocês.

LISTA DE FIGURAS

pág.

- Figura 1.** Mapa de localização das áreas de estudo. **A1** - Serra de Bodocongó, município de Queimadas (a) e **A2** – Serra da Arara, município de São João do Cariri (b), ambas situadas no estado da Paraíba, região semiárida do Brasil. Dados obtidos no Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE, www.ibge.gov.br), e editados usando o software QGIS 2.8.9 (Essen (Alemanha), Developer meeting, 2012)31
- Figura 2.** Vista geral da vegetação arbustiva-arbórea das áreas de estudo. **A1** – Serra de Bodocongó, município de Queimadas (a) e **A2** - Serra da Arara, município de São João do Cariri (b), ambas situadas no estado da Paraíba, região semiárida do Brasil.32
- Figura 3.** Mudanças na estrutura funcional dos traços foliares ao longo do gradiente de altitude. AF = área foliar; AFE = área foliar específica, CMSF = conteúdo de matéria seca foliar, EF = espessura foliar, CAF = conteúdo de água na folha, PR = taxa de espécies perenifólias; DC = taxa de espécies breve decíduas; DL = taxa de espécies decíduas tardias; Comp. = taxa de espécies de folhas compostas. Símbolos pretos (●) representam comunidades arbustivas-arbóreas da área 1 (Serra de Bodocongó) e os símbolos cinza (●) representam comunidades arbustivas-arbóreas da área 2 (Serra da Arara). Linhas retas indicam relações significativas.....44
- Figura 4.** Mudanças na estrutura funcional dos traços funcionais (CWMs) ao longo do gradiente de altitude. Zoo = taxa de espécies com síndrome de dispersão zocórica; DM = densidade da madeira, Dmax = diâmetro máximo, Amax = altura máxima. Símbolos pretos (●) representam comunidades arbustivas-arbóreas da área 1 (Serra de Bodocongó) e os símbolos cinza (●) representam comunidades arbustivas-arbóreas da área 2 (Serra da Arara). Linhas retas indicam relações significativas.....45
- Figura 5.** Mudanças na diversidade funcional ao longo do gradiente de altitude. FRic = riqueza funcional, FEve = equabilidade funcional, FDiv = divergência funcional e FDis = dispersão funcional. Símbolos pretos (●) representam comunidades arbustivas-arbóreas da área 1 (Serra de Bodocongó) e os símbolos cinza (●)

representam comunidades arbustivas-arbóreas da área 2 (Serra da Arara). Linhas
restas indicam relações significativas.....46

LISTA DE TABELAS

pág.

Tabela 1. Lista das 27 espécies arbustivas-arbóreas utilizadas para análises de estrutura e
diversidade funcional neste estudo. Nome científico, nome comum e família.....34

Tabela 2. Traços funcionais mensurados e usados neste estudo, incluindo tipo, categoria/
unidades e relevância ecológica..... 38

Tabela 3. Valores médios dos traços funcionais das 27 espécies arbustivas-arbóreas incluídas
neste estudo. Nome científico, diâmetro máximo (D_{max} , cm), altura máxima (A_{max} ,
m), espessura foliar (EF, mm), área foliar (AF, cm^2), área foliar específica (AFE,
 $mm^2.mg^{-1}$), conteúdo de matéria seca foliar (CMSF, $mg.g^{-1}$), conteúdo de água na
folha (CAF, $g.H_2O.mm^{-2}$), densidade da madeira (DM, $g.cm^{-3}$), decíduidade foliar
(Dec, decíduas D, breve decíduas DC, decíduas tardias DL ou perenifólias PR), tipo
foliar (TF, composta C ou Simples S) e síndrome de dispersão (SD, autocórica (aut),
zoocórica (zoo) e anemocórica (ane))39

Tabela 4. Modelos lineares mistos generalizados obtidos que explicam a variação na estrutura
e diversidade de espécies, estrutura funcional (média ponderada do traço na
comunidade – CWM) e diversidade funcional ao longo de gradientes de altitude,
incluindo as áreas como efeito aleatório. Coeficiente de regressão padronizado
(Coef), R^2 marginal (m) e condicional (c) (R^2m = variação explicada apenas por
efeitos fixos e R^2c = variação explicada por efeitos fixos e aleatórios) são fornecidos.
NI = abundância de indivíduos, AB = área basal, S = riqueza rarefeita de espécies,
 H' = índice de Shannon-Wiener, J' = índice de Pielou's, CWMs (AF= área foliar;
AFE = área foliar específica, CMSF = conteúdo de matéria seca foliar, EF =
espessura foliar, CAF = conteúdo de água na folha, PR = perenifólias; DC= taxa de
espécies breve decíduas; DL = taxa de espécies decíduas tardias; Comp. = taxa de
espécies com folhas compostas; SD = taxa de espécies de síndrome de dispersão
zoocórica; DM = densidade da madeira, D_{max} = diâmetro máximo, A_{max} = altura
máxima) e índices de diversidade funcional (FRic = riqueza funcional, FEve=

equabilidade funcional, FDiv = divergência funcional, FDis = dispersão funcional).
Travessões indicam correlações não significativas.....43

LISTA DE APÊNDICES

	pág.
Apêndice 1. Variação média sazonal de precipitação em um período de 15 anos (2000-2015) nas áreas de estudo. A1 - Serra da Arara, município de São João do Cariri (a) e A2 – Serra de Bodocongó, município de Queimadas (b), ambas situadas no estado da Paraíba, região semiárida do Brasil. Dados disponíveis no Tropical Rainfall Measuring Mission (TRMM) avaliados pela NASA e obtidos no site do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE, https://www.dsr.inpe.br/laf/series)64	64
Apêndice 2. Estatística descritiva para diversidade taxonômica e estrutura, diversidade funcional e média ponderada dos traços para comunidade em duas áreas serranas no Brasil (A1-A2). NI = abundância de indivíduos, AB = área basal, S = riqueza rarefeita de espécies, H' = índice de Shannon-Wiener, J' = índice de Pielou's, CWMS (AF= área foliar; AFE = área foliar específica; CMSF = conteúdo de matéria seca foliar; EF = espessura foliar; CAF = conteúdo de água na folha; PR = taxa de espécies de folhas perenifólias; DC = taxa de espécies breve decíduas; DL = taxa de espécies decíduas tardias; COMP = taxa de espécies de folhas compostas; ZOO = taxa de espécies com síndrome de dispersão zoocórica; DM = densidade da madeira, D _{max} = diâmetro máximo, A _{max} = altura máxima) e índices de diversidade funcional (FRic = riqueza funcional; FEve= equabilidade funcional; FDiv = divergência funcional; FDis = dispersão funcional).....65	65

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS¹

AB	Área basal
AF	Área foliar
AFE	Área foliar específica
A _{max}	Altura máxima
ANE	Síndrome de dispersão dos frutos anemocórica
APG	<i>Angiosperm Phylogeny Group</i>
AUT	Síndrome de dispersão dos frutos autocórica
CAF	Conteúdo de água na folha
CMSF	Conteúdo de matéria seca foliar
Comp.	Espécies com folhas compostas
CWM	média ponderada na comunidade (do inglês, <i>Community-weighted mean</i>)
DC	Breve decíduas
Dec	Deciduidade foliar
DF	Diversidade funcional
DL	Decíduas tardias
DM	Densidade da madeira
D _{max}	Diâmetro máximo
EF	Espessura foliar
FDis	Dispersão funcional
FDiv	Divergência funcional
FEve	Equabilidade funcional
FRic	Riqueza funcional
GLMM	Modelos lineares mistos generalizados
IBGE	Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística
MFF	Massa fresca foliar
MSF	Massa seca foliar
PR	Espécies perenifólias
SD	Síndrome de dispersão dos frutos
TF	Tipo foliar
Zoo	Síndrome de dispersão dos frutos zoocórica

¹ Lista de abreviaturas e siglas em ordem alfabética.

RESUMO

ALMEIDA, GILBEVAN RAMOS; 2018. Diversidade funcional de comunidades de plantas em gradientes de altitude em ecossistema semiárido brasileiro. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação. Universidade Estadual da Paraíba. Campina Grande -PB, 65 p.

Ecossistemas semiáridos são marcados pela sazonalidade climática, em que a presença de uma estação seca impõe às espécies vegetais um estresse hídrico severo, limitando muitos processos ecossistêmicos. Diferentes estratégias funcionais são usadas pelas plantas para suportar as condições adversas desses ambientes, principalmente em gradientes altitudinais. As variações nos traços funcionais entre plantas são interpretadas como adaptações das espécies a condições ambientais em resposta à aquisição e o uso de recursos necessários para o seu desenvolvimento. Vincular espécies e mudanças de fatores ambientais muitas vezes depende de abordagens que consideram os traços exibidos pelas espécies. O objetivo central dessa dissertação foi investigar a estrutura e o funcionamento de comunidades arbustivas-arbóreas da Caatinga sob gradientes de altitude. A caracterização da composição funcional e as métricas de diversidade funcional objetivou identificar as relações de dependências, bem como respostas, entre as espécies à modificação estrutural das comunidades e de fatores abióticos com a altitude. Este trabalho foi realizado em duas áreas serranas no semiárido brasileiro com uma faixa de variação altitudinal de 400 m - 690 m. Um total de 145 unidades amostrais foram implantadas para amostragem da vegetação arbustiva-arbórea, perfazendo cerca de um hectare em cada área de estudo. Para a análise estrutural de cada área, todos os indivíduos arbustivos-arbóreos vivos com DNS (diâmetro à nível do solo) ≥ 3 cm e alturas ≥ 1 metros foram amostrados, identificados e mensurados. A partir de dados estruturais das comunidades vegetais arbustivas-arbóreas das áreas, foram selecionadas espécies de maior abundância de ambas as áreas, contabilizando 27 espécies para as análises funcionais. Foram mensurados 10 traços funcionais incluindo traços contínuos e categóricos que refletem estratégias relacionadas ao estabelecimento, persistência e dispersão das espécies. Os cálculos para métricas funcionais foram feitos para cada traço individual em cada parcela, refletindo a representatividade do traço na comunidade e, posteriormente, foram calculados quatro índices complementares de diversidade funcional (riqueza, equabilidade, divergência e dispersão) com aqueles traços não correlacionados. Modelos lineares envolvendo variáveis estruturais e funcionais com a altitude foram construídos para desvendar as respostas das espécies ao longo da altitude. Concluímos que: (1) a riqueza e diversidade de espécies aumentou com o acréscimo da altitude, (2) as espécies adotam diferentes estratégias ecológicas ao longo da altitude, o que refletiu na variação da maioria dos traços funcionais analisados a nível de comunidade; (3) maior riqueza, equabilidade e dispersão funcional em maiores altitudes, indicam maior grau de diferenciação de nicho, e, portanto, maior complementariedade do uso dos recursos entre as espécies e, (4) comunidades de plantas de altitudes inferiores dominadas por poucas espécies apresentam menor diversidade funcional. As serras estudadas são detentoras de maior diversidade de espécies e de diversidade funcional e, portanto, são importantes áreas para a conservação.

Palavras-chave: Altitude. Caatinga. Complementariedade. Diversidade funcional. Traços funcionais.

ABSTRACT

ALMEIDA, GILBEVAN RAMOS; 2018. Functional diversity of plant communities in altitude gradients in Brazilian semiarid ecosystem. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação. Universidade Estadual da Paraíba. Campina Grande -PB, 65 p.

Semi-arid ecosystems are marked by climatic seasonality, in which the presence of a dry season imposes on the plant species a severe water stress, limiting many ecosystemic processes. Different functional strategies are used by plants to withstand the adverse conditions of these environments, especially in altitudinal gradients. Variations in functional traits between plants are interpreted as adaptations of species to environmental conditions in response to the acquisition and use of resources necessary for their development. Linking species and changing environmental factors depends on approaches that consider the traits exhibited by species. The main objective of this dissertation was to investigate the structure and the functioning of the shrub-tree communities of the Caatinga under altitude gradients. The characterization of the functional composition and functional diversity metrics aimed to identify the dependence relations, as well as responses, between the species to the structural modification of the communities and of abiotic factors with the altitude. This work was carried out in two mountainous areas in the Brazilian semi - arid with a range of altitudinal variation of 400 m - 690 m. A total of 145 sample units were implanted to sample shrubby-tree vegetation, accounting for about one hectare in each study area. For the structural analysis in each of the all living shrubs with DNS (diameter soil at level) ≥ 3 cm and heights ≥ 1 meters were sampled, identified and measured. From the structural data of the shrub-tree species communities of the areas, species of greater abundance of both areas were selected, accounting for 27 species for the functional analyzes. Ten functional traits were measured, including continuous and categorical traits, which reflect strategies related to establishment, persistence and dispersion. The collection, treatment and measurement of functional traits were done according to the standard protocol and specialized literature. The calculations for functional metrics were made for each individual trait reflecting their representativeness in the community by means of community-weighted averages and, subsequently, four indexes of functional diversity (richness, equability, divergence and dispersion) were calculated with those traits correlated. Linear models involving structural and functional variables with altitude were constructed to unravel the responses of the species along the altitude. The results allowed us to conclude: (1) the richness and diversity of species increased with increasing altitude, (2) the species adopted different ecological strategies along the altitude, which reflected in the variation of most of the functional traits analyzed at community level; (3) greater richness, equability and functional dispersion at higher altitudes, indicate a higher degree of niche differentiation, and therefore greater complementarity of resource use between species, and (4) lower altitudinal plant communities dominated by few species lower functional diversity. The mountains studied have greater functional and species diversity and, therefore, are important areas for conservation.

Key-words: Altitude. Caatinga. Complementarity. Functional diversity. Functional traits.

SUMÁRIO

Introdução Geral	16
Referências Bibliográficas	24
Manuscrito - Diversidade funcional de comunidades de plantas em gradientes de altitude em ecossistema semiárido brasileiro ²	27
Abstract.....	28
Introdução.....	29
Materiais e métodos.....	31
Áreas de estudo.....	31
Amostragem da vegetação e seleção das espécies.....	32
Variáveis estruturais e diversidade das espécies.....	34
Traços funcionais.....	35
Cálculo das métricas funcionais.....	40
Análises estatísticas.....	41
Resultados.....	41
Discussão.....	46
Conclusões.....	54
Referências bibliográficas.....	55
Apêndices	64

INTRODUÇÃO GERAL

As florestas tropicais são diretamente responsáveis por grande parte do equilíbrio e produtividade dos ecossistemas globais (FAO, 2015) e, muitas são consideradas como *hotspots*, além de serem reconhecidas por sua enorme biodiversidade. Inúmeros são os serviços ecossistêmicos diretos e indiretos advindos destas florestas, como estoque e sequestro de carbono, estabilidade climática, proteção e manutenção dos regimes hídricos, abrigo e recursos para a fauna, produção de alimentos, remédios e combustíveis (DÍAZ et al., 2011). Apesar disso, essas florestas são continuamente degradadas e convertidas em áreas agrícolas (MYERS et al., 2000; GARDNER et al., 2009).

Compreender os padrões estruturais e processos dinâmicos que regem estas florestas é fundamental para o entendimento do funcionamento de todos os sistemas biológicos, além de permitir o estabelecimento de predições sobre como os ambientes naturais responderão as crescentes intervenções antrópicas (MYERS et al., 2000; CHADZON, 2014). Historicamente, os ecólogos tentam compreender os processos ecológicos dentro de comunidades com medidas tradicionais de biodiversidade (NAEEM et al., 1994; CIANCIARUSO et al., 2009), entretanto, espécies não contribuem igualmente para a diversidade e funcionamento do ecossistema (DÍAZ & CABIDO, 2001; TILMAN, 2001; CIANCIARUSO et al., 2009; VERBERK et al., 2013). Diversidade e composição de espécies são o resultado de como às espécies respondem as interações bióticas e abióticas, norteadas por seus traços funcionais (NOCK, 2016; CAIAFA et al., 2017).

Assim, tem emergido estudos complementares sobre funcionamento de comunidades e ecossistemas em níveis além do número de espécies. No início do século, a ecologia funcional se estabeleceu usando traços funcionais para explicar efeitos de grupo de espécies, com os chamados “traços de efeitos”, sobre a dinâmica ecossistêmica e respostas dessas espécies, por meio de “traços respostas”, frente a determinantes ambientais (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013; NOCK 2016). Se por um lado, avaliações sobre os padrões que governam comunidades e ecossistemas com base em seus traços funcionais tem se mostrado um caminho bem promissor (POORTER et al., 2008; PRADO-JÚNIOR, 2016), por outro lado, a caracterização da comunidade vegetal em caracteres funcionais oferece suporte para a conservação prevendo possíveis cenários e apontando os fatores causais de alterações ambientais (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

Traços funcionais podem ser definidos como atributos com influência potencialmente significativa no estabelecimento, sobrevivência ou “*fitness*” de uma espécie em seu ambiente

natural (REICH et al., 2003; VIOLLE et al., 2007; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Estes, estão ligados a estratégias ecológicas das espécies e influenciam diretamente nas interações bióticas e abióticas (GARNIER, 2006, LUO et al., 2016a). A partir da mensuração dos traços funcionais é possível determinar a função de cada espécie, e até mesmo do indivíduo, que exerce na comunidade e, por serem independentes de classificações taxonômicas, permitem a comparação dos resultados em uma dimensão global (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Os traços e as inter-relações entre si determinam as competências ou estratégias de adaptação, crescimento e desenvolvimento, defesa e reprodução das plantas.

Independentemente do objetivo para o uso dos traços funcionais, a seleção adequada é crucial e deve ser feita com base na capacidade de resposta a um determinado fator ou ao seu efeito nos processos ecossistêmicos (NOCK 2016; VERBERK et al., 2013). Muitos traços funcionais podem não variar isoladamente, mas, sim em conjunto refletindo padrões de alocação de recursos ou *trade-offs* entre estratégias de plantas e, diferentes combinações de traços podem ser adotadas por espécies sob influência de diferentes ambientes para maximizar seu desempenho (DÍAZ et al., 2016; FUNK et al., 2017). Esses parâmetros oferecem alternativas para entender e prever as composições de espécies e suas propriedades ao longo de gradientes ambientais, por exemplo.

Os traços funcionais de uma comunidade biológica são comumente descritos por duas métricas complementares a nível comunitário (NUNES et al., 2017). Uma é por meio da estrutura funcional o que se configura a média ponderada da comunidade (CWM, do inglês *community-weighted mean*), que reflete os traços dominantes em uma comunidade (GARNIER et al., 2007). Baseia-se na hipótese de relação de massa, segundo a qual espécies dominantes exercem um efeito chave nos ecossistemas (GRIME, 1998). Essa métrica pesa valores dos traços das espécies pela abundância ou área basal relativa das espécies em sua comunidade (GARNIER et al., 2004; PRADO-JÚNIOR et al., 2016). Dessa forma, a CWM permite quantificar as mudanças da comunidade com base em valores médios dos traços, devido à filtragem ambiental de certos traços funcionais, sendo estes associados à substituição de espécies dominantes ou subdominantes com traços específicos por outras com traços diferentes (GRIME, 1998).

A outra métrica é a diversidade funcional (DF) que reflete a diversidade de características funcionais, ou seja, os componentes dos fenótipos dos organismos que influenciam os processos na comunidade (CIANCIARUSO et al., 2009). A gama, abundância e distribuição de valores de traços funcionais das espécies dentro de comunidades ou

ecossistemas conceitua-se a diversidade funcional (DÍAZ et al. 2007; LAVOREL et al., 2008). Os traços funcionais, portanto, são blocos construtores para as métricas de diversidade funcional (GRIFFITHS et al., 2016), e a seleção destes para suas análises deve ser feita com extrema cautela (PETCHEY & GASTON, 2006; FUNK et al., 2017), como descrito anteriormente, pois aqueles altamente correlacionados podem resultar em valores falsamente elevados ou baixos de diversidade funcional (MASON et al., 2005; 2013).

A diversidade funcional não trata apenas de um conceito único e não divisível, mas de um agrupamento de múltiplos componentes (MASON et al., 2005) e, tem sido proposta uma variedade de métricas baseados na disposição de pontos (espécies) no espaço n-dimensional dos traços funcionais para medir esses componentes (PETCHEY & GASTON, 2006). Essas medidas diferem na informação que contêm e na forma que quantificam a diversidade, podendo ser divididas em medidas categóricas (grupos funcionais) ou contínuas (índices de diversidade funcional).

Nas medidas categóricas, baseadas no número de grupos funcionais presentes nas comunidades (TILMAN et al., 1997), as espécies são agrupadas dentro de um mesmo grupo como aquelas que apresentem características similares entre si e de grupos diferentes como aquelas que apresentem divergências em relação aos seus traços funcionais (TILMAN et al., 2007). No entanto, essa forma de mensurar a diversidade funcional apresenta duas grandes ressalvas, a primeira é a tomada de decisão para selecionar os grupos funcionais e a segunda que ao selecionar o grupo funcional, admite-se que todas as espécies presentes no mesmo grupo desempenhem a mesma função e que espécies de outro grupo são igualmente diferentes (CIANCIARUSO et al., 2009), o que pode levar perda de informações elementares para o entendimento da dinâmica ecossistêmica (MASON et al., 2005).

Por outro lado, devido à natureza multivariada dos traços funcionais, foram criados índices de diversidade funcional multivariados (MASON et al., 2005; 2003), adotados nesse estudo. De acordo com Mason et al. (2005), a diversidade funcional pode ser obtida por meio de três índices complementares: (1) riqueza funcional (FRic), que corresponde a quantidade de espaço preenchido pelo traço multivariado na comunidade; (2) equabilidade funcional (FEve) que indica como abundância de cada traço funcional das espécies está distribuída no espaço funcional e (3) divergência funcional (FDiv) que determina o grau de divergência de cada espécie da comunidade para o centroide que as espécies mais dominantes ocupam no espaço dos traços multivariados, levando em consideração abundância das espécies. Além destes, um índice recentemente proposto é a dispersão funcional (FDis), definida como a distância média do traço multivariado no espaço de cada espécie individual para o centroide

de todas as espécies dentro da comunidade (LALIBERTÉ & LEGENDRE, 2010). Esses índices podem ser afetados pela riqueza das espécies, exceto a FDis, por filtros ambientais e interações bióticas (MOUCHET et al., 2010) e, portanto, permitem compreender a estrutura e funcionamento das comunidades estudadas (CIANCIARUSO et al., 2013).

Assim, a compreensão dos mecanismos por trás do relacionamento da diversidade e função do ecossistema está relacionada com os modelos de nicho, em que a separação de nichos permite a coexistência das espécies pela ausência de competição por recursos similares e, portanto, leva à maior diferenciação (MACARTHUR, 1972). De acordo com a teoria de complementariedade de nicho, comunidades de plantas com maior diversidade de espécies (TILMAN, 1999) ou traços funcionais (DÍAZ et al., 2011), utilizam os recursos disponíveis mais eficientemente (LOHBECK et al., 2015), devido a maior diferenciação de nicho e facilitação interespecífica (PETCHY & GASTON, 2002). Por outro lado, um número crescente de espécies coexistentes pode levar a sobreposição de nicho e, conseqüentemente, redundância de espécies, isto é, espécies que são funcionalmente semelhantes e fazem uso dos mesmos recursos, reduzindo a diversidade funcional (WALKER, 1992; PETCHEY & GASTON, 2002).

Atualmente, diversos estudos são desenvolvidos objetivando compreender as estratégias funcionais das espécies e o funcionamento dos ecossistemas florestais tropicais (WESTOBY et al., 2002; WRIGHT et al., 2004; KICHENIN et al., 2013; PRADO-JÚNIOR et al., 2016; LUO et al., 2016a; NUNES et al., 2017). De modo específico, o estudo de Nunes et al. (2017) sobre traços funcionais a nível de comunidades em ambiente semiárido, identificou no sudoeste da Península Ibérica na Europa, nove traços funcionais chaves para entendimento de comunidades de plantas submetidas a um gradiente de aridez, fornecendo uma base importante para a seleção de traços chaves para futuros estudos em ambientes secos.

No semiárido brasileiro, estudos com abordagem funcional estão sendo desenvolvidos para responder principalmente questões relacionadas ao comportamento de grupos fenológicos de espécies lenhosas da Caatinga a restrição hídrica e, assim, identificar grupos funcionais (TROVÃO et al., 2007; LIMA & RODAL, 2010; LIMA et al., 2012; SILVA et al., 2014; SOUZA et al., 2015; MENEZES et al., 2017). Estes trabalhos demonstraram a formação de grupos com diferentes estratégias de resistência à seca e apontam traços essenciais para formação dos grupos funcionais. No entanto, como os traços funcionais em nível de comunidade, a partir de análises de variáveis multivariadas, descrevem a função das espécies a mudança de outros fatores ambientais, sobretudo em gradientes de altitudes, ainda não foram observadas. Conhecer o funcionamento de comunidades como um todo é vital para

entender as complexas relações entre as características de desempenho das plantas sob diferentes determinantes ambientais.

A Caatinga é uma formação vegetacional que incorpora fitofisionomias desde formações arbustivas abertas até florestas arbóreas (ANDRADE-LIMA, 1981). A Caatinga é marcada pela sazonalidade climática com uma estação chuvosa curta seguida de uma estação seca prolongada (TROVÃO et al., 2007). Essa sazonalidade climática impõe as plantas da Caatinga um estresse hídrico periódico, alta radiação solar, elevadas temperaturas e aumento significativo da demanda evaporativa do ar (LEAL et al., 2005; TROVÃO et al., 2007; MORO et al., 2016). O estresse hídrico durante a estação seca impõe alterações fisiológicas e morfológicas que evitam a perda excessiva da água, como diminuição da condutância estomática, área foliar reduzida, deciduidade foliar e alta densidade da madeira (TROVÃO et al., 2007; LIMA & RODAL, 2010; SILVA et al., 2014).

Um complexo de vários fatores determina a composição botânica, riqueza de espécies e assim, variação dos traços funcionais entre as espécies de plantas da Caatinga. Um fator importante que deve ser considerado é a altitude. Em meio as formações vegetacionais da Caatinga, as florestas serranas, com pico de altitude de 1000 metros, são denominadas como refúgios naturais para diversidade de plantas (SAMPAIO, 2010; CARVALHO et al., 2012; SILVA et al., 2014; LOPES et al., 2017). Estudos recentes nessas áreas demonstram uma composição e estrutura das comunidades de plantas diferenciada ao longo da altitude, com uma maior riqueza de espécies e menor densidade de árvores em altitudes superiores (SILVA et al., 2014; LOPES et al., 2017). O aumento da altitude também favorece a diminuição de nutrientes no solo, levando a uma maior fertilidade do solo em altitudes inferiores (RAMOS, 2015). Por outro lado, em ambientes de baixas altitudes, onde o acesso é facilitado, foi observado uma maior interação antrópica (SILVA et al., 2014; LOPES et al., 2017). Esses fatores podem levar a alterações na caracterização dos traços funcionais das espécies e na diversidade funcional, selecionando uma variedade maior ou mais estreita de estratégias ou valores dos traços coexistentes, o que pode refletir em consequências importantes para o funcionamento da comunidade.

Porém, como a altitude e seus fatores associados estruturam as comunidades arbustivo-arbóreas da Caatinga em termos de suas características funcionais? Até o momento, poucos têm sido os estudos envolvendo a diversidade funcional na Caatinga, especialmente relacionado aos efeitos da altitude. Com base em todas as informações e a problemática descrita, o objetivo central dessa dissertação foi compreender como a estrutura e diversidade funcional de espécies arbustivas-arbóreas da Caatinga respondem à gradientes de altitude

presentes no semiárido do Brasil. Para isso, foram avaliados dados de comunidades de plantas em duas áreas serranas, utilizando características funcionais relacionadas ao funcionamento de toda planta (caulinares, foliares, dispersão) que apontam estratégias de desenvolvimento e sobrevivência. Por meio dessas análises objetivou-se identificar estratégias das plantas a possíveis filtros bióticos e abióticos associados a variação altitudinal das serras estudadas.

Por fim, é necessário identificar objetivos específicos que melhor represente este trabalho:

- 1 – Verificar como variáveis estruturais e diversidade de espécies (número de indivíduos, área basal, riqueza e diversidade) respondem ao gradiente de altitude;
- 2 – Identificar e estabelecer relações entre traços funcionais e o gradiente de altitude;
- 3 – Descrever a existência de estratégias de adaptação do estrato arbustivo-arbóreo de plantas ao gradiente de elevação a nível de comunidade;
- 4 – Descrever a diversidade funcional de plantas das serras e como se comporta ao gradiente de altitude.
- 5 – E, finalmente, diante dos objetivos anteriores supracitados, caracterizar funcionalmente as comunidades arbustivas-arbóreas das serras estudadas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDRADE-LIMA, D. The Caatingas dominium. **Revista Brasileira de Botânica**, n. 4, p. 149-153, 1981.

CAIAFA, M. V., GÓMEZ-HERNÁNDEZ, M., WILLIAMS-LINERA, G., & RAMÍREZ-CRUZ, V. Functional diversity of macromycete communities along an environmental gradient in a Mexican seasonally dry tropical forest. **Fungal Ecology**, 28, 66-75, 2017.

CARVALHO, E. C. D.; SOUZA, B. C.; TROVÃO, D. M. B. M. Ecological succession in two remnants of the Caatinga in the semi-arid tropics of Brazil. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 10, n. 1, p. 13-19, 2012.

CHAZDON, ROBIN L. **Second growth: The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation**. University of Chicago Press, 2014.

CIANCIARUSO, M. V., SILVA, I. A., & BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, 9(3), 1, 2009.

CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; MANICA, L. T.; SOUZA, J. P. Leaf habit does not predict leaf functional traits in Cerrado Woody species. **Basic and Applied Ecology**, Jena, v. 14, p. 404-412. 2013.

DÍAZ, S., & CABIDO, M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in ecology & evolution**, 16(11), 646-655, 2001.

DÍAZ, S., KATTGE, J., CORNELISSEN, J.H., WRIGHT, I.J., LAVOREL, S., DRAY, S., REU, B., KLEYER, M., WIRTH, C., PRENTICE, I.C., GARNIER, E. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, 529 (7585), 167–171, 2016.

DÍAZ, S., LAVOREL, S., DE BELLO, F., QUÉTIER, F., GRIGULIS, K., & ROBSON, T. M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 104(52), 20684-20689., 2007.

DÍAZ, S., QUÉTIER, F., CÁCERES, D. M., TRAINOR, S. F., PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., BRET-HARTE, M. S., ... & POORTER, L. Linking functional diversity and social actor strategies in a framework for interdisciplinary analysis of nature's benefits to society. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 108(3), 895-902, 2011.

FAO - Food and Agriculture Organization of The United Nations. **Global forest resources assessment**. FAO, Rome, Italy, 2015.

FUNK, J.L., LARSON, J.E., AMES, G.M., BUTTERFIELD, B.J., CAVENDER-BARES, J., FIRN, J., LAUGHLIN, D.C., ... WRIGHT, J. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. **Biological Reviews**, 92, pp. 1156–1173, 2017.

GARDNER, T. A., BARLOW, J., CHAZDON, R., EWERS, R. M., HARVEY, C. A., PERES, C. A., & SODHI, N. S. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology letters**, 12(6), 561-582, 2009.

GARNIER, E. et al. Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. **Annals of botany**, London, v. 99, n. 5, p. 967-985, 2007.

GARNIER, E., CORTEZ, J., BILLES, G., NAVAS, M.L., ROUMET, C., DEBUSSCHE, M., LAURENT, G., BLANCHARD, A., AUBRY, D., BELLMANN, A., NEILL, C. & TOUSSAINT, J.P. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology**, 85, 2630-2637, 2004.

GRIME, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, v. 86, n. 6, p. 902-910, 1998.

GRIFFITHS, H. M., LOUZADA, J., BARDGETT, R. D., & BARLOW, J. Assessing the importance of intraspecific variability in dung beetle functional traits. **PloS one**, 11(3), e0145598, 2016.

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(5), 1254-1261, 2013.

LALIBERTÉ, E., & LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, 91(1), 299-305, 2010.

LAVOREL, S., GRIGULIS, K., MCINTYRE, S., WILLIAMS, N.S., GARDEN, D., DORROUGH, J., BERMAN, S., QUÉTIER, F., THÉBAULT, A., BONIS, A. Assessing functional diversity in the field—methodology matters! **Functional Ecology**, 22 (1), 134–147, 2008.

LEAL, I.R., SILVA, J.M.C., TABARELLI, M., & LACHER, T.E. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of Northeastern Brazil. **Conservation Biological**, 19, 701 – 706, 2005.

LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N. Phenology and wood density of plants growing in the semiarid region of northeastern Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 74, n. 11, p. 1363-1373, 2010.

LIMA, A.L.A.; SAMPAIO, E.V.D.S.B.; DE CASTRO, C.C.; RODAL, M.J.N.; ANTONINO, A.C.D. & MELO, A.L. Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? **Trees**, 26: 1605-1616, 2012.

LOHBECK, M., POORTER, L., MARTÍNEZ-RAMOS, M., & BONGERS, F. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. **Ecology**, 96(5), 1242-1252, 2015.

LOPES, S.F.; RAMOS, M.B. & ALMEIDA, G.R. The Role of Mountains as Refugia for Biodiversity in Brazilian Caatinga: Conservationist Implications. **Tropical Conservation Science**, (10), 1-12, 2017.

LUO, Y., LIU, J., TAN, S., CADOTTE, M. W., XU, K., GAO, L., & LI, D. Trait variation and functional diversity maintenance of understory herbaceous species coexisting along an elevational gradient in Yulong Mountain, Southwest China. **Plant Diversity**, 38(6), 303-311, 2016.

MASON, N. W., BELLO, F., MOUILLOT, D., PAVOINE, S., & DRAY, S. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. **Journal of Vegetation Science**, 24(5), 794-806, 2013.

MASON, N. W., MOUILLOT, D., LEE, W. G., & WILSON, J. B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, 111(1), 112-118, 2005.

MACARTHUR, R. C. & WILSON, E.O. **The Theory of island biogeography**. Princeton, Princeton University, 1967.

MENEZES, Tatiane Gomes Calaça et al. Do seedling functional groups reflect ecological strategies of woody plant species in Caatinga? **Acta Botanica Brasilica**, n. AHEAD, p. 0-0, 2017.

MORO, MARCELO FREIRE et al. A Phytogeographical Metaanalysis of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil. **The Botanical Review**, p. 1-58, 2016.

MOUCHET, M. A., VILLÉGER, S., MASON, N. W., & MOUILLOT, D. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, 24(4), 867-876, 2010.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B. & KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, 403: 853-858, 2000.

NAEEM, S., THOMPSON, L. J., LAWLER, S. P., LAWTON, J. H., & WOODFIN, R. M. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. **Nature**, 368 (6473), 734-737, 1994.

NOCK, C. A.; VOGT, R. J.; AND BEISNER, B. E. Functional Traits. In: eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester, 2016.

NUNES, Alice et al. Which plant traits respond to aridity? A critical step to assess functional diversity in Mediterranean drylands. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 239, p. 176-184, 2017.

PEREZ-HARGUINDEGUY, N., DIAZ, S., GARNIER, E., LAVOREL, S., POORTER, H., JAUREGUIBERRY, P., ... & URCELAY, C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of botany**, 61(3), 167-234, 2013.

PETCHEY, O. L. et al. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. **Journal of Animal Ecology**, London, v. 76, n. 5, p. 977-985, 2007.

PETCHEY, O. L., & GASTON, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology letters**, 5(3), 402-411, 2002.

PETCHEY, O. L., & GASTON, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology letters**, 9(6), 741-758, 2006.

POORTER, L., WRIGHT, S. J., PAZ, H., ACKERLY, D. D., CONDIT, R., IBARRA-MANRÍQUEZ, G., ... & MULLER-LANDAU, H. C. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. **Ecology**, 89(7), 1908-1920, 2008.

POORTER, L., WRIGHT, S. J., PAZ, H., ACKERLY, D. D., CONDIT, R., IBARRA-MANRÍQUEZ, G., ... & MULLER-LANDAU, H. C. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. **Ecology**, 89(7), 1908-1920, 2008.

PRADO JÚNIOR, J. A. D. Traços funcionais de plantas direcionam o funcionamento e a dinâmica de comunidades florestais. (**Tese de Doutorado**). Universidade Federal de Uberlândia -UFU. 2016.

PRADO- JUNIOR, JAMIR A. et al. Conservative species drive biomass productivity in tropical dry forests. **Journal of Ecology**, 2016.

RAMOS, M.B. Influência de fatores edáficos na composição e estrutura de comunidade arbustiva-arbórea ao longo de um gradiente de altitude no semiárido brasileiro. **Monografia**. Universidade Estadual da Paraíba- UEPB, 2015.

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(S3), S143-S164, 2003.

SAMPAIO, E. V. S. B. Caracterização do bioma caatinga. In: GARIGLIO, M. A., SAMPAIO, E. V. S. B., CESTARO, L. A., KAGEYAMA, P. Y. (Eds.). **Uso sustentável e Conservação dos recursos florestais da caatinga**. Serviço Florestal Brasileiro, Brasília, p. 27- 48, 2010.

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, F.K.S., LOPES, S.F., LOPEZ, L.C.S., MELO, J.I.M., & TROVÃO, D.M.B.M. Patterns of species richness and conservation in the Caatinga along elevational gradients in a semiarid ecosystem. **Journal of Arid Environments**, 110, 47-52, 2014.

SOUZA, B.C.; OLIVEIRA, S.R.; ARAÚJO, F.S.; LIMA, A.L.A.; RODAL, M.J.N. Divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais. **Rodriguésia**, 66(1): 021-032, 2015.

TILMAN, D. Functional diversity. **Encyclopedia of biodiversity**, 3(1), 109-120, 2001.

TILMAN, D. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. **Ecology**, 80(5), 1455-1474, 1999.

TILMAN, D., KNOPS, J., WEDIN, D., REICH, P., RITCHIE, M., SIEMANN, E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. **Science**, 277 (5330), 1300–1302, 1997.

TROVÃO, D. M. B. M. et al. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 11, n. 3, p. 307–311, 2007.

VERBERK, W. C. E. P.; VAN NOORDWIJK, C. G. E.; HILDREW, A. G. Delivering on a promise: integrating species traits to transform descriptive community ecology into a predictive science. **Freshwater Science**, v. 32, n. 2, p. 531-547, 2013.

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

WALKER, B. H. Biodiversity and ecological redundancy. **Conservation biology**, 6(1), 18-23, 1992.

WESTOBY, M.; FALSTER, D.S.; MOLES, A. T.; VESK, P.A.; WRIGHT, I. J. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.33, 2002, p.125-159.

WRIGHT, I.J.; REICH, P.B.; WESTOBY, M.; ACKERLY, D.D.; BARUCH, Z.; BONGERS, F.; CAVENDER-BARES, J.; CHAPIN, T.; CORNELISSEN, J.H.C.; DIEMER, M.; FLEXAS, J.; GARNIER, E.; GROOM, P.K.; GULIAS, J.; HIKOSAKA, K.; LAMONT, B.B.; LEE, T.; LEE, W.; LUSK, C.; MIDGLEY, J.J.; NAVAS, M.L.; NIINEMETS, U.; OLEKSYN, J.; OSADA, N.; POORTER, H.; POOT, P.; PRIOR, L.; PYANKOV, V.I.; ROUMET, C.; THOMAS, S.C.; TJOELKER, M.G.; VENEKLAAS, E.J.; VILLAR, R. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v.428, 2004b, p.821-827.

MANUSCRITO

**DIVERSIDADE FUNCIONAL DE COMUNIDADES DE
PLANTAS EM GRADIENTES DE ALTITUDE EM
ECOSSISTEMA SEMIÁRIDO BRASILEIRO ²**

²Manuscrito a ser submetido à revista *Journal of Arid Environments* com o título: “Functional diversity of plant communities in altitude gradients in Brazilian semiarid ecosystem”.

DIVERSIDADE FUNCIONAL DE COMUNIDADES DE PLANTAS EM GRADIENTES DE ALTITUDE EM ECOSSISTEMA SEMIÁRIDO BRASILEIRO

Gilbevan Ramos de Almeida¹, Dilma Maria de Brito Melo Trovão², Sérgio de Faria Lopes² e Jamir Afonso do Prado Júnior.³

¹ Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Estadual da Paraíba, Av. Baraúnas 351, Bodocongó Universitário, Campina Grande-PB, Brasil.

² Departamento de Biologia, Universidade Estadual da Paraíba, Av. Baraúnas 351, Bodocongó Universitário, Campina Grande - PB, Brasil.

³ Doutor em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia - MG, Brasil.

ABSTRACT: Different functional strategies by plants are expected to withstand the adverse environmental conditions of these environments, especially in environmental gradients such as altitude. Variations in functional traits between plants are interpreted as adaptations of species to environmental conditions in response to the acquisition of resources necessary for their development. Linking species and changing environmental factors often depends on approaches that consider the traits exhibited by species. One method is to estimate functional diversity (FD) based on the dispersion of species in the space of functional traits. Thus, the main objective of this study was to investigate the structure and the functioning of the shrub-tree communities of the Caatinga under altitude gradients. The characterization of the functional composition and the functional diversity metrics had as objective to show the relations of dependencies, as well as responses, between the species to the structural modification of the communities and of abiotic factors with the altitude. This work was carried out in two mountainous areas in the Brazilian semi – arid. A total of 145 sample units were implanted for shrub-tree vegetation sampling. From the structural data of the shrub-arboreal plant communities of the areas, dominant species of both areas were selected, accounting for 27 species for the functional analyzes. Ten functional traits were measured, including continuous and categorical traits, which reflect strategies related to establishment, persistence and dispersion. The calculations for functional metrics were made for each individual trait reflecting their representativeness in the community by community-weighted-mean and, subsequently, four indexes of functional diversity (richness, equability, divergence and dispersion) were calculated with those traits correlated. The results allowed us to conclude: (1) the richness and diversity of species increased with increasing altitude, (2) the species adopted different ecological strategies along the altitude, which reflected in the variation of most of the functional traits analyzed at community level; (3) greater richness, equability and functional dispersion at higher altitudes, indicate a higher degree of niche differentiation, and therefore greater complementarity of resource use between species, and (4) lower altitudinal plant communities dominated by few species lower functional diversity. These results indicate that the studied saws possess greater diversity of biological and functional and, therefore, are important areas for conservation.

Key-words: Altitude. Caatinga. Complementarity. Functional diversity. Functional traits.

INTRODUÇÃO

A distribuição de espécies vegetais ao longo de gradientes altitudinais tem sido amplamente investigada. A altitude é um fator ambiental complexo que impulsiona a mudança na montagem de comunidades de plantas (LOMOLINO, 2001; KÖRNNER et al., 2007; XU et al., 2017). Condições ambientais como menor profundidade dos solos, diminuição da disponibilidade de nutrientes dos solos, rochosidade e declividade, além de influências antropogênicas mudam ao longo dos gradientes de altitude, especialmente nas áreas serranas do semiárido do Brasil (RAMOS, 2015; DINIZ, 2016; SILVA et al., 2014). Essas condições ambientais podem oferecer microhabitats distintos capazes de determinar a composição da comunidade arbustiva -arbórea, impulsionando maior riqueza e diversidade de espécies em maiores altitudes (SILVA et al., 2014; LOPES et al., 2017), como também podem promover alterações na riqueza e diversidade funcional refletindo diretamente nos processos e funcionamento do ecossistema (DÍAZ et al., 2007).

As respostas das espécies aos gradientes de altitude são, portanto, regidas pela sua capacidade de maximizar a aquisição ou a conservação de recursos (WRIGHT et al., 2005). O aumento da altitude pode selecionar espécies de menor área foliar específica em resposta a diminuição de nutrientes dos solos (KICHENIN et al., 2013). Também pode favorecer o aumento da espessura foliar como uma estratégia contra a maior radiação ultravioleta e proteção dos sistemas fotossintéticos (PESCADOR et al., 2015). Além disso, pode haver o aumento da altura da planta e na área foliar (PESCADOR et al., 2015). Sendo assim, os diferentes padrões observados são resultado de determinantes locais ou regionais específicos (KÖNNER, 2007).

A diversidade funcional refere a variação das funções das espécies dentro de uma comunidade ou ecossistema, e os traços funcionais podem ser usados para refletir as funções das espécies em uma comunidade (MASON et al., 2005). As mudanças na diversidade funcional ao longo de gradientes foram testadas em alguns estudos e mostraram respostas divergentes de acordo com os filtros de habitats encontrados nos diferentes gradientes. Por exemplo, Swenson et al. (2011) descreveram que a diversidade funcional aumentou ao longo do gradiente de altitude na Floresta Experimental de Luquillo. Zang et al. (2014), por outro lado, mostraram que a diversidade aumentou em altitudes intermediárias em regiões montanhosas na China. Outros estudos demonstram que a diversidade funcional permanece constante ao gradiente de altitude (PESCADOR et al., 2015; LUO et al., 2016a).

Assim, os padrões de composição e diversidade funcional ao longo de gradientes de altitude dependem da interação dos filtros ambientais locais, das espécies concorrentes e da amplitude dos traços funcionais (GAZOL et al., 2017). As comunidades caracterizadas por uma alta diversidade funcional levam a uma utilização mais completa de recursos e, portanto, ao aumento das funções do ecossistema, de acordo com hipótese de complementaridade de nicho (TILMAN et al., 1997). Em ambientes sob condições ambientais severas, uma maior complementariedade de nichos entre as espécies pode reduzir a concorrência e permitir a coexistência de um grande número de espécies de plantas funcionalmente distintas, resultando em maior diversidade funcional (SPASOJEVIC E SUDING, 2012). No entanto, baixa diversidade funcional pode surgir como consequência das interações bióticas se as espécies compartilhem estratégias similares de uso de recursos (CHESSON, 2000).

As áreas serranas do semiárido do Brasil são consideradas refúgios naturais para diversidade de plantas e, apesar de sua importância para a região poucos trabalhos foram desenvolvidos nessas áreas, sobretudo em se tratando de análises baseadas em características funcionais. O objetivo central deste trabalho foi investigar como espécies arbustivas-arbóreas da Caatinga respondem aos filtros ambientais impostos pelos gradientes de altitude. Foi esperado que altitude atuasse como um filtro ambiental para as espécies e seus traços funcionais, afetando: (i) a riqueza e diversidade de espécies; (ii) a estrutura funcional das comunidades (ou seja, o valor médio dos traços) e, (iii) a diversidade funcional, selecionando uma variedade de estratégias ecológicas nas maiores altitudes adaptadas a condições de maior estresse, como o de nutrientes, e desse modo, favorecendo a coexistência entre as espécies. Foram testadas as seguintes hipóteses: (i) há um aumento na riqueza e diversidade de espécies devido a complementariedade de recursos; (ii) os valores dos CWMs (média ponderada do traço na comunidade) dos traços variam com o acréscimo da altitude, uma vez que a altitude conduzirá ao estabelecimento de espécies com traços conservativos para lidar recursos limitantes. Esperamos que os valores dos traços de CWM se movem para uma menor área foliar específica (AFE), folhas mais protegidas (isto é, alta espessura foliar) e alta densidade da madeira (DM); (iii) a diversidade funcional aumenta com altitude, pois uma maior variedade de funções será encontrada devido ao acréscimo de espécies funcionalmente distintas.

MATERIAIS E MÉTODOS

Áreas de estudo

O estudo foi realizado em duas áreas serranas: **A1**- Serra de Bodocongó ($07^{\circ} 27' 6''$ e $35^{\circ} 59' 41''$ O) e **A2** – Serra da Arara ($07^{\circ} 23' 12''$ S e $36^{\circ} 23' 36.74''$ O), situadas no estado da Paraíba, nordeste do Brasil (Figura 1).

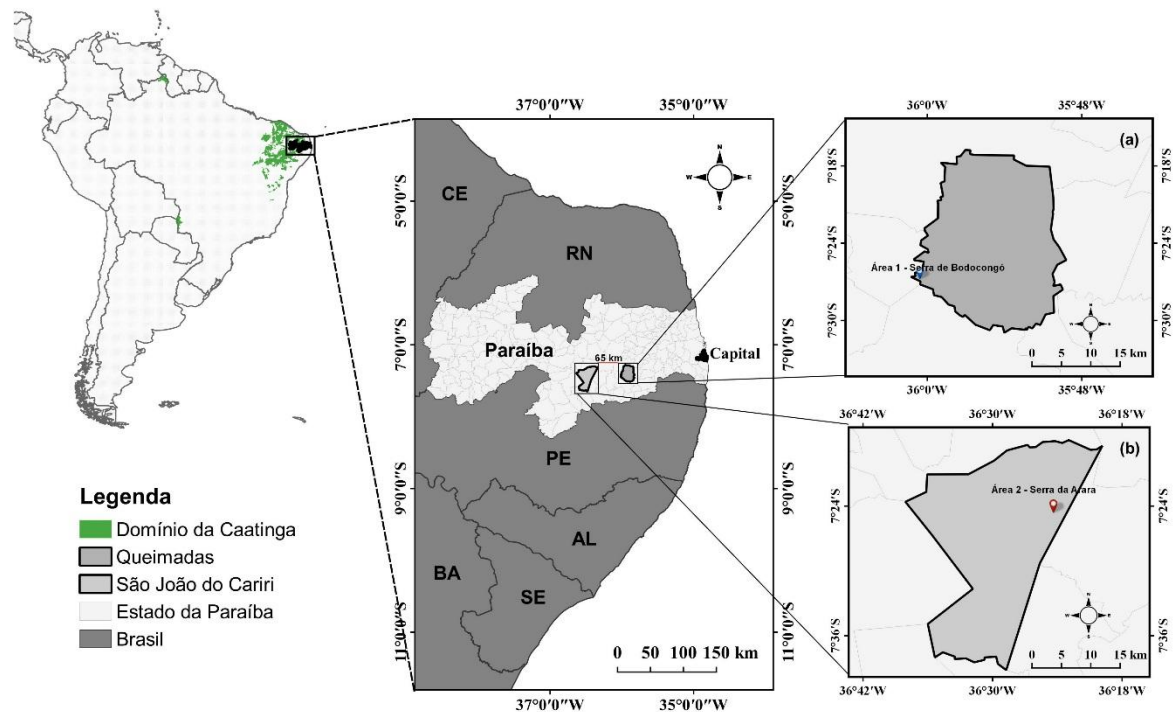


Figura 1. Mapa de localização das áreas de estudo. **A1**. Serra de Bodocongó, município de Queimadas (a) e **A2** – Serra da Arara, município de São João do Cariri (b), ambas situadas no estado da Paraíba, região semiárida do Brasil. Dados obtidos no Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE, www.ibge.gov.br) e editados usando o software QGIS 2.8.9 (Essen (Alemanha), Developer meeting, 2012).

As áreas pertencem a região semiárida brasileira, considerada a mais seca do país (AESA, 2006). A região tem um clima semiárido (Bsh, classificação climática de Köppen's), definido por uma estação chuvosa (fevereiro-junho) e por uma seca (julho-janeiro). Os intervalos de precipitação anuais variam de 400-600 mm (AESA, 2006), com índice de precipitação inferior a 150 mm durante a estação seca (Apêndice 1). A temperatura média anual é de 26 °C e umidade relativa do ar de 60 a 75% (PARAÍBA, 2007; BIOCLIM, 2010). Os tipos de solos nas áreas estudadas são Luvissole Crômico e Vertissolo, respectivamente (EMBRAPA SOLOS, 2006).

As serras atuam com refúgios naturais para biodiversidade na região (SILVA et al., 2014, LOPES et al., 2017) e, são moderadamente perturbadas, com a presença de animais pastadores (bovinos e caprinos) e exploração madeireira seletiva em locais mais acessíveis ao homem (Figura 2). Ambas as áreas de estudo são propriedades privadas e tem uma faixa de elevação que variam de 400-690 metros acima do nível do mar. A vegetação é bastante heterogênea e expressa fenótipos característicos de resistência e/ou tolerância às condições climáticas da região: chuvas irregulares, altas radiações solares e baixa disponibilidade hídrica na maior parte do ano (VELLOSO et al., 2002; TROVÃO et al., 2007). Há presença de arbustos e árvores de baixo porte, muitos com espinhos, microfilia e outras características xerófitas (LEAL et al., 2005; PRADO, 2008; KOCH et al., 2017).

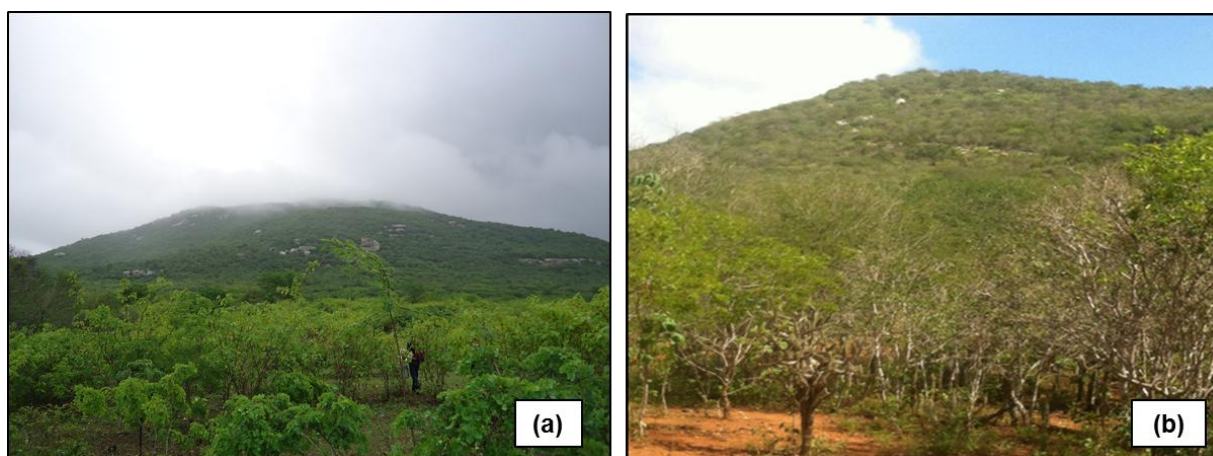


Figura 2. Vista geral da vegetação arbustiva-arbórea das áreas de estudo. **A1** - Serra de Bodocongó, município de Queimadas (a) e **A2** - Serra da Arara, município de São João do Cariri (b), ambas situadas no estado da Paraíba, região semiárida do Brasil.

Amostragem da vegetação e seleção das espécies

Entre os anos de 2013 a 2015, um total de 145 unidades amostrais (parcelas) foram estabelecidas, somando-se as duas áreas de estudo. Foram utilizados dois métodos de amostragem. Na A1, foram amostradas 45 parcelas com dimensões de 50 m x 4 m (200 m²), distribuídas em três níveis de elevação (N1 \geq 400 m, N2 \geq 500 m e N3 \geq 600 m, 15 parcelas em cada nível), totalizando 0,9 hectare.

Na A2, estabeleceu-se dois transectos contínuos para cada vertente (barlavento e sotavento) da serra. Em cada transecto, foram amostradas 25 parcelas permanentes de dimensões de 10 m x 10 m (100 m²), espaçadas a cada 10 metros entre si, totalizando um hectare para serra como um todo. Em cada parcela, todos os indivíduos arbustivos-arbóreos

com tronco de diâmetro ao nível do solo ≥ 3 cm e altura ≥ 1 metro, foram mensurados o diâmetro, estimada a altura e identificado ao nível de espécie. Para os espécimes não identificados, foram coletadas partes vegetativas e a identificação foi conduzida pela equipe do Herbário Manuel de Arruda Câmara (ACAM), Universidade Estadual da Paraíba, Campus I, Campina Grande, ou por especialistas de terceiros. O sistema de classificação botânica APG IV (*Angiosperm Phylogeny Group*, 2016) foi utilizado para nomenclatura a nível ao gênero e família.

Um total de 5.963 indivíduos foram amostrados e mensurados, pertencentes a 48 espécies (excluindo as morfoespécies), 43 gêneros e 21 famílias. Nem todas as espécies de uma comunidade são de igual importância para os processos ecossistêmicos, à medida que espécies dominantes compõem a maior parte da biomassa da comunidade, elas também são responsáveis pela maioria dos fluxos energéticos e de recursos no ecossistema (GRIME, 1998; GARNIER et al., 2004). Diante disso, para as análises funcionais, foram selecionadas as espécies dominantes, atingindo pelo menos em média 87% da cobertura vegetal (faixa de 82-93%) em cada local de estudo, pois é considerada uma proporção adequada para caracterizar uma comunidade funcionalmente (CORNELISSEN et al., 2003, PAKEMAN & QUESTED, 2007; CARREÑO-ROCABADO et al., 2012). Isso resultou em 27 espécies, sendo 24 na A1 e 18 espécies na A2 (Tabela 1).

Tabela 1. Lista das 27 espécies arbustivas-arbóreas utilizadas para análises de estrutura e diversidade funcional neste estudo. Nome científico, nome comum e família. * Espécies presentes nas duas áreas de estudo. ¹Espécies de maior representatividade na A1. ²Espécies de maior representatividade na A2.

Espécies	Nome comum	Família
<i>Allophylus puberulus</i> (Cambess.) Radlk ¹	estralador	Sapindaceae
<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>colubrina</i> (Griselb.) *	angico	Fabaceae
<i>Aspidosperma pyriformium</i> Mart. *	pereiro	Apocynaceae
<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud. *	mororó	Fabaceae
<i>Ceiba glaziovii</i> (Kuntze) K. Schum. ¹	barriguda	Malvaceae
<i>Clusia paralicola</i> G. Mariz ¹	clusia	Clusiaceae
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng. ²	algodão do mato	Bixaceae
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B. Gillett *	umburana	Burseraceae
<i>Croton blanchetianus</i> Baill. *	marmeleiro	Euphorbiaceae
<i>Croton heliotropiifolius</i> Kunth. *	marmeleiro branco	Euphorbiaceae
<i>Cynophalla flexuosa</i> (L.). L ²	feijão-bravo	Capparaceae
<i>Erythrina velutina</i> Willd. ²	mulungu	Fabaceae
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos ¹	ypê	Bignoniaceae
<i>Manihot carthagenensis</i> (Jacq.) Müll.Arg. ²	maniçoba	Euphorbiaceae
<i>Maytenus rigida</i> Mart. ¹	bom-nome	Celastraceae
<i>Mimosa ophthalmocentra</i> Mart. ex. Benth. *	Jurema vermelha	Fabaceae
Morfoespécie 1 ¹	-	-
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão *	aroeira	Anacardiaceae
<i>Neocalyptrocalyx longifolium</i> (Mart.) Carnejo & Iltis ¹	icó	Capparaceae
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke *	jurema branca	Fabaceae
<i>Cenostigma pyramidale</i> (Tul.) Gagnon & G.P. Lewis *	catingueira	Fabaceae
<i>Pseudobombax marginatum</i> (A.St.-Hil.) A. Robyns *	embiratã	Malvaceae
Sapindaceae sp. ¹	-	Sapindaceae
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong *	pau-leite	Euphorbiaceae
<i>Schinopsis brasiliensis</i> Engl. *	braúna	Anacardiaceae
<i>Talisia esculenta</i> (Cambess.) Radlk ¹	pitombeira	Sapindaceae
<i>Vitex rufescens</i> A. Juss ¹	vitex	Lamiaceae

Variáveis estruturais e diversidade de espécies

Para descrever a estrutura e diversidade das serras, foram analisadas cinco variáveis estruturais e diversidade de espécies por parcela: a abundância das espécies, área basal (AB, cm), riqueza rarefeita de espécies (S, a partir de uma amostragem aleatória de 22 indivíduos encontrados em todas as parcelas), índice de Shannon-Wiener (H') e índice de Pielou (J'). As

duas últimas variáveis levam em conta a abundância relativa de cada espécie e, portanto, são boas indicadoras de diversidade de espécies (PRADO-JÚNIOR et al., 2016). Foi utilizada a riqueza rarefeita das espécies ao invés da riqueza das espécies para corrigir a possível correlação positiva entre a densidade de árvores e riqueza de espécies. As variáveis estruturais foram calculadas utilizando o Software FITOPAC Shell versão 2.1 (SHEPHERD, 2010) e os índices de diversidade no *Diversity indices* no Software Past 2.17c (HAMMER et al., 2001). Informações adicionais sobre valores de variáveis de diversidade estrutural e espécies podem ser encontradas na tabela 4.

Traços funcionais

Foram mensurados dez traços funcionais incluindo traços contínuos e categóricos, refletindo estratégias das plantas referentes ao estabelecimento, persistência e dispersão: 1. Diâmetro máximo (D_{max} , cm), 2. Altura máxima (A_{max} , m), 3. Espessura foliar (EF, mm), 4. Área foliar (AF, mm²), 5. Área foliar específica (AFE, mm².mg⁻¹), 6. Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF, mg. g⁻¹), 7. Conteúdo de água na folha (CAF, mg.H₂O.mm²), 8. Deciduidade (Dec, breve decíduas, DC (2-3 meses sem folhas), decíduas tardias, DL (4-6 meses sem folhas) e perenifólias, PR), 9. Densidade da madeira (DM, g.cm⁻³), e 10. Síndromes de dispersão dos frutos (anemocórica, autocórica e zoocórica). A informação dos traços foi obtida por meio de medições seguindo o protocolo padrão (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013) ou derivadas de outras fontes (VAN DER PJIL, 1982; TRUGILHO et al., 1990; BORCHERT, 1994; KING et al., 2006; HULSHOF & SWENSON, 2010; PRADO-JÚNIOR et al., 2016).

Traços de toda a planta

O diâmetro máximo foi calculado para cada espécie separadamente, como o diâmetro do caule de 95 percentil superior para aquelas árvores cujo o diâmetro foi igual ou superior a 10% do diâmetro máximo observado de uma população (KING et al. 2006; PRADO-JÚNIOR et al., 2016). Esse método minimiza o peso de *outliers* na população, ou seja, o efeito da forma da estrutura populacional sobre a estimativa do diâmetro máximo da haste e reduz a probabilidade de subestimar o potencial do tamanho máximo para uma população específica, com grande proporção de indivíduos pequenos (KING et al., 2006). A altura máxima é a distância do solo para os tecidos fotossintéticos mais altos, relacionada com o vigor

competitivo e tolerância ao estresse (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013) e foi calculado como a altura da planta a partir de 95 percentil para os indivíduos da espécie.

Traços foliares

Os traços foliares foram mensurados de 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 5-10 indivíduos para cada espécie e as medidas assumiram pecíolos e ráquis como parte da folha. No total 2200 folhas foram mensuradas neste estudo. As folhas foram reidratadas, em completa escuridão, por um período de seis horas para evitar a subestimação dos traços (CORNELISSEN et al., 2003; GARNIER et al., 2001).

A espessura foliar foi medida no centro da lâmina, evitando as grandes nervuras da folha, usando paquímetro digital. As folhas foram digitalizadas com um *scanner* e a área foliar foi calculada usando o ImageJ v.1.50i (National Institutes of Health, USA, <https://imagej.nih.gov/ij/>). A AFE foi calculada como a área da folha dividida pela sua massa seca (após a secagem durante 72 h a 70° C) (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). O CMSF foi obtido subtraindo a massa seca foliar pela massa fresca foliar (POORTER et al., 2008; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). O conteúdo de água da folha foi calculado subtraindo a massa seca foliar da massa fresca foliar dividido pela área foliar: CAF: $(MFF - MSF) / AF$ (HULSHOF & SWENSON, 2010).

Quanto a deciduidade foliar, as espécies foram classificadas em perenifólias, breve decíduas (2-3 meses sem folhas), e decíduas tardias (4-6 meses sem folhas). A deciduidade de uma espécie deve ser considerada quando a perda das folhas ultrapassa 80% do volume de folhagem total estimado para o indivíduo (CORNELISSEN et al., 2003). Espécies decíduas evitam a seca, permanecendo apenas com folhas em sua copa no período de disponibilidade hídrica e, enquanto que, espécies perenifólias toleram à seca, permanecendo com folhas em sua copa durante todo ano (EAMUS, 1999; SOUZA et al., 2015). Informações sobre a deciduidade das espécies incluídas nesse estudo foram obtidos em estudos anteriores com espécies da Caatinga (BARBOSA et al., 2003; CARVALHO et al., 2012; SILVA et al., 2014).

Nas espécies com folhas compostas, os traços foliares foram calculados considerando a folha como um todo e não entre os folíolos. A variabilidade entre os folíolos é muito maior entre as folhas e entre indivíduos da espécie, e por esse motivo, deve ser avaliada para a folha

como um todo (HULSHOF & SWENSON, 2010; COREÑO-ROCABADO, 2012; PRADO-JÚNIOR et al., 2014).

Densidade da madeira

A determinação da densidade da madeira seguiu o método proposto por Trugilho et al. (1990), em que foram selecionados cinco indivíduos por espécie e extraído uma seção terminal de cada indivíduo, com comprimento de 12 cm e com diâmetro ≥ 3 cm e, em seguida, a casca foi removida (BARBOSA & FERREIRA, 2004; LIMA & RODAL, 2012). Cada seção foi saturada com água durante cinco dias, e então pesada para obter a massa saturada (M_{sat} , g) (Trugilho et al. 1990; CHAVE, 2005). Posteriormente, as amostras foram mergulhadas em um recipiente graduado, para determinação do volume, a partir do deslocamento do líquido (TRUGILHO et al., 1990). Em seguida, a madeira foi seca a 105° C, até atingir o peso constante (MS, g) (TRUGILHO et al., 1990). Calculou-se a densidade da madeira a partir da média das cinco seções para cada espécie e utilizamos a seguinte equação: $DM = \text{massa/volume}$ (BORCHERT, 1994; WRIGHT et al., 2010).

Síndromes de dispersão dos frutos

Os frutos foram classificados em anemocóricos (dispersão pelo vento), zoocóricos (dispersão por animais) e autocóricos (dispersão por gravidade e/ou explosão), conforme critérios morfológicos dos frutos (VAN DER PIJL, 1982). Entretanto, para as análises dos traços funcionais os frutos foram classificados como sendo zoocóricos ou não zoocóricos seguindo a classificação de Van der Pijl (1982). Uma espécie com dispersão zoocórica produz diásporos cercados por polpa carnuda, um arilo ou outras características tipicamente associadas à dispersão por animais, por outro lado, uma árvore não zoocórica possui características que indicam dispersão por meio de outros fatores bióticos, como sementes aladas, penas ou ausência de características que indicam a dispersão por meio de métodos diferentes da queda ou explosão. As espécies foram classificadas usando base de dados especializadas (BARBOSA et al., 2002; BARBOSA et al., 2003; QUIRINO & MACHADO, 2014; GOMES & QUIRINO, 2016). Posteriormente, foram checadas sinonímias botânicas, com o auxílio do *Tropical Missouri Botanical Garden* (TMBG, <http://www.tropicos.org/>). Informações adicionais sobre a importância funcional dos traços incluídos neste estudo e os

valores médios de cada característica funcional para cada espécie são encontradas na Tabela 2 e 3, respectivamente.

Tabela 2. Traços funcionais mensurados e usados neste estudo, incluindo tipo, categoria/ unidades e relevância ecológica.

Traços	Tipo	Categoria/Unidades	Relevância ecológica
1. Altura máxima	contínuo	m	Força competitiva e tolerância ao estresse de nutrientes e água.
2. Diâmetro máximo	contínuo	cm	Relacionado com o tamanho da planta e indicador de competição por luz.
3. Espessura foliar	contínuo	mm	Força física foliar, longevidade foliar e taxa fotossintética por unidade de área foliar.
4. Área foliar	contínuo	cm ²	Energia e absorção de água.
5. Área foliar específica	contínuo	mm ² .mg ⁻¹	Eficiência fotossintética e longevidade foliar
6. Conteúdo de matéria seca foliar	contínuo	mg. g ⁻¹	Correlacionado negativamente com potencial relativo de crescimento da planta, e positivamente com longevidade foliar.
7. Conteúdo de água na folha	contínuo	mg.H ₂ O.mm ⁻²	Armazenamento de água e maior capacidade de trocas gasosas.
8. Deciduidade	categórico	Breve decíduas Decíduas tardias Perenifólias	Resistência e sobrevivência a seca.
9. Densidade da madeira	contínuo	g.cm ⁻³	Força mecânica, condução hidráulica e crescimento da planta.
10. Síndrome de dispersão	categórico	Autocórica Anemocórica Zoocórica	Relacionada a estabilidade climática.

Tabela 3. Valores médios dos traços funcionais das 27 espécies arbustivas-arbóreas incluídas neste estudo. Nome científico, diâmetro máximo (D_{max} , cm), altura máxima (A_{max} , m), espessura foliar (EF, mm), área foliar (AF, cm^2), área foliar específica (AFE, $mm^2 \cdot mg^{-1}$), conteúdo de matéria seca foliar (CMSF, $mg \cdot g^{-1}$), conteúdo de água na folha (CAF, $g \cdot H_2O \cdot mm^{-2}$), densidade da madeira (DM, $g \cdot cm^{-3}$), deciduidade foliar (Dec, decíduas D, breve decíduas DC, decíduas tardias DL ou perenifólias PR), tipo foliar (TF, c

omposta C ou Simples S) e síndrome de dispersão dos frutos (SD, autocórica (aut), zoocórica (zoo) e anemocórica (ane)).

Espécies	D_{max}	A_{max}	EF	AF	AFE	CMSF	CAF	DM	Dec	TF	SD
<i>Allophylus puberulus</i>	16,2	8	0,16	44,68	18,60	547,58	0,07	0,73	DL	C	zoo
<i>Anadenanthera colubrina</i>	44,48	14	0,07	24,29	19,87	515,94	0,06	0,75	DC	C	aut
<i>Aspidosperma pyrifolium</i>	18,69	7	0,30	27,05	18,25	335,72	0,14	0,67	DC	S	ane
<i>Bauhinia cheilantha</i>	11,5	7	0,19	38,23	19,13	466,74	0,08	0,79	DC	C	aut
<i>Ceiba glaziovii</i>	44,43	16,1	0,18	90,62	20,32	363,27	0,15	0,42	DL	C	ane
<i>Clusia paralicola</i>	17,8	12	1,09	59,55	4,13	303,93	0,66	0,82	PR	S	zoo
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	25,32	4	0,21	44,89	16,04	300,67	0,18	0,49	D	C	ane
<i>Commiphora leptophloeos</i>	32,6	12	0,39	24,42	17,66	298,37	0,15	0,49	DC	C	zoo
<i>Croton blanchetianus</i>	13,38	6	0,35	34,46	21,33	417,34	0,09	0,78	DL	S	ane
<i>Croton heliotropiifolius</i>	15,92	4	0,37	28,77	15,76	407,09	0,12	0,72	DL	S	aut
<i>Cynophalla flexuosa</i>	21,4	7	0,43	12,47	3,69	502,76	0,27	0,70	PR	S	zoo
<i>Erythrina velutina</i>	45,43	10,8	0,15	71,67	34,05	173,67	0,19	0,28	D	C	zoo
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	33,93	16,2	0,21	117,67	13,64	501,92	0,10	0,84	D	C	ane
<i>Manihot carthagenensis</i>	14,87	6	0,29	143,78	18,43	250,54	0,19	0,36	DL	S	aut
<i>Maytenus rigida</i>	25,3	5,6	0,35	8,59	4,67	494,42	0,25	0,78	PR	S	zoo
<i>Mimosa ophthalmocentra</i>	16,83	6,4	0,06	8,96	20,27	432,59	0,11	0,82	DL	C	aut
Morfoespécie 1	23,91	14,5	0,17	30,43	8,47	524,26	0,11	0,81	D	C	-
<i>Myracrodruon urundeuva</i>	32,44	13	0,31	92,56	18,87	450,89	0,18	0,84	DL	C	ane
<i>Neocalyptocalyx longifolium</i>	9,75	6	0,41	17,02	7,03	653,62	0,11	0,73	DL	S	zoo
<i>Piptadenia stipulacea</i>	19,68	6,6	0,07	26,57	22,59	374,30	0,09	0,85	DL	S	aut
<i>Cenostigma pyramidale</i>	23,25	10	0,20	66,12	10,78	587,96	0,09	0,85	DC	C	aut
<i>Pseudobombax marginatum</i>	29,94	10	0,21	128,52	16,57	390,66	0,14	0,37	DL	C	ane
Sapindaceae sp,	10,03	5	0,41	23,98	14,64	219,32	0,27	0,43	D	C	zoo
<i>Sapium glandulosum</i>	25,9	12	0,13	32,96	13,00	555,68	0,08	0,72	DL	S	aut
<i>Schinopsis brasiliensis</i>	43,3	20	0,14	100,92	16,62	575,35	0,06	0,82	DF	C	ane
<i>Talisia esculenta</i>	16,07	8,7	0,38	68,51	11,06	388,43	0,17	0,61	DC	C	zoo
<i>Vitex rufescens</i>	26,43	11	0,31	92,56	18,87	450,89	0,18	0,84	D	C	zoo

Cálculo das métricas funcionais

Para inspecionar a composição e estrutura funcional da comunidade de plantas, calculou-se a média ponderada dos traços na comunidade (CWM) e os índices de diversidade funcional por parcela. Todos os traços foram ponderados por espécie, utilizando a abundância relativa das espécies. Os valores dos traços de CWM são uma tradução quantitativa da hipótese de relação de biomassa (GRIME, 1998), calculada a partir do valor médio do traço das espécies e sua abundância relativa das espécies que pesa cada valor (GARNIER et al., 2007; PRADO-JÚNIOR et al., 2016). O CWM foi calculado para cada traço avaliado. Embora que para os traços contínuos, os valores de CWM representem o valor médio desse traço na comunidade, para os valores categóricos, os valores de CWM correspondem à proporção de cada categoria na comunidade, ou seja, sua abundância relativa.

Para as métricas de diversidade funcional (DF) foram incluídos apenas oito traços funcionais (tipo foliar, dispersão, deciduidade, AF, AFE, CMSF, DM e A_{max}), uma vez que é desejável a utilização de traços não correlacionados. Para testar se os traços funcionais estavam associados, correlações de Person's foram feitas entre todos os pares de traços utilizando o software Past 2.17c (HAMMER et al., 2001). Foram utilizados quatro índices complementares para medir a DF (MASON et al., 2005; LALIBERTÉ & LEGENDRE, 2010): riqueza funcional (FRic), equabilidade funcional (FEve), divergência funcional (FDiv) e dispersão funcional (FDis). FRic indica a quantidade de espaço preenchido pelo traço na comunidade, FEve a regularidade da distribuição em abundância sobre este espaço, FDiv o grau de diferenciação dos traços das espécies dentro do espaço ocupado, ou seja, como a ocupação do nicho está espalhada ao longo do eixo funcional e FDis a distância média de cada espécie, ponderada pela abundância relativa, ao centroide de todas as espécies da comunidade (LALIBERTÉ & LEGENDRE, 2010). Estes índices são ortogonais entre si e, portanto, não se espera nenhuma dependência entre eles (MASON et al., 2003; 2005). A distância de Gower foi usada nos cálculos porque pode lidar com variáveis contínuas e categóricas, padronizando os traços, bem como os valores faltantes.

As métricas de CWM e DF foram conduzidas usando o pacote FD- *functional diversity* (LEITE, LEGENDRE & SHIPLEY, 2014) no programa estatístico R 3.4.2 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2017). Informações adicionais sobre as médias dos traços ponderados e valores dos índices de diversidade funcionais são encontrados na tabela 4.

Análises estatísticas

Para testar como as variáveis estruturais (abundância, AB, S, H, J), as médias ponderadas dos traços funcionais para comunidade (CWM) e os índices de diversidade funcional (FRic, FEve, FDiv, FDis) foram influenciados pela altitude, se montou modelos lineares mistos para cada variável, incluindo a altitude como um fator fixo e as áreas como um fator aleatório, contabilizando o possível aninhamento das parcelas dentro das áreas. É esperado um certo nível de dependência dos indivíduos numa área e, por esse motivo, foi considerado as áreas como um fator aleatório. O melhor modelo foi escolhido com base no menor valor de *Akaike Information Criterion* (AIC) (BURNHAM, ANDERSON & HUYVAERT, 2011). A importância relativa de cada preditor foi avaliada através da comparação de seus coeficientes de regressão padronizados (β) no melhor modelo de regressão múltipla. Sempre que necessário, os dados foram normalizados em log10 ou raiz quadrada atendendo os pressupostos de normalidade e homecedasticidade, além de reduzir os efeitos de *outliers* e de possíveis relações não paramétricas entre as variáveis. Os modelos mistos foram avaliados utilizando-se o pacote “lme4” (BATES et al., 2011) e a comparação de modelos através do pacote “MuMIn” (BURNHAM & ANDERSON, 2002). Todas as análises foram realizadas usando o programa R 3.4.2 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2017).

RESULTADOS

Com relação às respostas das variáveis de estrutura e de diversidade de espécies, a abundância (número de indivíduos) foi associada de forma significativa e negativa com a altitude (Tabela 4). Além disso, correlações positivas foram obtidas entre a altitude e riqueza rarefeita de espécies ($p < 0,01$), diversidade de Shannon (H') ($p = 0,02$) e equabilidade de Pielou (J') ($p = 0,01$), o que indica comunidades mais ricas e com distribuição de espécies mais igualitária em maiores altitudes (Tabela 4). No entanto, a área basal não variou de forma significativa com altitude ($p > 0,05$), isso indica que apesar dos indivíduos de menores altitudes possuírem área basal inferior, eles se igualam aos indivíduos em altitudes superiores devido sua maior abundância.

Para a estrutura funcional da comunidade vegetal (CWM), as maiores altitudes foram associadas positivamente com três traços foliares, nomeadamente espessura foliar, área foliar,

conteúdo de água na folha (Tabela 4; Figura 3). A altura máxima (A_{\max}) foi relacionada positivamente com a altitude ($p = 0,02$; Figura 4). Adicionalmente, a comunidade de plantas em maiores altitudes apresentou mais espécies de síndrome de dispersão zoocórica ($p < 0,01$; Figura 4) e perenifólias ($p < 0,01$; Figura 3). Por outro lado, respostas negativas com a altitude foram observadas para a densidade da madeira, área foliar específica e conteúdo de matéria seca foliar ($p < 0,0001$; Tabela 4). Isso indica que houve uma mudança nas estratégias ecológicas das espécies, com as espécies exibindo traços mais aquisitivos em termos de uso e aquisição de recursos disponíveis em menores altitudes, para traços mais conservadores em maiores altitudes. Quatro traços não apresentaram associação significativa com a altitude foram eles: diâmetro máximo (D_{\max}), taxa de espécies decíduas de curta duração e espécies de longa duração e taxa de espécies com folhas compostas ($p > 0,05$; Tabela 4).

Em geral, houve um ganho de diversidade funcional com a altitude. A altitude foi positivamente associada com a riqueza funcional ($p < 0,01$, Figura 5a), equabilidade funcional ($p < 0,01$, Figura 5b) e dispersão funcional ($p < 0,01$, Figura 5d). Esses resultados indicam que as comunidades em maiores altitudes detêm maior variedade de traços e com distribuição mais heterogênea em relação as menores altitudes. Não houve relação significativa entre a altitude e divergência funcional ($p > 0,05$; Figura 5c).

Tabela 4. Modelos lineares mistos generalizados obtidos que explicam a variação na estrutura e diversidade de espécies, estrutura funcional (média ponderada do traço na comunidade – CWM) e diversidade funcional ao longo de gradientes de altitude, incluindo as áreas como efeito aleatório. Coeficiente de regressão padronizado (Coef), R^2 marginal (m) e condicional (c) (R^2_m = variação explicada apenas por efeitos fixos e R^2_c = variação explicada por efeitos fixos e aleatórios) são fornecidos. NI = abundância de indivíduos, AB = área basal, S = riqueza rarefeita de espécies, H' = índice de Shannon-Wiener, J' = índice de Pielou's, CWMs (AF= área foliar; AFE = área foliar específica, CMSF = conteúdo de matéria seca foliar, EF = espessura foliar, CAF = conteúdo de água na folha, PR = perenifólias; DC= taxa de espécies breve decíduas; DL = taxa de espécies decíduas tardias; Comp. = taxa de espécies com folhas compostas; SD = taxa de espécies de síndrome de dispersão zoocórica; DM = densidade da madeira, D_{max} = diâmetro máximo, A_{max} = altura máxima) e índices de diversidade funcional (FRic = riqueza funcional, FEve= equabilidade funcional, FDiv = divergência funcional, FDis = dispersão funcional). Travessões indicam correlações não significativas.

Preditores	Variáveis/traços	Coef	R^2_m	R^2_c
Estruturais e de diversidade	NI	-0.1461	0,16	0,16
	AB	-	-	-
	S	0,0094	0,09	0,14
	H'	0,0015	0,06	0,08
	J'	0,0005	0,06	0,06
Estrutura funcional	CWM_{af}	0,0946	0,15	0,26
	CWM_{afe}	-0,0120	0,14	0,23
	CWM_{cmsf}	-0,2092	0,11	0,26
	CWM_{ef}	0,0004	0,09	0,09
	CWM_{caf}	0,0004	0,23	0,28
	CWM_{PR}	0,0008	0,19	0,27
	CWM_{DC}	-	-	-
	CWM_{DL}	-	-	-
	CWM_{comp}	-	-	-
	CWM_{zoo}	0,0021	0,30	0,14
	CWM_{dm}	-0,0005	0,30	0,30
	CWM_{dmax}	-	-	-
	CWM_{Amax}	0,0050	0,04	0,35
Diversidade funcional	FRic	13,583	0,12	0,21
	FEve	0,0007	0,14	0,14
	FDiv	-	-	-
	FDis	0,0491	0,09	0,29

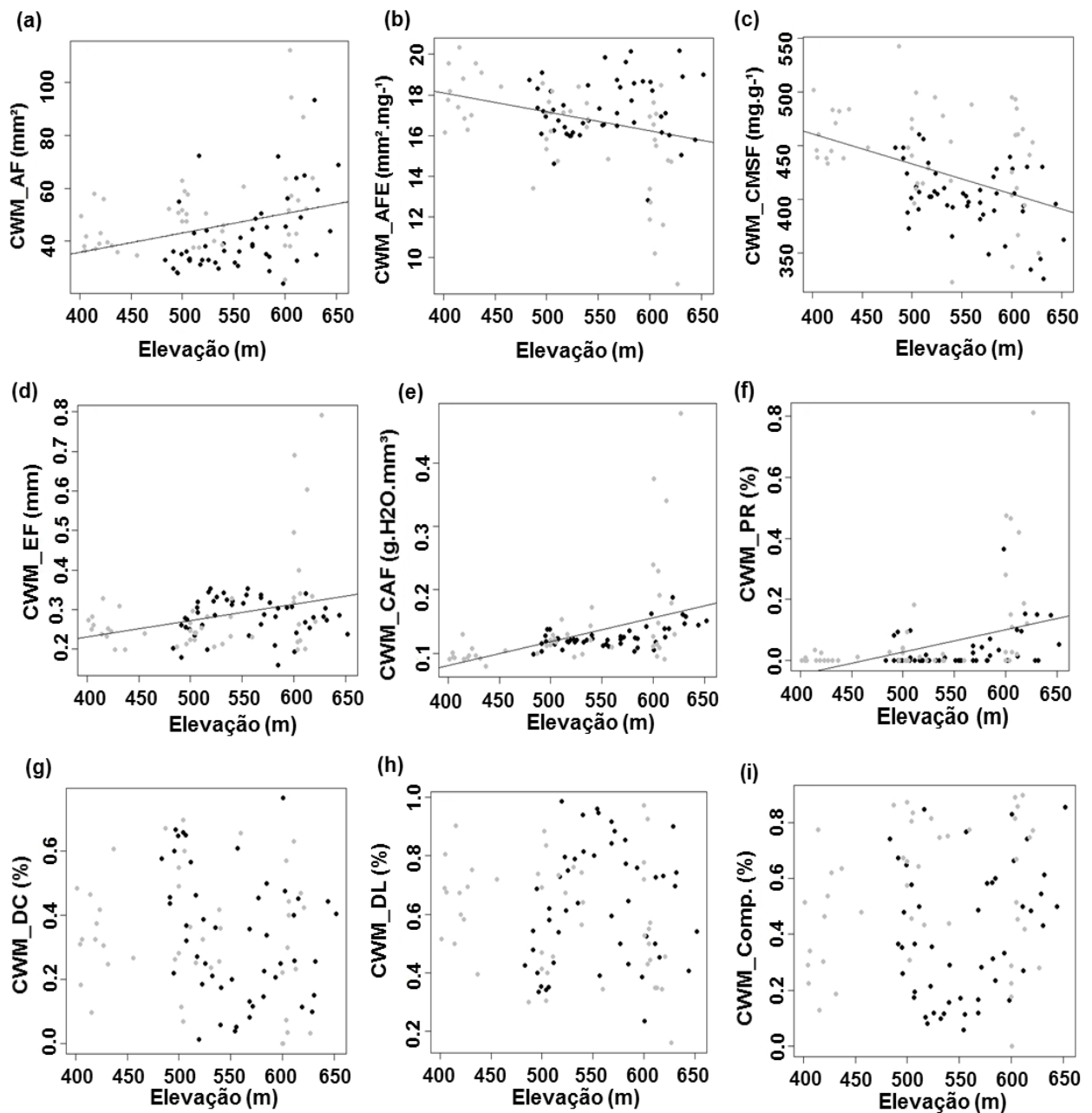


Figura 3. Mudanças na estrutura funcional dos traços foliares (média ponderada do traço na comunidade - CWM) ao longo do gradiente de altitude. AF = área foliar; AFE = área foliar específica, CMSF = conteúdo de matéria seca foliar, EF = espessura foliar, CAF = conteúdo de água na folha, PR = taxa de espécies perenífolias; DC = taxa de espécies breve decíduas; DL = taxa de espécies decíduas tardias; Comp. = taxa de espécies de folhas compostas. Símbolos pretos (●) representam comunidades arbustivas-arbóreas da área 1 (Serra de Bodocongó) e os símbolos cinza (●) representam comunidades arbustivas-arbóreas da área 2 (Serra da Arara). Linhas retas indicam relações significativas.

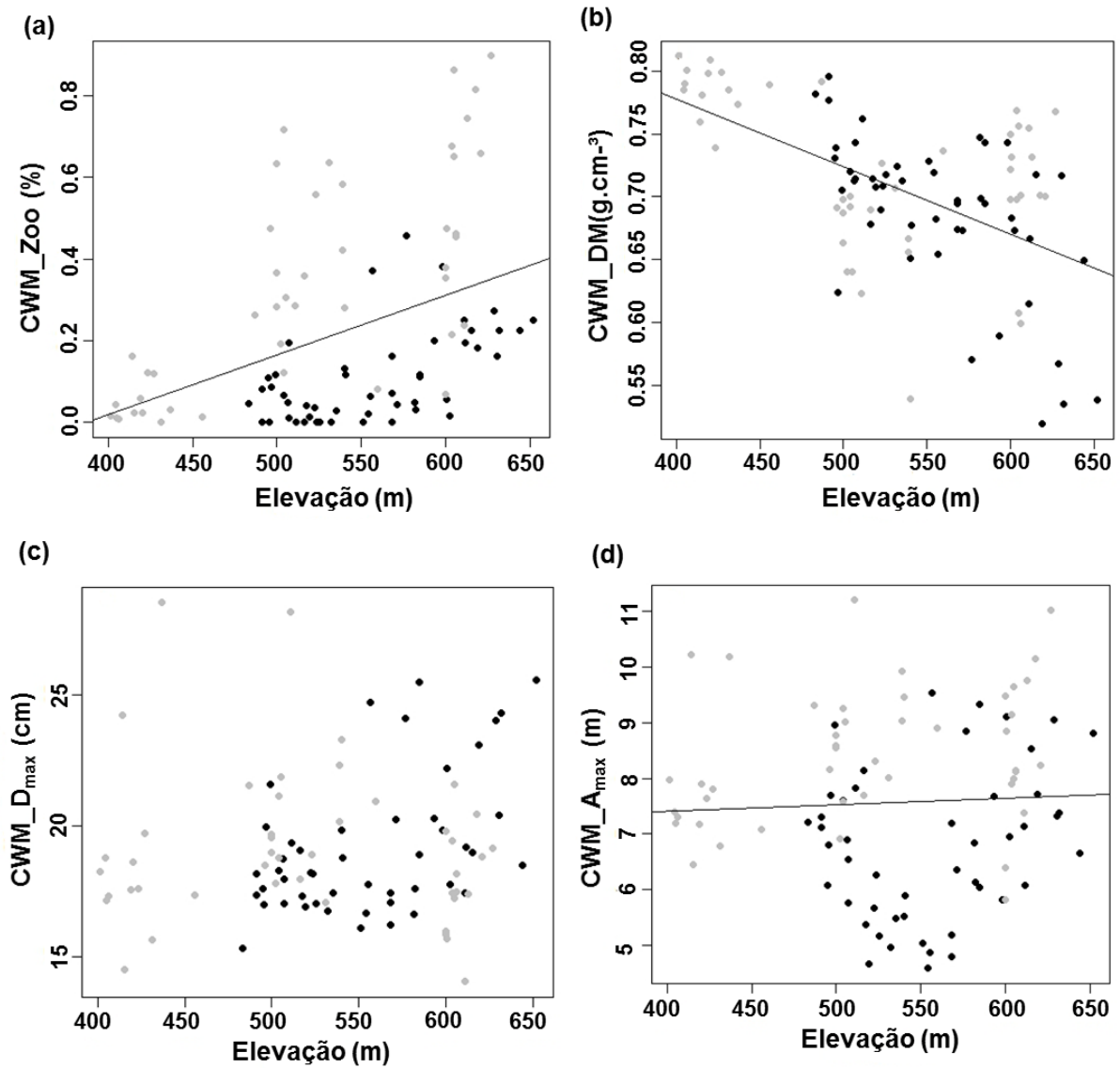


Figura 4. Mudanças na estrutura funcional dos traços funcionais (média ponderada do traço na comunidade - CWM) ao longo do gradiente de altitude. Zoo = taxa de espécies com síndrome de dispersão zoocórica; DM = densidade da madeira, D_{\max} = diâmetro máximo, A_{\max} = altura máxima. Símbolos pretos (●) representam comunidades arbustivas-arbóreas da área 1 (Serra de Bodocongó) e os símbolos cinza (●) representam comunidades arbustivas-arbóreas da área 2 (Serra da Arara). Linhas retas indicam relações significativas.

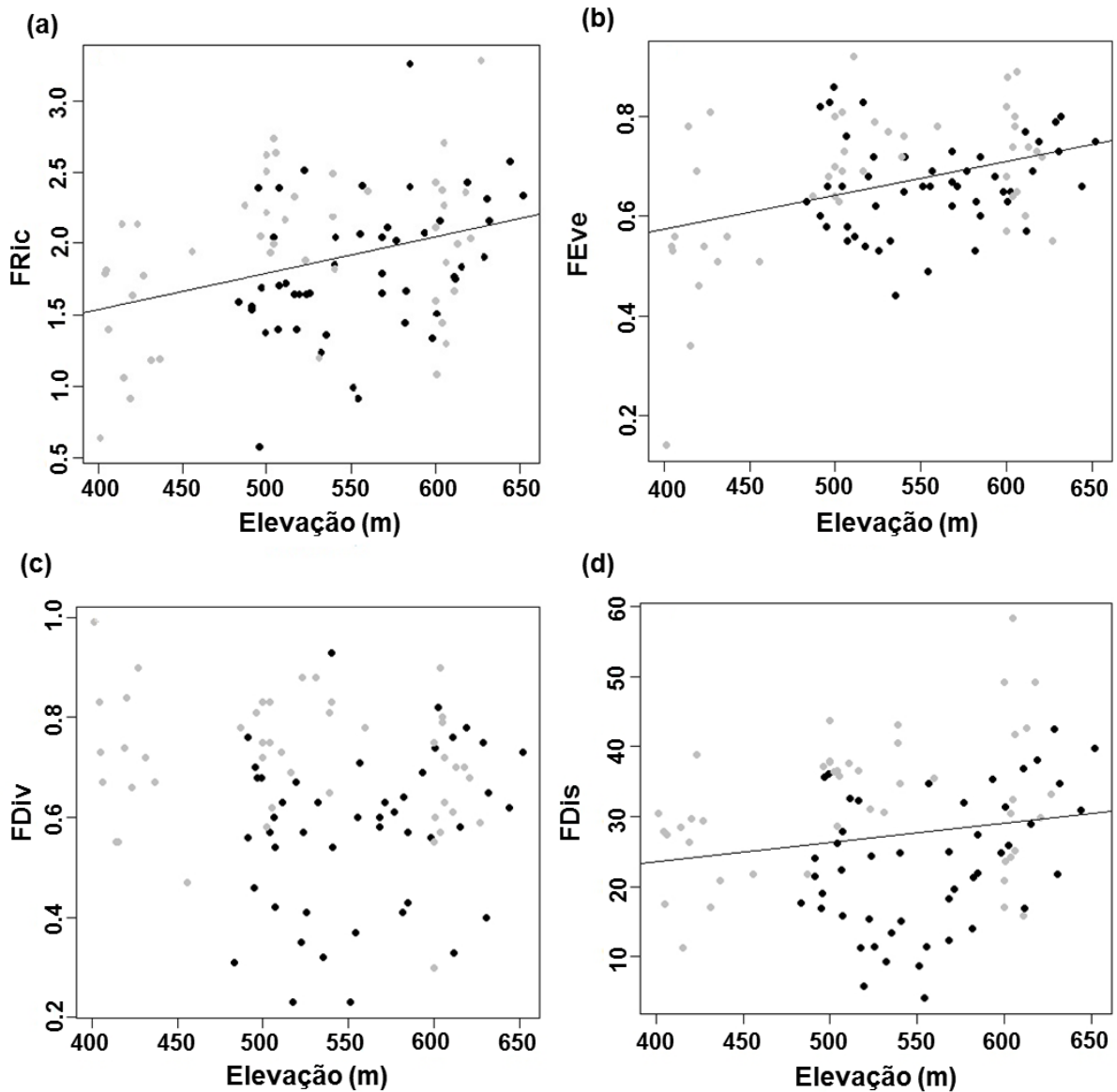


Figura 5. Mudanças na diversidade funcional ao longo do gradiente de altitude. FRic = riqueza funcional (5a), FEve = equabilidade funcional (5b), FDiv = divergência funcional (5c) e FDis = dispersão funcional (5d). Símbolos pretos (●) representam comunidades arbustivas-arbóreas da área 1 (Serra de Bodocongó) e os símbolos cinza (●) representam comunidades arbustivas-arbóreas da área 2 (Serra da Arara). Linhas retas indicam relações significativas.

DISCUSSÃO

Os resultados demonstram que a altitude influencia as comunidades de plantas afetando a riqueza e diversidade taxonômica e funcional. A altitude condicionou a formação de filtros ambientais que selecionaram espécies com traços capazes de fazer uso dos recursos disponíveis de forma conservativa em maiores altitudes. Foram observadas mudanças na diversidade taxonômica das comunidades, como acréscimo de riqueza e diversidade de

espécies. Além disso, houve mudanças na estrutura funcional (CWM) e em três índices de diversidade funcional com correlações positivas de FRic, FEve, FDis com a altitude, indicando uma maior semelhança funcional entre as espécies em locais de menores altitudes.

MUDANÇAS NA DIVERSIDADE TAXONÔMICA E NA ESTRUTURA DA COMUNIDADE

Tanto a riqueza como os índices de diversidade e equabilidade de espécies, foram relacionados positivamente com o acréscimo da altitude (Tabela 4), enfatizando a ideia de que as serras do semiárido brasileiro funcionam como *hotspots* de diversidade quando comparadas as áreas planas (SILVA et al., 2014; LOPES et al., 2017). Esses resultados indicam comunidades mais ricas e com distribuição mais equânime de espécies em maiores altitudes. A diversidade é muitas vezes considerada um *proxy* para disponibilidade de nichos em uma comunidade (CAMPBELL et al., 2011). Embora os filtros ambientais sejam maiores com o acréscimo da altitude, como por exemplo, a redução da área (KÖRNNER, 2007), a diminuição de nutrientes do solo (KICHENIN et al., 2013; RAMOS, 2015), a complementariedade de nichos é uma importante resposta das espécies a limitação de recursos (FETZER et al., 2015).

Espécies diferentes tendem a competir menos por recursos, pois usam diferentes recursos ou exploram os mesmos recursos de maneiras distintas, o que permite manter coexistência entre elas (TILMAN, 1999; FETZER et al., 2015). Por outro lado, a alta densidade de indivíduos somada à baixa riqueza e diversidade de espécies em menores altitudes é também resultado de distúrbios antrópicos mais evidentes nesses locais (SILVA et al., 2014; LOPES et al., 2017). Distúrbios antropogênicos podem favorecer, em alguns casos, a dominância de algumas espécies, como consequência reduzir a riqueza e equabilidade das comunidades de plantas (PAKEMAN, 2011; RIBEIRO et al., 2016; SFAIR et al., 2017).

MUDANÇAS NOS TRAÇOS FUNCIONAIS AO NÍVEL DE COMUNIDADE

A composição funcional das comunidades de plantas respondeu ao gradiente de altitude (Tabela 4; Figura 3). Mudanças no CWM de um traço em um gradiente ambiental indica que a filtragem de habitat está acontecendo para seleção de traços (SPASOJEVIC & SUDING, 2012). Em geral, o CWM mudou de alguns traços mais aquisitivos para traços mais conservativos, com exceção da DM. Nas maiores altitudes houve a predominância de espécies

com folhas mais protegidas (isto é, alta EF), com maior conteúdo de água foliar, menor eficiência fotossintética, ou seja, baixa AFE e maior altura (Figura 3, COREÑO-ROCA BADO et al., 2012; CORNELISSEN et al., 2003). Além, da presença maior de espécies perenifólias (Tabela 4).

Folhas mais espessas possuem um adensamento maior das suas células, causando a limitação na difusão CO_2 e taxas fotossintéticas mais baixas (POORTER & BONGERS, 2006). Baixa AFE significa maior massa foliar por AF, o que é causado por maior espessura (CORNELISSEN et al., 2003). Apesar de exigirem um gasto energético maior na sua construção, essas folhas possuem maior resistência e são eficazes para suportar danos físicos e dissuadir herbívoros generalizados (POORTER & BONGERS, 2006; DÍAZ et al., 2004). Como consequência, as espécies com essas características têm folhas mais longevas e taxas de crescimento mais lentas (REICH et al., 1997; JIANG et al., 2016). Esses resultados sugerem que com o acréscimo da altitude e diminuição de nutrientes do solo (RAMOS, 2015), as espécies adotaram estratégias mais conservadoras, onde a retenção de recursos capturados é uma prioridade maior (POORTER & BONGERS, 2006).

Em contrapartida, as baixas altitudes propiciam a presença de espécies com um conjunto de traços opostos, isto é, folhas menos espessas, menor altura máxima e alta AFE proporcionando uma alocação preferencial de recursos (Tabela 4; CORNELISSEN et al., 2003; WRIGHT et al., 2004; COREÑO-ROCA BADO et al., 2012). Isso indica uma estratégia para um retorno rápido sobre o investimento das folhas, pois baixos custos de construção foliar podem disponibilizar um gasto energético maior em crescimento e, assim, uma antecipação no uso de recursos para superar seus vizinhos competidores (OKUBO et al., 2012; EVANS & POORTER, 2001; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Em menores altitudes foi observado uma maior similaridade funcional reduzindo a diversidade funcional, portanto, uma maior abundância de espécies com a mesma estratégia ecológica leva a sobreposição de nichos entre as espécies concorrentes (WALKER, 1992). As espécies que competem por recursos, necessitam de folhas com menor custo de produção, mais curtas e fisiologicamente mais ativas (POORTER et al., 2004; POORTER & BONGERS, 2006).

Foi observado uma correlação negativa entre DM e a altitude (Tabela 4). Respostas inversas entre DM e AFE são esperadas (WRIGHT et al., 2004), no entanto, esses dois traços convergiram para maiores valores em menores altitudes. Em geral, nota-se uma relação inversa entre a DM e o potencial hídrico das plantas (BORCHERT, 1994; LIMA & RODAL, 2010). Menor DM com altitude está relacionada a espécies de DM muito baixas com valores inferiores a 0,5 (Tabela 3). Plantas com madeiras menos densas podem armazenar grandes

quantidades de água (BORCHERT, 1994; CHAVE et al., 2009). Dessa forma, embora em menores altitudes madeiras mais densas evitem a cavitação, nas altitudes superiores a estratégia é possuir DM muito baixa para poder acumular água e se manter fotossinteticamente ativas por mais tempo (CHAVE et al., 2009).

Apesar do déficit hídrico ser marcante em regiões semiáridas, maiores valores de DM e CAF com altitude, sugerem que as espécies nesses locais, investem em traços que lhe possibilitem maior aquisição e retenção de água (GOTSTH et al., 2010; HULSHOF & SWENSON, 2010; SOUZA et al., 2015). De acordo com Gosth et al. (2010), o CAF é considerado um traço que reflete o estado de água na planta e variações neste traço indicam mudanças de disponibilidade de água no ambiente.

A altitude também influenciou as estratégias de dispersão das plantas, favorecendo maior taxa de espécies de dispersão zoocórica em maiores altitudes (Tabela 4). Apesar de síndromes de vetores bióticos (autocoria e anemocoria) serem predominantes em ambientes de restrições hídricas como o semiárido (ARAÚJO et al., 2008; SILVA & RODAL, 2009; SILVA et al., 2013), o predomínio da zoocoria em maiores altitudes possivelmente está relacionada à dois fatores: (i) barreiras para dispersão, pois há menos chances de frutos ou sementes serem dispersos pelo vento ou por gravidade devido a declividade e, (ii) menor perturbação antrópica, o que possibilita a existência de dispersores bióticos, como pássaros e abelhas, e também ao fato de que espécies anemocóricas e autocóricas geralmente ocupam ambientes mais abertos, com maior exposição aos ventos e insolação (ARAÚJO et al., 2008).

Em relação a fenologia foliar, as comunidades de maiores altitudes apresentaram um aumento na abundância de espécies perenifólias ($p < 0,001$; Tabela 4). A associação positiva encontrada entre abundancia de espécies perenifólias e altitude pode ser atribuída a fatores estocásticos, como por exemplo o modo de dispersão, já que todas as espécies perenifólias incluídas neste estudo têm dispersão zoocórica (Tabela 3). Embora não possamos explicar consistentemente o predomínio dessas espécies em maiores altitudes, foi observado uma convergência entre as estratégias conservativas dos traços positivamente associados com altitude com a estratégia de tolerância à seca dessas espécies (Tabela 4). Espécies perenifólias são mais conservativas quanto o uso da água e nutrientes, exibindo traços que garantam essa estratégia, como maior EF, protegendo suas folhas contra fatores externos (CORNELISSEN et al., 2003), maior CAF para reduzir os danos aos cloroplastos causados por altas temperaturas, convertendo o excesso de energia em calor (TOMLISON et al., 2013) e baixos valores de AFE, o que reduz sua eficiência fotossintética (WESTOBY et al., 2002; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Esses padrões de traços sugerem que as espécies sempre

verdes detêm traços que evitem estímulos excessivos de luz e calor no período de estação seca e assim prolongam sua longevidade funcional, em detrimento da eficiência do uso de recursos e água (TOMLISON et al., 2013; SOUZA et al., 2015).

Finalmente, ao analisarmos a estrutura adulta das plantas com a altitude, foi observado que a altura máxima (A_{\max}) foi associada positivamente com a altitude ($p < 0,001$). Para o diâmetro máximo (D_{\max}) não houve mudanças significativas ($p > 0,05$). A_{\max} é um componente crucial de estratégias ecológicas das plantas, relacionada principalmente ao vigor competitivo e tolerância ao estresse de nutrientes e água (KING et al., 2006; MOLES et al., 2009; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). O aumento da altura dos indivíduos com altitude revela uma tendência contrária a alguns trabalhos (KICHENIN et al., 2013; PESCADOR et al., 2015; GAZOL et al., 2017). Menor A_{\max} das plantas está associado a alta DM em menores altitudes e pode ser uma estratégia para reduzir o risco de cavitação sob o estresse hídrico do semiárido (ENQUIST, 2002; CHAVE et al., 2009). Além disso, pode estar associado a maior taxa de indivíduos jovens e arbustos, já que o corte seletivo de plantas é favorecido nessas áreas (SILVA et al., 2014; LOPES et al., 2017) e, indivíduos arbóreos maiores tendem a ser foco da exploração.

Os diferentes padrões de respostas nos traços funcionais das plantas vistos neste estudo provavelmente estão associados a variação de fatores ambientais, que levaram a criação de ambientes distintos com altitude. Como também, às mudanças na composição, em termos de identidade de espécies, as quais são funcionalmente diferentes e aderem a diferentes estratégias ecológicas para alocação e uso de recursos disponíveis. Estudos recentes avaliando mudanças no CWM dos traços das plantas mostraram variações significativas sob diferentes gradientes ambientais quando acompanhada por mudanças na composição de espécies (BELLO et al., 2013; COSTA et al., 2017; GASTON et al., 2017). Por outro lado, Pescador et al. (2015) ao avaliar mudanças nos traços de comunidades de plantas em montanhas na Espanha com composição de espécies praticamente constante ao longo da altitude, apontaram baixa variação dos traços à nível de comunidade. Aqui, nossos resultados corroboram diversos estudos que verificaram mudanças na composição funcional das comunidades em gradientes de altitude (KICHENIN et al., 2013; PESCADOR et al., 2015; LUO et al., 2016a; LUO et al., 2016b; GASTON et al., 2017; ZANG et al., 2017).

MUDANÇAS NOS ÍNDICES DE DIVERSIDADE FUNCIONAL

A diversidade funcional aumentou com altitude, uma tendência apoiada pelas métricas de DF multidimensionais calculadas (Tabela 4; Figura 4). O aumento da altitude impulsionou uma maior diversidade de estratégias ecológicas dentro das comunidades de plantas. Conseqüentemente, enquanto que locais de maiores altitudes a dominância de espécies funcionalmente distintas provavelmente aumentou as funções de proteção do solo, produção de biomassa e ciclagem de nutrientes, as comunidades em menores altitudes podem não ser capazes de fornecer o mesmo nível dessas funções. Por outro lado, maior AFE em locais de menores altitudes pode ter efeitos positivos sobre os processos do ecossistema, como a produtividade e maiores taxas fotossintéticas e de crescimento nas comunidades (TILMAN et al., 1997; NUNES et al., 2017)

O acréscimo da altitude foi associado positivamente com três dos quatro índices de diversidade funcional, apoiando nossa hipótese. Esse resultado sugere que as comunidades arbustivas-arbóreas ao longo da altitude diferem na composição e diversidade de espécies, estrutura e função. Em geral, foi observado que os índices mais afetados pela riqueza de espécies (FRic, riqueza funcional), pela abundância das espécies (FEve, equabilidade funcional) e dispersão dos traços no espaço funcional (FDis, dispersão funcional) aumentaram com altitude (MASON et al., 2003; 2005; VILLÉGER et al., 2008; MOUCHET et al., 2010). Entretanto, a divergência funcional (FDiv) permaneceu constante; assim, a altitude não parece alterar o grau de distribuição dos traços das espécies dentro do espaço funcional ocupado (MASON et al., 2005; PETCHEY & GASTON, 2006).

Maior FRic em maiores altitudes, indica uma ocupação mais completa do nicho potencial disponível devido à presença de espécies funcionalmente diferentes (MASON et al., 2003; PAKEMAN, 2011). Espécies funcionalmente diferentes, utiliza os recursos disponíveis mais eficientemente (LOHBECK et al., 2015), devido a maior diferenciação de nicho e facilitação interespecífica (PETCHY & GASTON, 2002), permitindo assim maior produtividade e resistência a invasão (DUKES, 2001; PETCHEY, 2003). Nossos resultados apoiam tendências obtidas em diversos estudos onde a FRic foi positivamente relacionada com a riqueza de espécies (PAKEMAN, 2011; DÍAZ & CABIDO, 2001; PETCHEY & GASTON, 2002). Entretanto, isso não é uma regra. Okubo et al. (2012) ao avaliar comunidades de plantas, observaram que a FRic diminui linearmente com a diminuição de espécies afetando o funcionamento do ecossistema. Aqui, nossos resultados indicam que as espécies adicionadas em comunidades de maiores altitudes não são completamente redundantes e que mais espaço do nicho é explorado nessas comunidades.

Os declínios da FEve e FDis em menores altitudes, indicam comunidades mais homogêneas funcionalmente e com baixa dispersão de estratégias, levando uma maior redundância funcional e menor resiliência dos ecossistemas (MANAGO et al., 2014). Apesar da maioria dos traços mudarem com altitude, apenas três dos 10 traços avaliados foram associados positivamente com comunidades de altitudes inferiores, desse modo, à redução da FEve pode ser resultado da maior abundância destes traços (CMSF, DM e AFE), fazendo dessas comunidades mais homogêneas funcionalmente. De acordo com Mason et al. (2003), baixa FEve é resultado de uma maior concentração de espécies ao longo de uma pequena parte do eixo de traços funcionais e assim sendo, outras partes do nicho funcional apesar de ocupadas estão sendo subutilizadas.

Tanto a FRic quanto a FEve se relacionam com as mesmas entidades no espaço ou seção de espaço, ou seja, são afetadas pela quantidade e abundância de espécies, respectivamente (MASON et al., 2003). Portanto, os declínios da FRic e FEve em menores altitudes, podem também estarem associadas a distúrbios antrópicos mais presentes nesses locais (SILVA et al., 2014; LOPES et al., 2017), resultando em comunidades pouco diversas e caracterizadas por espécies que estão menos espalhadas ao longo do gradiente dos traços funcionais e têm abundância não similares.

Uma menor FDis em altitudes inferiores indica uma redução na variedade de estratégias adotadas pelas plantas e, pode afetar sua capacidade de resiliência sob alterações no ambiente (NUNES et al., 2017). Isso porque afeta as chances de que algumas espécies sobrevivam sob novas condições e, assim, manter o funcionamento do ecossistema (MOUILLOT et al., 2011). Em contrapartida, uma alta FDis somada a alta FRic em maiores altitudes, reflete maior complementariedade no uso de recursos entre as espécies, melhorando assim o funcionamento dessas comunidades (MASON et al., 2003; MOUILLOT et al., 2010).

DIFERENTES PADRÕES DE DIVERSIDADE FUNCIONAL COM ALTITUDE

A estrutura e composição funcional de comunidades de plantas varia frequentemente em gradientes de altitude (SWENSON et al., 2011; ZANG et al., 2014; PESCADOR et al., 2015; LUO et al., 2016a; GASTON et al., 2017; ZANG et al., 2017; XU et al., 2017). A mudança de variáveis ambientais como temperatura, precipitação, luminosidade, velocidade dos ventos, disponibilidades de recursos, como água e nutrientes do solo, e históricos de perturbação tem sido apontado como fatores indiretos para afetar a diversidade funcional no gradiente de altitude, já que afetam a riqueza de espécies e as funções fisiológicas das plantas que

provavelmente medeiam a diversidade funcional (DÍAZ & CABIDO, 2001). Entretanto, esses preditores ambientais podem ou não variar com a altitude, sendo, portanto, determinantes locais ou regionais específicos (KÖRNNER, 2007). Assim, se a diversidade funcional aumenta ou diminui com a altitude depende em grande parte de padrões específicos de interação entre comunidades, espécies e ambientes (ZANG et al., 2014). Isso demonstra que condições ambientais locais ou regionais exercem uma grande influência na estrutura, composição e diversidade das comunidades de plantas (KÖNNER, 2007) e, assim, afetam o funcionamento das comunidades (TILMAN, 2001).

Os padrões e mecanismos de variação de diversidade funcional ao longo de gradientes de altitude são controversos. Geralmente, têm sido observados: (1) diminuição da diversidade funcional com altitude; (2) aumento da diversidade funcional com altitude (ZANG et al., 2017; SWENSON et al., 2011) e (3) maior diversidade funcional em altitudes intermediárias (ZANG et al., 2014) e (4) diversidade funcional constante ao longo do gradiente (PESCADOR et al., 2015; LUO et al., 2016a). Estes estudos foram aplicados em diversos tipos de vegetação e avaliados uma variada gama de índices de diversidade funcional, assim como uma variedade enorme de traços que incluem desde características morfológicas, fisiológicas, reprodutivas e fenológicas que conferem estratégias adaptativas das espécies em seu ambiente natural (CORNELISSEN et al., 2003; REICH et al., 2003). Discrepâncias nos resultados podem surgir como consequência de condições locais ou regionais que determinam a estrutura das comunidades.

A coexistência das espécies em gradientes de altitude pode depender da capacidade de as espécies tolerar as condições abióticas prevalentes (KECHININ et al., 2013), da sua capacidade de interação com seus vizinhos competidores (KRAFT et al., 2015; LOPES, 2017) e sobre sua capacidade de responder às alterações nas condições bióticas e abióticas (ZANG et al., 2014). Se por um lado, a altitude pode ser considerada um *proxy* de mudanças em se tratando de composição, riqueza e de diversidade de espécies (LOMOLINO, 2001), por outro, pode afetar o funcionamento das comunidades, levando a distintos padrões de diversidade funcional.

Nosso estudo confirma as tendências de mudanças na diversidade taxonômica e funcional de comunidades em gradientes altitudinais (KICHENIN et al., 2013; PESCADOR et al., 2015; LUO et al., 2016a; LUO et al., 2016b; XU et al., 2017). Além disso, reforça o entendimento de mudanças na estrutura funcional em comunidades de plantas em gradientes de altitudes, mesmo em aqueles de baixa variação como o do presente estudo, e em último caso, reforça o pressuposto das serras do semiárido como refúgio vegetacionais (SILVA et al.,

2014; LOPES et al., 2017) e acrescenta um novo conceito de que essas serras proporcionam o aumento de funções das comunidades.

CONCLUSÕES

Há variação nas características funcionais ao longo da altitude, isso evidencia que espécies funcionalmente diferentes são encontradas ao longo dos gradientes de altitudes. O aumento linear da diversidade funcional com a altitude, parece garantir a manutenção e um alto funcionamento das comunidades a partir do uso diferencial de recursos. A alta dispersão funcional e equabilidade funcional demonstram perda da redundância funcional das comunidades em altas altitudes e perda da resiliência de ecossistemas em locais mais baixos. Estes resultados indicam que as serras são importantes para a biodiversidade e funcionamento de comunidades arbustivas – arbóreas da Caatinga.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AESA. (2006). Agência Executiva de Gestão das Águas do Estado da Paraíba. Disponível em:< <http://www.aesa.pb.gov.br>>. Acesso em 12 de junho de 2017.

ALVARES, C. A., STAPE, J. L., SENTELHAS, P. C., GONÇALVES, J. L. M., & SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.

ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP - APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 1, p. 1-20, 2016.

ARAÚJO, F. S.; OLIVEIRA, R. F.; LIMA-VERDE, L. W. Composição, espectro biológico e síndromes de dispersão da vegetação de um inselbergue no domínio da caatinga, Ceará. **Rodriguésia**, p. 659-671, 2008.

BARBOSA, D. C. A.; BARBOSA, M. C.A.; LIMA, L. C. M. Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga. In: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Ed). **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife: Ed. Universitária da UFPE, p. 657-695, 2003.

BATES, D., MAECHLER, M. & BOLKER, B. lme4: Linear Mixed-Effects Models Using S4 Classes. R package version 0.999375-39. Acesso em:< <http://cran.r-project.org/>>. 17 de maio de 2017.

BARBOSA, Reinaldo Imbrozio; FERREIRA, Carlos Alberto Cid. Densidade básica da madeira de um ecossistema de campina em Roraima, Amazônia brasileira. **Acta Amazonica**, v. 34, n. 4, p. 587-591, 2004.

BELLO, F. de et al. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. **Ecography**, v. 36, n. 3, p. 393-402, 2013.

BIOCLIM. (2010). Bioclimatic variables. Disponível em:< geospatialdatawiki.wikidot.com/bioclim-data-sets>. Acesso em 15 de maio de 2017.

BORCHERT, Rolf. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. **Ecology**, v. 75, n. 5, p. 1437-1449, 1994.

BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. Formal inference from more than one model: multimodel inference (MMI). **Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach**. Springer Science, New York, p. 149-205, 2002.

BURNHAM, K.P., ANDERSON, D.R. & HUYVAERT, K.P. AIC model selection and multi-model inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 65, 23–35, 2011.

CAMPBELL, NEIL et al. Species richness, taxonomic diversity, and taxonomic distinctness of the deep-water demersal fish community on the Northeast Atlantic continental slope (ICES Subdivision VIa). **ICES Journal of Marine Science**, v. 68, n. 2, p. 365-376, 2010.

CARREÑO-ROCABADO, G. et al. Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 6, p. 1453-1463, 2012.

CARVALHO, E. C. D.; SOUZA, B. C.; TROVÃO, D. M. B. M. Ecological succession in two remnants of the Caatinga in the semi-arid tropics of Brazil. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 10, n. 1, p. 13-19, 2012.

CIANCIARUSO, M. V.; S. I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 3, p. 1, 2009.

CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335-380, 2003.

CHAVE, J. **Measuring wood density for tropical forest trees**: a field manual for the CTFS sites. Toulouse: Université Paul Sabatier, 2005. p. 1-7.

CHAVE, Jerome et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.

CHESSON, PETER. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual review of Ecology and Systematics**, v. 31, n. 1, p. 343-366, 2000.

COSTA, S. D. et al. Community-weighted means and functional dispersion of plant functional traits along environmental gradients on Mount Kilimanjaro. **Journal of Vegetation Science**, 2017

DÍAZ, S., LAVOREL, S., DE BELLO, F., QUÉTIER, F., GRIGULIS, K., & ROBSON, T. M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 52, p. 20684-20689, 2007.

DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in ecology & evolution**, v. 16, n. 11, p. 646-655, 2001.

DIAZ, S. et al. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. **Journal of vegetation science**, v. 15, n. 3, p. 295-304, 2004.

DINIZ, F. C. et al. Composição e estrutura de comunidades arbustivo/arbóreas ao longo de um gradiente altitudinal no semiárido brasileiro. (**Dissertação de Mestrado**). Universidade Estadual da Paraíba, Campina Grande-PB, 2016.

DUKES, J.S. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. **Oecologia**, 126, 563–568, 2001.

EAMUS, Derek. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 14, n. 1, p. 11-16, 1999.

EMBRAPA SOLOS. (2006). Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. 2ª ed. Centro Nacional de Pesquisa de Solos, Rio de Janeiro. Disponível em:<<http://www.agrolink.com.br>>. Acesso em 15 de maio 2017.

ENQUIST, B. J. Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. **Tree physiology**, v. 22, n. 15-16, p. 1045-1064, 2002.

EVANS, J.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant, Cell & Environment**, v. 24, n. 8, p. 755-767, 2001.

FAO - Food and Agriculture Organization of The United National. Global forest resources assessment. FAO, Rome, Italy, 2015.

FETZER, INGO et al. The extent of functional redundancy changes as species' roles shift in different environments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 48, p. 14888-14893, 2015.

GARDNER, T. A., BARLOW, J., CHAZDON, R., EWERS, R. M., HARVEY, C. A., PERES, C. A., & SODHI, N. S. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology letters**, v. 12, n. 6, p. 561-582, 2009.

GARNIER, Eric et al. Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: a standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. **Annals of botany**, v. 99, n. 5, p. 967-985, 2007.

GARNIER, E.; SHIPLEY, B.; ROUMET, C.; LAURENT, G. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. **Functional Ecology**, v.15, p. 688-695, 2001.

GAZOL, A.; MOISEEV, P.; C., J. J. Changes in plant taxonomic and functional diversity patterns following treeline advances in the South Urals. **Plant Ecology & Diversity**, v. 10, n. 4, p. 283-292, 2017.

GRIME, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, v. 86, n. 6, p. 902-910, 1998.

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**, v. 211, n. 1, p. 133-146, 2010.

HAMMER, O., HARPER, D. T. A., & RYAN, P. D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4, 9, 2001.

HULSHOF, C. M.; SWENSON, N. G. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. **Functional Ecology**, v. 24, n. 1, p. 217-223, 2010.

HUTCHINSON, G. Evelyn. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? **The American Naturalist**, v. 93, n. 870, p. 145-159, 1959.

JIANG, Yong et al. Interspecific and Intraspecific Variation in Functional Traits of Subtropical Evergreen and Deciduous Broadleaved Mixed Forests in Karst Topography, Guilin, Southwest China. **Tropical Conservation Science**, v. 9, n. 4, p. 1940082916680211, 2016.

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**, v. 27, n. 5, p. 1254-1261, 2013.

KING, D. A.; DAVIES, S. J.; NOOR, N. S. Md. Growth and mortality are related to adult tree size in a Malaysian mixed dipterocarp forest. **Forest Ecology and Management**, v. 223, n. 1, p. 152-158, 2006.

KOCH, R.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; K., B. Revealing areas of high nature conservation importance in a seasonally dry tropical forest in Brazil: Combination of modelled plant diversity hot spots and threat patterns. **Journal for Nature Conservation**, v. 35, p. 24-39, 2017.

KÖRNER, C. The use of 'altitude' in ecological research. **Trends in ecology & evolution**, v. 22, n. 11, p. 569-574, 2007.

KRAFT, Nathan JB et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 592-599, 2015.

LALIBERT, E., LEGENDRE, P. & SHIPLEY, B. (2014) FD: Measuring Functional Diversity from Multiple Traits, and Other Tools for Functional Ecology. R package version 1.0-12. Disponível em: <<http://cran.r-project.org/>>. Acesso em maio de 2017.

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

LALIBERTÉ, E.; NORTON, D. A.; SCOTT, D. Contrasting effects of productivity and disturbance on plant functional diversity at local and metacommunity scales. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 5, p. 834-842, 2013.

LEAL, I.R., SILVA, J.M.C., TABARELLI, M., & LACHER, T.E. Changing the course of biodiversity conservation in the Caatinga of northeastern Brazil. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 701-706, 2005.

LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 74, n. 11, p. 1363-1373, 2010.

LOPES, S. F.; RAMOS, M. B.; ALMEIDA, G. R. The Role of Mountains as Refugia for Biodiversity in Brazilian Caatinga: Conservationist Implications. **Tropical Conservation Science**, v. 10, p. 1940082917702651, 2017.

LOPES, S. F. Competition analysis using neighborhood models: implications for plant community assembly rules. **Ethnobiology and Conservation**, v. 6, 2017.

LOMOLINO, M. A. R. K. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. **Global Ecology and biogeography**, v. 10, n. 1, p. 3-13, 2001.

LUO, Y., LIU, J., TAN, S., CADOTTE, M. W., XU, K., GAO, L., & LI, D. Trait variation and functional diversity maintenance of understory herbaceous species coexisting along an elevational gradient in Yulong Mountain, Southwest China. **Plant Diversity**, v. 38, n. 6, p. 303-311, 2016a.

LUO, YA-HUANG et al. Trait-based community assembly along an elevational gradient in subalpine forests: quantifying the roles of environmental factors in inter-and intraspecific variability. **PloS one**, v. 11, n. 5, p. e0155749, 2016b.

MASON, N. W. H et al. An index of functional diversity. **Journal of Vegetation Science**, v. 14, n. 4, p. 571-578, 2003.

MASON, N. W., MOUILLOT, D., LEE, W. G., & WILSON, J. B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, v. 111, n. 1, p. 112-118, 2005.

MASON, Norman WH et al. Evidence that niche specialization explains species–energy relationships in lake fish communities. **Journal of Animal Ecology**, v. 77, n. 2, p. 285-296, 2008.

MAGNAGO, L.F. S. et al. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. **Journal of ecology**, v. 102, n. 2, p. 475-485, 2014.

MOLES, A. T. et al. Global patterns in plant height. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 5, p. 923-932, 2009.

MOUCHET, Maud A. et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, v. 24, n. 4, p. 867-876, 2010.

NATIONAL INSTITUTES OF HEALTH – NIH. **ImageJ**. *Version 1.34*. 2014. Disponível: <<http://imagej.nih.gov/ij/>>. Acesso em 21 de jan. 2017.

NUNES, Alice et al. Which plant traits respond to aridity? A critical step to assess functional diversity in Mediterranean drylands. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 239, p. 176-184, 2017.

OKUBO, Satoru et al. Leaf functional traits and functional diversity of multistoried agroforests in West Java, Indonesia. **Agriculture, ecosystems & environment**, v. 149, p. 91-99, 2012.

PARAIBA STATE DEPARTMENT OF PLANNING (2007) Avaliação da infra-estrutura hídrica e do suporte para o sistema de gerenciamento de recursos hídricos do Estado da Paraíba, João Pessoa.

PAKEMAN, Robin J.; QUESTED, Helen M. Sampling plant functional traits: what proportion of the species need to be measured? **Applied Vegetation Science**, v. 10, n. 1, p. 91-96, 2007.

PEREZ-HARGUINDEGUY, Natalia et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of botany**, v. 61, n. 3, p. 167-234, 2013.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology letters**, v. 5, n. 3, p. 402-411, 2002.

PETCHEY, O. L. Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. **Oikos**, v. 101, n. 2, p. 323-330, 2003.

PETCHEY, Owen L.; GASTON, Kevin J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology letters**, v. 9, n. 6, p. 741-758, 2006.

PESCADOR, D. S. et al. Plant trait variation along an altitudinal gradient in mediterranean high mountain grasslands: controlling the species turnover effect. **PloS one**, v. 10, n. 3, p. e0118876, 2015.

POORTER, L. et al. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. **Ecology**, v. 89, n. 7, p. 1908-1920, 2008.

POORTER, L.; BONGERS, F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 1733-1743, 2006.

PRADO-JUNIOR, Jamir A. et al. Conservative species drive biomass productivity in tropical dry forests. **Journal of Ecology**, v. 104, n. 3, p. 817-827, 2016.

PRADO, D.E. As Caatingas da América do Sul. In: Leal I.R., Tabarelli M. and Silva J.M.C (Eds.) *Ecologia e Conservação da Caatinga [Ecology and Conservation of the Caatinga]*. 3^a ed. Recife: Ed. Universitária da UFPE, Pernambuco, BR, 2008.

QUIRINO, Z. G. M.; MACHADO, I. C. Pollination syndromes in a Caatinga plant community in northeastern Brazil: seasonal availability of floral resources in different plant growth habits. **Brazil Journal Biology**, v 74, n 1, p.62-7162, 2014.

QUIRINO, Z. G. M.; GOMES, V. G. N. *Síndromes de Dispersão de Espécies Vegetais no Cariri Paraibano*. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 9, n. 4, p. 1157-1167, 2016.

RAMOS, M.B. Influência de fatores edáficos na composição e estrutura de comunidade arbustiva-arbórea ao longo de um gradiente de altitude no semiárido brasileiro. **Monografia**. Universidade Estadual da Paraíba- UEPB, 2015.

REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, Da. S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 94, n. 25, p. 13730-13734, 1997.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R 3.1.2. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2014.

RODAL, M. J. N.; SAMPAIO, E. V. S. B.; FIGUEIREDO, M. A. Manual sobre métodos de estudo florístico e fitossociológico-ecossistema caatinga. **Brasília: Sociedade Botânica do Brasil**, v. 72, 2013.

RIBEIRO, E. M. S., RODRÍGUEZ, V. A., SOUZA, L. G. R., & LEAL, I. R. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. **Ecology**, 97, 1583–1592, 2016.

SFAIR, J. C. et al. Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. **Environmental Research Letters**, 2017.

SILVA, F.K.S., LOPES, S.F., LOPEZ, L.C.S., MELO, J.I.M., & TROVÃO, D.M.B.M. Patterns of species richness and conservation in the Caatinga along elevational gradients in a semiarid ecosystem. **Journal of Arid Environments**, v. 110, p. 47-52, 2014.

SILVA, A. C. C. et al. Síndromes de dispersão de Angiospermas em uma Unidade de Conservação na Caatinga, SE, Brasil. 2013.

SILVA, M.C.N.A. & RODAL, M.J.N. Padrões das síndromes de dispersão de plantas em áreas com diferentes graus de pluviosidade, PE, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 23: 1040-1047, 2009.

SOUZA, B.C.; OLIVEIRA, S.R.; ARAÚJO, F.S.; LIMA, A.L.A.; RODAL, M.J.N. Divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais. **Rodriguésia - Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, v. 66, n. 1, p. 021-032, 2015.

SHEPHERD, G. J. Fitopac 2.1: Manual de usuário. Campinas, Brazil: Campinas, Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas, 2010.

TILMAN, David. Functional diversity. **Encyclopedia of biodiversity**, v. 3, n. 1, p. 109-120, 2001.

TILMAN, D., KNOPS, J., WEDIN, D., REICH, P., RITCHIE, M., SIEMANN, E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. **Science**, 277 (5330), 1300–1302, 1997.

TILMAN, D. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. **Ecology**, 80, 1455–1474, 1999.

TOMLINSON, K. W. et al. Leaf adaptations of evergreen and deciduous trees of semi-arid and humid savannas on three continents. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 2, p. 430-440, 2013.

TROVÃO, D. M. B. M. et al. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental-Agriambi**, v. 11, n. 3, p. 307-311, 2007.

TRUGILHO, P. F., SILVA, D. A. D., FRAZÃO, F. J. L., & MATOS, J. L. M. D. Comparação de métodos de determinação da densidade básica em madeira. **Acta Amazônica**, v. 20, p. 307-319, 1990.

VAN DER PIJL. **Principles of dispersal in higher plants**. Springer -Verlage. 2ª ed. New York, 1982.

VELLOSO, A. L., E. V. S. B. SAMPAIO & F. G. C. PAREYN. Ecorregiões, Propostas para o bioma caatinga. **Recife: Associação Plantas do Nordeste**, p. 76, 2002.

VILLÉGER, S.; MASON, N. W.H; M. D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2290-2301, 2008.

WILSON, J. Bastow. Guilds, functional types and ecological groups. **Oikos**, p. 507-522, 1999.

WESTOBY, M. et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual review of ecology and systematics**, v. 33, n. 1, p. 125-159, 2002.

WRIGHT, Ian J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821-827, 2004.

WRIGHT, IAN J. et al. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. **Global Ecology and Biogeography**, v. 14, n. 5, p. 411-421, 2005.

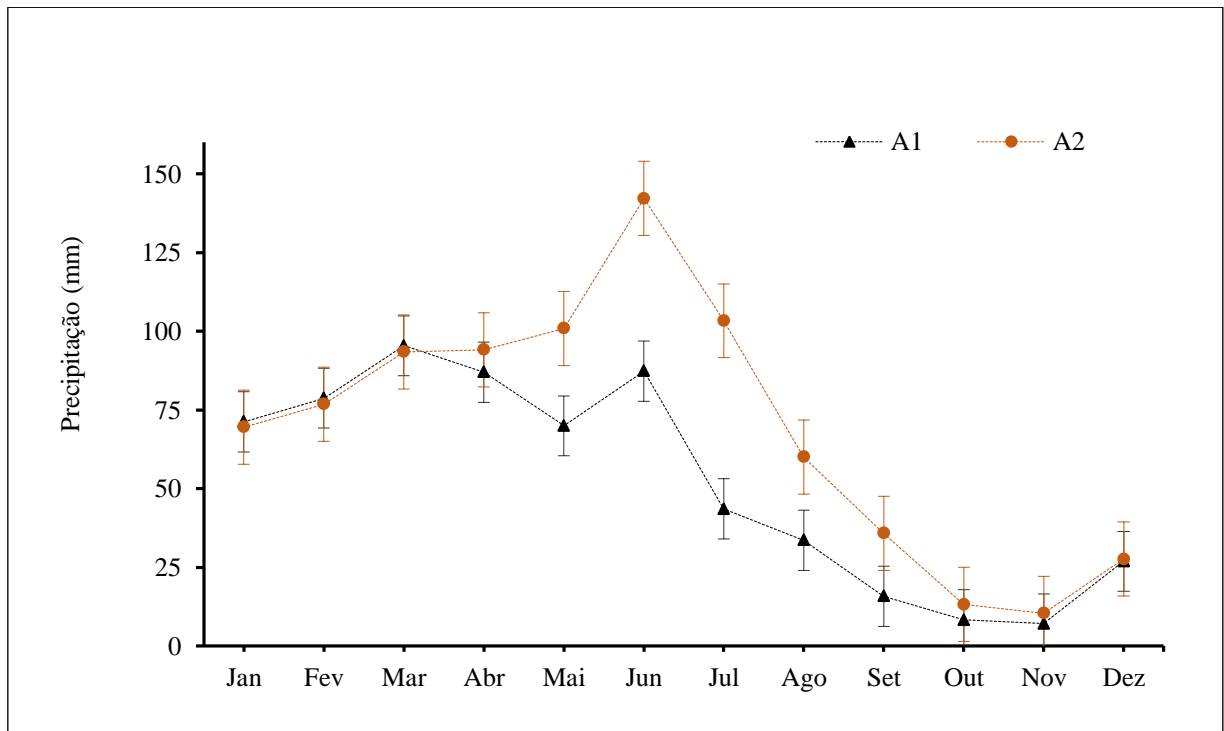
ZHANG, J.; LI, M.; NIE, E. Pattern of functional diversity along an altitudinal gradient in the Baihua Mountain Reserve of Beijing, China. **Brazilian Journal of Botany**, v. 37, n. 1, p. 37-45, 2014.

ZHANG, J.; BAI, X.; SHAO, D. Functional diversity and its attribute factors in the Yunmeng Mountain National Forest Park in Beijing, China. **Cerne**, v. 23, n. 1, p. 75-84, 2017.

XU, J. et al. Using phylogeny and functional traits for assessing community assembly along environmental gradients: A deterministic process driven by elevation. **Ecology and evolution**, v. 7, n. 14, p. 5056-5069, 2017.

APÊNDICES

Apêndice 1. Variação média sazonal de precipitação em um período de 15 anos (2000-2015) nas áreas de estudo. **A1**- Serra da Arara, município de São João do Cariri (a) e **A2** – Serra de Bodocongó, município de Queimadas (b), ambas situadas no estado da Paraíba, região semiárida do Brasil. Dados disponíveis no Tropical Rainfall Measuring Mission (TRMM) avaliados pela NASA e obtidos no site do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE, <https://www.dsr.inpe.br/laf/series/>).



Apêndice 2. Estatística descritiva para diversidade taxonômica e estrutura, diversidade funcional e média ponderada dos traços para comunidade em duas áreas serranas no Brasil (A1-A2). NI = abundância de indivíduos, AB = área basal, S = riqueza rarefeita de espécies, H' = índice de Shannon-Wiener, J' = índice de Pielou's, CWMs (AF= área foliar; AFE = área foliar específica; CMSF = conteúdo de matéria seca foliar; EF = espessura foliar; CAF = conteúdo de água na folha; PR = taxa de espécies de folhas perenifólias; DC = taxa de espécies breve decíduas; DL = taxa de espécies decíduas tardias; COMP = taxa de espécies de folhas compostas; ZOO = taxa de espécies com síndrome de dispersão zoocórica; DM = densidade da madeira, D_{max} = diâmetro máximo, A_{max} = altura máxima) e índices de diversidade funcional (FRic = riqueza funcional; FEve= equabilidade funcional; FDiv = divergência funcional; FDis = dispersão funcional).

Preditores	A1		A2		TOTAL	
	Média	D.P.	Média	D.P.	Média	D.P.
NI	63,21	22,92	62,38	25,05	62,81	23,85
AB	5448,96	2114,42	5094,11	2461,77	5277,26	2283,46
S	7,96	1,83	8,70	2,25	8,32	2,07
H'	1,90	0,42	2,02	0,44	1,96	0,43
J'	0,77	0,13	0,78	0,12	0,77	0,13
CWM _{af}	42,18	14,36	49,91	16,04	45,92	15,61
CWM _{afe}	17,29	1,49	16,31	2,47	16,82	2,07
CWM _{cmsf}	401,94	30,24	444,63	45,08	422,60	43,58
CWM _{ef}	0,28	0,05	0,29	0,12	0,29	0,09
CWM _{caf}	0,13	0,02	0,14	0,08	0,13	0,06
CWM _{pr}	0,08	0,16	0,03	0,07	0,06	0,13
CWM _{dc}	0,33	0,19	0,33	0,20	0,19	0,19
CWM _{dl}	0,59	0,19	0,63	0,20	0,61	0,20
CWM _{comp}	0,55	0,24	0,40	0,23	0,47	0,25
CWM _{zoo}	0,34	0,27	0,11	0,11	0,22	0,23
CWM _{dm}	0,69	0,06	0,72	0,06	0,70	0,07
CWM _{dmax}	19,15	2,64	19,14	2,95	19,14	2,78
CWM _{Amax}	6,79	1,38	8,40	1,23	7,57	1,53
FRic	0,23	0,11	0,31	0,18	0,27	0,16
FEve	0,65	0,09	0,63	0,13	0,64	0,11
FDiv	0,69	0,13	0,68	0,13	0,69	0,13
FDis	1,57	0,53	1,94	0,64	1,75	0,61