

JOSÉ NAILSON BARROS SANTOS

**VARIAÇÃO DO GRADIENTE TOPOGRÁFICO NA DIVERSIDADE DE ESPÉCIES
ARBÓREA-ARBUSTIVAS EM FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA**

**RECIFE
Pernambuco-Brasil
Fevereiro-2020**

JOSÉ NAILSON BARROS SANTOS

**VARIAÇÃO DO GRADIENTE TOPOGRÁFICO NA DIVERSIDADE DE ESPÉCIES
ARBÓREA-ARBUSTIVAS EM FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação
em Ciências Florestais (PPGCF) da Universidade
Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) para a
obtenção do título de Doutor em Ciências Florestais.

Orientadora: Profa. Dra. Ana Lícia Patriota Feliciano
Coorientador: Prof. Dr. Luiz Carlos Marangon
Coorientadora: Dra. Júlia Caram Sfair

RECIFE
Pernambuco-Brasil
Fevereiro–2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE
Biblioteca Central, Recife-PE, Brasil

S237v Santos, José Nailson Barros
Variação do gradiente topográfico na diversidade de espécies
arbórea-arbustivas em floresta tropical sazonalmente seca / José
Nailson Barros Santos. – 2020.
144 f. : il.

Orientadora: Ana Lícia Patriota Feliciano.
Tese (Doutorado) – Universidade Federal Rural de
Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais,
Recife, BR-PE, 2020.

Inclui referências e apêndice(s).

1. Diversidade das plantas – Conservação 2. Caatinga
3. Topografia 4. Ecologia 5. Florestas tropicais - Conservação
I. Feliciano, Ana Lícia Patriota, orient. II. Título

CDD 634.9

JOSÉ NAILSON BARROS SANTOS

**VARIAÇÃO DO GRADIENTE TOPOGRÁFICO NA DIVERSIDADE DE ESPÉCIES
ARBÓREA-ARBUSTIVAS EM FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA**

Banca examinadora:

Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes
Departamento de Biologia, Universidade Estadual da Paraíba

Prof. Dr. Fernando José Freire
Departamento de Agronomia, Universidade Federal Rural de Pernambuco

Profa. Dra. Eliane Cristina Sampaio de Freitas
Departamento de Ciência Florestal, Universidade Federal Rural de Pernambuco

Profa. Dra. Maria da Penha Moreira Gonçalves
Departamento de Ciência Florestal, Universidade Federal Rural de Pernambuco

Orientadora:

Profa. Dra. Ana Lícia Patriota Feliciano
Departamento de Ciência Florestal, Universidade Federal Rural de Pernambuco

RECIFE-PE
Fevereiro-2020

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela existência, sabedoria e o dom da curiosidade;

À Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais (PPGCF), por serem o sustentáculo dessa pesquisa e da minha formação acadêmica;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudo e a oportunidade de ter contribuído junto ao quadro de pesquisadores desse país;

Aos professores Dra. Ana Lícia Patriota Feliciano, Dr. Luiz Carlos Marangon, Dr. Rinaldo Luiz Caraciolo Ferreira, Dr. José Antônio Aleixo da Silva, Dr. Emanuel Araújo Silva, Dra. Rute Berger e Thiago Gonçalves-Souza, pelos ensinamentos durante as disciplinas e pelo exemplo de inspiração humana e profissional;

Aos professores Dr. Sérgio de Faria Lopes, Dra. Elba Maria Nogueira Ferraz Ramos, Dra. Ana Carolina Borges Lins e Silva, Dr. Fernando José Freire, Dra. Lúcia de Fatima de Carvalho Chaves, Dra. Eliane Cristina Sampaio de Freitas e Dra. Maria da Penha Moreira Gonçalves, pelas valiosas sugestões durante a construção desse trabalho, muito obrigado;

Ao professor Dr. Rafael Leite Braz, pela ajuda com os procedimentos de coleta de madeira e atividades no Laboratório de Anatomia e Identificação de Madeira da UFRPE;

Ao professor Dr. Brivaldo Gomes de Almeida, pelo apoio às análises físicas de solo;

A Tony Cantarelli, pela ajuda nos procedimentos de preparo das amostras no Laboratório de Anatomia e Identificação de Madeira;

Aos meus amigos Nathan Castro, Marília Grugiki, Pedro Glécio, Lucidalva Sobrinho, Amanda Carnaúba, Valdemir Fernando, Diogo Pimentel e Marília Oliveira, pela convivência e discussões;

Aos que fizeram parte dessa pesquisa, Weydson Nyllys, Ane Fortes, Wedson Batista, José Edson, Clarissa Freire e Jéssica Cunha, pela ajuda nas atividades de campo;

Aos 'mateiros', pela ajuda na coleta de material botânico, em especial a Daniel Marques e seu irmão Sr. Davi Marques;

Ao meu irmão Davi Barros, pela ajuda nos procedimentos de coleta e vetorização dos desenhos botânicos, e ao estagiário Lucas Paz, pela ajuda no Laboratório de Anatomia e Identificação de Madeira;

À Dra. Júlia Caram Sfair, pelas discussões sobre os métodos de análise de diversidade;

Ao meu coorientador professor Dr. Luiz Carlos Marangon, pelos conselhos de pesquisa e sua larga experiência no campo da Ciência Florestal;

A minha orientadora professora Dra. Ana Lícia Patriota Feliciano, pela idealização dessa pesquisa, pelo seu exemplo de profissionalismo e empenho para a concretização desse sonho, meu singelo sentimento de gratulação; e

A todos que de alguma forma contribuíram com esse trabalho, meu sincero agradecimento.

“— Do not let people tell you that everything is known, or that you are too young or not good enough to contribute to this field – or any other field of science.”

Pierre Legendre e Louis Legendre (2012)

SANTOS, JOSÉ NAILSON BARROS. Variação do gradiente topográfico na diversidade de espécies arbórea-arbustivas em floresta tropical sazonalmente seca. 2020. Orientadora: Ana Lícia Patriota Feliciano. Coorientadores: Luiz Carlos Marangon, Júlia Caram Sfair.

RESUMO

A grande variabilidade edáfica e climática associada às variações geomorfológicas do relevo são importantes fatores para promover a variabilidade florística e fitofisionômica da vegetação na Caatinga. Essas características são complexas, uma vez que os níveis de aridez não dependem apenas dos regimes das chuvas, mas também do tipo geológico do solo, que pode garantir maiores níveis de nutrientes e capacidade de armazenamento de água. Partindo-se da premissa de que ambientes heterogêneos possuem diferentes recursos e condições abióticas, o presente trabalho foi desenvolvido com o objetivo de ampliar o conhecimento da biodiversidade e estratégias funcionais exibidas por comunidades de espécies arbórea-arbustivas, associadas a um contexto de gradiente topográfico na floresta tropical sazonalmente seca. Foram amostradas diferentes propriedades bióticas, como estrutura da vegetação, diversidade taxonômica (DT), diversidade funcional (DF) e 10 características de plantas em três comunidades em cada posição do gradiente topográfico: depressão, encosta e planalto, na Chapada do Araripe, Pernambuco. Também foram determinados diferentes conjuntos de fatores ambientais, que incluíram aspectos topográficos e edafoclimáticos, e estudadas as suas relações com as características da vegetação. A heterogeneidade das condições edafoclimáticas foram essencialmente previstas pela mudança da elevação na região da Chapada do Araripe. A riqueza de espécies na região variou de acordo com o gradiente topográfico pela ordem de elevação: planalto, encosta e depressão. Os principais conjuntos de fatores ambientais que explicaram a riqueza de espécies foram atribuídos a resultados de efeitos de dois conjuntos de variáveis: ‘climático-edáfico’ (44% de explicação). A diversidade de espécies na região coincidiu com picos de biomassa arbórea, heterogeneidade da altura das árvores e, por vezes, com a densidade da vegetação (NDVI). A elevação sozinha foi capaz de prever as mudanças da DF e DT de espécies dominantes, com efeito positivo sobre ambas. Mas, a mudança da DT não seguiu a variação da DF, diferindo na forma como estavam estruturadas ao longo do gradiente topográfico. A DF foi maior, sobretudo, na encosta e no planalto sedimentar do que na depressão periférica; enquanto a DT foi maior no planalto sedimentar, mas não diferiu entre a encosta e depressão. A dominância de características das espécies estava organizada a partir de estratégias de aquisição de recursos na depressão (>folhas; < conteúdo foliar; e <densidade da madeira); para características voltadas à conservação de recursos, principalmente, na encosta (<folhas; > conteúdo foliar; e > densidade de madeira). Os efeitos com base nos fatores edáficos e climáticos foram testados de forma isolada e, parte da variação descrita, sugere que a DT foi mais associada com as relações do ‘solo-clima’ no gradiente topográfico, enquanto as diferenças sobre a DF foram melhor relacionadas com a variação dos atributos químicos do solo na região. Programas para estabelecer novas áreas de proteção ambiental devem levar em conta a necessidade de proteger uma proporção de cada um desses três níveis do gradiente ambiental topográfico, a fim de garantir uma maior variabilidade de comunidades de plantas, sobrevivência de espécies e funções ecossistêmicas.

PALAVRAS-CHAVE: Diversidade; Caatinga; características funcionais; topografia.

SANTOS, JOSÉ NAILSON BARROS. Variation of topographic gradient in diversity of tree-shrub species in seasonally dry tropical forest. 2020. Advisor: Ana Lícia Patriota Feliciano. Co-advisors: Luiz Carlos Marangon, Júlia Caram Sfair.

ABSTRACT

The great edaphic and climatic variability associated with the geomorphological variations of the relief are important factors to promote the floristic and phytophysiognomic variability of the vegetation in the Caatinga. These characteristics are complex, because the levels of aridity depend not only on rainfall patterns, but also on the geological type of the soil, which can guarantee higher levels of nutrients and water storage capacity. Starting from the premise that heterogeneous environments have different resources and abiotic conditions, the present work was developed with the objective of expanding the knowledge of biodiversity and functional strategies displayed by communities of tree-shrub species, associated with a context of topographic gradient in the seasonally dry rainforest. Different biotic properties were sampled, such as vegetation structure, taxonomic diversity (TD), functional diversity (FD) and 10 plant characteristics in three communities in each position of the topographic gradient: depression, slope and plateau, in Chapada do Araripe (state of Pernambuco). Different sets of environmental factors were also determined, which included topographic and edaphoclimatic aspects, and studied their relationship with the characteristics of the vegetation. Different sets of environmental factors were also determined, which included topographic and edaphoclimatic aspects, and studied their relationship with the characteristics of the vegetation. The heterogeneity of edaphoclimatic conditions was essentially predicted by the change in elevation in the Araripe region. The species richness in the Araripe region varied according to the topographic gradient in order of elevation: plateau, slope and depression. The main sets of environmental factors that explained the species richness were attributed to the results of the effects of two sets of variables 'climate-edaphic' (44% of the explication). The diversity of species in the region also coincided with peaks of tree biomass, heterogeneity in the height of the trees, and sometimes with the density of vegetation (NDVI). The elevation alone was able to predict changes in the FD and TD of dominant species, with a positive effect on both. However, the change in TD did not follow the variation in FD, differing in the way they were structured along the topographic gradient. The FD was greater, above all, on the slope, and on the sedimentary plateau than in the depression; while TD was higher in the sedimentary plateau, but did not differ between the slope and depression. The dominance of species characteristics was focused on resource acquisition strategies in depression (> leaves; <leaf content; and <wood density); for features aimed at resource conservation, especially on the slope (<leaves; > leaf content; and > wood density). The effects based on edaphoclimatic factors were tested in isolation, and part of the variation described here suggests that TD was more associated with 'soil-climate' relationships in the topographic gradient, while differences on FD were better related with the variation of the chemical attributes of the soil in the region. Programs to establish new areas of environmental protection must take into account the need to protect a proportion of each of these three levels of the topographic environmental gradient, in order to guarantee greater variability in plant communities, species survival and ecosystem functions.

KEYWORDS: Biodiversity; Caatinga; functional characteristics; topography.

SUMÁRIO

Página

1	INTRODUÇÃO GERAL	10
2	REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	14
2.1	FLORESTAS TROPICAIS SECAS DO NEOTRÓPICO	14
2.2	DOMÍNIO FITOGEOGRÁFICO DA CAATINGA.....	15
2.2.1	Localização geográfica.....	15
2.2.2	Ambientes geológicos: cristalinos e sedimentares	17
2.2.3	Flora da Chapada do Araripe.....	19
2.3	GEOMORFOLOGIA: BACIA SEDIMENTAR DA CHAPADA DO ARARIPE	22
2.4	GRADIENTES TOPOGRÁFICOS: RELEVO E CLIMA NO SEMIÁRIDO DO NORDESTE BRASILEIRO	24
2.5	ÍNDICES DE DIVERSIDADE FUNCIONAL.....	25
2.5.1	Índices <i>single traits</i> e <i>multi-traits</i>	25
2.5.2	Riqueza funcional (FRic).....	27
2.5.3	Equabilidade funcional ('FEve').....	27
2.5.4	Divergência funcional (FDiv)	29
2.5.5	Dispersão funcional (FDis)	30
2.5.6	<i>Rao's quadratic entropy</i> (Rao)	31
2.5.7	Índices de 'DF' e suas implicações sobre a estrutura das comunidades	32
2.6	ESTADO DA CONSERVAÇÃO NO SEMIÁRIDO DO NORDESTE BRASILEIRO.....	34
2.7	UNIDADES DE CONSERVAÇÃO DA BACIA SEDIMENTAR DA CHAPADA DO ARARIPE.....	35
2.7.1	Área de Proteção Ambiental da Chapada do Araripe.....	35
2.7.2	Floresta Nacional do Araripe – Apodi	36
2.7.3	Estação Ecológica de Aiuaba.....	36
2.7.4	Floresta Nacional de Negreiros	36
2.7.5	UCs de responsabilidade estadual, municipal e particular nas adjacências da APA da Chapada do Araripe	37
	REFERÊNCIAS	39
	CAPÍTULO I	48
	GRADIENTE TOPOGRÁFICO E ASPECTOS EDAFOCLIMÁTICOS: DIVERSIDADE TAXONÔMICA DE ESPÉCIES ARBÓREA-ARBUSTIVAS NA CAATINGA	48
	RESUMO	49
	ABSTRACT	50
1	INTRODUÇÃO	51
2	MATERIAL E MÉTODOS	53
2.1	LOCAL DE ESTUDO	53
2.2	FATORES BIÓTICOS	56
2.2.1	Dados de espécies	56
2.2.2	Dados estruturais da vegetação.....	57
2.3	FATORES AMBIENTAIS	57
2.3.1	Topográficos	57
2.3.2	Climáticos	58

2.3.3 Edáficos.....	59
2.4 ANÁLISE DOS DADOS	61
2.4.1 Perfis de diversidade de espécies	61
2.4.2 Modelos Lineares de Efeito Misto (MLEM)	61
2.4.3 Contribuição das variáveis ambientais sobre a riqueza	62
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	63
3.1 TOPOGRAFIA E ASPECTOS EDAFOCLIMÁTICOS	63
3.2 DIVERSIDADE DE ESPÉCIES ARBÓREA-ARBUSTIVAS	66
3.3 DIVERSIDADE, ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO E FATORES AMBIENTAIS	71
3.4 CONTRIBUIÇÃO DOS FATORES AMBIENTAIS: RIQUEZA DE ESPÉCIES	75
4 CONCLUSÃO	78
5 REFERÊNCIAS	79
CAPÍTULO II.....	85
EFEITO DO GRADIENTE TOPOGRÁFICO NA DIVERSIDADE FUNCIONAL E TAXONÔMICA DE ESPÉCIES ARBÓREA-ARBUSTIVAS NA FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA	85
RESUMO.....	86
ABSTRACT.....	87
1 INTRODUÇÃO	88
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	90
2.1 LOCAL DE ESTUDO	90
2.2 FATORES AMBIENTAIS	93
2.2.1 Topográficos	93
2.2.2 Climáticos.....	94
2.2.3 Edáficos.....	94
2.3 AMOSTRAGEM DA VEGETAÇÃO	95
2.4 CARACTERÍSTICAS DAS PLANTAS	95
2.5 ESTRUTURA DA COMUNIDADE	97
2.5.1 Cálculo dos índices de diversidade	97
2.5.2 Composição funcional das comunidades.....	98
2.6 ANÁLISE ESTATÍSTICA	98
2.6.1 Elevação e variação topográfica	98
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	100
3.1 DIVERSIDADE FUNCIONAL E TAXONÔMICA	100
3.2 ELEVAÇÃO E VARIAÇÃO TOPOGRÁFICA NA COMPOSIÇÃO FUNCIONAL	106
4 CONCLUSÃO	114
5 REFERÊNCIAS	114
CONCLUSÕES GERAIS	122
APÊNDICES	123

1 INTRODUÇÃO GERAL

Uma proporção relevante da biodiversidade de espécies vegetais ocorre em regiões topograficamente complexas (BADGLEY et al., 2017; ZHU et al., 2019). As características das espécies, interações bióticas e suas distribuições são reconhecidas por serem influenciadas pela topografia, que, por sua vez, é conduzida por processos de escala local (edáficos), regional (climáticos) e geomorfológicos (relevo). A maneira como ocorre o incremento e a variabilidade da biodiversidade de espécies de plantas são complexas, a depender do grau de interação da heterogeneidade climática, limitação da disponibilidade hídrica e a distribuição espacial desarranjada de nutrientes do solo. Dessa forma, compreender as razões pelas quais a diversidade e as características da vegetação são estruturadas no espaço é o primeiro passo para elucidar como a estrutura dessas comunidades são moldadas, para além disso, subsidiar planejamento de ações para a conservação da biodiversidade local.

Os processos que estruturam comunidades vegetais são conduzidos por fatores biogeográficos, que atuam sobre o conjunto regional de espécies, e processos comunitários, que influenciam a composição e diversidade de comunidades de espécies locais (RICKLEFS; SCHLUTER, 1993; VELLEND, 2010). Ao longo da sua evolução, diferentes variáveis abióticas e processos evolutivos afetaram de forma contínua os padrões de distribuição de espécies em toda a América do Sul (Neotrópicos) (DEXTER et al., 2015). As formas do relevo e o tipo de substrato geológico desempenham eventos evolutivos por meio da disponibilidade de água e barreiras projetadas pelo relevo, influenciando a diversificação de espécies e variações em diversos fatores ecológicos. A grande contribuição das estruturas geomorfológicas do relevo também reforça a importância na diversificação de ambientes edáficos para a dissociação florística existente nas florestas secas do continente.

O principal bloco de floresta tropical sazonalmente seca (FTSS) do Brasil está condicionado a um conjunto de diferentes tipos de ambientes geomorfológicos, incluindo bacias sedimentares ricas em depósitos de materiais fósseis como a Chapada do Araripe, entre estados de Pernambuco e Ceará (ARAÚJO-FILHO et al., 2000). Os gradientes topográficos são relatados em pesquisas ecológicas para descrever mecanismos de preferência ecológica de plantas (SHAOLIN et al., 2008; PUNCHI-MANAGE et al., 2014; SANTOS et al., 2018). Na diferenciação de propriedades físicas e químicas do solo, sendo estes fatores, mencionados por explicar propriedades valiosas da diversidade funcional de espécies arbóreas tropicais (YASUHIRO; HIROFUMI; KIKUZAWA, 2004; SPASOJEVIC et al., 2014; APAZA-QUEVEDO et al., 2015). A elucidação destas propriedades é de caráter emergencial para a compreensão dos principais processos que governam a distribuição de espécies arbóreas em

florestas tropicais secas. Além do que, o mais importante é a visão emergente de que medindo a diversidade de características pode-se tomar melhores decisões de conservação e manejo desses ecossistemas (CADOTTE; ALBERT; WALKER, 2013).

Um dos preditores climáticos mais importantes como ferramenta de conservação para a Caatinga é o das mudanças de elevação, que também é apontado como um dos condutores da limitação da produtividade vegetal, com impacto direto nos componentes da biodiversidade (MOURA; SAMPAIO, 2001; SANDERS; MOSS; WAGNER, 2003). Esses efeitos indiretos sobre a vegetação podem ser representados pela distribuição heterogênea da umidade e nutrientes do solo, que estruturam diferentes ambientes para as plantas, apoiando uma ampla diversificação de estratégias ecológicas (BELLO et al., 2013a, SWENSON; ANGLADACORDERO; BARONE, 2011). Essa heterogeneidade espacial na Caatinga foi alvo de ampla gama de estudos ecológicos. Mas, na maioria das vezes, as implicações da elevação regional e local associadas a diferentes contextos de ambientes edáficos sobre processos de organização espacial da diversidade biológica raramente foram abordadas.

A diversidade taxonômica em terrenos sedimentares na Caatinga, caracterizado por solos profundos e pobres em nutrientes, foi relatada por ser maior do que terrenos cristalinos, que são reconhecidos por terem solos rasos e ricos em nutrientes (LIMA et al., 2009; SILVA et al., 2014). No entanto, do ponto de vista funcional, o conjunto de respostas e estratégias ecológicas adotadas por espécies arbóreas tropicais à seca sazonal são pouco triviais de serem entendidas, porque o impacto da baixa precipitação pode ser mitigado pelas reservas de água do solo, que são diretamente influenciadas pela topografia, textura e profundidade do solo (MARKESTEIJN; POORTER, 2009). Além disso, grande parte destes estudos tem focado apenas no número de espécies e de suas densidades relativas, não utilizando os verdadeiros valores de diversidade, dificultando previsões sobre processos ecológicos das comunidades diante de mudanças ambientais.

Os filtros ambientais são importantes arcabouços teóricos, com implicações em processos ecológicos e projeção em diferentes escalas espaciais (BAGOUSSE-PINGUET et al., 2017). Condições climáticas mais severas devem atuar como filtros ambientais sobre propriedades ecológicas da vegetação (LEBRIJA-TREJOS et al., 2010; BELLO et al., 2013a), moldando os componentes de diversidade (e.g., composição de espécies e uniformidade de espécies) e propriedades de características funcionais das comunidades (CORNWELL; SCHWILK; ACKERLY 2006). Paralelo a isso, a exclusão de características pouco adaptadas de um conjunto regional de espécies restringe a média ou a amplitude de valores de característica nas comunidades locais (CORNWELL; ACKERLY, 2009), afetando diretamente os componentes de diversidade e a composição de características da vegetação.

Nesse trabalho foram considerados diferentes conjuntos de fatores abióticos. Por exemplo, fatores edáficos (propriedades físico-químicas: teor de areia, fertilidade, pH etc.), topográficos (elevação, declividade e índice de umidade topográfica) e climáticos (e.g., precipitação, temperatura e déficit hídrico), que são relatados por serem fortes impulsionadores da diversidade local e regional. Dessa forma, espera-se que a determinação de características da vegetação aliadas à medição dos componentes que representam a ação dos filtros abióticos possam ser fundamentais para relevar padrões ecológicos, sobretudo, os de diversidade de espécies, e gerar informações imprescindíveis para diretrizes de novas áreas para a conservação em regiões com FTSS.

Em relação aos mecanismos funcionais estruturais das comunidades, pode-se encontrar padrões contrastantes, como a convergência e dispersão de características funcionais iguais às esperadas ao acaso (PAUSAS; VERDÚ, 2010). A convergência funcional surge quando espécies coocorrentes são mais similares (funcionalmente), isso pode evidenciar a atuação de fortes efeitos das condições ambientais na estruturação da comunidade. Paralelo a isso, a dispersão funcional pode ocorrer quando tais espécies coocorrentes são mais distintas entre si (funcionalmente) do que o esperado ao acaso, o que pode indicar a atuação de outros fatores intrínsecos, como os bióticos. Respostas funcionais das características podem relevar resultados ainda mais complexos sobre os agentes estruturadores das comunidades de plantas, uma vez que estes processos podem variar conforme a interação de fatores abióticos, como a variação de ambientes edáficos e devido variação temporal e espacial na disponibilidade hídrica existente na Caatinga (SAMPAIO, 2010).

Diante destes aspectos, o presente trabalho foi desenvolvido partindo-se da premissa de que o gradiente topográfico possui diferentes tipos de recursos (edáficos) e condições ambientais (climáticas), e que a substituição de espécies deve ocorrer porque características funcionais dissimilares conferem às espécies diferentes vantagens ecológicas à medida que as condições do ambiente mudam. O objetivo geral do presente trabalho foi estudar padrões ecológicos que caracterizam a diversidade de espécies arbórea-arbustivas e de estratégias ecológicas, associando-as a diferentes contextos ambientais de um gradiente topográfico, avaliando também a importância dos efeitos edafoclimáticos e das mudanças de elevação regional sobre a estrutura das comunidades. Especificamente no Capítulo I, avaliou-se a diversidade taxonômica da vegetação arbóreo-arbustiva e aspectos topográficos e edafoclimáticos da Chapada do Araripe, com foco nos seguintes questionamentos: (i) Qual a relação existente entre a diversidade taxonômica e os diferentes contextos ambientais do gradiente topográfico? (ii) A elevação consegue prever as mudanças edafoclimáticas na região? Quais os principais fatores ambientais relacionados à diversidade taxonômica de espécies

arbórea-arbustivas dentro de cada nível do gradiente topográfico? No Capítulo II, avaliou-se o efeito da elevação e variação topográfica na diversidade funcional e taxonômica de espécies arbórea-arbustivas dominantes na floresta tropical sazonalmente seca, com foco nos seguintes questionamentos: (i) As mudanças de elevação regional estão relacionadas com os componentes de diversidade funcional de espécies arbórea-arbustivas? (ii) Qual a relação entre a variabilidade das características funcionais com a elevação e os diferentes contextos ambientais do gradiente topográfico na região do Araripe? (iii) Qual a relação entre a diversidade funcional e a diversidade taxonômica de espécies arbórea-arbustivas dominantes?

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 FLORESTAS TROPICAIS SECAS DO NEOTRÓPICO

A região Neotropical, que vai do México Central ao Sul do Brasil, incluindo a América Central, as ilhas do Caribe e quase toda a América do Sul, possui vasta área coberta de florestas secas e savanas (MURPHY; LUGO, 1986; LIMA et al., 2018). As florestas secas constituem uma classe de vegetação dominadas por árvores, que variam em sua estrutura, apresentando dosséis fechados até vegetação arbustiva com dossel aberto, que ocorrem em áreas mais secas (PENNINGTON; PRADO; PENDRY, 2000; BANDA et al., 2016). Predominam em áreas disjuntas em todo o Neotrópico, em terrenos com acentuada sazonalidade da precipitação, levando a maioria das espécies a perder suas folhas durante a época da seca (DEXTER et al., 2018).

As florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS) ocorrem em climas sazonais semelhante às savanas. No entanto, na América Latina, estas florestas se estabelecem em solos mais ricos, rasos e menos ácidos que as savanas, sendo essa fertilidade o fator que promove o crescimento das árvores, inviabilizando o crescimento de gramíneas (PENNINGTON; LEHMANN; ROWLAND, 2018). Em geral, as florestas secas diferem das savanas, porque são desconexas de uma camada de grama e constituem floras, dominadas por elementos lenhosos e arbustivos (PENNINGTON; PRADO; PENDRY, 2000). Em contrapartida, as savanas, caracterizam-se pelo dossel aberto ou arborizado, ocorrendo em solos profundos (ricos em Al) e pela prevalência de incêndios naturais (PENNINGTON et al., 2006).

As florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS) ocorrem em locais onde a precipitação anual é menor que 1.600 mm, com períodos de pelo menos 5 a 6 meses, recebendo menos do que 100 mm (PENNINGTON et al., 2006). A combinação de estresse sazonal e a falta de fogo levam a funções do ecossistema diferentes de savanas ou florestas úmidas, justificando sua distinção como uma classe de vegetação com aspectos peculiares (PENNINGTON; LEHMANN; ROWLAND, 2018). Reconhecidas por abrigar plantas com adaptações para armazenar água, como os troncos abaulados, como na *Ceiba cavanillesia* (Malvaceae). Em climas mais secos, as florestas tropicais secas são de menor estatura e as plantas suculentas formam um elemento notável e bastante característico (PENNINGTON; LEHMANN; ROWLAND, 2018).

A precipitação, a sazonalidade e diferentes aspectos edáficos são os principais fatores determinantes da distribuição de espécies que exigem água (OLIVEIRA et al., 2019). Paralelo a isso, a susceptibilidade às mudanças climáticas e a vulnerabilidade diante distúrbios antropogênicos (expansão de fronteiras agrícolas, mineração etc.), desempenham mudanças

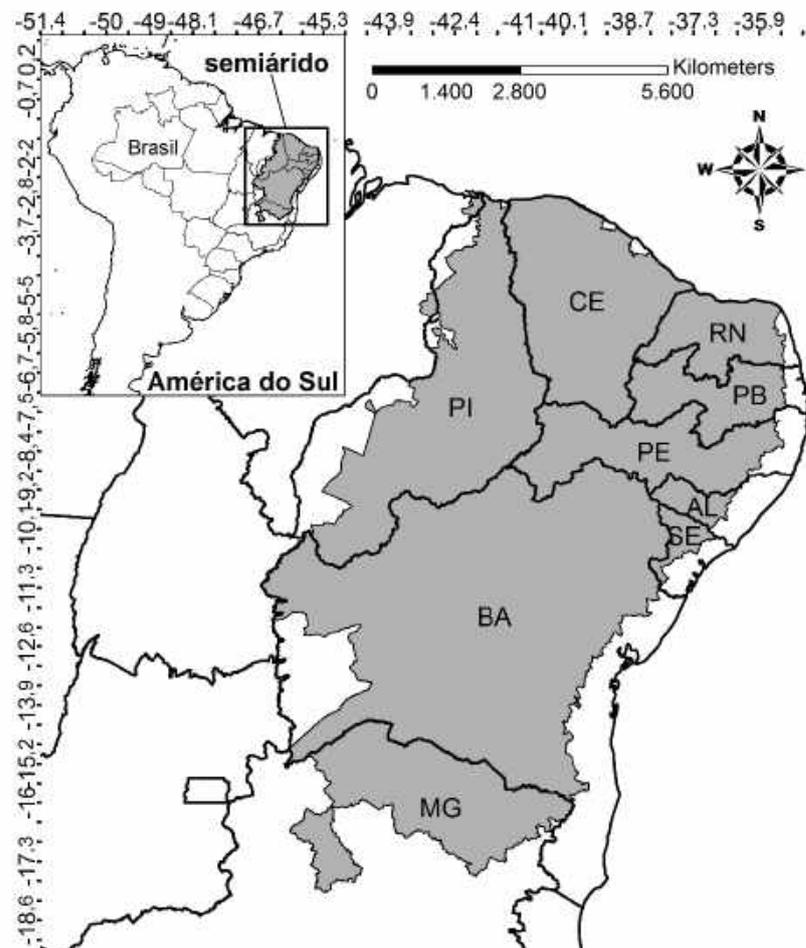
importantes na vegetação (DEXTER et al., 2018), podendo levá-las a novos estados, como matagais e pastagens (ANDERSON-TEIXEIRA et al., 2013). Fatores que acentuam a rotatividade florística entre as regiões, aumentando a necessidade de áreas de conservação para proteger toda a diversidade das florestas secas tropicais (BANDA et al., 2016).

2.2 DOMÍNIO FITOGEOGRÁFICO DA CAATINGA

2.2.1 Localização geográfica

O domínio da Caatinga constitui o maior bloco de floresta tropical sazonalmente seca (FTSS) da América do Sul, com área total de 844.453 km² (IBGE, 2004). Estendendo-se de 2°54' até 17°21'S, incluindo os limites dos estados do Ceará, Rio Grande do Norte, maior parte da Paraíba e Pernambuco, sudeste do Piauí, oeste de Alagoas e Sergipe, porções norte e central da Bahia, uma faixa norte em Minas Gerais, que segue o rio São Francisco, e uma pequena área do Maranhão (Figura 1). Além disso, devendo-se incluir também a ilha de Fernando de Noronha do estado de Pernambuco (ANDRADE-LIMA, 1981).

Figura 1. Localização geográfica e divisão geopolítica do domínio fitogeográfico da Caatinga no Nordeste do Brasil.



Apesar das variadas formas fisionômicas encontradas em seu domínio fitogeográfico, é possível identificar características conspícuas da vegetação. A Caatinga cobre uma área mais ou menos contínua submetida a clima quente e semiárido, cercado pelos domínios fitogeográficos da Floresta Atlântica a leste e Cerrado a oeste, onde sua maior área compreende a região política do Nordeste do Brasil. A ocorrência de espécies que apresentam um conjunto de estratégias ecológicas e adaptações morfológicas voltadas à deficiência hídrica, como caducifolia, plantas herbáceas anuais, suculência, acúleos e espinhos, presença de arbustos e árvores de pequeno porte e cobertura descontínua das copas (PRADO, 2003).

A etimologia do nome Caatinga é de origem tupi-guarani, significa “floresta branca”, devido ao aspecto da vegetação na estação seca, troncos brancos sem folhas com arbustos evidentes na paisagem. Do ponto de vista fitofisionômico, as variações são caracterizadas como florestas arbóreas ou arbustivas, compreendendo árvores e arbustos baixos, muitos dos quais apresentam espinhos, microfilia e algumas características xerofíticas. Algumas das espécies lenhosas mais típicas da vegetação da Caatinga são *Amburana cearenses* (Fabaceae), *Anadenanthera colubrina* (Fabaceae), *Aspidosperma pyrifolium* (Apocynaceae), *Caesalpinia pyramidalis* (Fabaceae), *Cnidocolus phyllacanthus* (Euphorbiaceae), *Commiphora leptophloeos* (Burseraceae), espécies do gênero *Croton* sp. (Euphorbiaceae) e de *Mimosa* sp. (Fabaceae), *Myracrodruon urundeuva* (Anacardiaceae), *Schinopsis brasiliensis* (Anacardiaceae) (PRADO, 2003; MORO et al., 2015).

A importância dos fatores abióticos, para a variação fitofisionômica da vegetação é atribuída à variação dos níveis de aridez, envolvendo diferentes ambientes edáficos e climáticos, distância do litoral, mudanças de elevação, aspectos geomorfológicos, variações de declividade, posição da vertente em relação à direção dos ventos (i.e., barlavento ou sotavento), profundidade e aspectos da qualidade físico-química do solo (ANDRADE-LIMA, 1981; MOURA; SAMPAIO, 2001; SANDERS; MOSS; WAGNER, 2003; FERRAZ et al., 2003; SILVA et al., 2003; SILVA, 2014).

A pedologia do solo na Caatinga é bastante complexa e heterogênea (VELLOSO; SAMPAIO; PAREYN, 2002; MARQUES et al., 2014). Dois grandes grupos de ambientes geológicos têm se notabilizado como referência para muitos estudos ecológicos, biogeográficos e sistemas de classificação da vegetação devido às similaridades florísticas encontradas entre muitos locais (MORO et al., 2015b). Esse sistema de classificação leva em conta dados de ocorrência das espécies lenhosas em ambientes com diferentes origens geológicas. O ambiente cristalino ocorre sobre as planícies extensas do semiárido do Nordeste, com áreas quase sempre rochosas, enquanto o ambiente sedimentar compreende os solos de origem sedimentar, como

os encontrados nas bacias sedimentares brasileiras. Além dos embasamentos cristalino e sedimentar, podem ocorrer zonas de transição entre esses dois tipos de ambientes, que podem promover ainda mais heterogeneidade das condições edafoclimáticas (MORO et al., 2016).

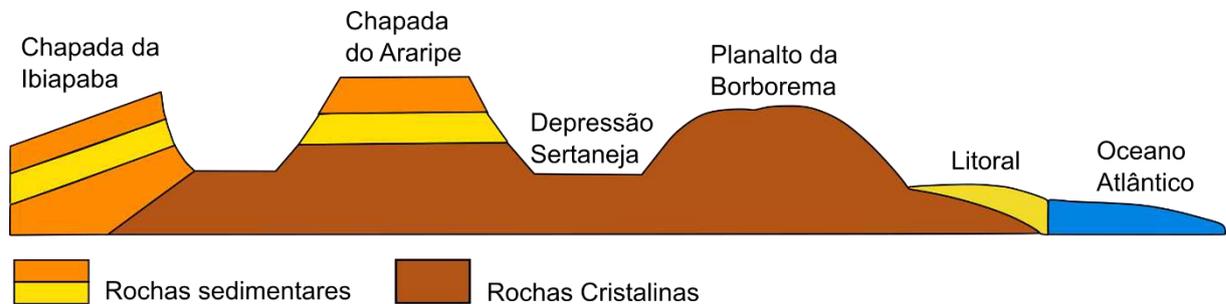
A quantidade de trabalhos considerando ambientes com diferentes origens geológicas tem aumentado e ao mesmo tempo sugerindo estas propriedades como fortes candidatas para explicar os padrões florísticos e ecológicos na Caatinga (OLIVEIRA et al., 2019; NEVES et al., 2016). Apesar desse progresso, ainda é bastante difícil inferir o quanto dessa variação é atribuída ao tipo de ambiente geológico sozinho ou a outros fatores que variam juntos com os demais tipos de fatores ambientais, como climáticos, profundidade do solo e até mesmo histórico de uso e distúrbios antropogênicos (MORO et al., 2015a). Muitos trabalhos ainda ignoram as florestas secas e muitas discussões sobre as respostas da vegetação ainda se concentram nos trópicos de clima úmido (DEXTER et al., 2018).

2.2.2 Ambientes geológicos: cristalinos e sedimentares

A variedade de ambientes geológicos é influenciada por processos que dão origem a paisagens, rochas, minerais e solos (GRAY, 2004). A biodiversidade, portanto, se dissocia através de eventos evolutivos, condicionada por aspectos geográficos, propiciando para os organismos maior heterogeneidade de condições ambientais e tipos de habitats indispensáveis para o desenvolvimento das espécies. Com exceção da Chapada Diamantina, a flora da Caatinga divide-se em duas grandes classes florísticas: uma, associada às áreas de escudo cristalino, com mais relações florísticas, com as florestas tropicais sazonalmente secas. A outra, relacionada às regiões sedimentares arenosas, mesmo que em áreas de geomorfologias distintas (QUEIROZ, 2006).

Na caatinga, o cristalino é o maior e o mais difundido ambiente geológico, muitas vezes referido como ‘Depressão Sertaneja’, predominância plana, às vezes inclinado, com solos ricos em nutrientes, porém rasos e pedregosos. A elevação pode variar entre 300 m e 500 m, mas algumas serras e planaltos podem ter pouco mais de 1000 m de altitude, como o planalto da Borborema, localizado a extremo oeste da região Nordeste (VELLOSO; SAMPAIO; PAREYN, 2002) (Figura 2).

Figura 2. Dois principais tipos de ambientes geológicos encontrados no domínio fitogeográfico da Caatinga, Nordeste do Brasil. A geologia sedimentar é representada pelas camadas de rochas sobrepostas em ‘amarelo’ e ‘laranja’, enquanto os terrenos onde a geologia é cristalina está representada em ‘marrom’.



A fitofisionomia da vegetação em ambientes cristalinos é marcada pela dominância de espécies arbóreas até arbustivas. No estado do Ceará, a vegetação é adaptada ao clima semiárido, sendo decídua, espinhosa com poucas espécies perenifólias (*Ziziphus* sp., *Cynophalla* sp., *Licania rigida*, *Libidibia ferrea*) (MORO et al., 2015b). A pluviosidade é concentrada em apenas alguns meses, por isso, durante boa parte do ano, as plantas não possuem água disponível para seu crescimento. Muitas espécies de árvores e arbustos evitam o estresse hídrico deixando cair suas folhas durante a estação seca, enquanto o componente de plantas formado pelo extrato herbáceo morre, reestabelecendo novo ciclo na próxima estação chuvosa.

O ambiente sedimentar é o segundo de maior importância para a Caatinga. Maior parte dos terrenos são constituídos de bacias sedimentares preenchidas por material sedimentar acumulado ao longo de milhões de anos, que posteriormente foram soerguidas pelo movimento de placas tectônicas (ASSINE, 1992). Essas bacias foram elevadas acima das paisagens cristalinas ao redor, como a bacia do Araripe, que separa os estados de Pernambuco e Ceará, e a bacia de Ibiapaba, que ocupa a porção leste do estado do Piauí e oeste do Ceará (VELLOSO; SAMPAIO; PAREYN, 2002; CARVALHO; MELO, 2012) (Figura 2). Embora estes solos sejam pobres em nutrientes e muitas vezes arenosos, geralmente são marcados pela presença de latossolos mais profundos do que os locais com solos do embasamento cristalino, podendo suportar maior capacidade de retenção de água (MARQUES et al., 2014; VELLOSO; SAMPAIO; PAREYN, 2002).

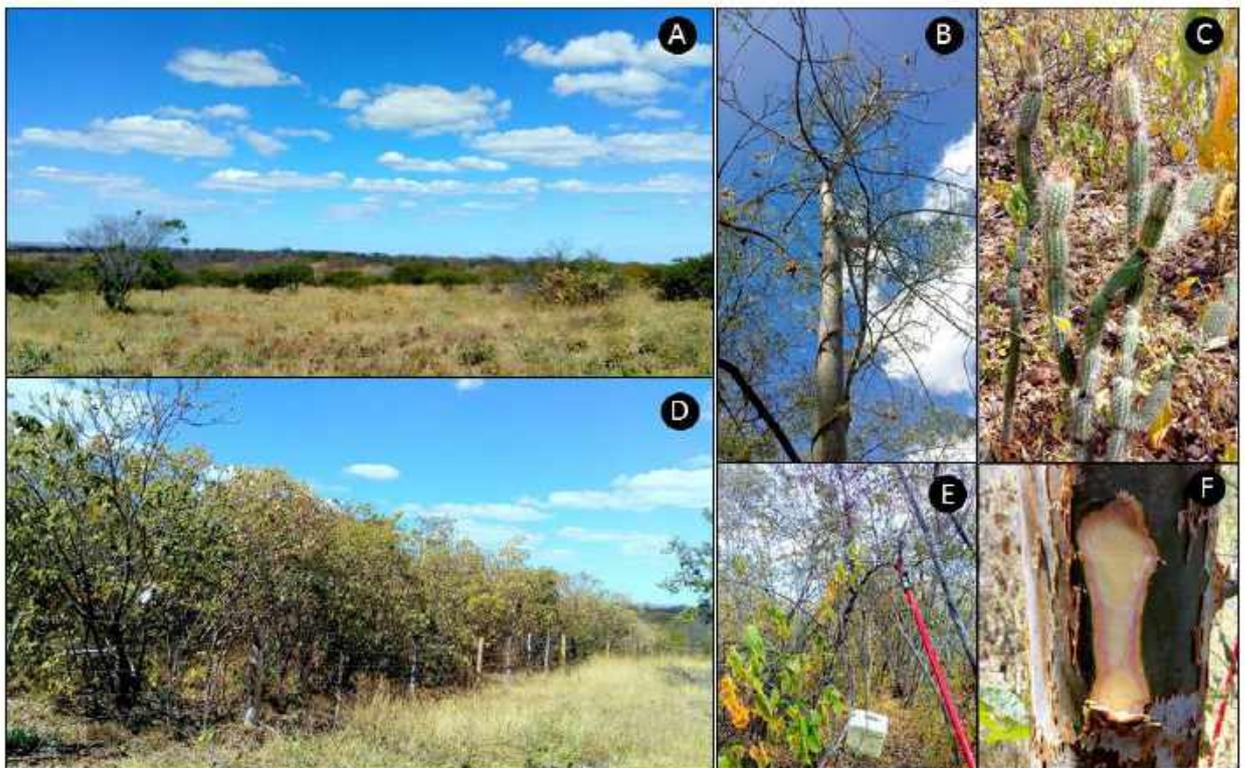
Parte da fitofisionomia da vegetação nos terrenos sedimentares é constituída de plantas decíduas não espinhosa denominada “carrasco”, dominada por arbustos, arvoretas e lianas, ocorrendo em locais mais dissecados e com solos arenosos. Em regiões onde existe maior disponibilidade hídrica, a vegetação nos ambientes sedimentares apresenta porte florestal, como as zonas de contato de vegetação arbórea-arbustiva e ‘mata úmida’, e a vegetação localizada

nas encostas da Chapada da Ibiapaba, denominadas de ‘mata seca do sedimentar’ por Araújo et al. (2011). A pluviosidade na região quase sempre é maior nos planaltos sedimentares, como Chapadas do Araripe e Ibiapaba, onde um maior número de espécies perenifólias podem coexistir.

2.2.3 Flora da Chapada do Araripe

Quase que integralmente, a vegetação que ocorre na bacia sedimentar da Chapada do Araripe é contemplada pela Área de Proteção Ambiental da Chapada do Araripe (APA). Apesar dos impactos que essa vegetação vem sofrendo, sobretudo pela indústria gesseira (mineração e extração de madeira para energia), é possível encontrar trechos contínuos de vegetação natural ainda bem preservados. Nas zonas da depressão periférica do planalto sedimentar, a vegetação pode variar de arbustiva até arbórea, com presença de espécies da família Cactaceae (Figura 3). Nesses locais, a vegetação também é caracterizada pela deciduidade e pela ocorrência de espécies típicas de ambientes com terrenos cristalinos (MMA, 2007).

Figura 3. Vegetação arbórea-arbustiva mais relacionada com a Caatinga do cristalino em áreas da depressão periférica da Chapada do Araripe, município de Araripina – PE. Detalhes fisionômicos da vegetação são mostrados (A, B, D e E); presença de espécies da família Cactaceae (C) e tronco de *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillett (F).

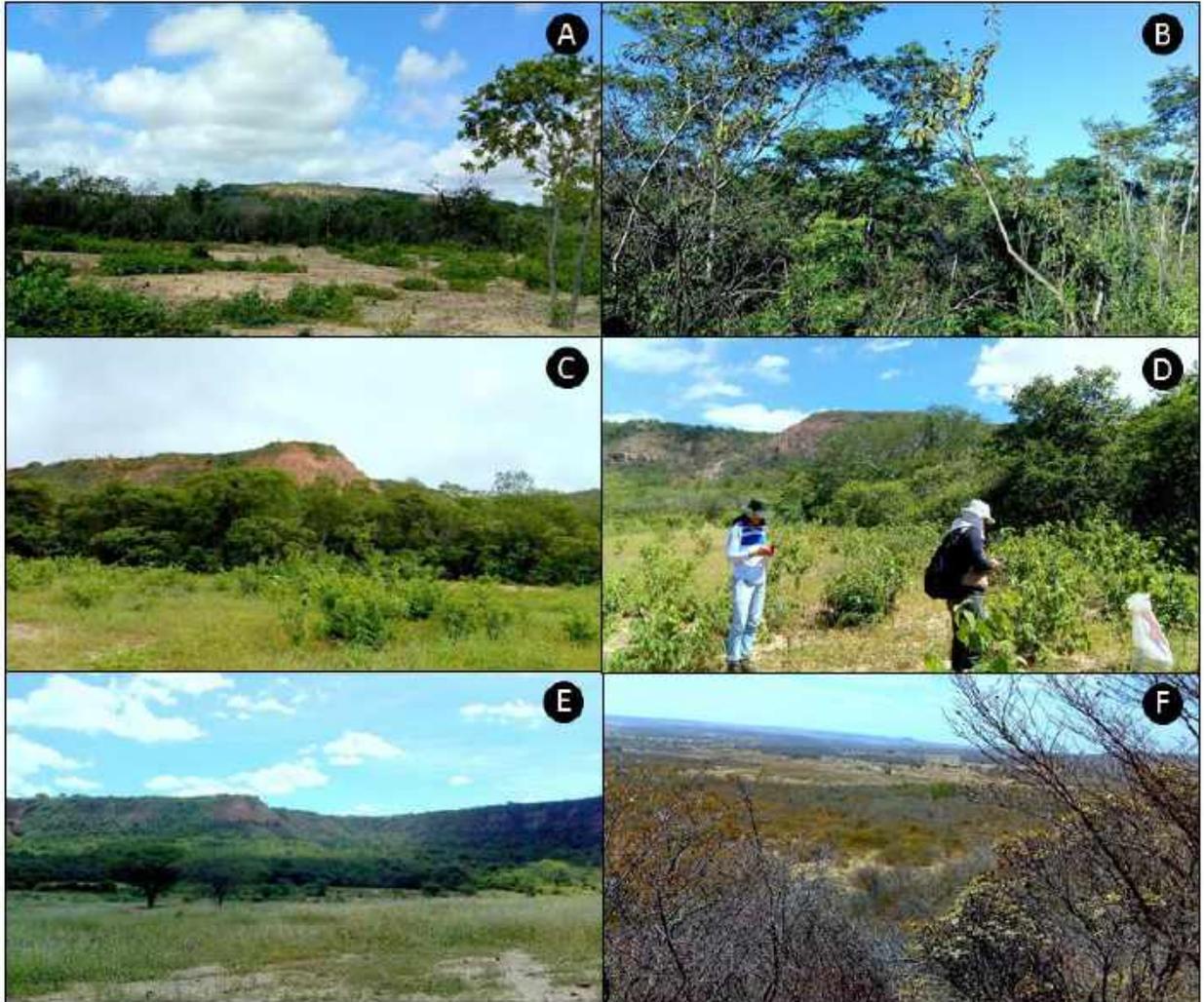


Fonte: SANTOS (2019).

A vegetação arbórea-arbustiva – ‘mata seca’, ocorre sobretudo nas áreas de encosta do entorno do planalto sedimentar da Chapada do Araripe e Planalto da Ibiapaba (ARAÚJO;

RODAL; BARBOSA, 2005). As escarpas podem variar de bastante íngreme, com vegetação não-florestal até encostas com baixa declividade, onde predominam a vegetação florestal (Figura 4).

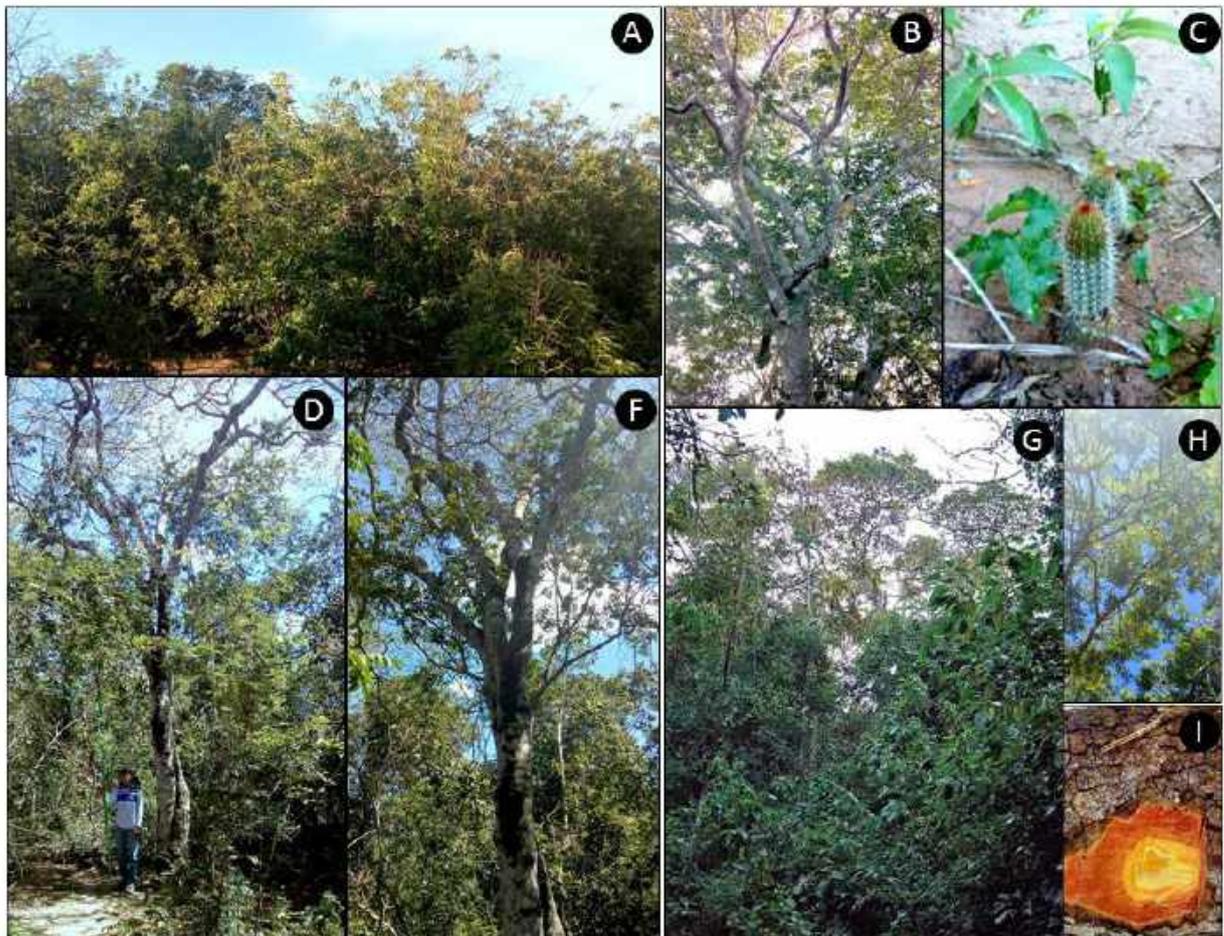
Figura 4. Vegetação arbórea-arbustiva – ‘mata seca’ (mais relacionada com a Caatinga do sedimentar) em áreas de encosta da Chapada do Araripe, município de Araripina-PE. Detalhes fisionômicos da vegetação e do relevo são mostrados (A, B, C, D, E); paisagem com vista de uma encosta declivosa no final da estação chuvosa (F).



Fonte: SANTOS (2019).

A vegetação que predomina na vertente à sotavento da Chapada do Araripe, no estado de Pernambuco, em sua maior parte é vegetação arbustiva xerófila, denominada de “carrasco”, que ocorre em terrenos mais dissecados, pobres em nutrientes e arenosos (ARAÚJO, MARTINS, SHEPHERD, 1999). A vegetação de Cerrado, não relacionada com a área *core* do Brasil Central, está mais voltada ao norte da Chapada do Araripe, sobretudo onde as elevações também são maiores. Além disso, podem ocorrer a vegetação de transição entre “carrasco” e a vegetação arbórea-arbustiva (Caatinga), bem como trechos de vegetação de floresta subperenifólia plúvio-nebular, que dominam as áreas mais elevadas e com maiores regimes de precipitação e clima mais úmido do planalto sedimentar (ARAÚJO, MARTINS, SHEPHERD, 1999).

Figura 5. Vegetação arbustiva densa não espinhosa (“carrasco”: mais relacionada com a Caatinga do sedimentar) no planalto sedimentar – município de Araripina-PE; detalhes fisionômicos da vegetação (A e B) e da ocorrência pouco comum de espécies da família Cactaceae (C). Na sequência, é mostrado a vegetação em uma zona de transição de vegetação “carrasco”/arbórea-arbustiva, município de Serrolândia-PE; perfil da vegetação (D e F). Vegetação subperenifólia plúvio-nebular (“mata úmida”) em uma área do planalto sedimentar, município de Exú-PE; detalhes para o perfil da vegetação, densidade da folhagem (G e H) e de tronco da *Poeppigia procera* C. Presl (I).



Fonte: SANTOS (2019).

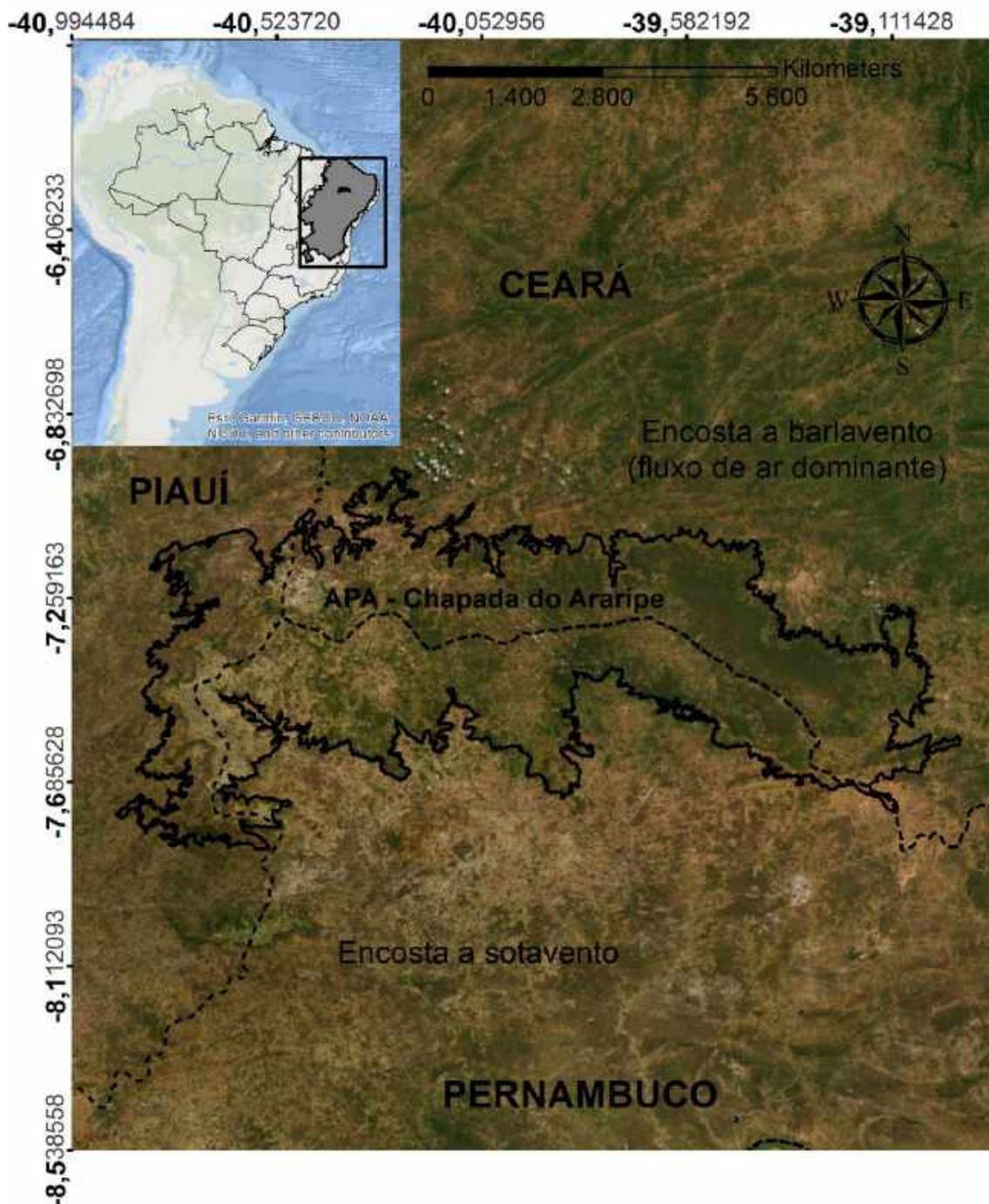
2.3 GEOMORFOLOGIA: BACIA SEDIMENTAR DA CHAPADA DO ARARIPE

A bacia sedimentar da Chapada do Araripe está inserida no contexto geológico das bacias interiores do Nordeste do Brasil (TEIXEIRA et al., 2017), constituindo-se de uma bacia sedimentar com maior extensão e história geológica mais complexa, oriunda de múltiplos processos evolutivos de sedimentação. As primeiras análises estratigráficas (i.e., deposições das camadas de rochas), distribuídas ao longo de toda a bacia sedimentar, demonstraram evidências de que os sedimentos ali preservados não coincidem com embaciamento completo, mas sim de porções marginais e ‘depocentros’ distintos. Segundo este mesmo autor, estas análises concluíram um registro fragmentário de pelo menos quatro bacias (formações), separadas no tempo e parcialmente sobrepostas no espaço evolutivo (ASSINE, 1992).

A Chapada do Araripe está localizada entre os limites dos estados do Piauí (a oeste), Ceará (a norte) e Pernambuco (a sul) (Figura 6). Devido à série evolutiva com depósitos de sedimentos interpostos no sentido da base para o topo, sua dimensão espacial está associada a significativas mudanças de elevação, formando uma superfície predominante na porção do planalto sedimentar, mas com uma inclinação considerável no sentido oeste-leste. Em virtude de sua relevância para o clima regional, possui expressividade hídrica potencial, sendo também um grande dispersor de águas das bacias hidrográficas do Jaguaribe (CE), São Francisco (PE) e Parnaíba (PI) (ARAÚJO-FILHO et al., 2000).

A principal unidade geomorfológica da bacia sedimentar da Chapada do Araripe é o planalto sedimentar, com superfície predominantemente plana e com locais que oscilam em uma amplitude de 730 m a 1000 m de altitude. As porções que compreendem a borda do planalto sedimentar formam a encosta, podendo ou não apresentar escarpas íngremes. Estas são consideradas mais abruptas nos setores nordeste e sul da estrutura da bacia sedimentar, de modo que essa tendência também reflete a influência da composição litológica, permeável e disposta em estratos horizontais (LIMA, 2015). As encostas, muitas vezes, são afeições pelo trabalho da erosão ocasionada pelas chuvas, formando sulcos que canalizam as águas pluviais das fontes, formando os rios.

Figura 6. Limites geográficos da Área de Proteção Ambiental (APA) da Chapada do Araripe, compreendendo grande parte da bacia sedimentar, localizada no semiárido do Nordeste, Pernambuco-Brasil.

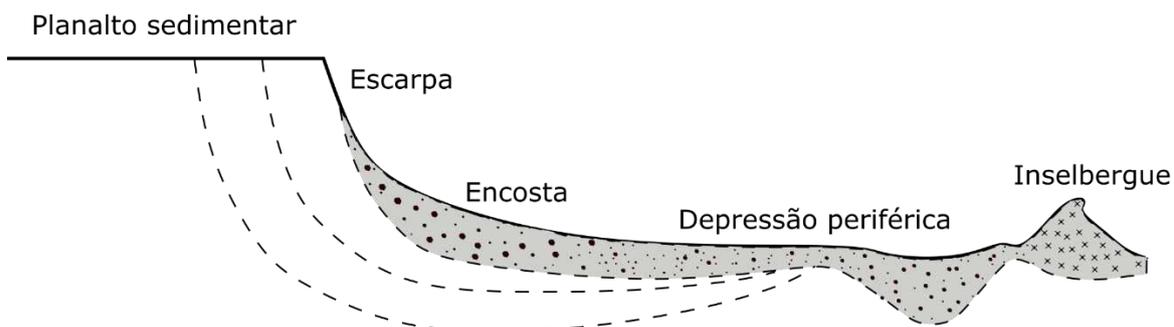


Fonte: SANTOS (2019).

Na orientação sul-oeste, essas estruturas se apresentam mais dissecadas, demonstrando rampas mais íngremes à sotavento. São responsáveis por conectar as unidades geomorfológicas da superfície do planalto sedimentar e a depressão periférica, representada pelas áreas mais baixas do entorno. A depressão periférica é interposta entre o planalto sedimentar e o embasamento cristalino. Constitui-se de uma zona de dissecção areolar bem definida e

escavada pelos drenos controlados pela litologia, que se desenvolvem a partir de processos de morfogênese química sobre os setores do planalto submetidos ao mesoclima e, dos processos de morfogênese física, quando se afasta das cotas acima de 500 m dos terrenos dominados pelo embasamento cristalino em direção à escarpa da bacia sedimentar (LIMA, 2015) (Figura 7).

Figura 7. Perfil topográfico da bacia sedimentar Chapada do Araripe, com destaque para as unidades geomorfológicas: depressão periférica, encosta e o planalto sedimentar. Elementos baseados no manual técnico de geomorfologia do IBGE (2009).



Fonte: SANTOS (2020).

2.4 GRADIENTES TOPOGRÁFICOS: RELEVO E CLIMA NO SEMIÁRIDO DO NORDESTE BRASILEIRO

Uma característica do semiárido brasileiro é a presença de serras e planaltos com pouco mais de 1000 m de altitude (SAMPAIO, 2010). Se por um lado as pequenas serras com 400 m a 600 m de altitude foram consideradas barreiras naturais para evitar a exploração humana, com a dominância de espécies com estratégias de crescimento rápido em locais menos elevados (SILVA et al., 2014; LOPES; RAMOS; ALMEIDA, 2017), por outro, os planaltos e serras maiores, o efeito positivo sobre a diversidade parece estar mais conectado a mecanismos climáticos, fazendo com que estes locais fossem diagnosticados como refúgios da biodiversidade local (TABARELLI; SANTOS, 2004; SANTOS et al., 2018).

No semiárido brasileiro, ainda podem ocorrer as florestas úmidas sub-montanas, conhecidas como “brejos de altitude” (BARBOSA et al., 2004; IBGE, 2012). Estas áreas se estabelecem em regiões com maiores elevações no planalto da Borborema, entre os estados de Pernambuco e Paraíba, com clima intermediário quente e seco da região semiárida e subúmido da floresta atlântica (MORO et al., 2016). Para ecólogos mais familiarizados com esta formação florestal, as particularidades de fatores abióticos na região são os principais condutores da diversidade nestes refúgios florestais, sendo considerados importantes para a origem e diversificação de muitas espécies endêmicas (TABARELLI; SANTOS, 2004).

Os efeitos da elevação podem ser interpretados como resultados múltiplos de efeitos causados pelo clima e aspectos edáficos, como a distribuição heterogênea da água e nutrientes

do solo (BELLO et al., 2013; SWENSON; ANGLADA-CORDERO; BARONE, 2011). Assim, é prudente assumir que esses mecanismos têm sido responsáveis por promover a diversidade e variação da composição de espécies em muitos locais do semiárido do Nordeste brasileiro (ANDRADE-LIMA, 1981; SAMPAIO, 1995; ALCOFORADO-FILHO et al., 2003; ARAÚJO; RODAL; BARBOSA, 2005; SILVA et al., 2003; SILVA et al., 2014).

Do ponto vista funcional na disponibilidade hídrica, a competição por recursos pode promover dois tipos de competição, que podem ser testados a nível de um gradiente: (i) competição simétrica abaixo do solo, com lenta taxa de crescimento ocasionada pelo déficit hídrico, onde as características usadas maximizam a retenção de recursos; e (ii) competição por luz que gera uma assimetria acima do solo, com indivíduos maiores para a obtenção dos recursos, sendo a diferenciação de nicho necessária para que as espécies coexistam (MASON et al., 2012). Isso ocorre porque o aumento da produtividade desloca a dominância de características e estratégias ecológicas das plantas; do estresse em condições mais áridas para aquisição de recursos competitivos, em ambientes mais úmidos (SILVA; SOUZA, 2018).

2.5 ÍNDICES DE DIVERSIDADE FUNCIONAL

A diversidade funcional (DF) é uma das abordagens mais promissoras para a quantificação da biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas. Definida como a extensão da variação das características funcionais (ou diferenças) entre as espécies de uma comunidade (TILMAN, 2001; LEPŠ et al., 2006; PLA et al., 2012). Uma característica funcional é uma propriedade mensurável dos organismos, medida no nível de indivíduo e extrapolada para espécies (PLA et al., 2012). É biologicamente relacionada com a ideia do particionamento do nicho de Hutchinson (1957). Dessa forma, as maiores diferenças entre essas características (valores das características entre as espécies) refletem a maior complementaridade de nicho e, portanto, maior DF (PETCHEY; GASTON, 2002). Assim, a interpretação inversa também seria verdadeira, isto é, as menores diferenças levariam a maior sobreposição de nicho e conseqüentemente à diminuição na DF.

2.5.1 Índices *single traits* e *multi-traits*

As medidas de DF podem ser divididas em dois grupos: aquele que utiliza um único atributo funcional (“*single-traits*”) e aquele que considera vários atributos (“*multi-traits*”). O índice de regularidade funcional (‘FRO’), proposto por Mouillot et al., (2005), a divergência funcional (‘FDvar’), proposta por Mason et al., (2003) e a ‘*community weighted mean*’ (‘CWM’), proposta por Garnier et al., (2004) são chamados de “*single-traits*”, porque são utilizados para o cálculo de um único atributo (PLA et al., 2012). Todas essas métricas incluem

a medida de densidade relativa ou biomassa relativa para descrever a contribuição de cada espécie para o aspecto geral da diversidade, onde a *community weighted mean* ('CWM') reflete a média funcional da característica na comunidade, a divergência funcional ('FDvar') reflete a variância da característica, enquanto o índice de regularidade funcional ('FRO') mede a uniformidade funcional da característica (PLA et al., 2012).

Os índices "*multi-traits*" são baseados em um grupo de n características das espécies de uma comunidade. Essa gama de características contém todas as informações das espécies, podendo considerar ou não a contribuição relativa da abundância ou biomassa de cada espécie. Em adicional, Pla et al., (2012) classificaram os índices "*multi-traits*" em 'unidimensionais', pelo fato de variarem em apenas uma direção: *Functional Attribute Diversity* ('FAD'), segundo Walker; Kinzig e Langridge (1999); *Modified Functional Attribute Diversity* ('MFAD'), por Schmera, Eros e Podani (2009); *Functional Diversity* ('FD'), conforme Petchey e Gaston (2002), os quais não consideram as abundâncias, e *Rao's quadratic entropy* ('Q'), proposto por Rao (1982), que considera as abundâncias.

Além desses, existem os "*multi-traits*" multifacetados pelo fato de apresentarem diferentes facetas da diversidade funcional: *Functional Richness* ('FRic'), que representa a quantidade do espaço funcional ocupada por um conjunto de espécies sem considerar as suas abundâncias (CORNWELL; SCHWILK; ACKERLY, 2006; VILLÉGER, MASON; MOUILLOT, 2008); *Functional Evenness* ('FEve'), que corresponde a quão regular as densidades relativas das características das espécies estão distribuídas no espaço funcional (VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2008); *Functional Divergence* ('FDiv'), define o quão longe as densidades relativas das espécies estão do centro do espaço funcional (VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2008); e a *Functional Dispersion* ('FDis'), que define o grau de dispersão funcional (LALIBERTÉ; LEGENDRE, 2010).

Existe uma família de índices baseados em dendrograma, como o 'FD' fundamentado na ideia de grupos funcionais (PETCHEY; GASTON, 2002; 2006). O 'FD' é calculado pela soma dos braços de um dendrograma em função do conjunto de características de espécies. Em outras palavras, é a soma das distâncias entre todas as características das espécies da comunidade. A controvérsia gerada em torno desses índices foi discutida por Petchey e Gaston (2002), Lepš et al., (2006) e Mouchet et al., (2010), e se dá pelo fato do 'FD' ser afetado positivamente pela riqueza de espécies. Além disso, o resultado dos cálculos depende do método de classificação utilizado e a ausência de uma padronização poderia atrapalhar a generalização de muitos resultados.

2.5.2 Riqueza funcional (FRic)

A riqueza funcional é o volume multidimensional ocupado pela comunidade baseado em uma matriz de espécies *versus* características. O volume funcional é o envoltório convexo mínimo que inclui todos os vértices que correspondem às amplitudes de variação de uma gama de características, podendo ser calculado por meio de um algoritmo disponível no ambiente R do *package* “FD” (LALIBERTÉ; LEGENDRE, 2010) ou pelo Software “*FDiversity*” (CASANOVES et al., 2011). Por exemplo, o algoritmo determina os pontos mais extremos dos vértices que correspondem às coordenadas das características de cada uma das espécies (Figura 8a), ligando todas as espécies em um plano multidimensional e calculando o volume funcional interno (Figura 8b). O valor de ‘FRic’ representa o volume funcional obtido com a combinação dos valores extremos das características das espécies. Dessa forma, quanto maior a amplitude de variação das características das espécies, maior a distância entre as pontuações das coordenadas, o que tornaria o valor de ‘FRic’ mais próximo de 1, que é o maior valor possível para a riqueza funcional.

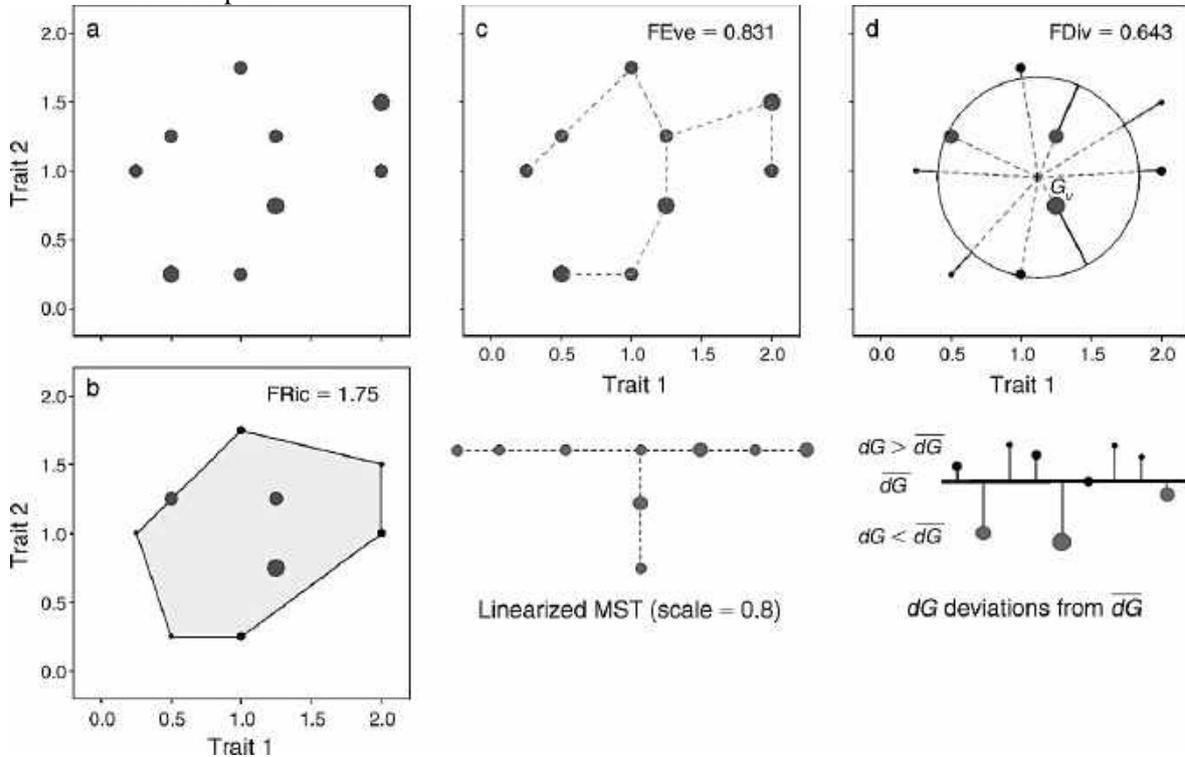
2.5.3 Equabilidade funcional (‘FEve’)

A equabilidade funcional mede o grau da regularidade do espaçamento entre as características e a regularidade da distribuição da densidade relativa entre as espécies. Por exemplo, foi construído uma árvore ‘geradora mínima’ (MST), representada pela linha tracejada, que liga os pontos pretos que representam as nove espécies (veja a Figura 8c). A equabilidade funcional (‘FEve’) mede o quão é regular a distribuição desses pontos ao longo desta árvore, bem como a regularidade nas abundâncias dessas espécies. O primeiro passo é calcular a equabilidade ponderada para cada ramo (EW_r) que foi gerado pela árvore geradora mínima (MST); desse modo, a distância entre as espécies de cada ramo é dividida pela soma das suas respectivas abundâncias:

$$EW_r = \frac{\text{dist}(i,j)}{w_i + w_j} \quad (1)$$

Em que: EW_r = equabilidade ponderada do ramo, $\text{dist}(i, j)$ = distância euclidiana entre as espécies i e j no ramo r , e w = abundância relativa das espécies i e j .

Figura 8. Estimativa das três facetas de diversidade funcional no espaço funcional multidimensional. Esse desenho hipotético é baseado em duas características (*traits*) e nove espécies, simbolizadas pelos círculos pretos que correspondem aos vértices, e quanto maior o tamanho desses círculos, maior é a abundância das espécies.



Fonte: Villéger, Mason e Mouillot (2008).

Posteriormente, para cada um dos ramos, o valor de EW_r é dividido pela soma dos valores EW da árvore geradora mínima (MST) para obter a equabilidade ponderada parcial (PEW_r), definida como:

$$PEW_r = \frac{EW_r}{\sum_{b=1}^{S-1} EW_r} \quad (2)$$

No caso de regularidade perfeita da distribuição de abundância ao longo da árvore geradora mínima (MST), todos os PEW_r serão iguais e todos os valores de PEW_r serão $1 / (S - 1)$. Por outro lado, quando os valores de PEW_r diferem entre os ramos, o índice final deve diminuir. Para isso, comparam-se os valores de PEW_r com $1 / (S - 1)$. Finalmente, o índice de equabilidade funcional pode ser escrito:

$$FEve = \frac{\sum_{b=1}^{S-1} \min\left(PEW_r, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}} \quad (3)$$

O termo $1 / (S - 1)$ é subtraído do numerador e do denominador porque há pelo menos um valor de PEW que é menor ou igual a $1 / (S - 1)$, qualquer que seja S (padronização usada por BULLA,

1994, apud VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2008). Portanto, ‘FEve’ não é influenciado pela riqueza de espécies e varia entre 0 e 1. Obtém-se 1 quando todas os PEWr são iguais a $1 / (S - 1)$. O valor de ‘FEve’ também é independente do volume funcional e não possui unidade. Esse índice quantifica a regularidade com que o espaço funcional é preenchido por espécie ponderado pela sua densidade relativa. O ‘FEve’ diminui quando a densidade relativa é menos distribuída entre as espécies ou quando as distâncias funcionais entre as espécies são menos regulares.

2.5.4 Divergência funcional (FDiv)

A divergência funcional quantifica a dispersão dos valores das características no volume do espaço multidimensional. De acordo com a fórmula geométrica deduzida por Villéger, Mason e Mouillot (2008), a posição do centro de gravidade dos vértices é marcada por meio de um “asterisco no centro”, chamada de G_V . As distâncias entre o centro de gravidade G_V e os pontos são representados pelas linhas tracejadas e a distância média do centro de gravidade é representada pelo círculo maior, linha contínua (Figura 8; d), enquanto os desvios das distâncias em relação à média do centro de gravidade (linha contínua) correspondem ao comprimento da linha preta que liga cada ponto ao círculo grande. Essa distribuição é melhor representada no mesmo painel (Figura 7d). A divergência é baixa quando as espécies mais abundantes possuem características funcionais que estão perto do centro do intervalo de características funcionais. Para esse cálculo, primeiro, as coordenadas do centro de gravidade G_V da espécie V que formam os vértices do casco convexo são calculadas pela equação:

$$g_v = \frac{1}{V} \sum_{i=1}^V x_{ik} \quad (4)$$

Em que: x_{ik} = coordenada da espécie i na característica k [1, T]. Em segundo lugar, para cada uma das espécies S , calcula-se a distância euclidiana a este centro de gravidade por:

$$dG_i = \sqrt{\sum_{k=1}^T (x_{ik} - g_v)^2} . \quad (5)$$

A distância média das espécies S ao centro de gravidade (\overline{dG}) é então calculada:

$$\overline{dG} = \frac{\sum_{i=1}^S dG_i}{S} \quad (6)$$

Até este ponto, as coordenadas do centro de gravidade são calculadas apenas nas coordenadas dos vértices, sem levar em conta as densidades relativas. Isso implica dizer que os valores dG_i e, portanto, \overline{dG} são influenciados apenas pela forma e volume do gráfico de dispersão das espécies S . Para contornar esse problema, calcula-se a soma dos desvios ponderados pela densidade relativa (Δd) e dos desvios absolutos ponderados pela densidade

relativa ($\Delta|d|$) para a distância média do centro de gravidade entre as espécies, usando as Equações 7 e 8 (\overline{dG}):

$$\Delta d = \sum_{i=1}^s w_i x (dG_i - \overline{dG}) \quad (7)$$

$$\Delta|d| = \sum_{i=1}^s w_i x |dG_i - \overline{dG}|. \quad (8)$$

A divergência funcional pode então ser calculada como:

$$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta|d| + \overline{dG}}. \quad (9)$$

Os valores de dG_i são distâncias euclidianas e, assim, são positivos ou nulos, portanto, Δd é limitada entre $-\overline{dG}$ e $\Delta|d|$. Portanto, a adição de \overline{dG} ao numerador e denominador garante que o índice varie entre 0 e 1. O $FDiv$ se aproxima de 0 quando as espécies mais abundantes estão mais próximas do centro de gravidade em relação às espécies raras (Δd é negativa e tende a $-\overline{dG}$); e se aproxima da 1 quando as espécies com maior densidade relativa estão mais distantes do centro de gravidade em relação às espécies raras (Δd é positiva e tende a $\Delta|d|$).

2.5.5 Dispersão funcional (FDis)

Além das facetas já existentes, isto é, riqueza, equabilidade e divergência funcional, Laliberté e Legendre (2010) sugeriram a dispersão funcional (FDis) como uma medida análoga da dispersão usada na estatística, realizada para melhorar a interpretação de dados ecológicos e que também deveria levar em consideração as densidades relativas das espécies. Este índice mede a distância média de cada espécie ao centroide da comunidade no espaço funcional, levando em consideração a densidade relativa para o cálculo do centroide ponderado. Para calcular o centroide ponderado, parte-se da matriz de espécies *versus* características, e estimando-se cada coordenada do centroide como:

$$C_t = \sum_{i=1}^s W_i X_{ti} \quad (10)$$

Em que: W_i = densidade relativa das espécies i ; X_{ti} = valor da característica t para a espécie i ; e S = número total de espécies. O centroide é o ponto no espaço das características com coordenadas $c = \{c_1, c_2, \dots, c_T\}$. A distância média ponderada FD é calculada como:

$$FDis = \sum_{i=1}^s W_i Z_i \quad (11)$$

Em que: W_i = densidade relativa da espécie i ; Z_i = distância da espécie i ao centroide C ponderado. Este procedimento move a posição do centroide em direção à espécie com maior abundância e pondera a distância individual de cada espécie pela sua densidade relativa. Tem sido sugerido que as comunidades com uma única espécie devem ter um $FDis$ igual a zero, mas não há limite superior para este índice (LALIBERTÉ; LEGENDRE, 2010).

O último *framework* para medidas da diversidade funcional (DF) de Laliberté e Legendre (2010) acrescenta o $FDis$ como uma medida da dispersão funcional, trazendo um pacote estatístico para a elaboração de todos estes cálculos apresentados até o presente momento ($FRic$, $FEve$ e $FDiv$ e $FDis$). A flexibilidade do ‘*package*’ “ FD ” e sua fácil implementação em linguagem R (DEVELOPMENT CORE TEAM, 2020) deve facilitar o cálculo dessas medidas para uma ampla gama de aplicações ecológicas.

2.5.6 *Rao’s quadratic entropy (Rao)*

Muitas aplicações de índices de diversidade são válidas apenas se forem primeiro transformadas em número equivalente de espécies. O índice de diversidade quadrática de Rao (1982) pode ser usado de forma adequada para resumir a diversidade biológica, respeitando este princípio, isto é, particionando a diversidade e levando em consideração diferenças taxonômicas ou funcionais entre as espécies (RICOTTA; SZEIDL, 2009). A entropia quadrática derivada por Rao (1982) voltou a ganhar destaque e difusão em análises comunitárias porque os pesquisadores estão mais inclinados a estimar diferentes componentes da diversidade de espécies, como a diversidade taxonômica, funcional e filogenética (BELLO et al., 2010). Dessa forma, as dissimilaridades entre espécies, considerando suas respectivas densidades relativas e cada componente da diversidade, podem ser calculadas usando a mesma equação:

$$RaoQ \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s d_{ij} p_i p_j \quad (12)$$

Em que: d_{ij} é a distância funcional entre as espécies i e j ($d_{ij} = 0$ quando $i = j$) e p_i e p_j são as densidades relativas das espécies i e j . A mesma estrutura foi usada para calcular o TD ($d_{ij} = 1$ para cada $i \neq j$, e $d_{ij} = 0$, caso contrário), cálculo equivalente ao índice de dominância de Simpson (PAVOINE; DUFOUR; CHESSEL, 2004).

2.5.7 Índices de 'DF' e suas implicações sobre a estrutura das comunidades

A baixa riqueza funcional pode sugerir que alguns dos recursos disponíveis não estão sendo utilizados por um conjunto de espécies na comunidade (MASON et al., 2005; POKORNY et al., 2005). A resistência da comunidade à invasão de outras espécies poderia ser menor porque haveriam lacunas no espaço funcional que potenciais invasores poderiam explorar. Do mesmo modo, a resiliência sobre processos antropogênicos seguiria a mesma expectativa teórica. A aplicação do conceito de equabilidade funcional pode ser vista como o grau em que a densidade relativa de espécies em uma comunidade é distribuída no espaço funcional para permitir a utilização efetiva de toda a gama de recursos (MASON et al., 2005). A menor uniformidade funcional pode indicar que parte desse espaço estaria sendo subutilizado, o que significa a diminuição da produtividade líquida dos ecossistemas.

A divergência funcional está relacionada a processos bióticos importantes como a complementariedade de nicho. A alta divergência funcional pode sugerir um alto grau de diferenciação de nicho e uma relação positiva com riqueza funcional, como resultado do uso mais eficiente desses recursos (GROSS et al., 2013; BELLO et al., 2013b). Em suma, a medição de várias facetas da 'DF' depende do conhecimento da distribuição da densidade relativa de um conjunto de espécies da comunidade, por meio do espaço funcional. Dessa forma, as medidas para cada característica de vários indivíduos de cada espécie são necessárias para descrever essa distribuição.

O particionamento de nicho é um mecanismo biótico que favorece a coexistência de espécies dissimilares, detectadas em comunidades com alto nível ou intermediário de disponibilidade de recursos, ou ainda quando os recursos são estruturados no espaço de forma heterogênea (BELLO et al., 2013a). Respostas significativas sobre os componentes DF e/ou sobre a média ponderada da característica na comunidade (CWM) em relação aos filtros ambientais são esperadas para revelarem a não equivalência funcional entre as espécies (GUO et al., 2017; CORNWELL; ACKERLY, 2009). Padrões de diversidade de espécies também são revelados por forças físicas da heterogeneidade de habitats ou de processos comunitários (DUFOUR et al., 2006). Em todos esses casos, a estruturação espacial é reconhecida por desempenhar um papel importante nos ecossistemas, tanto sobre componentes da diversidade taxonômica, quanto na estrutura funcional.

A baixa equivalência funcional entre as espécies ao longo de um gradiente topográfico são estudos bem relatados em vários tipos de florestas (YASUHIRO; HIROFUMI; KIKUZAWA, 2004; SPASOJEVIC et al., 2014; APAZA-QUEVEDO et al., 2015). Alguns mecanismos, como a composição de espécies na determinação das características ao longo do

gradiente e de coexistência de espécies baseadas na perspectiva de nicho, ajudam a entender a estrutura das comunidades (CHESSON, 2000; WEBB, 2002). Além disso, o histórico evolutivo pode informar se a filtragem de habitat ou processos de interação na coexistência de espécies aumentam ou diminuem o grau de parentesco ou de características entre as comunidades de plantas.

A média ponderada da característica na comunidade (CWM) é um dos componentes mais usados para descrever a dominância de características na vegetação, em algumas ocasiões, melhor que o ‘FRic’, ‘FEve’ e ‘FDiv’ (BELLO et al., 2013b). No entanto, isso depende do tipo e do modo como cada característica responde às mudanças ambientais, portanto, é interessante manter um olhar apurado sobre ambas as abordagens de características (i.e., “*single-traits*” e “*multi-traits*”) para evitar conclusões espúrias sobre processos ecológicos que se deseja investigar. Quando se avaliam apenas índices de características multivariadas, alguns processos podem ser obscurecidos e são apenas evidentes pela análise de características univariadas (SPASOJEVIC; SUDING, 2012).

Em uma floresta tropical sazonalmente seca (FTSS), a diversidade funcional e filogenética diminuiu com o aumento da aridez e a menor disponibilidade hídrica (ARNAN et al., 2018). A diversidade funcional e a maioria das características dominantes na comunidade (CWM) foram afetadas pela disponibilidade hídrica de forma clara (RAYMUNDO et al., 2018). Os locais próximos à borda da água do reservatório apresentaram características associadas à baixa resistência à seca, enquanto aqueles distantes não mudaram as características em relação à vegetação original. Os mesmos autores concluíram que florestas secas respondem de forma muito rápida às fortes mudanças climáticas.

Nos Alpes Franceses, Bello et al. (2013b) investigaram como múltiplos filtros ambientais afetavam os componentes da diversidade funcional em diferentes escalas. Descobriram que os filtros ambientais foram os principais fatores na manutenção dos valores das características dominantes (CWM). Enquanto os componentes da diversidade funcional ‘FRic’ e ‘FDiv’ não tiveram distinção na escala hierárquica, isto é, operavam tanto em escalas mais restritas como em escalas mais amplas. Estes mesmos autores também relataram que a relação dos componentes de diversidade taxonômica *versus* funcional variaram de maneira semelhante no gradiente ambiental, sobretudo, quando estes operavam em uma escala espacial maior, mas, quando essa comparação foi realizada em escalas pequenas, estes componentes responderam de forma independente.

2.6 ESTADO DA CONSERVAÇÃO NO SEMIÁRIDO DO NORDESTE BRASILEIRO

As florestas tropicais secas são amplamente distribuídas em todo o mundo. Pelo menos metade das florestas tropicais estão adaptadas às condições climáticas de déficit hídrico (MURPHY; LUGO, 1986). Só no continente americano, esse tipo de floresta estende-se por uma área de 519.597 km², considerando a América do Norte, Central e Sul. Países como o México, Brasil e Bolívia abrigam as áreas mais bem preservadas, sendo Brasil e Bolívia os países com a maior proporção de áreas protegidas e a maior extensão de floresta contínua do continente (PORTILLO-QUINTERO; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, 2010).

Na Caatinga, maior parte da população faz uso da vegetação, com intervenções de corte e queima da vegetação, que, junto à pecuária extensiva e às formas inadequadas de manejo, contribuem para exaustão dos recursos do solo e o aumento dos riscos de desertificação. Muitos dos quais impulsionam o empobrecimento da riqueza taxonômica e filogenética em comunidades de espécies arbóreas (RIBEIRO et al., 2015; RIBEIRO et al., 2016). Grande parte do planeta exhibe extensas formas de degradação ambiental, muitas vezes até maior que nas florestas tropicais úmidas (PORTILLO-QUINTERO; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, 2010). No Brasil, esse *status* se agrava ainda mais porque esse tipo de vegetação não tem recebido a mesma atenção em relação aos estudos de conservação em outros domínios fitogeográficos (OLIVEIRA et al., 2016).

As unidades de conservação (UCs) desempenham excelente função na proteção e preservação dessas florestas (OLIVEIRA et al., 2016), no entanto, de acordo com os padrões e com as metas internacionais de conservação, seu papel está longe de ser alcançado. Atualmente, 72.982 Km² (8,81%) do território da Caatinga encontram-se protegidos em UCs, desse total apenas 13.927 km² (1,68%) são resguardados na forma de proteção integral (CNUC, 2018). Números ainda baixos, ao considerar que a Caatinga é um dos ecossistemas secos mais diversos do mundo (MMA, 2011). Como se não bastasse, Koch, Almeida-Cortez e Kleinschmit (2017) apontaram uma sobreposição de apenas 38% das áreas atuais de UCs com as áreas que são consideradas de extrema importância para a conservação.

A *International Union for Conservation of Nature* (IUCN) recomenda uma estrutura lógica para gerenciar a eficácia das áreas protegidas, definindo um roteiro para a avaliação da eficiência das UCs quanto ao seu papel na conservação: i) identificação do status atual de um conjunto de áreas protegidas; ii) análises das ameaças em todas as áreas protegidas dentro de um determinado ecossistema; iii) detectar áreas de alta importância ecológica e determinar prioridades de conservação; e iv) desenvolver ferramentas de apoio para tomada de decisão por mecanismos políticos de gerenciamento (HOCKINGS et al., 2006).

Koch, Almeida-Cortez e Kleinschmit (2017) realizaram um diagnóstico com base na realidade dos padrões de diversidade, considerando a riqueza de espécies em três categorias para conservação, sendo: (i) "alta"; (ii) "muito alta"; e (iii) "extremamente alta". A primeira categoria refere-se à riqueza de espécies (RE), a segunda categoria representa as espécies ameaçadas de extinção (EA) e a última categoria é a soma de ambas as categorias (RE + EA). Abordagens mais recentes têm considerado diferentes componentes de diversidade para melhorar o diagnóstico de áreas prioritárias, uma vez que estudos simplistas costumam enviesar a quantidade real de recursos e processos ecológicos a serem conservados (SARAIVA et al., 2018). Outra ferramenta utilizada é a classificação das áreas em ecorregiões com o intuito de otimizar a qualidade das informações, ponderando os efeitos da riqueza, endemismos e de espécies ameaçadas no planejamento das ações de conservação (SILVA; SOUZA, 2018).

Dentre algumas ecorregiões da Caatinga, o complexo Araripe-Ibiapaba se mostra como uma das áreas indispensáveis para a conservação da biodiversidade (KOCH; ALMEIDA-CORTEZ; KLEINSCHMIT, 2017; SILVA; SOUZA, 2018). A Reserva Natural Serra das Almas representa parte desses complexos de maior diversidade florística, fisionômica e ambiental, com elevado valor de importância para a conservação. Devido a isso, pesquisadores têm sugerido a ampliação das áreas de proteção ambiental, aproveitando as condições ainda bastante preservada desses remanescentes (ARAÚJO; RODAL; BARBOSA, 2005).

Há necessidade urgente de expansão das áreas de proteção ambiental na Caatinga. Os locais de maior diversidade, quase sempre, estão associados às regiões de maior relevo, além de locais como vales, rios e corpos d'água (SCHULZ et al., 2017). Em termos gerais, as poucas UCs que existem diante da meta de conservação (17% da meta XI da IUCN) resguardam uma pequena parte da biodiversidade biológica, sobre as quais ainda se mostram pouco conhecidas. Análises mais precisas e de caráter experimental devem ser realizadas para avaliar a conveniência da instalação de unidades de conservação, mesmo que sejam de dimensões reduzidas, bem como, para auxiliar a recuperação de remanescentes existentes, considerando o seu entorno e significância.

2.7 UNIDADES DE CONSERVAÇÃO DA BACIA SEDIMENTAR DA CHAPADA DO ARARIPE

2.7.1 Área de Proteção Ambiental da Chapada do Araripe

É uma unidade de conservação (UC) federal de uso sustentável que ocupa uma área de 972.605,18 ha (ICMBio, 2018), localizada nos limites dos estados do Piauí, Ceará e Pernambuco (Figura 8). A UC foi criada pelo Decreto s/n de 04 de agosto de 1997, devido às

particularidades litológicas, geológicas, topográficas, climáticas e edáficas que constituem a bacia sedimentar da Chapada do Araripe.

2.7.2 Floresta Nacional do Araripe – Apodi

É uma UC federal de uso sustentável categorizada como Floresta Nacional (Dec-Lei nº 9.226 de 02 de maio de 1946/ Dec s/nº de 05 de junho de 2012). Sua área é de 38.919,47 ha, sobreposta às limitações da APA da Chapada do Araripe e compreendendo os municípios de Crato, Jardim, Missão Velha, Nova Olinda e Santana do Cariri, no estado do Ceará (Figura 8). O intuito da criação foi a promoção de uso múltiplo sustentável dos recursos florestais, pesquisa científica com ênfase em métodos para exploração sustentável de florestas nativas, turismo, lazer e educação ambiental (CNUC, 2018).

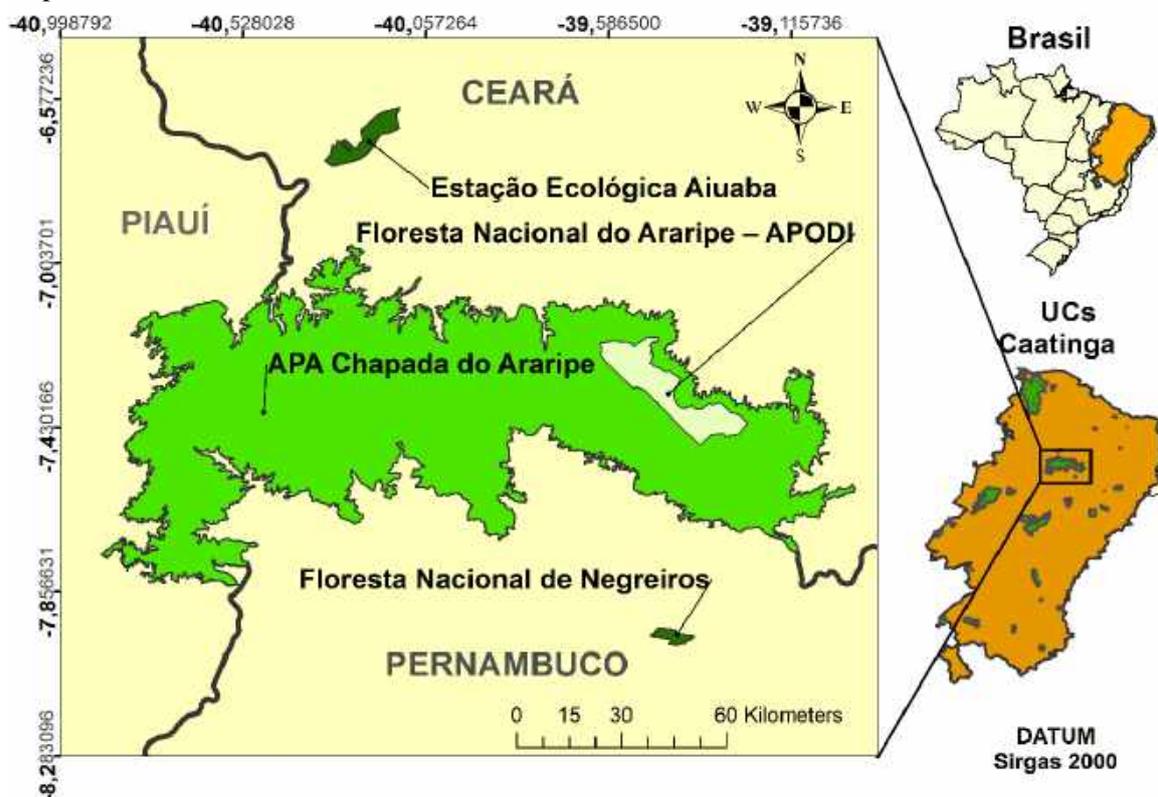
2.7.3 Estação Ecológica de Aiuaba

É uma UC de proteção integral reconhecida pelo Decreto s/nº de 06 de fevereiro de 2001, ocupando 11.746,60 ha. Está localizada na depressão no entorno do planalto sedimentar da Chapada do Araripe, município de Aiuaba, no estado do Ceará (Figura 8). O principal intuito de sua criação foi promover a preservação da natureza e a realização de pesquisas científicas. Desempenha um papel fundamental para o provimento de serviços ecossistêmicos, sobretudo para o ciclo hidrológico local, devido a sua cobertura vegetal densa e às elevações que atingem de 400 m a 700 m de altitude (CNUC, 2018).

2.7.4 Floresta Nacional de Negreiros

É uma UC de uso sustentável reconhecida pelo Decreto s/nº de 11 de outubro de 2007. Sua área é de 3.004,56 ha e está localizada no município de Serrita-PE (Figura 8). O objetivo da criação foi a promoção do uso múltiplo sustentável dos recursos florestais, a manutenção do banco de germoplasma *in situ* de espécies arbóreas tropicais nativas, a manutenção e a proteção dos recursos hídricos e da biodiversidade e a recuperação de áreas degradadas (CNUC, 2018). É marcada pela presença de serras, como a Serra dos Macacos e Serra dos Negreiros, além de dispor de vários recursos hídricos como açudes, rios e córregos temporários (PEREIRA et al., 2015).

Figura 9. Localização das unidades de conservação (UCs) de responsabilidade do Governo Federal na Área de Proteção Ambiental (APA) e adjacências da Chapada do Araripe. A área em verde-claro dentro dos limites da APA corresponde à área da FLONA – APODI e as áreas menores em verde-escuro representam as áreas da ESEC-Aiuaba e FLONA-Negreiros, de uso sustentável e proteção integral, respectivamente. Fonte: ICMBio/MMA (2018).



Elaboração: SANTOS (2019).

2.7.5 UCs de responsabilidade estadual, municipal e particular nas adjacências da APA da Chapada do Araripe

Além das UCs de responsabilidade do Governo Federal, os municípios que abrangem a região do Araripe possuem apenas três UCs na categoria de Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN – uso sustentável) cadastradas no ICMBio (2018): Arajara Park (27,81 ha), em Barbalha – CE; Oásis Araripe (50 ha) e Araçá (11,73 ha), no Crato – CE. Além disso, existem seis UCs de responsabilidade dos governos estaduais (proteção integral): Parque Estadual Sítio Fundão (93,52 ha), entre os municípios do Crato e Juazeiro do Norte –CE; Monumento Natural Sítio Cana Brava (18,15 ha) e Monumento Natural Pontal da Santa Cruz (20 há), em Santana do Cariri – CE; Monumento Natural Sítio Riacho do Meio (17,32 ha), em Barbalha – CE; e o Monumento Natural Cachoeira de Missão Velha (7,53 ha), em Missão Velha – CE. A Área de Proteção Ambiental Ingazeiras (uso sustentável), localizada no extremo oeste da Chapada do Araripe é de responsabilidade do estado do Piauí (653,97 ha), localizado em Paulistana – PI.

Por último, existem quatro UCs de proteção integral responsabilidade dos municípios, o Parque Ecológico das Timbaúbas (634,50 ha), em Juazeiro do Norte – CE; Parque Municipal

Riacho do Meio/Parque Ecológico Luís Roberto Correia Sampaio (15,81 ha), em Barbalha – CE; e o Parque Natural Municipal Cachoeira de Missão Velha / Bioparque (200 ha), em Missão Velha – CE, de uso sustentável (LIMA et al., 2012). Além disso, existe o Parque Natural Municipal Distrito Brejinho, localizado no município de Araripe – CE, que é aberto para visitação pública e atividades educativas, mas sem informações disponíveis.

Em suma, existem 17 UCs na região da Chapada do Araripe, sendo 15 em suas adjacências. Excetuando-se APA da Chapada do Araripe, que possui abrangência regional, o estado do Ceará possui 14 UCs, estrategicamente localizadas em zonas mais úmidas. No total, a área protegida é de 1.012.468,16 ha, considerando a sobreposição de áreas entre a Floresta Nacional do Araripe – APODI e a APA da Chapada do Araripe. Desse total, apenas 1,51% da área (15557,99 ha) é regulamentada na forma de proteção integral, onde os mosaicos de vegetação úmida ao norte da região do Araripe foram mais priorizados do que os mosaicos com vegetação semiárida ao sul. Sobre este aspecto, ressalta-se que a maioria das UCs não possuíam plano de manejo e quando existiam eram considerados antigos ou inutilizáveis como instrumento de conservação.

As políticas públicas de fiscalização presentes são falhas e pouco eficazes, dada a grande demanda territorial da APA da Chapada do Araripe. Variadas formas de distúrbios antropogênicos ocorrem de maneira difusa, são operados em pequena escala espacial e, além disso, são de difícil detecção por imagens de satélites. De acordo com dados apurados no portal ICMBio (2018), foram relatadas apenas 12 (doze) autuações oriundas de fiscalizações intensivas em todo o território da APA, no período de 2010 a 2018. Dentre as infrações mais graves, constataram-se o corte para a extração de madeira de 44,5 ha, no município de Exu – PE, em 2012.

No estado de Pernambuco, a região do Araripe requer uma atenção emergencial, devido à intensidade das atividades da agropecuária e mineração (exploração das jazidas de gipsita), principais fontes de impactos na cobertura do solo. Estima-se que esses impactos estão na ordem de 412,38 km², no município de Araripina, considerado um dos mais impactados da região (SÁ et al., 2011). A melhor distribuição das áreas de preservação, a instalação de experimentos ecológicos na região e de medidas de fiscalização mais efetivas assumem caráter indispensável diante da importância regional que a Chapada do Araripe fornece para conservação da biodiversidade regional.

REFERÊNCIAS

- ALCOFORADO-FILHO, F. G.; SAMPAIO, E. V. S. B.; RODAL, M. J. N. Florística e fitossociologia de um remanescente de vegetação caducifolia espinhosa arbórea em Caruaru, Pernambuco. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v.17, n. 2, p. 287-303, 2003.
- ALI, A. et al. Climatic water availability is the main limiting factor of biotic attributes across large-scale elevational gradients in tropical forests. **Science of The Total Environment**, Amsterdã, v. 647, n.10, p.1211-1221, 2018.
- ANDERSON-TEIXEIRA, K. J. et al. Altered dynamics of forest recovery under a changing climate. **Global Change Biology**, Oxford, v. 19, n. 7, p. 2001-2021, 2013.
- ANDRADE-LIMA, D. The caatingas dominium. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 4 p. 149-163. 1981.
- APAZA-QUEVEDO, A. A. et al. Elevation, topography, and edge effects drive functional composition of woody plant species in tropical montane forests. **Biotropica**, Washington, v. 47, n. 4, p. 449-458, 2015.
- ARAÚJO, F. S.; COSTA, R. C. D.; LIMA, J. R. et al. Floristics and life-forms along a topographic gradient, central-western Ceará, Brazil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 62, n. 2, p. 341-366, 2011.
- ARAÚJO, F. S.; MARTINS, F. R.; SHEPHERD, G. J. Variações estruturais e florísticas do carrasco no planalto da Ibiapaba, estado do Ceará. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 59, n. 4, p. 663-678, 1999.
- ARAÚJO, F. S.; RODAL, M. J. N.; BARBOSA, M. R. V. **Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação**. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, 2005. 446p.
- ARNAN, XAVIER et al. Increased anthropogenic disturbance and aridity reduce phylogenetic and functional diversity of ant communities in Caatinga dry forest. **Science of the Total Environment**, Amsterdã, v. 631, p. 429-438, 2018.
- ASSINE, M. L. Análise estratigráfica da bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, Curitiba, v.22, n. 3, p. 289-300, 1992.
- BADGLEY, C. et al. Biodiversity and topographic complexity: modern and geohistorical perspectives. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdã, v. 32, n. 3, p. 211-226, 2017.
- BAGOUSSE-PINGUET, Y. L. B. et a. Testing the environmental filtering concept in global drylands. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 105, n. 4, p. 1058-1069, 2017.
- BANDA, K. et al. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. **Science**, EUA, v. 353, n. 6306, p. 1383-1387, 2016.
- BARBOSA, M. R. V.; AGRA, M. F.; SAMPAIO, E. V. S. B.; CUNHA, J. P.; ANDRADE, L. A. Diversidade florística da Mata do Pau-Ferro, Areia, Paraíba. In: PÔRTO, K.C.; CABRAL, J. J. P.; TABARELLI, M. (Eds.). **Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história**

natural, ecologia e conservação. Brasília – DF, Ministério do Meio Ambiente – MMA, Série Biodiversidade 9, p.111-122, 2004.

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

BELLO, F. et al. The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 21, n. 5, p. 992-1000, 2010.

BELLO, F; et al. Evidence for scale-and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 101, n. 5, p. 1237-1244, 2013b.

CADOTTE, M.; ALBERT, C. H.; WALKER, S. C. The ecology of differences: assessing community assembly with trait and evolutionary distances. **Ecology letters**, Oxford, v. 16, n. 10, p. 1234-1244, 2013.

CARVALHO, I. S.; MELO, J. H. G. **Bacias interiores do Nordeste.** In: HASUI, Y.; CARNEIRO, C.D. R.; ALMEIDA, F. F. M.; BARTORELLI, A. (Eds.) Geologia do Brasil, Beca, São Paulo, 2012, p. 502-509.

CASANOVA, F.; PLA, L.; RIENZO, J. A. D.; DÍAZ, S. F. Diversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, Reino Unido, v. 2, n. 3, p. 233-237, 2011.

CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 31, p. 343-66, 2000.

CNUC. Cadastro Nacional de Unidades de Conservação. Disponível em: <<http://sistemas.mma.gov.br/cnuc/>> Acesso em 21 de out. de 2018.

CORNWELL, W. K.; ACKERLY, D. D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. **Ecological Monographs**, Lawrence, v.79, n. 1, p. 109-126, 2009.

CORNWELL, W. K.; SCHWILK, D. W.; ACKERLY, D. D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. **Ecology**, Australia, v. 87, n. 6, p.1465-1471, 2006.

DEXTER, K. G. et al. Inserting tropical dry forests into the discussion on biome transitions in the tropics. **Frontiers in Ecology and Evolution**, Reino Unido, v. 6, p. 104, 2018.

DUFOUR, A. et al. Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: effects of variability and spatial configuration. **Ecography**, Copenhagen, v. 29, n. 4, p. 573-584, 2006.

EMBRAPA, E. B. D. P. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Sistema brasileiro de classificação de solos.** Rio de Janeiro, Embrapa Solos. 2006.

FERRAZ, E. M. N.; RODAL, M. J. N.; SAMPAIO, E. V. S. B. Physiognomy and structure of vegetation along an altitudinal gradient in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Phytocoenologia**, Berlin, v. 33, p. 71-92, 2003.

GARNIER, E. et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology**, Austrália, v. 85, n. 9, p. 2630-2637, 2004.

GRAY, M. **Geodiversity: valuing and conserving abiotic nature**. Chichester, UK: Wiley, 2004. 434 p.

GROSS, N. et al., Uncovering multiscale effects of aridity and biotic interactions on the functional structure of Mediterranean shrublands. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 101, n. 3, p. 637-649, 2013.

GUO, Q. et al. Asymmetric competition for light varies across functional groups. **Journal of Plant Ecology**, Oxford, v.10, n.1, p.74-80, 2017.

HOCKINGS, M. et al. **Evaluating Effectiveness: A framework for assessing management effectiveness of protected areas**. 2. ed. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN, 2006.

HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. Cold spring harbor symp. **Quantitative Biology**, New York, v. 22, p. 425-427, 1957.

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Manuais técnicos em geociências: manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro: IBGE, 2012.

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Manuais técnicos em geociências: manual técnico de geomorfologia**. Rio de Janeiro: IBGE, 2009.

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Mapa de biomas do Brasil: primeira aproximação**. Rio de Janeiro: IBGE, 2004.

ICMBio/MMA. Unidades de Conservação – Caatinga. Disponível em: <<http://www.icmbio.gov.br/portal/unidadesdeconservacao/biomasbrasileiros/caatinga/unidade-s-de-conservacao-caatinga/>> Acesso em 22 de out. de 2018.

KOCH, R.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; KLEINSCHMIT, 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**, Amsterdã, v. 35, p.24-39, 2017.

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

LEBRIJA-TREJOS, E. L. et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. **Ecology**, New York, v. 91, n. 2, p. 386-398, 2010.

LEPŠ J., BELLO F., LAVOREL S. BERMAN S. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. **Preslia**, Praha, v. 78, p. 481–501, 2006.

LIMA, F. F. et al. **Geopark Araripe: histórias da terra, do meio ambiente da cultura**. Crato-CE: Embrapa Semiárido (CPATSA), 2012. 167 p.

LIMA, F. J. **Evolução geomorfológica e reconstrução paleoambiental do setor subúmido do planalto sedimentar do Araripe: um estudo a partir dos depósitos colúviais localizados nos municípios de Crato e Barbalha-Ceará**. 2015. 192f. Tese (Doutorado em Geografia). UFPE, Recife.

LIMA, J. R. et al. Composição florística da floresta estacional decídua montana de Serra das Almas, CE, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, Porto Alegre, v. 23, n.3, p.756-763, 2009.

LIMA, N. E. et al. Caracterização e história biogeográfica dos ecossistemas secos neotropicais. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 69, n. 4, p. 2209-2222, 2018.

LOPES, S. F.; RAMOS, M. B.; ALMEIDA, R. G. The role of mountains as refugia for biodiversity in Brazilian Caatinga: conservationist implications. **Tropical Conservation Science**, Países Baixos, v.10, n. 1, p.1-12, 2017.

MARKESTEIJN, L.; POORTER, L. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 97, p. 311-325, 2009.

MARQUES, F. A. et al. **Solos do Nordeste**. Recife: Embrapa Solos, 2014, p. 8.

MASON, N. W. H. et al. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v.24, n. 5, p.794-806, 2012.

MASON, N. W. H. et al. Functional richness, functional evenness and functional divergence : the primary components of functional diversity. **Oikos**, Buenos Aires, v. 111, n. 1, p. 112-118, 2005.

MASON, N. W.; MACGILLIVRAY, K.; STEEL, J. B.; WILSON, J. B. An index of functional diversity. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v.14, p. 571-578, 2003.

MMA. Ministério do Meio Ambiente. **Região do Araripe-Pernambuco: Diagnóstico florestal/Secretaria de Ciência, Tecnologia e Meio Ambiente**. Brasília: Ministério de Meio Ambiente, 2007, p.79.

MORO M. F. et al. A catalogue of the vascular plants of the Caatinga phytogeographical domain: A synthesis of floristic and phytosociological surveys. **Phytotaxa**, v. 160, n.1, p. 01-118. 2014.

MORO, M. F. et al. The role of edaphic environment and climate in structuring phylogenetic pattern in seasonally dry tropical plant communities. **Plos One**, California, s/v., p. 1-18, 2015.

MORO, M. F.; LUGHADHA, E. N.; ARAÚJO, F. S.; MARTINS, F. R. A Phytogeographical metaanalysis of the semiarid Caatinga domain in Brazil. **The Botanical Review**, New York, v. 82, n. 2, p 91-148, 2016.

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

MOUCHET, M. et al. Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. **Oikos**, Buenos Aires, v. 117, n. 5, p. 794-800, 2008.

MOUILLOT, D. et al. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. **Oecologia**, Berlin, v. 142, n. 3, p. 353-359, 2005.

MOURA, F. B. P.; SAMPAIO, E. V. S. B. Flora lenhosa de uma mata serrana semidecídua em Jataúba, Pernambuco. **Revista Nordestina de Biologia**, João Pessoa, v. 15, n. 1, p. 77-89, 2001.

MURPHY, P. G.; LUGO, A. E. **Ecology of tropical dry forest**. Annual review of ecology and systematics, v. 17, n. 1, p. 67-88, 1986.

MURPHY, P. G.; LUGO, A. E. Dry forest of Central America and the Caribbean. In S. H. Bullock, H. A. Mooney; E. Medina (Eds.), **seasonally dry tropical forests**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1995. 9-34.

NEVES, S. P. S. et al. What are the most important factors determining different vegetation types in the Chapada Diamantina, Brazil? **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos-SP, v. 76, n. 2, p. 315-333, 2016.

OLIVEIRA, G. C. et al. Climate and soils at the Brazilian semiarid and the forest-Caatinga problem: new insights and implications for conservation. **Environmental Research Letters**, Tokyo, v. 14, n. 10, p. 104007, 2019.

OLIVEIRA, G. F. et al. Are conservation units in the Caatinga biome, Brazil, efficient in the protection of biodiversity? An analysis based on the drosophilid fauna. **Journal for Nature Conservation**, Amsterdã, v.34, n., p. 145-150, 2016.

PAUSAS, J. G.; VERDÚ, M. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. **BioScience**, v. 60, p. 614-625, 2010.

PAVOINE, S.; BONSALE, M. B. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 86, p. 792-812, 2011.

PAVOINE, S.; DUFOUR, A.; CHESSEL, D. From dissimilarities among species to dissimilarities among communities: a double principal coordinate analysis. **Journal of Theoretical Biology**, Londres, v. 228, n. 4, p. 523-537, 2004.

PENNINGTON, R. T.; LEHMANN, C. E. R.; ROWLAND, L. M. Tropical savannas and dry forests. **Current Biology**, Londres, v. 28, n. 9, p. R541-R545, 2018.

PENNINGTON, R. T.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 27, n. 2, p. 261-273, 2000.

PEREIRA, E. N.; TELES, M. J. L.; SANTOS, E. M. Herpetofauna em remanescente de Caatinga no Sertão de Pernambuco, Brasil. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão**, Campo Grande, v.37, n. 1, p. 29-43, 2015.

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

PLA, L. et al. Functional diversity indices. In: PLA, L.; CASANOVES, F.; DI RIENZO, J. (Eds.). **Quantifying functional biodiversity**. Nova Iorque: Springer. 2012. p. 27-51. Praha, v.78, p. 481-501.

POKORNY, M. L. et al., Plant Functional Group Diversity as a Mechanism for Invasion Resistance. **Restoration Ecology**, Malden, v. 13, n. 3, p. 448-459, 2005.

PORTILLO-QUINTERO, C. A.; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. A. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. **Biological Conservation**, Oxford, v.143, n. 1, p. 144-155, 2010.

PRADO, D. E. As caatingas da América do Sul. In: LEAL, I.R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Eds.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária - UFRPE, p. 337-365. 2003.

PUNCHI-MANAGE, R. et al. Effect of spatial processes and topography on structuring species assemblages in a Sri Lankan dipterocarp forest. **Ecology**, Washington, v.95, n.2, p.376-386, 2014.

QUEIROZ, L. P The Brazilian Caatinga: phytogeographical patterns inferred from distribution data of the Leguminosae. In: PENNINGTON, R. T.; RATTER, J. A (Eds.). **Neotropical savannas and seasonally dry forests plant diversity, biogeography, and conservation**. Boca Raton: Taylor & Francis, 2006. p. 121-157.

RAO, C. R. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. **Theoretical population biology**, New York, v. 21, n. 1, p. 24-43, 1982.

RAYMUNDO, D. et al. Shifting species and functional diversity due to abrupt changes in water availability in tropical dry forests. **Journal of Ecology**, Oxford, n. s/n, p. 1-12, 2018.

R DEVELOPMENT CORE TEAM (R): A Language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria: 2020.

RIBEIRO, E. M. S. et al. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal Applied Ecology**, Londres, v. 52, n. 3, p. 611-620, 2015.

RIBEIRO, E. M. S. et al. Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. **Ecology**, Washington, v.97, n. 6, p. 1583-1592, 2016.

RICOTTA, C.; SZEIDL, L. Diversity partitioning of Rao's quadratic entropy. **Theoretical Population Biology**, New York, v. 76, n. 4, p. 299-302, 2009.

RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. **Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives**. Chicago: University of Chicago Press. 1993, 414p.

RUGGIERO, P. G. C. et al. Relação entre solo, vegetação e topografia em área de cerrado (Parque Estadual de Vassununga, SP): como se expressa em mapeamentos? **Acta Botanica Brasilica**, Belo Horizonte, v. 20, n. 2, p. 383-394, 2006.

SÁ, I. I. S. et al. Avaliação da degradação ambiental na região do Araripe pernambucano utilizando técnicas de sensoriamento remoto. **Revista Brasileira de Geografia Física**, Recife, v. 6, p. 1292-1314, 2011.

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**, Brasília: Serviço Florestal Brasileiro, 2010. 48 p.

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

SANDERS, N. J.; MOSS, J.; WAGNER, D. Patterns of ants species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. **Global Ecology Biogeography**, New York, v. 12, p. 93-102, 2003.

SANTOS, J. N. B. et al. Diversity and structure of the arbor component in ravine and flat land environmental conditions: A case study in tropical rainforest, Brazil. **Journal of Agriculture and Ecology Research International**, Índia, v.15, n. 2, p. 1-18, 2018.

SANTOS, J. N. B. et al. Diversity and structure of adult and regenerating arbor component in forest 'submontana', Paraíba-Brazil. **Journal of Experimental Agriculture International**, Índia, p. 1-14, 2018.

SARAIVA, D. D. et al. How effective are protected areas in conserving tree taxonomic and phylogenetic diversity in subtropical Brazilian Atlantic Forests? **Journal for Nature Conservation**, Amsterdã, v. 42, p. 28-35, 2018.

SCHULZ, C. et al. Land change and loss of landscape diversity at the Caatinga phytogeographical domain - Analysis of pattern-process relationships with MODIS land cover products (2001–2012). **Journal of Arid Environments**, Londres, v.136, p. 54-74, 2017.

SHAOLIN, P. et al. Special ecological effects of ravines in Danxia Landform, China. **Acta Ecologica Sinica**, Pequim, v.28, n.7, p. 2947-2953, 2008.

SILVA, C. A.; SOUZA, A. F. Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. **Plos One**, Califórnia, v. 13, n. 4, p. 01-22, 2018.

SILVA, F. K. G. et al. Patterns of species richness and conservation in the Caatinga along elevational gradients in a semiarid ecosystem. **Journal of Arid Environments**, Londres, v. 110, p. 47-52, 2014.

SILVA, R. A.; SANTOS, A. M. M.; TABARELLI, M. Riqueza e diversidade de plantas lenhosas em cinco unidades de paisagem da Caatinga. In: LEAL, I.R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Eds.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária - UFRPE, p. 337-365. 2003.

SPASOJEVIC, M. J. et al. Functional diversity supports the physiological tolerance hypothesis for plant species richness along climatic gradients. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 102, n. 2, p. 447-455, 2014.

SPASOJEVIC, M. J.; SUDING, K. N. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 100, p. 652–661, 2012.

SWENSON, N. G.; ANGLADA-CORDERO, P.; BARONE, J. A. Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. **Royal Society Publishing**, v. 278, p. 877–884. 2011.

TABARELLI, M.; SANTOS, A. M. M. Uma breve descrição sobre a história natural dos brejos nordestinos. In: PÔRTO, K. C.; CABRAL, J. J. P.; TABARELLI, M. (Eds.). **Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação**. Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente – MMA, 2004. p.17-24.

TEIXEIRA, M. C. et al. Faciologia orgânica da formação Romualdo (Grupo Santana, Cratáceo Inferior da Bacia do Araripe): Caracterização orgânica sedimentar e interpretação paleoambiental. **Revista do Instituto de Geociências – USP**, São Paulo, v. 17, n. 4, p. 11-44, 2017.

TILMAN, D. **Functional diversity**. In: LEVIN, S. A. (Eds.). *Encyclopedia of biodiversity*, Academic Press. 2001 p.120.

VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. **The Quarterly Review of Biology**, Chicago, v. 85, n. 2, p. 183-206, 2010.

VELLOSO, A. L.; E. V. S. B.; SAMPAIO, F. G.; PAREYN, C. **Ecorregiões propostos para o bioma da Caatinga**. Instituto de Conservação Ambiental. The Nature Conservancy do Brasil. Associação Plantas do Nordeste, Recife, 2002, p. 80.

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

WALKER, B.; KINZIG, A.; LANGRIDGE, J. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. **Ecosystems**, New York, v. 2, n. 2, p. 95–113, 1999.

WEBB, C. O. et al. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 2, n. 33, p.475-505, 2002.

YASUHIRO, K.; HIROFUMI, M.; KIKUZAWA, K. Effects of topographic heterogeneity on tree species richness and stand dynamics in a subtropical forest in Okinawa Island, southern Japan. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 92, n. 2, p. 230-240, 2004.

ZHU, Z. X. et al. Tree abundance, richness, and phylogenetic diversity along an elevation gradient in the tropical forest of Diaoluo Mountain in Hainan, China. **Acta Oecologica**, Paris, v. 101, p. 103481, 2019.

CAPÍTULO I

**GRADIENTE TOPOGRÁFICO E ASPECTOS EDAFOCLIMÁTICOS:
DIVERSIDADE TAXONÔMICA DE ESPÉCIES ARBÓREA-ARBUSTIVAS NA
CAATINGA**

RESUMO

A heterogeneidade climática e edáfica associada às mudanças de relevo na Caatinga são causas centrais da mudança da riqueza de espécies vegetais. No entanto, ainda não está claro como esses impulsionadores interagem para atuar sobre diferentes níveis de diversidade em regiões topográficas complexas. Diferentes componentes da diversidade taxonômica de espécies arbórea-arbustivas foram estudados ao longo de um gradiente topográfico, associado às mudanças de elevação no planalto sedimentar da Chapada Araripe. Calcularam-se os componentes da diversidade com base nos números de Hill (q = riqueza, Shannon e Simpson) e amostraram-se diferentes fatores ambientais que incluíram a topografia, clima, solo e elementos estruturais da vegetação de nove comunidades de espécies arbóreo-arbustivas, distribuídas em três diferentes níveis do gradiente topográfico: depressão periférica, encosta e planalto sedimentar. Nessa abordagem foram relacionados a provável mudança da diversidade de espécies com diferentes conjuntos de fatores ambientais e dados estruturais da vegetação (e.g., biomassa, heterogeneidade da altura das árvores e densidade da vegetação) para estudar suas relações. A diversidade de espécies na região variou de acordo com o gradiente topográfico pela a ordem de elevação: planalto sedimentar, encosta e depressão periférica. Isto é, a diversidade taxonômica foi maior no planalto sedimentar do que na encosta e depressão periférica, considerando todos os níveis de diversidade (riqueza, Shannon e Simpson). A depressão periférica e encosta não diferiram em relação à riqueza e diversidade de Shannon, mas o número efetivo de espécies dominantes (Simpson) foi menor na depressão periférica. A heterogeneidade das condições edáficas e climáticas foram essencialmente explicadas pela mudança de elevação na região do Araripe. Além do que, os locais com maiores elevações na depressão periférica foram associados à maior disponibilidade de água, vegetação mais densa, maior aporte de biomassa e diversidade. Na encosta, os locais mais elevados estiveram relacionados à acidez por Al, menor densidade da vegetação, com pouco acréscimo na diversidade de espécies. No planalto, as áreas mais elevadas estiveram associadas à maior disponibilidade de água, maiores teores de matéria orgânica, maior densidade da vegetação e aumento da diversidade. A diversidade de espécies na região também coincidiu com picos de biomassa arbórea, heterogeneidade da altura das árvores e, por vezes, com a densidade da vegetação. Os principais conjuntos de fatores ambientais responsáveis por explicar a riqueza de espécies foram atribuídos a resultados de efeitos de dois conjuntos de variáveis ambientais ‘climático-edáfico’, que juntas explicaram 44,60%.

Palavras-chave: Gradiente de diversidade, topografia, floresta tropical sazonalmente seca.

ABSTRACT

The climatic and edaphic heterogeneity associated with changes in relief in the Caatinga are central causes of the change in the richness of plant species. However, we still do not clearly understand how these drivers interact to act on different levels of diversity in complex topographic regions. The components of diversity were calculated based on the Hill numbers (q = richness, Shannon and Simpson) and different environmental factors were sampled which included the topography, climate, soil and structural elements of the vegetation of nine communities of tree-shrub species, distributed in three different levels of the topographic gradient: peripheral depression, slope and sedimentary plateau. In this approach, the probable change in species diversity with different sets of environmental factors and structural vegetation data (e.g., biomass, heterogeneous tree height and vegetation density) was related to study their relationships. The diversity of species in the region varied according to the topographic gradient in the order of elevation: sedimentary plateau, slope and peripheral depression. Taxonomic diversity was greater in the sedimentary plateau than in the hillside and peripheral depression, considering all levels of diversity (richness, Shannon and Simpson). Peripheral depression and hillside did not differ in relation to Shannon's richness and diversity, but the effective number of dominant species (Simpson) was lower in peripheral depression. The heterogeneity of edaphoclimatic conditions was essentially explained by the change in elevation in the Araripe region. In addition, the locations with the highest elevations in peripheral depression were associated with greater availability of water, denser vegetation, greater supply of biomass and diversity. On the slope, the highest places were related to acidity by Al, lower density of vegetation, with little increase in species diversity. On the plateau, the higher areas were associated with greater availability of water, higher levels of organic matter, higher density of vegetation and increased diversity. The diversity of species in the region also coincided with peaks of tree biomass, heterogeneity in the height of the trees and, sometimes, with the density of vegetation. The main sets of environmental factors responsible for explaining the species richness were attributed to the results of the effects of two sets of 'climatic-edaphic' environmental variables, which together explained 44.60%.

Keywords: Diversity gradient, topography, seasonally dry tropical forest.

1 INTRODUÇÃO

A heterogeneidade climática e edáfica associadas às mudanças de relevo no semiárido brasileiro são causas centrais da modulação da riqueza de espécies vegetais. No entanto, ainda não existe clareza sobre como esses impulsionadores interagem para atuar sobre a diversidade de espécies em regiões topograficamente complexas, além do que, grande parte desses locais precisam ser estudados e existe uma preocupação eminente para compreender os impulsionadores da biodiversidade e subsidiar o planejamento para ações de conservação. Paralelo a isso, a crescente perda da vegetação original e a diminuição da biodiversidade em florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS) se tornaram questões de preocupação global (LI et al., 2013; PENNINGTON; LEHMANN; ROWLAND, 2018). No Brasil, apenas 8,81% (72.982 Km²) dessas florestas encontram-se protegidas na forma de unidades de conservação (CNUC, 2018), ressaltando urgência e carência de estudos mediante tal vulnerabilidade.

O domínio fitogeográfico da Caatinga é constituído por mosaicos heterogêneos de vegetação de floresta tropical sazonalmente secas (FTSS), marcada sazonalidade na distribuição das chuvas, resultando em vários meses de seca (MORO et al., 2016). A Caatinga ocupa 11% do território brasileiro com mais de 800.000 Km² (SAMPAIO, 1995). Ao longo desses mosaicos, existem comunidades ricas em espécies de plantas, habitats heterogêneos com climas e solos distintos com muitas espécies endêmicas, ameaçadas e raras. A região da bacia sedimentar da Chapada do Araripe está inserida no complexo ‘Araripe-Ibiapaba’, na Caatinga, considerada uma área de elevada importância biológica para a conservação, sobretudo, devido a suas peculiaridades topográficas (KOCH; ALMEIDA-CORTEZ; KLEINSCHMIT, 2017; SILVA; SOUZA, 2018). Esse complexo desempenha funções indispensáveis para preservação da biodiversidade e equilíbrio do clima regional, o que representa um modelo ideal para compreender como suas características ambientais impulsionam a mudança da biodiversidade.

Os gradientes topográficos, climáticos e bióticos, especialmente os que envolvem a diversidade de espécies, emergem como um campo de estudo na ecologia. São interpretados como o resultado de processos biológicos, históricos e evolutivos que interagem em múltiplas escalas de espaço e tempo (KREFT; JETZ, 2007; MOURA et al., 2016). No entanto, os gradientes ambientais nem sempre afetam a diversidade de espécies de maneira semelhante, a principal razão se dá pela complexidade que envolve mecanismos climáticos e processos bióticos, bem como a sinergia entre estes (RICKLEFS, 2004). Dentre os gradientes climáticos mais estudados, a dinâmica da água-energia tem sido apontada por desempenhar um papel fundamental na explicação de gradientes de diversidade de plantas, uma vez que a

disponibilidade de água e condições ideais de energia são fundamentais para a dinâmica biótica dos organismos (YU et al., 2016).

Mudanças ambientais topográficas e propriedades do solo em florestas tropicais secas têm sido objeto de vários estudos, porém a maior parte destas abordagens concentraram-se em testar apenas o grau de diferenciação entre categorias, envolvendo posições topográficas e, quase sempre, em escalas muito reduzidas (KHOMO et al., 2011; DAS et al., 2015; PULLA et al., 2016). Em escalas mais amplas, essa tarefa se torna mais complexa de ser investigada pelo envolvimento de processos climáticos (e.g., fluxos de massas de ar, precipitação e temperatura) e pela interação com propriedades edáficas (SEIBERT; STENDAHL; SØRENSEN, 2007; ZHOU et al., 2015). Estes fatores são capazes de se relacionar com a hidrologia, transporte e perda de nutrientes e a vegetação, portanto, considerados variáveis que atuam de forma sistemática e difíceis de serem isoladas. Além disso, os fatores edáficos podem ampliar ou modificar a direção de efeitos indiretos da disponibilidade hídrica, como em locais com maiores teores de argila no solo, que, em geral, possuem maior capacidade de reter umidade e aumentar a fertilidade do solo (PULLA et al., 2016).

Os fatores climáticos são reconhecidos por influenciar a riqueza de forma indireta, devido seus efeitos sobre a vegetação (TOLEDO et al., 2012; STEIN; GERSTNER; KREFT, 2014), enquanto os fatores topográficos podem interagir ou se relacionar tanto com o clima quanto com a vegetação, também afetando a riqueza de espécies (RUGGIERO; HAWKINS, 2008). A geomorfologia de serras e planaltos, sobretudo aqueles com maiores elevações, possuem papel fundamental sobre muitas particularidades do clima e componentes edáficos no semiárido brasileiro (e.g., Serra da Ibiapaba e o Planalto da Borborema). A exemplo disso, pode-se mencionar os mecanismos de elevação que atuam por meio de chuvas orográficas e são reconhecidos por influenciar a temperatura e a precipitação (MORO et al., 2016; SILVA; SOUZA, 2018). Dessa forma, a ocorrência de várias espécies de plantas lenhosas ligadas a lugares com maior ou menor disponibilidade hídrica foi uma das primeiras evidências constatadas em ecossistemas naturais da Caatinga (COSTA; ARAÚJO, 2007; SILVA et al., 2014).

Durante décadas, o modo como se realizaram estudos na Caatinga baseavam-se apenas no número absoluto de espécies e nos valores de índices com propriedades insuficientes. Em florestas tropicais secas, isso se torna mais preocupante, devido à carência de informações e à acelerada conversão da vegetação para agricultura e sua notável vulnerabilidade para a desertificação (PENNINGTON; LEHMANN; ROWLAND, 2018). Com essa abordagem, os verdadeiros valores da diversidade são inferiorizados ou acabam sendo subutilizados, uma vez

que metodologias tradicionais são inadequadas e tendenciosas (COLWELL et al., 2012). O uso dos componentes multifacetados de diversidade com base nos números de Hill (qD) é, atualmente, uma das formas mais adequadas de medir a diversidade de espécies, porque retoma os verdadeiros valores de espécies para cada componente de diversidade (CHAO; JOST, 2012; CHAO et al., 2014). Em que, cada componente de diversidade considera um número de espécies que poderia coexistir em uma comunidade com máxima uniformidade a um determinado nível de dominância de indivíduos.

O objetivo do presente trabalho foi estudar a diversidade taxonômica (DT) de espécies arbórea-arbustivas em um conjunto de florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS), associada a um contexto de gradiente topográfico (i.e., depressão, encosta e planalto), avaliando-se o tamanho do efeito e a direção das respostas mediante diferentes fatores ambientais e das mudanças de elevação na região do Araripe. Além disso, foram avaliados a contribuição de cada conjunto abiótico (topografia, clima e solo) e a relação dos componentes estruturais da vegetação sobre processos de diversidade de espécies arbórea-arbustivas. Neste capítulo, foram abordadas as seguintes questões: (i) Qual a relação entre os números efetivos de diversidade (qD) e os diferentes níveis do gradiente topográfico na região do Araripe? (ii) A elevação pode prever as mudanças edáficas e climáticas na região do Araripe? (iii) Quais os principais fatores associados à mudança da diversidade taxonômica de espécies arbórea-arbustivas, considerando cada nível do gradiente topográfico? A hipótese do presente trabalho é que no ambiente do planalto sedimentar (maiores elevações), a diversidade taxonômica é superior devido ao clima mais úmido, ocasionado pelos maiores níveis de precipitação e os menores níveis de aridez. Se as mudanças de elevação estiverem acopladas à variação térmica e à dinâmica na disponibilidade de água, pode-se esperar que a diversidade taxonômica seja associada de forma negativa a ambientes mais áridos. Paralelo a isso, espera-se que a elevação se comporte como um preditor ‘universal’ de propriedades edáficas do solo e fatores climáticos, sendo capaz de explicar maior parte das mudanças de processos ambientais topográficos que condicionam a vegetação na região do Araripe.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 LOCAL DE ESTUDO

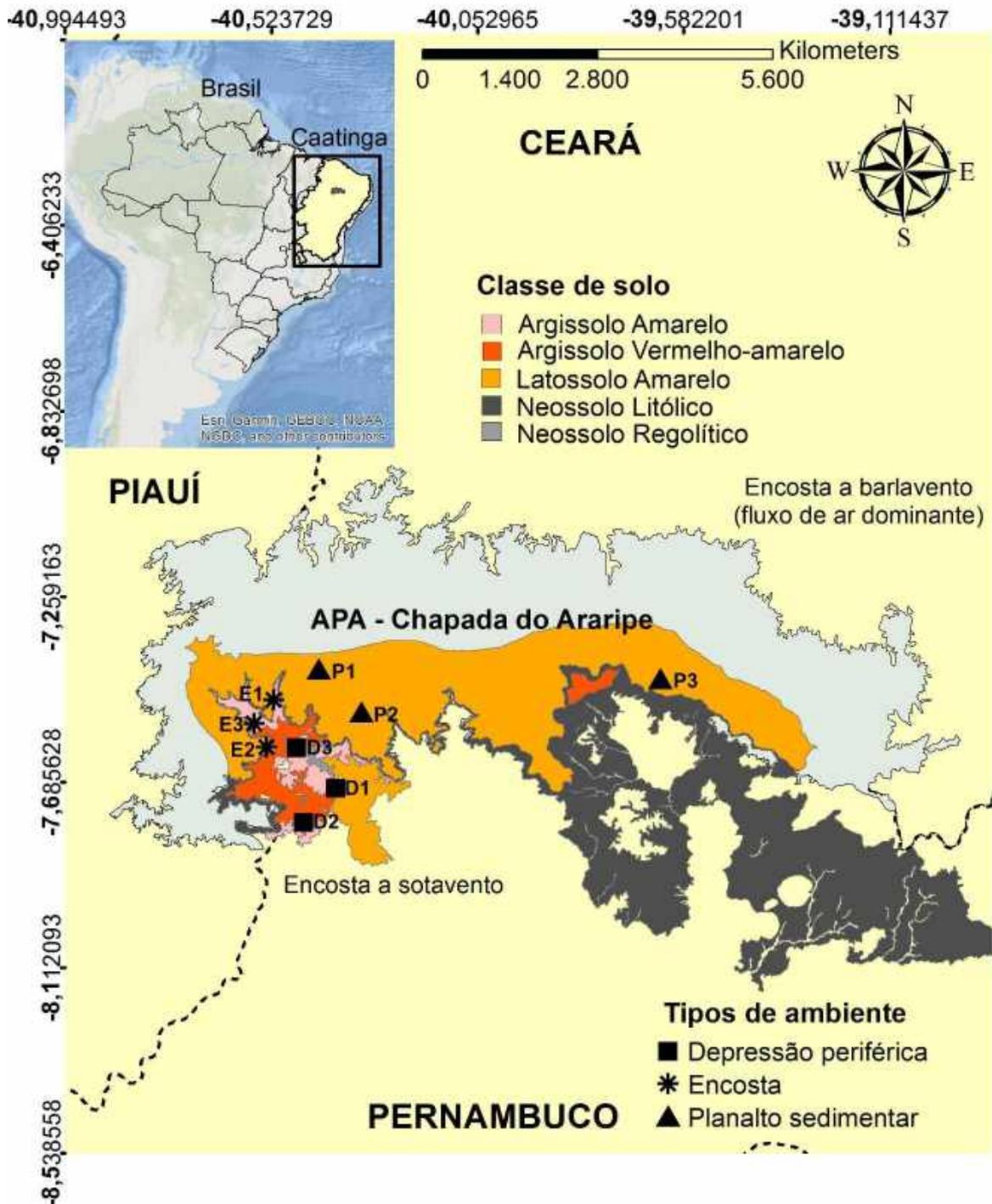
Escolheram-se nove áreas de floresta tropical sazonalmente seca (FTSS) nos municípios de Araripina, Ipubi e Exu, estado de Pernambuco (região do Araripe), compreendendo o interior e adjacências da Área de Proteção Ambiental (APA) da Chapada do Araripe (Decreto s/n de 04 de agosto de 1997). A porção sul da APA da Chapada do Araripe (foco desse trabalho)

corresponde à porção da bacia sedimentar com maiores níveis de aridez devido a sua orientação à sotavento e à incidência indireta das massas de ar oriundas do norte do planalto sedimentar (Figura 1). As comunidades de espécies arbórea-arbustivas amostradas constituem um conjunto de FTSS ligadas às mudanças espaciais do clima e processos geomorfológicos, atribuídos à formação da bacia sedimentar da Chapada do Araripe.

As nove áreas foram classificadas em três níveis do gradiente topográfico com base nas características climáticas e diferentes classes de elevação: (i) depressão periférica – “baixada”, com elevação em torno de 536 m a 607 m; (ii) encosta, com elevação entre 661 m a 707 m; e (iii) planalto sedimentar – “topo”, com elevação em torno de 807 m a 957 m. Três locais de amostragem (áreas: D1–D3) estavam situados dentro da Caatinga com vegetação arbórea até arbustiva; três locais (áreas: E1–E3) dentro da ‘mata seca’ na encosta; dois em área de vegetação arbustiva densa não espinhosa – “carrasco” (área: P1), sendo um transicional com arbórea-arbustiva (área: P2) e outro dentro da vegetação de floresta plúvio-nebular – “mata úmida” (área: P3) (Tabela 1).

A estação das chuvas na região do Araripe concentra-se entre os meses de janeiro a março, sendo bem maiores nas porções mais elevadas do planalto sedimentar (800,24 mm ano⁻¹) do que na depressão (671,42 mm ano⁻¹). A temperatura média anual na depressão periférica foi de 24°C (zona mais baixa); na encosta, foi de 23°C, devido à exposição direta dos ventos; e no planalto, 22°C. As classes de solo nas áreas na depressão periférica foram o Argissolo Vermelho-amarelo (D1 e D2) e Neossolo Regolítico (D3). Na encosta, foi o Neossolo Litólico (S1, S2 e S3); enquanto no planalto sedimentar, foi o Latossolo Amarelo (P1, P2 e P3) (ARAÚJO-FILHO *et al.*, 2000) (Figura 1). O clima em todas as áreas estudadas, de acordo com Köppen-Geiger, foi classificado como Bsh, caracterizado como sendo quente e semiárido (PEEL; FINLAYSON; MCMAHON, 2007).

Figura 1. Localização geográfica das nove áreas de estudo na Área de Proteção Ambiental (APA) da Chapada do Araripe, semiárido do Nordeste, Brasil. As áreas foram destacadas por códigos, cada nível do gradiente topográfico por símbolos e as classes de solo por diferentes cores indicadas na legenda do mapa. A área maior, em cinza no mapa, representa os limites da APA da Chapada do Araripe.



Elaboração: SANTOS (2020).

Tabela 1. Caracterização dos nove locais de amostragem na vegetação de floresta tropical sazonalmente seca, Chapada do Araripe, semiárido do Nordeste, Brasil.

Código	Posição geomorfológica	Tipo de vegetação	Característica da área
D1	Depressão periférica	Caatinga arbórea-arbustiva	± 90 anos, solo franco-argiloso e cursos de água intermitente.
D2		Caatinga arbórea-arbustiva	Vegetação secundária com ± 30 anos, solo franco-arenoso, afloramentos rochosos, cursos de água intermitentes e presença de cactáceas.
D3		Caatinga arbórea-arbustiva	± 90 anos, solo franco-arenoso, próxima de um reservatório de água e cursos de água intermitentes.
E1	Encosta	‘Mata seca’	± 90 anos, solo variando de areia franca a franco-arenoso e terreno pouco inclinado.
E2		‘Mata seca’	± 90 anos, terreno pouco inclinado, solo franco-arenoso e cursos de água intermitentes.
E3		‘Mata seca’	± 90 anos, solo franco arenoso, afloramentos rochosos e terreno inclinado.
P1	Planalto sedimentar	‘Carrasco’	± 90 anos, solo franco-arenoso, terreno plano e exposição a ventos fortes.
P2		‘Carrasco’/arbórea-arbustiva	± 90 anos, solo franco-arenoso, transição estrutural marcante e terreno plano.
P3		‘Mata úmida’	± 90 anos, solo franco-arenoso e escuro, rico em matéria orgânica, terreno plano e próximo de nascentes d’água.

2.2 FATORES BIÓTICOS

2.2.1 Dados de espécies

Obtiveram-se dados de composição e densidade relativa de espécies arbórea-arbustivas de nove áreas de vegetação sem distúrbios severos, como degradação do solo e colapso total da biomassa. Todas essas informações foram constatadas previamente por fotografias aéreas e complementadas por informações de moradores locais. Apenas uma das áreas, localizadas na depressão periférica, foi manejada há aproximadamente 30 anos (Tabela 1). Um total de 180 parcelas de 250 m² (4,5 ha de área total) foram instaladas, sendo 20 parcelas em cada área (20 parcelas x 9 áreas), distribuídas 25 m de distância uma da outra. Em cada nível do gradiente topográfico (depressão, encosta e planalto), foram amostrados três fragmentos (60 parcelas x 3 tipos de ambientes). Todas as espécies encontradas foram marcadas e classificadas de acordo com *Angiosperm Phylogeny Group* (APG IV, 2016), por meio de comparação com as exsiccatas

depositadas no Herbário Sérgio Tavares (HST) da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE). A nomenclatura atual das espécies foi conferida por consultas ao banco de dados do Tropicos.org (*Missouri Botanical Garden* - <http://www.tropicos.org>), sendo a lista florística compilada no Apêndice I (p. 124-128).

2.2.2 Dados estruturais da vegetação

Nesse trabalho todos indivíduos arbóreos e arbustivos com circunferência à altura do peito ≥ 10 cm foram incluídos na amostragem. A heterogeneidade da altura da vegetação foi calculada pelo desvio padrão da altura total das plantas (H.sd). O indicador da biomassa total das espécies arbóreas e arbustivas foi estimado pelas equações de Silva e Sampaio (2008) e Sampaio et al. (2010), propostas para cada um dos conjuntos de espécies. A densidade da vegetação foi estimada pelo *Normalized Difference Vegetation Index* (NDVI), com base em uma série histórica de 2001 a 2019, disponível em *Giovanni The Bridge Between Data and Science* v. 4.30 da *National Aeronautics and Space Administration* (NASA), com uma resolução espacial de 0,05 x 0,05 graus (EARTHDATA, 2019). Utilizou-se o NDVI como um dos parâmetros de estrutura da vegetação por dois motivos: primeiro, porque diz respeito à densidade da vegetação que recobre um determinado local (GILLESPIE, 2005); segundo, porque possui propriedades matemáticas de fácil interpretação, variando de 0 a 1, de modo que valores próximos de 1 são atribuídos à maior densidade da vegetação. Os valores para parcela foram calculados utilizando ‘*Zonal Statistics*’ na ferramenta de análise espacial ‘*Spatial Analyst Tools*’ no ArcGIS 10.2.1 (ESRI, Califórnia, EUA).

2.3 FATORES AMBIENTAIS

2.3.1 Topográficos

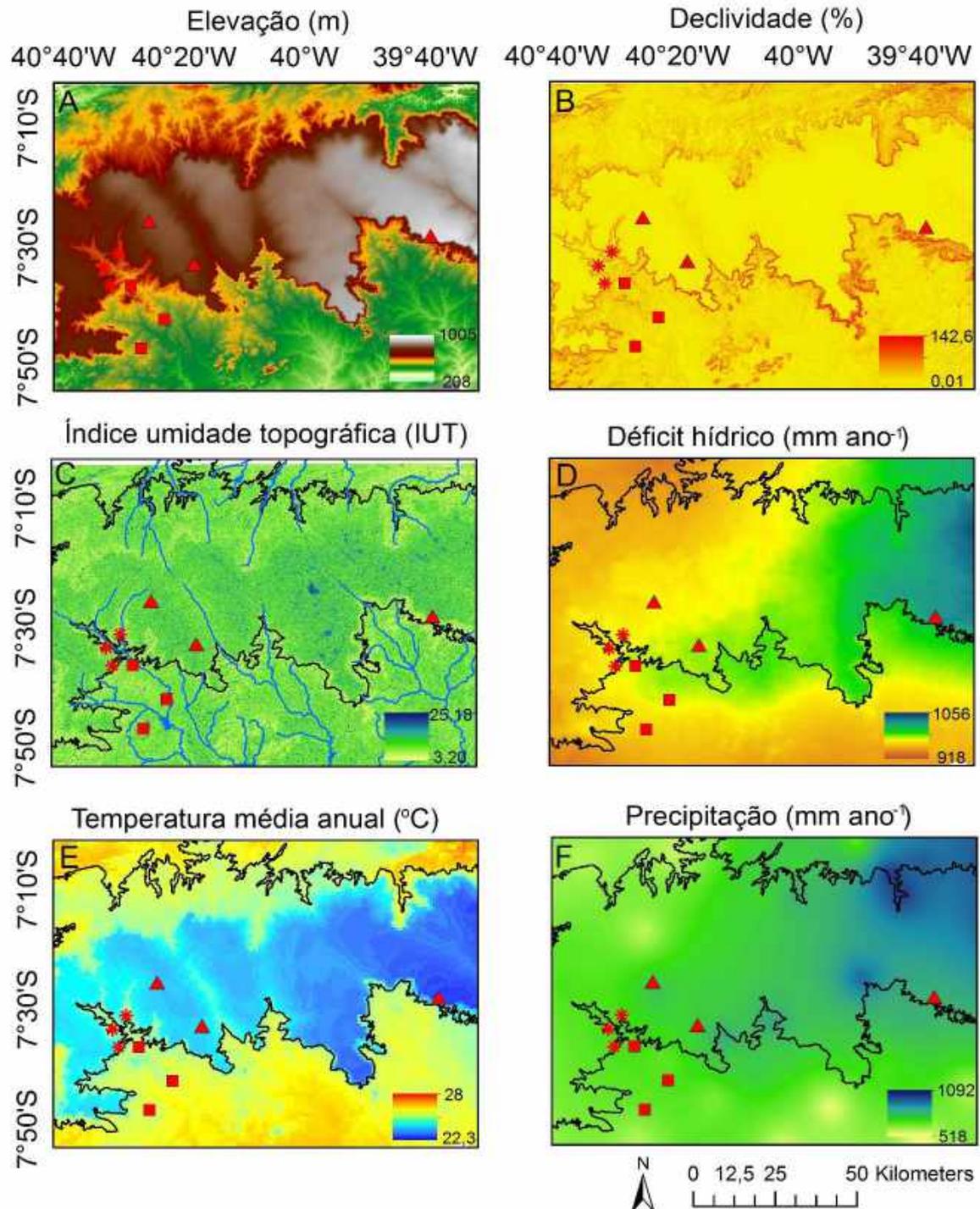
Utilizaram-se um mapa de elevação interpolado pelo modelo *Triangulated Irregular Network* (TIN), com objetivo de caracterizar cada nível do gradiente topográfico e a elevação das nove áreas em que foram amostradas as comunidades de espécies arbórea-arbustivas. O modelo tridimensional de elevação foi elaborado com auxílio do banco de dados da missão *Shuttle Radar Topography Mission* (SRTM), utilizando curvas de níveis de 20 m (Figura 2A). A declividade foi calculada em todas as parcelas pelo ângulo de inclinação (zenital) da superfície do terreno, depois convertida em percentagem (Figura 2B). Em seguida, calculou-se o índice de umidade topográfica (IUT), que representa as zonas do espaço mais propícias à umidade, de modo que, quanto maior o valor do índice, maior será maior a potencialidade do local a umidade do solo (Figura 2C). Os valores de IUT foram derivados a partir dos dados de elevação (TIN) e da declividade.

2.3.2 Climáticos

O déficit hídrico foi calculado pela subtração da evapotranspiração potencial (ETP) e evapotranspiração real (ETR). Os dados de déficit hídrico foram condizentes com o índice global de aridez (IGA), que é calculado pela razão entre a precipitação e a evapotranspiração potencial (ETP), com variação de 918 mm ao ano (aridez mínima: 0,57) na depressão periférica e até 1193 mm ao ano no planalto sedimentar (aridez máxima: 0,39) (Tabela 2) (ARNAN et al., 2018). O déficit hídrico é usado por refletir a influência das dimensões hidrológicas e do solo sobre a regulação de processos ecológicos existentes na vegetação (Figura 2D). As informações climáticas referentes à ETR média anual e IGA foram obtidas por meio do banco de dados *Global Aridity - CGIAR-CSI's* (www.cgiarcsi.community) e extraídas usando mapas com resolução espacial de 30 arco-segundo e média histórica de 1970-2000 no software ArcGIS 10.2.1. A temperatura média anual (°C) foi obtida do banco de dados *Worldclim* (HIJMANS et al., 2005), com resolução de 30 arc-seg e média histórica de 1970-2000 (Figura 2E).

A precipitação média anual foi obtida a partir de 65 estações pluviométricas, distribuídas no interior e adjacências da APA da Chapada do Araripe (Figura 2F). Todas as informações foram obtidas junto ao Sistema de Informações Hidrológicas (HidroWEB) da Agência Nacional de Águas (ANA, 2019). Para eliminar o efeito de borda na interpolação, consideraram-se os limites espaciais correspondentes a 38 municípios da região do Araripe, no interior de três estados do Nordeste brasileiro (Pernambuco, Ceará e Piauí) (Apêndice II; p. 128). Apenas as séries temporais ≥ 15 anos foram utilizadas e informações inconsistentes foram desprezadas antes das análises. O método escolhido para a interpolação dos dados foi o *Inverse Distance Weighting* (IDW), que estima os pontos desconhecidos por interpolação usando a ferramenta *Spatial Analyst Tools* no ArcGIS 10.2.1. Em todos os casos, ou seja, dados topográficos e climáticos, foi extraído o valor médio de cada parcela local usando a ferramenta de análise espacial '*Spatial Analyst Tools*' no ArcGIS 10.2.1.

Figura 2. Mapas espaciais com fatores topográficos e climáticos da região do Araripe, Nordeste, Brasil, sendo: (A) elevação (m); (B) declividade (%); (C) índice de umidade topográfica (IUT); (D) déficit hídrico (mm ano^{-1}); (E) temperatura média anual ($^{\circ}\text{C}$); e (F) precipitação média anual (mm ano^{-1}). Cada nível do gradiente topográfico é representado pelos diferentes símbolos no mapa: (■) depressão periférica, (*) encosta e (▲) planalto sedimentar.



2.3.3 Edáficos

Determinaram-se 13 atributos do solo que correspondem a parâmetros químicos e um físico (Tabela 2). Em cada uma das nove áreas, foram sorteadas 10 parcelas e retiradas três amostras simples a 0-20 cm de profundidade para compor uma amostra composta. Para

minimizar a variação do erro dentro das parcelas, todas as amostras compostas foram misturadas, secas ao ar e peneiradas através de malha de 2 mm. Parte das análises químicas foram realizadas no Laboratório de Solo da Estação Experimental de Cana-de-Açúcar de Carpina (EECAC/UFRPE). Os cátions trocáveis (Al^{3+} , Ca^{2+} , Mg^{2+} e Na^+) foram aferidos pela solução extratora (KCl $1,0 \text{ mol L}^{-1}$) e, ao final, dosados por titulometria. Os teores de fósforo (P) e o potássio (K^+) foram aferidos com Mehlich⁻¹, sendo P dosado por espectrofotometria e K^+ por fotometria de chama. O alumínio trocável (Al^{3+}) foi aferido por meio de acetato de cálcio $0,5 \text{ mol L}^{-1}$ e determinado por titulometria.

O nitrogênio do solo (N) e a matéria orgânica (M.O) foram determinados no Laboratório de Química do Solo da UFRPE. O N foi medido utilizando o método via digestão sulfúrica e determinado por destilação e titulação por meio do método 'Kjeldahl' e convertido em g Kg^{-1} (TEDESCO et al.,1995). Posterior a isso, foram calculados a soma de bases (S.B), a saturação por bases (V%) e a capacidade de troca de cátions (CTC).

A fração de areia total (g Kg^{-1}) foi determinada por meio da massa seca (24 horas a 105°C), após a lavagem e peneiramento em malha padrão de 0,053 mm. Esses procedimentos foram realizados no Laboratório de Física do Solo da UFRPE seguindo os procedimentos da EMBRAPA (2011).

Tabela 2. Médias dos diferentes fatores ambientais: topográficos, climáticos e edáficos e unidades de medida, organizadas para cada um dos nove locais e nível do gradiente topográfico: depressão periférica, encosta e planalto sedimentar, amostrados na vegetação tropical sazonalmente seca, região do Araripe, Nordeste, Brasil.

Fator Ambiental	Depressão			Encosta			Planalto		
	D1	D2	D3	E1	E2	E3	P1	P2	P3
Elevação (m)	546	545	606	667	675	700	840	810	956
Declividade (%)	11,35	4,67	4,10	3,72	16,61	21,78	1,50	3,52	2,46
IUT	9,34	8,81	8,10	8,14	9,03	7,11	9,43	8,49	10,22
Temperatura ($^\circ\text{C}$)	24,24	24,20	24,01	23,61	23,32	23,68	22,57	22,58	21,32
Precipit. (mm ano^{-1})	691,4	671,8	698,1	700,5	694,1	694,0	741,4	742,3	800
Evapot. (mm ano^{-1})	1771,1	1769	1749	1760,6	1734	1749	1743	1695	1646,7
Déficit h. (mm ano^{-1})	1143,6	1193	1131	1151,6	1133	1156	1108	1056	917,4
IA	0,44	0,40	0,44	0,42	0,43	0,42	0,42	0,45	0,57
P (mg dm^3)	4,80	5,70	3,50	4,6	4,00	4,00	1,40	3,70	4,00
pH	5,67	5,92	6,00	4,77	4,97	4,32	4,82	4,95	4,59
K^+ ($\text{cmol}_c \text{ dm}^{-3}$)	0,42	0,49	0,27	0,15	0,23	0,26	0,10	0,12	0,08
Na^+ ($\text{cmol}_c \text{ dm}^{-3}$)	0,06	0,03	0,04	0,03	0,02	0,04	0,02	0,02	0,06
Al^{3+} ($\text{cmol}_c \text{ dm}^{-3}$)	0,05	0,0	0,01	0,24	0,09	0,42	0,18	0,2	1,11
Ca^{3+} ($\text{cmol}_c \text{ dm}^{-3}$)	4,98	5,56	4,22	0,5	1,31	0,93	0,88	0,78	0,17
Mg^{3+} ($\text{cmol}_c \text{ dm}^{-3}$)	1,23	2,02	1,07	0,4	0,57	0,4	0,63	0,33	0,36
$\text{H}^+ \text{ Al}^{3+}$ ($\text{cmol}_c \text{ dm}^{-3}$)	2,35	2,26	1,58	3,41	2,3	5,5	3,51	3,44	8,73
S.B ($\text{cmol}_c \text{ dm}^{-3}$)	6,67	8,13	5,59	1,08	2,13	1,64	1,63	1,25	0,67
CTC ($\text{cmol}_c \text{ dm}^{-3}$)	9,02	10,39	7,17	4,49	4,43	7,14	5,14	4,69	9,40
V (%)	73,61	77,72	78,16	24,46	44,75	23,01	31,42	26,91	8,68
M.O (g Kg^{-1})	10,18	11,53	13,05	4,34	5,34	5,16	2,77	9,23	18,30
Nitrogênio (g Kg^{-1})	1,54	1,25	1,63	0,64	0,78	1,01	0,98	1,18	1,89
Teor de areia (g Kg^{-1})	736,6	535,3	745,3	802,3	691,9	678,0	774,1	790,7	700,1

Em que: IUT = índice de umidade topográfica; Precipit. = precipitação; Evapot. = evapotranspiração; Déficit h. = déficit hídrico; IA = Índice de aridez; P = teor de fósforo; pH = potencial hidrogeniônico; K⁺ = potássio trocável; Na⁺ = sódio trocável; Al³⁺ = alumínio trocável; Ca²⁺ = cálcio trocável; Mg²⁺ = magnésio trocável; H⁺ e Al³⁺ = acidez potencial; S.B = soma de bases; CTC = capacidade de troca de cátions; V = saturação por bases e M.O = matéria orgânica.

2.4 ANÁLISE DOS DADOS

2.4.1 Perfis de diversidade de espécies

As hipóteses de mudança de diversidade de espécies arbórea-arbustivas, bem como as relações entre os números efetivos de diversidade e os diferentes níveis do gradiente topográfico, foram inferidas pela entropia quadrática dos números efetivos de diversidade de Hill (1973). A principal vantagem desse estimador foi a inclusão de três medidas representadas pelos verdadeiros valores de diversidade de espécies, considerando diferentes graus de importância das densidades relativas das espécies para determinar processos ecológicos nas comunidades: riqueza de espécies ($q = 0$), exponencial da diversidade de Shannon ($q = 1$) e o inverso da diversidade de Simpson ($q = 2$) (CHAO et al., 2014). O conceito subjacente a essa classificação é que a diminuição do parâmetro ‘ q ’ é capaz de determinar a diversidade de espécies eventuais (menos comuns), enquanto o aumento de ‘ q ’ seria capaz de determinar a diversidade de grupos de espécies dominantes, podendo ser calculado pela equação:

$$qD = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)} \quad (1)$$

Em que: S = número de espécies; p_i = densidade relativa e q = é o parâmetro que determina a sensibilidade para a densidade relativa das espécies.

Utilizaram-se as funções do pacote “iNEXT” em R (iNterpolation/EXTrapolation) (HSIEH; CHAO, 2016), que fornece uma estrutura hierárquica para calcular e traçar as curvas de amostragem por interpolação e extrapolação baseadas na intensidade de cobertura da amostra. Um método de aleatorização *bootstrap* foi aplicado para obter as variâncias aproximadas para cada componente de diversidade ($q = 0, 1$ e 2) a 95% de probabilidade, que permite inferir as diferenças entre a diversidade e riqueza de espécies. Os mesmos procedimentos foram realizados para calcular o qD em cada uma das áreas. A manipulação dos dados e a vetorização gráfica foi idealizada em ambiente R versão 3.4.0 (DEVELOPMENT CORE TEAM, 2020), com auxílio do *package* ‘ggplot2’ (WICKHAM, 2016).

2.4.2 Modelos Lineares de Efeito Misto (MLEM)

A princípio, para compreender se os níveis de diversidade variavam dentro de cada nível do gradiente topográfico, foram realizadas correlações pelo método de Pearson ($\alpha = 0,05$),

considerando todos os parâmetros de diversidade ($q=0, 1$ e 2) *versus* fatores ambientais e estruturais da vegetação. Após isso, utilizaram-se modelos lineares de efeito misto (MLEM) para quantificar se os relacionamentos dos dados de riqueza de espécies ($q=0$) e dos gradientes ambientais ao longo de todo gradiente topográfico eram consistentes na região.

Nessa segunda etapa se considerou que as áreas onde foram amostrados os dados de riqueza não eram independentes no espaço. Para não ignorar esse fato, foram consideradas as respostas da variação da riqueza em cada um dos ambientes. Nos modelos lineares de efeito misto, consideraram-se a riqueza como variável resposta (Y), os demais fatores ambientais (topográficos, edáficos e climáticos) como variáveis de efeito fixo (X) e os diferentes níveis do gradiente topográfico como efeito aleatório ($\sim 1/Random$). Isso permite explicar se existe associação entre a riqueza de espécies e os diferentes fatores ambientais, após controlar a variação aleatória dentro de cada nível do gradiente (i.e., depressão, encosta e planalto).

A proporção de explicação de cada variável ambiental (X) sobre as respostas da riqueza de espécies (Y) foi medida calculando-se os valores do coeficiente de determinação (R^2) associados aos seus efeitos fixos por meio do package ‘MuMIn’ (BARTON, 2019). O R^2 é uma estatística de resumo que descreve a quantidade de ‘variância explicada’, fornecendo um valor absoluto para indicativo da bondade de ajuste (NAKAGAWA; SCHIELZETH, 2012). Para responder se a elevação seria capaz de prever as mudanças topográficas e edafoclimáticas na região do Araripe, foram ajustados modelos de regressão linear simples considerando a elevação como variável resposta e variáveis topográficas (elevação e IUT) e edafoclimáticas (clima e solo) como variáveis preditores.

2.4.3 Contribuição das variáveis ambientais sobre a riqueza

A fim de determinar o melhor conjunto de preditores na construção de um modelo multivariado – *Redundancy analysis* (RDA), aplicaram-se todos os conjuntos de fatores ambientais abióticos e estruturais da vegetação contra os dados de riqueza. Este procedimento significa descobrir o quanto de cada conjunto ambiental (i.e., topográfico, climático e edáfico) está relacionado com a riqueza de espécies. Os procedimentos para a computação do modelo multivariado incluíram informações de dados ambientais e da riqueza média obtidas nas comunidades. As pressuposições foram estabelecidas para cada eixo de conjunto de dados: (i) o conjunto climático inclui as variações espaciais de temperatura e disponibilidade de água nas condições do clima em nove comunidades de espécies arbórea-arbustivas na bacia sedimentar da Chapada do Araripe; (ii) o conjunto topográfico considera as mudanças de elevação, potencial para saturação de água do solo e declividade; (iii) o conjunto edáfico incorpora a

heterogeneidade de nutrientes, acidez e estrutura física do solo; e (iv) diversidade que inclui o componente de riqueza de espécies ($q = 0$).

Os procedimentos descritos em Borcard, Gillet e Legendre (2012) e Legendre (2008) foram adotados para calcular a variação da riqueza de espécies (Y) que é relacionada às variáveis topográficas (X), climáticas (W) e edáficas (Z). O uso de todas as variáveis ambientais aumenta a multicolinearidade e inflaciona os erros sobre os parâmetros do modelo, resultando em estimativas não confiáveis (LEGENDRE, LEGENDRE, 2012). Para minimizar esse problema, a análise foi realizada apenas com as principais variáveis de cada conjunto (Y, X, W e Z), verificadas por meios dos modelos 'MLEM', excluindo-se todas as variáveis correlacionadas ($P < 0,001$), menos explicativas e com altos valores para o Critério de Akaike (AIC). O déficit hídrico foi correlacionado com IA ($r = 0,9631$; $P < 0,001$) e a evapotranspiração potencial (mm ano^{-1}) ($r = 0,9613$; $P < 0,001$); a acidez potencial ($\text{H}^+ \text{Al}^{3+}$) foi correlacionada com o alumínio trocável (Al^{+3}) ($r = 0,9267$; $P < 0,001$).

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 TOPOGRAFIA E ASPECTOS EDAFOCLIMÁTICOS

A precipitação média anual e a evapotranspiração potencial foram afetadas de forma positiva e negativa, respectivamente, pela elevação regional ($P < 0,001$) (Figura 3A e B). A maior precipitação estava a 957 m de elevação no planalto sedimentar ($800,24 \text{ mm ano}^{-1}$); enquanto na encosta, a precipitação alcançou níveis intermediários; e na depressão periférica valores inferiores. A Chapada do Araripe está condicionada à circulação atmosférica de massas de ar regional que promovem maior distribuição da pluviosidade nas áreas mais elevadas, obedecendo um comportamento linear. A temperatura média anual e o déficit hídrico foram afetados negativamente pela elevação ($R^2 = 0,96$; $P < 0,001$) (Figura 3C e D), mostrando um padrão semelhante com a evapotranspiração. Em geral, os padrões climáticos examinados formam gradientes coesos ao longo de todo o gradiente topográfico, com as áreas menos áridas voltadas para o planalto sedimentar.

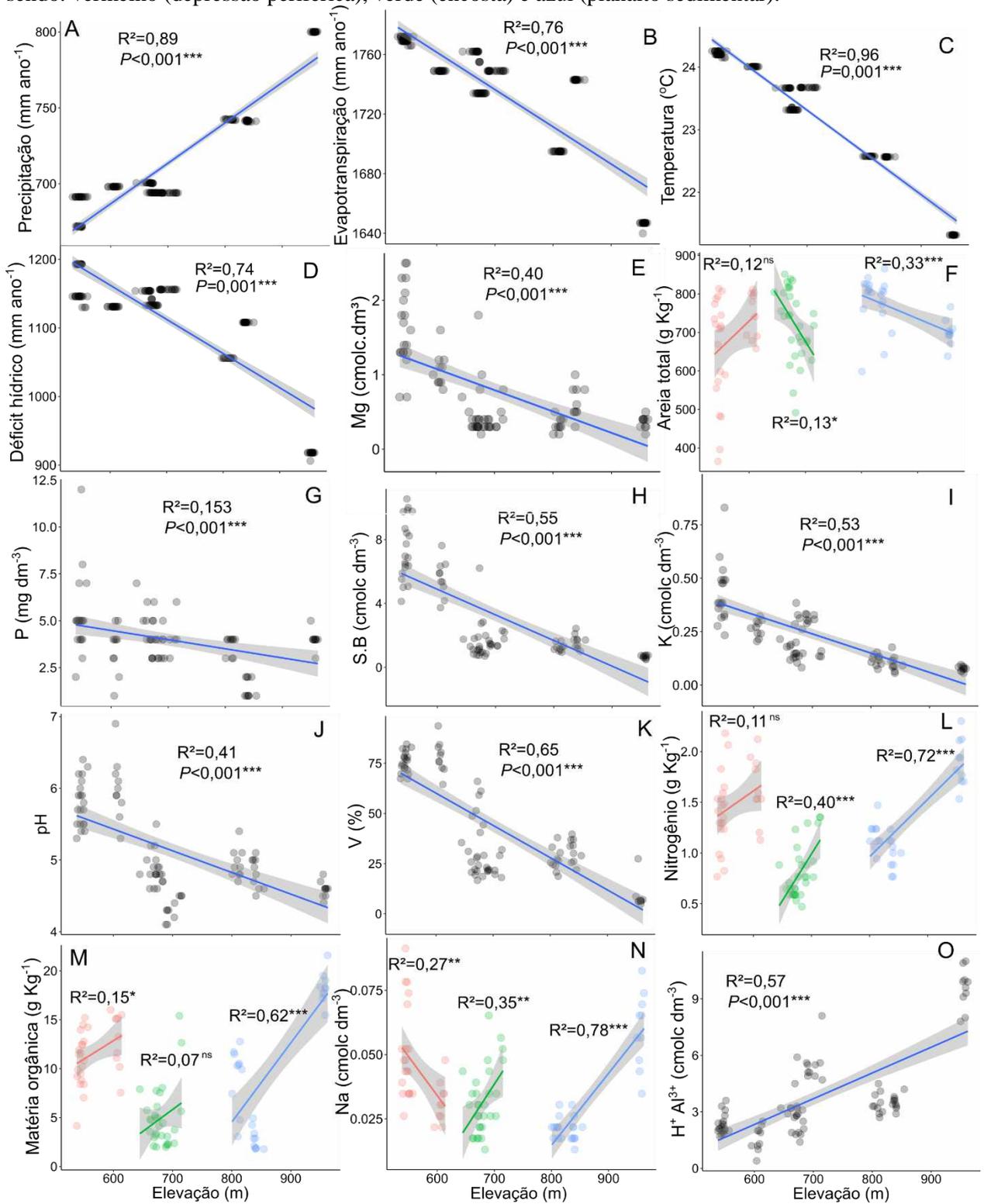
Detectaram-se diferentes direções e tamanhos de efeito sobre como os teores de areia do solo se mantêm com as mudanças da elevação (Figura 3F). O solo da depressão periférica estava associado às partículas mais finas – com menor teor de areia ($\bar{x} = 682,58 \text{ g Kg}^{-1}$). Na encosta e planalto sedimentar, o solo esteve associado às partículas com maiores teores de areia ($\bar{x} = 723,88$ e $754,96 \text{ g Kg}^{-1}$, respectivamente). Considerando o solo como parte integrante da paisagem, é possível estabelecer uma tendência entre processos de formação e aspectos físicos do solo nas diferentes camadas de deposição de sedimentos que compõem a Chapada do

Araripe. Um atenuante ao fato da “encosta” *versus* “planalto” não apresentar diferenças quanto aos teores de areia pode estar relacionado à questão de que os solos mais próximos entre si trocam materiais por meio de processos de transporte, isso poderia explicar algum grau de semelhança nessas posições topográficas (PULLA et al., 2016).

Os principais atributos indicadores da fertilidade do solo (Mg^{+3} , P, S.B, K^+ e V%) foram afetados de maneira negativa pela elevação na região (Figura 3E; G; H, I e K), sugerindo condições edáficas mais relacionadas a solos distróficos ao longo do gradiente de elevação. Para teor de fósforo (P), no entanto, essa tendência foi menos forte em relação aos demais, devido à forte variação ambiental desse macronutriente em algumas parcelas ($R^2 = 0,15$; $P < 0,001$). Aliado a isso, o pH foi maior na depressão periférica e menor no planalto sedimentar, indicando que os solos mais ácidos estavam nas partes mais elevadas (Figura 3J). A acidez potencial ($H^+ Al^{3+}$) foi afetada de forma positiva pela elevação, aumentando dos terrenos menos elevados (depressão) em direção aos mais elevados (planalto) (Figura 3O).

Os cátions trocáveis Ca^{3+} , Mg^{3+} e K^+ são considerados indicadores de fertilidade e da condição atual de nutrientes no solo. Enquanto o alumínio é tóxico para o crescimento das plantas e a matéria orgânica está associada a outros fatores, como disponibilidade de nutrientes, estrutura do solo, infiltração de ar e infiltração e retenção de água (LU et al., 2002). O pH atingiu o pico em elevações menores (amplitude: 4,1 a 6,9), portanto, as áreas mais baixas – depressão periférica, são constituídas de solos com maior disponibilidade de nutrientes para as plantas do que as áreas mais elevadas. A alta evapotranspiração em regiões tropicais secas é reconhecida por limitar o desgaste químico dos solos, além do que, uma maior exposição ao sol pode aumentar as taxas de mineralização e uma maior concentração de cátions de base (RIOTTE et al., 2014; SEIBERT; STENDAHL; SØRENSEN, 2007). Não obstante, os terrenos mais baixos podem apresentar menor capacidade de lixiviação de nutrientes, devido às menores médias de precipitação que costumam enfrentar (DEXTER et al., 2018).

Figura 3. Associações entre a elevação regional e os principais componentes edafoclimáticos. Os valores de P -valor e R^2 foram derivados de modelos lineares de regressão. Quando os resíduos não atenderam o pressuposto da normalidade, regressões para cada nível do gradiente ambiental foram realizadas, sendo: vermelho (depressão periférica), verde (encosta) e azul (planalto sedimentar).



Significado dos códigos: 0 *** = 0,001, ** = 0,01; * = 0,05 e ns = não significativo. Em que: Mg⁺³ = magnésio trocável; P = teor de fósforo; S.B = soma de bases; K⁺ = potássio trocável; V = saturação por bases; Na⁺³ = sódio trocável; e H⁺ Al³⁺ = acidez potencial.

As concentrações de nitrogênio total (N) e matéria orgânica (M.O) foram afetadas positivamente pela elevação, considerando as regressões para cada tipo de ambiente. O tamanho do efeito pela mudança de elevação sobre estes atributos foi diferente ao longo do gradiente topográfico. A matéria orgânica do solo (M.O) apresentou valores maiores na depressão periférica ($\bar{x} = 6,72$) e planalto sedimentar ($\bar{x} = 5,86$) do que na encosta ($\bar{x} = 2,87$) (Figura 3M). O nitrogênio (N) seguiu a mesma tendência: $\bar{x} = 1,48$; 1,35 e 0,81 para a depressão periférica, planalto sedimentar e encosta, respectivamente (Figura 3L). Também se observou que os maiores valores de N e M.O coincidiram com os maiores valores do indicador de biomassa arbórea acima do solo (Biomassa) e da densidade da vegetação (NDVI), sugerindo que o aumento desses nutrientes pode estar influenciando a quantidade de matéria orgânica disponibilizada pela vegetação.

Diferentes proporções de argila no solo podem influenciar o complexo orgânico-argiloso e também a fertilidade do solo (GOBAT et al., 2004) por meio de diferentes processos. Maior parte dos rios da bacia hidrográfica da região tem origem no planalto sedimentar e segue em direção às partes mais baixas na depressão. Assim, os constituintes químicos do solo podem ser transportados, de modo que as posições de menor elevação sejam enriquecidas de íons e matéria orgânica (KHOMO et al., 2011; CAMPOS et al., 2010). Esse transporte é direcionado ao longo do gradiente topográfico por meio de cursos d'água, que distribuem os constituintes da erosão, como os sais solúveis, coloides minerais e matéria orgânica, para as partes mais baixas. Segundo Dubuis et al. (2012), a textura do solo pode afetar negativamente a disponibilidade de constituintes químicos da fertilidade do solo, sobretudo nas áreas da encosta, limitando indiretamente a quantidade de água e oxigênio e nutrientes disponibilizados para as plantas.

3.2 DIVERSIDADE DE ESPÉCIES ARBÓREA-ARBUSTIVAS

Nos levantamentos florísticos, contabilizaram-se 6.987 indivíduos distribuídos em 35 famílias botânicas, 82 gêneros e 153 espécies. Desse total, 16 espécies foram identificadas em nível de gênero, 12, em nível de família e 14, ficaram indeterminadas. As famílias que mais contribuíram para a riqueza de espécies foram: Fabaceae (37 espécies), Myrtaceae (15 espécies), Euphorbiaceae (10 espécies), Rutaceae (sete espécies), Rubiaceae e Salicaceae (seis espécies), correspondendo a 53% da riqueza de espécies na região do Araripe (Apêndice I; p. 124-128). Considerando cada nível do gradiente topográfico, foram amostrados 2.057 indivíduos (1.371 ind.ha⁻¹), 2.533 indivíduos (1.689 ind.ha⁻¹) e 2.397 indivíduos (1.598 ind.ha⁻¹)

¹), para a depressão periférica, encosta e planalto sedimentar, respectivamente. As áreas basais foram estimadas em 7,32; 5,38 e 5,76 m² ha⁻¹, também nessa ordem.

Em relação à distribuição da densidade relativa, a depressão periférica e encosta concentraram a maioria dos valores relativos da densidade de indivíduos em um número menor de espécies, 16 e 13 (DR = 80,70 e 80,77%), enquanto no planalto sedimentar, a densidade de indivíduos foi distribuída de forma mais igualitária em um número maior, cerca de 23 (DR = 80,68%). O número de espécies mudou de acordo com o nível do gradiente topográfico, sobretudo para o planalto sedimentar, com maior número de espécies na região. A partir da depressão periférica – elevações menores (536 – 607 m), com vegetação arbórea-arbustiva (66 espécies); encosta – elevações intermediárias (661 – 707 m), com vegetação denominada ‘mata seca’ (65 espécies); e o planalto sedimentar – elevações maiores (807 – 957 m), com vegetação de “carrasco”, zonas de contato entre “carrasco / arbórea-arbustiva” e ‘mata úmida’ (83 espécies).

A diversidade foi maior no planalto sedimentar considerando todos os níveis de diversidade, isto é, riqueza de espécies, Shannon e Simpson ($q = 0, 1$ e 2). Os números efetivos de espécies foram estimados em 66; 22,12 e 12,23 espécies na depressão periférica; 65; 21,74 e 14,89 espécies na encosta e 83; 34,99 e 23,11 espécies no planalto sedimentar ($q = 0, 1$ e 2 , respectivamente) (Figura 4A, B e C). Os limites de confiança da diversidade estimada para o planalto a 95% de probabilidade não se sobrepuseram ao de nenhum outro nível do gradiente topográfico, sugerindo maior diversidade taxonômica de espécies arbórea-arbustivas para este ambiente.

Não foram constatadas diferenças significativas para a riqueza ($q = 0$) e diversidade de Shannon ($q = 1$), considerando a depressão periférica *versus* encosta (Figura 4A e B). No entanto, à medida que as densidades foram consideradas mais importantes nas medidas de diversidade ($q = 2$), verificou-se que a encosta teve maior diversidade do que a depressão (Figura 4C). Na depressão periférica, as espécies tiveram altos valores de densidade relativa em um número menor de espécies (Figura 4C). As diferenças nos perfis de diversidade, quando $q > 0$, foram construídas para que o parâmetro 'q' determine maior sensibilidade para detectar espécies dominantes. Ressalta-se que, para evitar possíveis efeitos do tamanho da amostra sobre os componentes de diversidade, o tamanho da amostra foi extrapolado para dobro de indivíduos em todos os componentes da diversidade ($q = 0, 1$ e 2) (HSIEH; MA; CHAO, 2016).

As expectativas teóricas para a diversidade de Shannon e Simpson ($q = 1$ e 2), considerando os limites das amostras de referência (vide o gráfico), revelaram eficiência amostral em todos os níveis do gradiente topográfico (Figura 4B e C). Dessa forma, a amostra

padronizada foi de 99,9%; 99,9%; e 99,8% para a curva de intensidade amostral, depressão periférica, encosta e planalto sedimentar, respectivamente. A curva de rarefação é que o aumento esperado quando um indivíduo é adicionado à amostra (CHAO; JOST, 2015). Em outras palavras, é a probabilidade de o próximo indivíduo amostrado ser uma espécie não amostrada. A interpretação gráfica sobre a eficiência relativa da curva de amostragem em muitos casos é mais visível quando $q > 0$, apresentando curvas com menor grau de inclinação (CHAO et al., 2014).

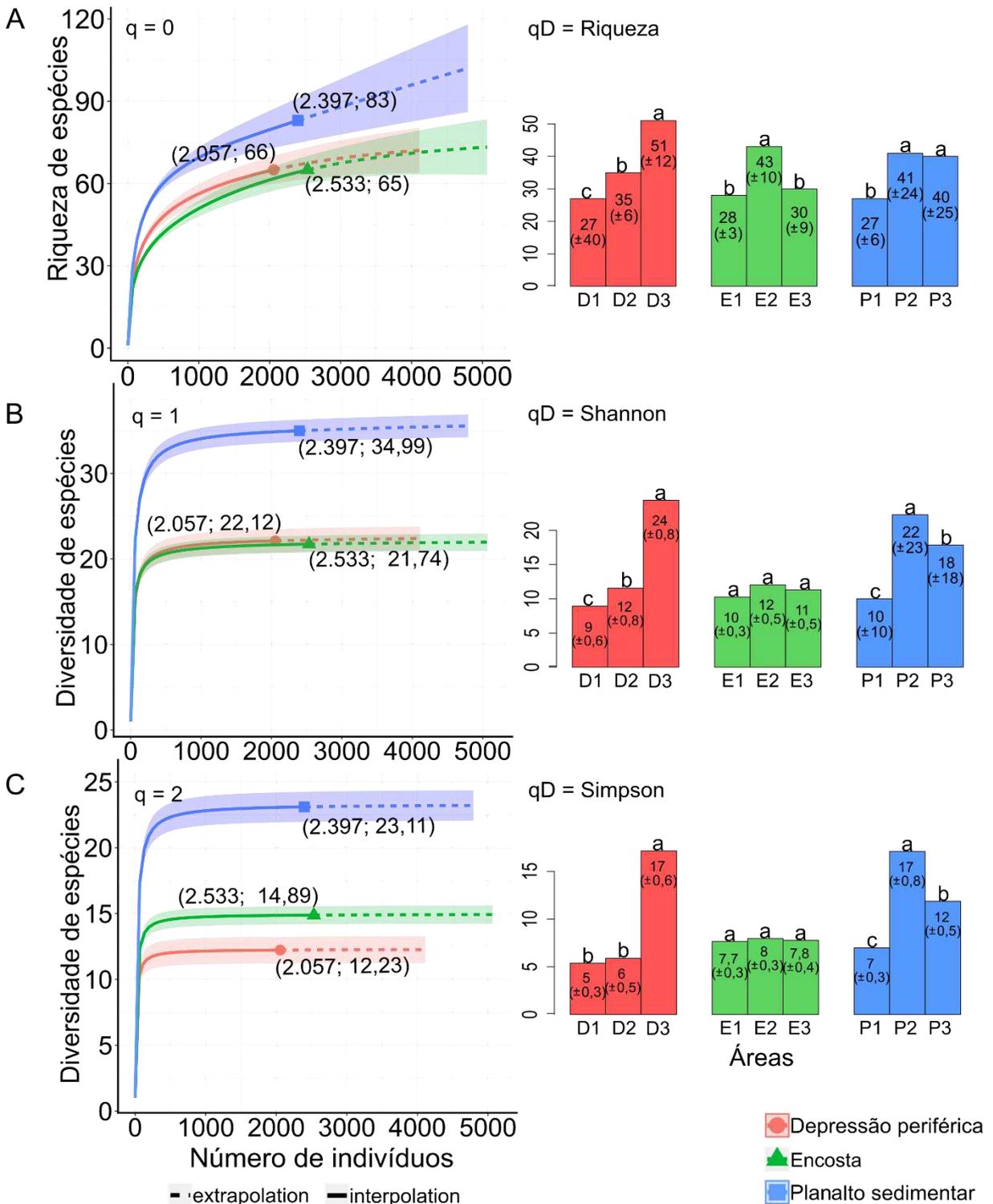
Em relação aos números efetivos de espécies e sua variabilidade por área amostrada na depressão periférica, constatou-se diferenças na riqueza de espécies ($q = 0$) entre todas as áreas na ordem: $D3 > D2 > D1$. Semelhante ao observado para a diversidade de Shannon ($q = 1$), que variou na ordem: $D3 > D2 > D1$. Para a diversidade de Simpson ($q = 2$), foi constatada diferença apenas em D3, que, por sua vez, teve maior diversidade ($D3 > D2 = D1$) (Figura 4A).

Na encosta, considerando a riqueza de espécies ($q = 0$), não foi constatada diferença entre E1 e E3, sendo: $E2 > E1 = E3$. Considerando a diversidade de Shannon ($q = 1$), não foram constatadas diferenças entre as áreas ($E1 = E2 = E3$). Este padrão se manteve para a diversidade de Simpson ($q = 2$), que também não revelaram diferenças ($E1 = E2 = E3$) (Figura 4B).

No planalto sedimentar, considerando a riqueza de espécies ($q = 0$), não foram verificadas diferenças entre P2 e P3, mas P1 diferiu das demais, apresentando a menor diversidade entre estas áreas. A diversidade de Shannon ($q = 1$) diferiu entre todas as áreas na seguinte ordem: $P2 > P3 > P1$. O mesmo padrão foi observado para a diversidade de Simpson ($q = 2$), que variou na ordem: $P2 > P3 > P1$ (Figura 4C).

As áreas localizadas no planalto e depressão juntas correspondem às maiores variabilidades em termos de desvio padrão relativo do número efetivo de espécies, sendo 42,25% para a depressão periférica, 40,93%, planalto sedimentar, e apenas 16,82% para a encosta. Em termos de riqueza, a maior variabilidade foi encontrada em D3 (± 12 espécies), em que a baixa quantidade de espécies encontradas deve ter contribuído para o aumento dessa variação. Paralelo a isso, as áreas P2 (± 24 espécies) e P3 (± 26 espécies) também foram destacadas pela elevada variabilidade na riqueza de espécies no interior das áreas, que pode estar relacionado ao aumento de espécies pouco comuns.

Figura 4. Curvas de amostragem por interpolação (—) e extrapolação (---), ambas com intervalos de confiança de 95% (áreas sombreadas). Os dados para cada nível do gradiente topográfico: depressão periférica, encosta e do planalto sedimentar são demonstrados de acordo com as ordens de 'q'. Os pontos, triângulos e retângulos representam os limites das amostras de referência para a depressão, encosta e planalto, respectivamente. Os números entre parênteses representam o número de indivíduos e o número efetivo de espécies (qD = números de Hill por ordem q). Os valores de qD , que correspondem à diversidade dentro de cada área, também são mostrados no lado direito, para cada ordem de 'q', quando foram verificadas diferenças no nível de confiança a 95%, diferentes letras foram inseridas para cada área dentro do ambiente.



Sabe-se que condições com elevada heterogeneidade ambiental revelam tendência positiva com a riqueza de espécies, devido ao aumento da complexidade ambiental e diversidade de habitats na paisagem. No planalto a área P2, foi constatada com a maior diversidade, representada por uma área transicional com elementos do “carrasco” e a Caatinga arbórea-arbustiva com condições mais métricas em relação às áreas baixas e à própria vegetação de carrasco. Stevens e Carson (2002) reforçaram que, em comunidades de plantas, os níveis médios de recursos também podem afetar a riqueza e dominância de espécies, mesmo em escalas espaciais muito reduzidas. Este fato também apoia a ideia de que o aumento da riqueza está associado às restrições intermediárias de recursos (KREFT; JETZ, 2007). Na depressão, o local com maior diversidade de espécies (D3) pode estar relacionado à proximidade de um reservatório de água e cursos de água intermitentes, sugerindo um indicativo de que os processos que afetem à diversidade na depressão podem ser dependentes com mecanismos sobre a dinâmica da água no solo.

A maior parte do semiárido em depressões está condicionada a altas temperaturas e elevados níveis de aridez (SAMPAIO, 2010). Essas características têm apontado que as riquezas devem ser mais evidentes nas maiores elevações, onde a precipitação é maior e as temperaturas são mais baixas (LIMA et al., 2009; SILVA et al., 2014). A região do Araripe está inserida no semiárido brasileiro, no entanto, a ação do relevo do planalto sedimentar intercepta as correntes de ar, permitindo que os mosaicos de vegetação abriguem maiores níveis de diversidade taxonômica do que as áreas mais baixas do entorno. Esse padrão de diversidade é típico de pequenas montanhas do semiárido do Nordeste do Brasil, entretanto, é o inverso do que é documentado em outras regiões do mundo com montanhas acima de 3000 m (LOPES; RAMOS; ALMEIDA, 2017). Portanto, os gradientes de elevação, considerando diferentes posições topográficas, podem fornecer um modelo útil para subsidiar políticas de conservação para a criação de áreas prioritárias. Nesse trabalho, o planalto sedimentar apontou as maiores diversidades de espécies para todas os níveis de diversidade, considerando desde o número efetivo de espécies pouco comuns ($q=1$) até espécies dominantes ($q=2$).

Resultados semelhantes foram encontrados por por Araújo; Rodal e Barbosa (2005) na depressão e no planalto da Serra das Almas, no Planalto da Ibiapaba (Ceará). As áreas do planalto da Ibiapaba, que contemplam a vegetação de “carrasco” e ‘mata seca’, apresentaram maior riqueza de espécies que as áreas na depressão. Estes autores destacaram que apenas o fato do terreno ser de origem sedimentar não acarreta no acréscimo de riqueza, portanto, outros fatores devem ser cuidadosamente examinados, como o tipo da vertente e o nível de dissecação do relevo. Apesar de estar no topo do planalto, a área P1, com menor diversidade, fica em uma

zona árida com solo arenoso, distrófico e enfrentando forte exposição de ventos, fatores que devem aumentar o nível de dessecação e, conseqüentemente, afetar a diversidade de espécies.

Do ponto de vista florístico, segundo Santos et al. (2020), foram constatados dois grandes grupos e apenas uma área de exceção. O maior deles, com 48% de similaridade, foi composto por D1, D2, D3, E1 e E2 (áreas com elevação de até 680 m), juntos compartilharam 10 famílias botânicas (Anacardiaceae, Annonaceae, Capparaceae, Combretaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Myrtaceae, Nyctaginaceae, Salicaceae e Sapindaceae). O segundo grupo, formado por E6, P1 e P2 (com elevação superior a 700 m), apresentaram sete famílias compartilhadas (Annonaceae, Combretaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Myrtaceae, Nyctaginaceae e Rutaceae). Enquanto a área de exceção, com maior elevação (956 m) e clima mais méxico, constituiu-se como um grupo independente aos demais, com oito famílias de ocorrência exclusiva (Hypericaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Ochnaceae, Proteaceae, Simaroubaceae, Chrysobalanaceae e Sapotaceae).

As variações florísticas também tenderam a acompanhar a fitofisionomia da vegetação na região. Os locais com vegetação de Caatinga mais próximos entre si e com menor altitude possuem mais chances de compartilhar espécies em comum com a 'mata seca'. Lugares mais elevados tendem a acompanhar as variações de clima, onde a parte mais dissecada do planalto está localizada a oeste da Chapada do Araripe (fronteira com o estado do Piauí), com vegetação de menor porte e composição menos diversificada. Na direção leste do planalto, aparece a vegetação perenifólia, vegetação úmida mais diversificada (fronteira com o estado do Ceará). Dessa forma, os diferentes níveis do gradiente topográfico, aliados às características de solo e climáticas, tendem a ser os principais indicadores na variação florística e fitofisionômica e da diversidade de espécies, em que muitos dos locais evidenciam características próprias, com muitas espécies exclusivas e características fisionômicas (SANTOS et al., 2020).

3.3 DIVERSIDADE, ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO E FATORES AMBIENTAIS

Dentro de cada nível do gradiente topográfico, foram constatadas ampla variação da elevação e de fatores ambientais. As áreas mais elevadas na depressão foram associadas à maior disponibilidade hídrica, vegetação mais densa e aumento da diversidade de espécies, em todos os níveis analisados avaliados ($q = 1, 2$ e 3). As áreas mais elevadas da encosta estiveram associadas a locais secos, com vegetação menos densa, solos mais ácidos e pouco acréscimo na diversidade. Por fim, as áreas mais elevadas do planalto foram associadas à maior disponibilidade hídrica, vegetação mais densa, solos distróficos, porém com elevados teores de nitrogênio, matéria orgânica e aumento na diversidade de espécies (Apêndice III; p. 129).

Os fatores ambientais podem se relacionar aos componentes de diversidade de espécies arbóreo-arbustivas de diferentes maneiras em cada um dos ambientes. Na depressão, os componentes de diversidade de espécies foram relacionados negativamente com a declividade, temperatura e fertilidade do solo, mas positivamente com os parâmetros estruturais da vegetação, sobretudo a heterogeneidade da altura da vegetação (H.sd) e o indicador de biomassa (Tabela 3).

Tabela 3. Correlações entre os principais preditores topográficos, edafoclimáticos e estruturais da vegetação *versus* três componentes de diversidade de espécies arbórea-arbustivas na depressão periférica da Chapada do Araripe, Pernambuco-Brasil.

Depressão		Riqueza (q = 0)		Shannon (q = 1)		Simpson (q = 2)	
Fator ambiental	Unid.	R ²	P-valor	R ²	P-valor	R ²	P-valor
Elevação	m	0,82	<0,001	0,65	<0,001	0,40	0,001
Declividade	%	-0,48	<0,001	-0,45	<0,001	-0,37	0,003
IUT	-	0,25	0,054ns	0,22	0,097ns	0,01	0,909ns
Precipitação	mm ano ⁻¹	0,49	<0,001	0,34	0,007	0,12	0,349ns
Temperatura	°C	-0,81	<0,001	-0,66	<0,001	-0,43	<0,001
Déficit hídrico	mm ano ⁻¹	-0,45	<0,001	-0,32	<0,014	-0,11	0,387ns
P	cmol_c dm⁻³	-0,45	<0,001	-0,48	<0,001	-0,38	0,002
pH	-	0,35	0,005	0,28	0,029	0,22	0,089ns
H ⁺ Al ³⁺	cmol _c dm ³	-0,18	0,180ns	-0,12	0,363ns	-0,07	0,589ns
S.B	cmol_c dm⁻³	-0,46	<0,001	-0,39	0,002	-0,25	0,059
V	%	0,31	0,018	0,24	0,062	0,19	0,157ns
M.O	g Kg ⁻¹	0,29	0,025	0,24	0,063	0,19	0,153ns
Nitrogênio	g Kg ⁻¹	0,19	0,150ns	0,12	0,347ns	0,04	0,747ns
H.sd	m	0,64	<0,001	0,65	<0,001	0,58	<0,001
NDVI	0-1	0,50	<0,001	0,35	0,007	0,13	0,339ns
Biomassa	K g⁻¹	0,49	<0,001	0,48	<0,001	0,42	<0,001

Os valores de *P-valor* foram derivados de pares de correlações de Pearson ($\alpha = 0.05$). Valores não significativos são designados por 'ns'. Em que: IUT = índice de umidade topográfica; P = teor de fósforo; H⁺ Al³⁺ = acidez potencial; S.B = soma de bases; V = saturação por bases; M.O = matéria orgânica; e H.sd = heterogeneidade da altura da vegetação.

Na encosta, os componentes de diversidade de espécies arbórea-arbustivas aumentaram com o acréscimo da precipitação e da biomassa (Tabela 4). Isso sugere a importância da água para estes locais, que também enfrentam solos distróficos e de alta vulnerabilidade à erosão. Fatores que tendem a formar comunidades cada vez mais dominadas por poucas espécies e capazes de lidar com baixas quantidades de nutrientes. O fato do aumento da biomassa associado ao crescimento da diversidade pode estar vinculado à variação fisionômica da vegetação de 'mata seca', dominada por árvores mais altas.

Tabela 4. Correlações entre os principais preditores topográficos, edafoclimáticos e estruturais da vegetação *versus* três componentes de diversidade de espécies arbórea-arbustivas na encosta da Chapada do Araripe, Pernambuco-Brasil.

Encosta		Riqueza (q = 0)		Shannon (q = 1)		Simpson (q = 2)	
Fator ambiental	Unid.	R ²	P-valor	R ²	P-valor	R ²	P-valor
Elevação	m	0,05	0,702ns	0,20	0,135ns	0,19	0,156ns
Declividade	%	0,23	0,071	0,25	0,050	0,18	0,174ns
IUT	-	0,26	0,041	0,24	0,058ns	0,17	0,203
Precipitação	mm ano⁻¹	0,37	0,004	0,34	0,008	0,23	0,055
Déficit hídrico	mm ano ⁻¹	-0,37	0,003	-0,17	0,180ns	0,05	0,672ns
P	cmol _c dm ⁻³	-0,13	0,329ns	-0,01	0,944ns	0,05	0,720ns
pH	-	0,26	0,045	0,13	0,313ns	0,07	0,605ns
H ⁺ Al ³⁺	cmol _c dm ⁻³	-0,21	0,114ns	-0,08	0,550ns	-0,02	0,889ns
S.B	cmol _c dm ⁻³	0,18	0,171ns	0,10	0,428ns	0,05	0,697ns
V	%	0,28	0,029	0,11	0,387ns	0,02	0,858ns
M.O	g Kg ⁻¹	0,11	0,414ns	0,03	0,816ns	-0,05	0,733ns
Nitrogênio	g Kg ⁻¹	0,08	0,546ns	0,19	0,139ns	0,18	0,169ns
H.sd	M	0,20	0,123ns	0,19	0,149ns	0,17	0,185ns
NDVI	0-1	-0,05	0,684ns	-0,20	0,121ns	-0,20	0,135ns
Biomassa	K g⁻¹	0,50	<0,001	0,35	0,006	0,27	0,038

Os valores de *P-valor* foram derivados de pares de correlações de Pearson ($\alpha = 0.05$). Valores não significativos são designados por 'ns'. Em que: IUT = índice de umidade topográfica; P = teor de fósforo; H⁺ Al³⁺ = acidez potencial; S.B = soma de bases; V = saturação por bases; M.O = matéria orgânica; e H.sd = heterogeneidade da altura da vegetação.

No planalto, os componentes de diversidade foram relacionados de forma positiva com a disponibilidade hídrica, matéria orgânica (M.O), nitrogênio (N), densidade da vegetação, heterogeneidade da altura das árvores e biomassa (Tabela 5). O aumento de diversidade associado à biomassa pode ser explicado pelo aumento de materiais vegetais no solo, que, por sua vez, estimula a quantidade de recursos para a rizosfera, explicando os maiores valores encontrados para M.O e N no solo na área P3. Variações positivas da copa das árvores com a biomassa pode sugerir que comunidades dominadas por plantas altas podem ser mais produtivas e diversas na região do Araripe.

As mudanças de elevação se mantiveram relacionadas com diferentes níveis de diversidade, sobretudo na depressão (qD = 0, 1 e 2) e no planalto (qD = 1 e 2). Por outro lado, na encosta, as mudanças de elevação não estiveram acopladas à mudança de nenhum dos três níveis diversidade investigados, isto é, riqueza, diversidade de espécies pouco comuns e diversidade de espécies dominantes, indicando que a diversidade de espécies foi mais estável nesse tipo de ambiente.

Tabela 5. Correlações entre os principais preditores topográficos, edafoclimáticos e estruturais da vegetação *versus* três componentes de diversidade de espécies arbórea-arbustivas no planalto sedimentar da Chapada do Araripe, Pernambuco-Brasil.

Planalto		Riqueza (q = 0)		Shannon (q = 1)		Simpson (q = 2)	
Fator ambiental	Unid.	R ²	P-valor	R ²	P-valor	R ²	P-valor
Elevação	m	0,39	0,002	0,26	0,048	0,19	0,152ns
Declividade	%	0,12	0,358ns	0,19	0,149ns	0,17	0,202ns
IUT	-	0,02	0,866ns	0,04	0,753ns	0,01	0,457ns
Precipitação	mm ano ⁻¹	0,47	<0,001	0,34	0,008	0,24	0,065ns
Déficit hídrico	mm ano⁻¹	-0,57	<0,001	-0,43	<0,001	-0,30	0,019
P	cmol_c dm⁻³	0,57	<0,001	0,51	<0,001	0,39	0,002
pH	-	-0,28	0,028	-0,13	0,333ns	-0,05	0,714ns
H ⁺ Al ³⁺	cmol _c dm ⁻³	0,47	<0,001	0,32	0,012	0,23	0,080ns
S.B	cmol_c dm⁻³	-0,58	<0,001	-0,43	<0,001	-0,27	0,039
V	%	-0,58	<0,001	-0,42	<0,001	-0,28	0,031
M.O	g Kg⁻¹	0,55	<0,001	0,43	<0,001	0,29	0,026
Nitrogênio	g Kg⁻¹	0,48	<0,001	0,34	0,008	0,23	0,077
H.sd	M	0,55	<0,001	0,50	<0,001	0,35	0,006
NDVI	0-1	0,60	<0,001	0,47	<0,001	0,33	0,011
Biomassa	K g⁻¹	0,61	<0,001	0,44	<0,001	0,30	0,020

Os valores de *P-valor* foram derivados de pares de correlações de Pearson ($\alpha = 0.05$). Valores não significativos são designados por 'ns'. Em que: IUT = índice de umidade topográfica; P = teor de fósforo; H⁺ Al³⁺ = acidez potencial; S.B = soma de bases; V = saturação por bases; M.O = matéria orgânica; e H.sd = heterogeneidade da altura da vegetação.

Em todos os níveis do gradiente topográfico, o aumento da diversidade de espécies arbórea-arbustivas coincidiu com picos dos indicadores da biomassa e heterogeneidade da altura da vegetação (H.sd). A biomassa vegetal desempenha um papel importante no vínculo entre a manutenção da biodiversidade e o funcionamento do ecossistema. As relações entre a biomassa vegetal e a diversidade de espécies podem sugerir resultados com tendência positiva, com uma função crescente da oferta de nutrientes do solo e do acréscimo da heterogeneidade no tamanho das árvores em vários ecossistemas de florestais (CARDINALE et al., 2009; ZHANG; CHEN, 2015; SHUAI FENG-LI et al., 2018). Barrufol et al. (2013) estudaram relações entre a produtividade e diversidade em florestas secundárias subtropical na China, tanto a área basal e o crescimento do caule aumentaram com a riqueza de espécies. Essas contribuições refletem a forte variação da biomassa e sobretudo as variações da copa das árvores, que, por sua vez, estão relacionadas com as variações de fisionomias encontradas no planalto, mas sem relação causal com a promoção da diversidade.

A arquitetura das comunidades florestais é influenciada tanto por fatores locais, edáficos, interações bióticas, quanto pelo clima e processos históricos de uso do solo (SALAS; GONZÁLEZ; MEAVE, 2017). Essas características podem ter envolvimento direto com os estoques de biomassa, capacidade de fixação de carbono e idade de reprodução e afetar propriedades funcionais da vegetação (PEREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013; POORTER et

al., 2016). A heterogeneidade da altura da vegetação foi relacionada com o componente de diversidade e com a biomassa arbórea, sugerindo que a diferenciação no conjunto de estratégias das espécies e a heterogeneidade ambiental podem estar afetando as comunidades (ZHANG; CHEN, 2015). Salas et al. (2017) apontaram elementos edáficos, estresse hídrico e a elevação como fatores ambientais responsáveis por influenciar a altura da copa da vegetação em um conjunto de florestas tropicais secas.

Utilizaram-se uma abordagem para detectar se esses efeitos eram consistentes ao longo de todo o gradiente topográfico (Tabela 6). Isso deve ajudar a esclarecer informações sobre os efeitos do gradiente de diversidade em escala maior. Dentre os principais fatores ambientais, que investigavam a variação dentro de cada nível do gradiente, absolutamente, todos foram importantes também na análise de gradiente mais amplo. A riqueza de espécies na região foi afetada de maneira negativa pela temperatura e déficit hídrico, mas respondeu de forma positiva à precipitação. Dentre os fatores topográficos, pode-se destacar a elevação, que manteve efeito positivo. As propriedades do solo também afetaram a riqueza nesse *continuum*, destacando-se a soma de bases com efeito negativo e matéria orgânica e nitrogênio, ambos com efeitos positivos sobre o gradiente topográfico na riqueza de espécies (Tabela 6).

Tabela 6. Resultado dos Modelos Lineares Mistos (lmer) entre os principais preditores topográficos (elevação, declividade e umidade topográfica - IUT), climáticos (temperatura, precipitação e déficit hídrico) e edáficos (P, pH, H^+Al^{3+} , SB, V, M.O, Nitrogênio) *versus* riqueza de espécies arbórea-arbustivas amostradas em diferentes níveis do gradiente topográfico na Chapada do Araripe, no semiárido do Nordeste, Brasil.

Fator Ambiental	Unid.	<i>t</i>-valor	<i>p</i>-valor	R²	AIC
Elevação	m	6,20	<0,001	37,83	980,78
Declividade	%	-2,26	0,067ns	-	-
IUT	-	2,87	0,004	4,52	996,52
Temperatura	°C	-4,99	<0,001	31,01	980,79
Precipitação	mm ano⁻¹	4,03	0,004	9,46	996,85
Déficit hídrico	mm ano ⁻¹	-5,66	<0,001	24,75	982,04
P	cmol_c dm⁻³	-2,11	0,037	2,65	999,51
pH	-	2,25	0,033	6,92	996,40
$H^+ Al^{3+}$	cmol _c dm ⁻³	1,12	0,265ns	-	-
SB	cmol_c dm⁻³	-4,35	<0,001	22,62	988,37
V	%	-0,21	0,841ns	-	-
MO	g Kg⁻¹	4,98	<0,001	13,57	983,75
Nitrogênio	g Kg⁻¹	4,12	<0,001	10,11	986,01

Os valores de *t*-valor foram derivados de *Linear Mixed-Effects Models* (lmer). O R² denota os percentuais de explicação de cada modelo, seguido dos respectivos valores dos Critério de Informação de Akaike (AIC).

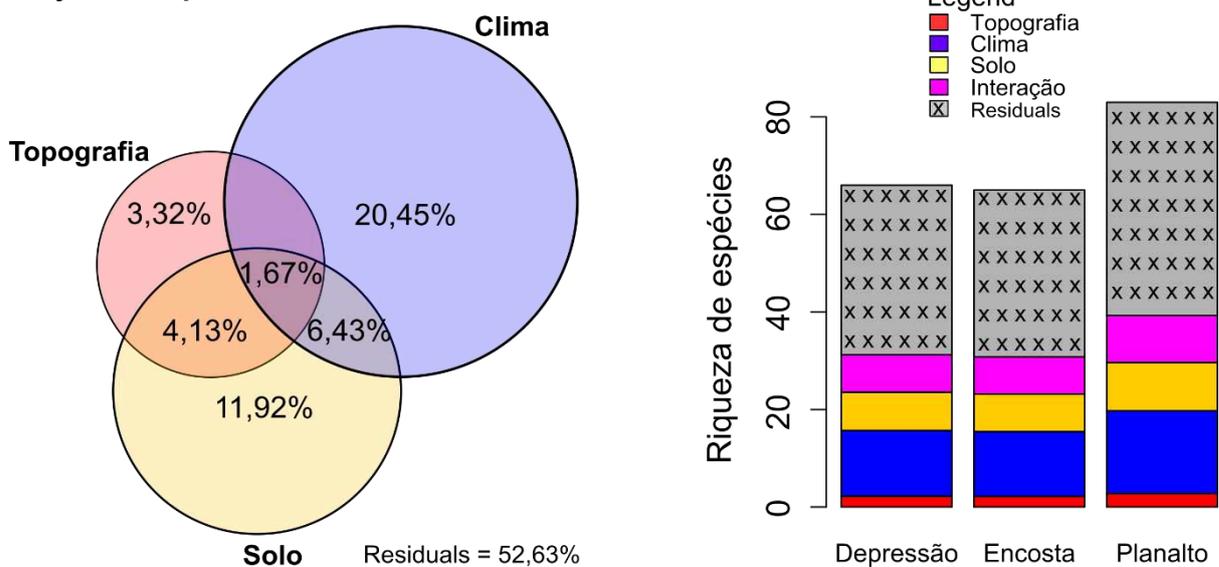
3.4 CONTRIBUIÇÃO DOS FATORES AMBIENTAIS: RIQUEZA DE ESPÉCIES

O modelo multivariado explicou 47,37% da riqueza de espécies arbórea-arbustivas na RDA (PERMANOVA; P<0,001). O conjunto de variáveis topográficas sozinho explicou 3,32%

e, o de variáveis edáficas, explicou 11,92% da riqueza de espécies. O conjunto de variáveis climáticas explicou a maior proporção de variância 20,45% da riqueza de espécies na região. A maior proporção de variação explicada foi pelo compartilhamento do conjunto ‘clima-solo’, que juntos explicaram 44,60%, maior do que a proporção de variação compartilhada pelos conjuntos ‘topográfico-climático’, que explicaram 36% da riqueza de espécies. Dessa forma, em termos de números efetivos de espécies, a distribuição da riqueza de espécies arborea-arbustivas ocorreria dessa maneira 31,26; 30,79; e 39,32 espécies, para a depressão, encosta e planalto sedimentar, respectivamente (Figura 5).

Figura 5. Variação na riqueza de espécies relacionada a diferentes fatores ambientais. Os valores nos círculos com cores vermelha, azul e amarela representam a proporção de variação explicada pelos conjuntos: topográfico, climático e edáfico. A cor violeta no gráfico de barras no lado direito denota a variação explicada por dois ou mais tipos de conjuntos ambientais e a cor cinza representa a fração residual não explicada pelo modelo multivariado. Os valores ausentes de R^2 são interpretados como zeros e ou negativos, correspondem a casos em que as variáveis explicativas possuem menos variação do que as variáveis aleatórias.

Conjunto de preditores



A contribuição compartilhada da variância relacionada ao clima e outros conjuntos ambientais foi de 28,55%, que é maior do que a soma de todas as partições relacionadas à topografia, 9,12%, e do que o conjunto edáfico e de outras frações, 24,15%. Esses resultados sugerem que processos relacionados ao clima, como os que envolvem a dinâmica da água com mecanismos de temperatura, déficit hídrico e precipitação, desempenham papel mais importante sobre a vegetação, sobretudo, na forma como esses fatores são refletidos sobre a riqueza de espécies (GERSTNER; KREFT, 2014; ALI et al., 2020). A relação ‘solo-riqueza’ pode ser atribuída, especialmente, à contribuição da soma de bases, matéria orgânica e nitrogênio (Tabela 6). Sobre estas relações, é possível que a matéria orgânica e o nitrogênio não

sejam a causa direta da riqueza, mas o resultado da variação da estrutura da vegetação. Nesse contexto, deve-se mencionar que o solo não afeta apenas a vegetação, mas a vegetação pode influenciar parte da variabilidade do solo que é medido e vice-versa (TOWNSEND, A. R.; ASNER, G. P.; CLEVELAND, 2008).

Na análise do modelo multivariado (RDA), a variância total explicada não foi inflacionada pela presença simultânea do conjunto topográfico *versus* climático. No entanto, maior parte das respostas atribuídas ao clima também eram esclarecidas de forma semelhante pela elevação, exceto pela declividade e índice de umidade topográfica (IUT), que mantêm dois eixos de respostas independentes do clima. Os gradientes de riqueza de espécies descritos aqui se relacionam com inúmeros fatores ambientais de forma complexa, não sendo exclusivos e isolados. Parte da variação não foi esclarecida no modelo multivariado *in* RDA, que foi de 52,63%, podendo ser atribuída à variação espacial de fatores não controláveis, como processos antropogênicos, formas de uso e manejo dos recursos disponíveis e gradientes de perturbação. Em estudo anterior, provou-se que mosaicos de vegetação nos terrenos mais baixos sempre foram mais susceptíveis a distúrbios antropogênicos, devido ao uso do solo para agricultura, do que a vegetação de terrenos mais elevados (CUNHA et al., 2019).

Diversos estudos macroecológicos relataram a importância de diferentes gradientes ecológicos na riqueza de plantas, considerando plantas lenhosas (FIELD; O'BRIEN; WHITTAKER, 2005; KREFT; JETZ, 2007; LI et al., 2013; MOURA et al., 2016). Os gradientes são interpretados por meio de efeitos climáticos, resultado das variações térmicas e controle na dinâmica na disponibilidade de água. Dentre os conjuntos de fatores abióticos estudados, considerou-se a contribuição relativa do conjunto climático como sendo mais importante do que os efeitos do conjunto topográfico e edáfico, porque teve maior relacionamento com os demais conjuntos de variáveis ambientais. Por outro lado, isso não exclui a importância do conjunto topográfico, porque quando este conjunto foi retirado do modelo resultou em perda significativa no poder explicativo do modelo geral. Um estudo recente apontou que o aumento da abordagem sobre a escala espacial pode ser determinante para aumentar a variância total explicada, sobretudo por fatores ambientais topográficos (GUO et al., 2017).

Em relação ao desenho amostral do presente trabalho, uma das possíveis limitações pode estar implícita à natureza das variáveis, considerando sobretudo a forma como estas foram obtidas. Variáveis climáticas na maioria das vezes são interpoladas por meio de mapas, enquanto os componentes de diversidade e variáveis edáficas são medidos no local do estudo, de modo que estes são confrontados entre si em todas as análises. Essa abordagem pode

aumentar o grau de incerteza de um grupo de variáveis em detrimento de outra (FOSTER et al., 2012). Por outro lado, o erro amostral tende a diminuir ao aumentar o tamanho amostral e ampliar o nível da escala na abordagem, portanto, é provável que estes princípios tenham implicado uma redução de erros na inferência dos resultados. Essa abordagem multivariada foi útil para identificar os principais processos subjacentes à diversidade taxonômica e riqueza de espécies arbórea-arbustivas, mas outros fatores implícitos às variações residuais na região ainda escapam ao entendimento desse trabalho, como a interferência de processos antropogênicos. Estes componentes podem ser incorporados em trabalhos futuros, considerando as diferenças geográficas na região diagnosticadas nesse estudo.

4 CONCLUSÃO

O presente estudo confirmou as hipóteses de mudança de diversidade ao longo do gradiente topográfico na região do Araripe e que a heterogeneidade das condições, tanto edáficas, como climáticas, podem ser previstas pela mudança de elevação. A heterogeneidade das condições edafoclimáticas foram moldadas por processos geomorfológicos do relevo no planalto sedimentar da Chapada do Araripe e, conseqüentemente, sendo responsáveis por conduzir mecanismos importantes para a mudança da riqueza e diversidade espécies arbórea-arbustivas. Desse modo, a diversidade variou de acordo com o gradiente topográfico, considerando a ordem de elevação: planalto sedimentar, encosta e depressão periférica. A diversidade taxonômica foi maior no planalto sedimentar do que na encosta e depressão periférica, considerando todos os níveis de diversidade examinados. A depressão periférica e encosta não diferiram em relação à riqueza e diversidade de espécies (Shannon), mas o número efetivo de espécies dominantes (Simpson) foi menor para a depressão periférica.

Os principais fatores ambientais relacionados à diversidade e estrutura da vegetação mudaram de importância de acordo com a elevação em cada nível do gradiente topográfico, o que sugere elevada heterogeneidade desses fatores na região. Os locais com maior elevação na depressão periférica foram relacionados à maior disponibilidade de água, vegetação mais densa, maior aporte de biomassa e diversidade. Na encosta, os locais mais elevados estiveram relacionados à maior inclinação do terreno, maior potencial de acidez e menor densidade da vegetação, com pouco efeito sobre o acréscimo de diversidade de espécies. E, por fim, as áreas mais elevadas no planalto sedimentar foram associadas à maior disponibilidade de água, solos distróficos e maiores teores de matéria orgânica, apresentando maior densidade da vegetação e maiores valores para todos os componentes de diversidade.

Os principais conjuntos de fatores ambientais que se relacionam com a riqueza de espécies foram atribuídos, principalmente, a resultados de efeitos dos conjuntos de variáveis ‘clima-solo’ (44,60% de explicação), conciliadas com as respostas promovidas pelos componentes estruturais da vegetação, uma vez que o aumento da diversidade de espécies na região coincidiu com picos de biomassa arbórea, heterogeneidade da altura das árvores e, por vezes, com a densidade da vegetação.

5 REFERÊNCIAS

AGÊNCIA NACIONAL DE ÁGUAS. Rede Hidrometeorológica Nacional (HIDROWEB). Disponível em: <https://www.snirh.gov.br>>. Acesso em: 20 de jan. 2019.

ALCOFORADO-FILHO, F. G.; SAMPAIO, E. V. S. B.; RODAL, M. J. N. Florística e fitossociologia de um remanescente de vegetação caducifólia espinhosa arbórea em Caruaru, Pernambuco. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v.17, n. 2, p. 287-303, 2003.

ALI, A. et al. Impacts of climatic and edaphic factors on the diversity, structure and biomass of species-poor and structurally-complex forests. **Science of The Total Environment**, Amsterdã, v. 706, p. 135719, 2020.

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**, San Angel, ARAÚJO, F. S.; RODAL, M. J. N.; BARBOSA, M. R. V. **Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação**. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, 2005. 446p.

ARAÚJO-FILHO et al. **Levantamento de reconhecimento de baixa e média intensidade dos solos do Estado de Pernambuco**. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, Boletim de Pesquisa 11, 2000. p. 382.

ARNAN, XAVIER et al. Increased anthropogenic disturbance and aridity reduce phylogenetic and functional diversity of ant communities in Caatinga dry forest. **Science of the Total Environment**, Amsterdã, v. 631, p. 429-438, 2018.

BARRUFOL, M. et al. Biodiversity promotes tree growth during succession in subtropical forest. **Plos One**, Califórnia, v. 8, n. 11, p. 9, 2013.

BARTON K. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.6. 2019.

BORCARD, D.; GILLET, F.; LEGENDRE, P. **Numerical ecology with R**. New York: Springer, 2012. 306 p.

CAMPOS, M. C. C. et al. Segmentos de vertente e atributos do solo de uma topossequência na região de Manicoré, AM1. **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v. 41, n. 4, p. 501-510, 2010.

CARDINALE, B. J. et al. Does productivity drive diversity or vice versa? A test of the multivariate productivity–diversity hypothesis in streams. **Ecology**, New York, v. 90, n. 5, p. 1227-1241, 2009.

CHAO, A. et al. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. **Ecological Monographs**, Washington, v. 84, n. 1, p. 45-67, 2014.

CHAO, A.; JOST, L. Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species. **Methods in Ecology and Evolution**, Reino Unido, v. 6, n.8, p. 873-882, 2015.

CNUC. Cadastro Nacional de Unidades de Conservação. Disponível em: <<http://www.mma.gov.br/areas-protegidas/cadastro-nacional-de-ucs/dados-consolidados.html>> Acesso em 22 de out. de 2018.

COLWELL, R. K. et al. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. **Journal of Plant Ecology**, Oxford, v. 5, n. 1, p. 3-21, 2012.

COSTA, I. R.; ARAÚJO, F. S. Organização comunitária de um enclave de cerrado sensu stricto no bioma Caatinga, Chapada do Araripe, Barbalha, Ceará. **Acta Botânica Brasílica**, Porto Alegre, v. 21. n. 2, p. 281-291, 2007.

CUNHA, J. S. A. et al. Influence of hypsometry in the occupation of semiarid areas. **Journal of Experimental Agriculture International**, Canadá, v.35, n. 2, p.1-9, 2019.

DAS, A. et al. Topographic and bioclimatic determinants of the occurrence of forest and grassland in tropical montane forest-grassland mosaics of the western ghats, India. **Plos One**, Califórnia, v. 10, n. 6, p. 01-19, 2015.

DEXTER, K. G. et al. Inserting tropical dry forests into the discussion on biome transitions in the tropics. **Frontiers in Ecology and Evolution**, Reino Unido, v. 6, p. 104, 2018.

DUBUIS, A. et al. Improving the prediction of plant species distribution and community composition by adding edaphic to topo-climatic variables. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 24, n. 4, p. 593-606, 2012.

EARTHDATA. Disponível em: <<https://earthdata.nasa.gov/>>. Acesso em 22 de jun. de 2019.

EMBRAPA. Manual de métodos de análises de solo. 2. ed. Rio de Janeiro: Centro Nacional de Pesquisas do Solo. 2011. 132 p.

FIELD, R.; O'BRIEN, E. M.; WHITTAKER, R. J. Global models for predicting woody plant richness from climate: development and evaluation, **Ecology**, Oxford v. 86, n. 9, p. 2263-2277, 2005.

FOSTER, S. D.; SHIMADZU, H.; DARNELL, R. Uncertainty in spatially predicted covariates: is it ignorable? **Journal of the Royal Statistical Society**, Londres, v. 61, p. 637-642, 2012.

FU P.; RICH P. M. Design and implementation of the Solar Analyst: an ArcView extension for modeling solar radiation at landscape scales. In: PROCEEDINGS OF THE 19^a ANNUAL ESRI USER CONFERENCE, 1999, San Diego. **Anais...** San Diego: ESRI, 1999, p. 1-33.

GILLESPIE, T, W. Predicting woody-plant species richness in tropical dry forests: a case study from South Florida, USA. **Ecological Applications**, Tempe, v. 15, n. 1, p. 27-37, 2005.

GOBAT, J. M.; ARAGNO, M.; MATTHEY, W. The living soil. Fundamentals of soil science and soil biology. **Science Publishers**, Enfield, NH, US. 2004.

GUO, Y. et al. Effects of topography and spatial processes on structuring tree species composition in a diverse heterogeneous tropical karst seasonal rainforest. **Flora**, Londres, v .231, p. 21-28, 2017.

HIJMANS, R. J et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, Chichester, v. 25, n.15. p. 1965–1978, 2005.

HILL M. Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. **Ecology**, New York, n. 54, p. 427-432, 1973.

HSIEH, T. C.; MA, K. H.; CHAO, A. iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). **Methods in Ecology and Evolution**, Reino Unido, v.7, n. 12, p. 1451-1456, 2016.

JUCKER, T. et al. Topography shapes the structure, composition and function of tropical forest landscapes. **Ecology Letters**, Oxford, v. 21, n. 7, p. 989-1000, 2018.

KHOMO, L. et al. Impact of rainfall and topography on the distribution of clays and major cations in granitic catenas of southern Africa. **Catena**, Amsterdã, v. 87, n. 1, p. 119-128, 2011.

KOCH, R.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; KLEINSCHMIT, 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**, Amsterdã, v. 35, p.24-39, 2017.

KREFT, H.; JETZ, W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity, **PNAS**, Estados Unidos, v.3, n.14, p. 5925-5930, 2007.

LASKY, J. R. et al. The relationship between tree biodiversity and biomass dynamics changes with tropical forest succession. **Ecology letters**, Oxford, v. 17, n. 9, p. 1158-1167, 2014.

LEGENDRE P, LEGENDRE L. F. J. **Numerical ecology**, Oxford: Elsevier, 2012. 1006 p.

LEGENDRE, P. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. **Journal of Plant Ecology**, Oxford, v. 1, p. 3-8, 2008.

LI, L. et al. Species richness patterns and water-energy dynamics in the drylands of Northwest China. **Plos One**, Califórnia, v.8, n. 6, p. 1-10, 2013.

LIMA, F. J. **Evolução geomorfológica e reconstrução paleoambiental do setor subúmido do Planalto Sedimentar do Araripe: um estudo a partir dos depósitos colúviais localizados nos municípios de Crato e Barbalha-Ceará.** 192f. Tese (Doutorado em Geografia) – Universidade Federal de Pernambuco, 2015.

LIMA, J. R. et al. Composição florística da floresta estacional decídua montana de Serra das Almas, CE, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, Porto Alegre, v. 23, n.3, p.756-763, 2009.

LOPES, S. F.; RAMOS, M. B.; ALMEIDA, R. G. The role of mountains as refugia for biodiversity in brazilian Caatinga: conservationist implications. **Tropical Conservation Science**, Países Baixos, v.10, n. 1, p.1-12, 2017.

MORO, M. F. et al. Phytogeographical metaanalysis of the semiarid Caatinga domain in Brazil. **The Botanical Review**, New York, v. 82, n. 2, p 91–148, 2016.

MORO, M. F. et al. The role of edaphic environment and climate in structuring phylogenetic pattern in seasonally dry tropical plant communities. **Plos One**, California, s/v., p. 1-18, 2015a.

MORO, M. F. et al. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 66, n. 3, p. 717-743, 2015b.

MOURA, M. R. et al. Disentangling the role of climate, topography and vegetation in species richness gradients. **Plos One**, Califórnia, v.1, n. 3, p. 01-16, 2016.

NAKAGAWA, S.; SCHIELZETH, H. A general and simple method for obtaining R2 from generalized linear mixed-effects models. **Methods in Ecology and Evolution**, Reino Unido, v. 4, n. 2, p. 133-142, 2013.

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

PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, Zurique, v.11, n.5, p.1633-1644, 2007.

PENNINGTON, R. T.; LEHMANN, C. E. R; ROWLAND, L. M. Tropical savannas and dry forests. **Current Biology**, Londres, v. 28, n. 9, p. R541-R545, 2018.

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

POORTER, L. et al. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. **Nature**, Oxford, v. 530, p. 211-214, 2016.

PULLA, S. et al. Controls of soil spatial variability in a dry tropical forest. **Plos One**, Califórnia, v.11, n. 4, p. 1-20, 2016.

R DEVELOPMENT CORE TEAM (R): A Language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria: 2020.

RICKLEFS, R. E. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. **Ecology letters**, Oxford, v. 7, n. 1, p. 1-15, 2004.

RIOTTE, J.; RUIZ, L.; AUDRY, S.; SEKHAR, M.; KUMAR, M. S. M.; SOUMYA, B. S.; BRAUNA, J. J. Impact of vegetation and decennial rainfall fluctuations on the weathering fluxes exported from a dry tropical forest (Mule Hole). **Procedia Earth and Planetary Science**, Países Baixos, v. 10, p. 34-37, 2014.

SALAS, M. S. H.; GONZÁLEZ, E. J.; MEAVE, J. A. Canopy height variation and environmental heterogeneity in the tropical dry forests of coastal Oaxaca, Mexico. **Biotropica**, Washington, v. 50, n.1, p.1–13, 2017.

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**. Brasília: Serviço Florestal Brasileiro, 2010, 48 p.

SAMPAIO, E. V. S. B. et al. Tree biomass estimation in regenerating areas of tropical dry vegetation in northeast Brazil. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v.259, v. 6, p. 1135-1140, 2010.

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

SANG, W. Plant diversity patterns and their relationships with soil and climatic factors along an altitudinal gradient in the middle Tianshan Mountain area, Xinjiang, China. **Ecology Research**, Tucson, v. 24, n. 2, p. 303-314, 2009.

SANTOS, J. N. B. et al. Diversity and structure of the arbor component in ravine and flat land environmental conditions: A case study in tropical rainforest, Brazil. **Journal of Agriculture and Ecology Research International**, Índia, v.15, n. 2, p. 1-18, 2018.

SEIBERT, J.; STENDAHL, J.; SØRENSEN, R. Topographical influences on soil properties in boreal forests. **Geoderma**, Amsterdã, v. 141, n. 2, p.139-148, 2007.

SHUAI FENG-LI et al. The relationship between species richness and aboveground biomass in a primary *Pinus kesiya* forest of Yunnan, southwestern China. **Plos One**, Califórnia, v.13, n. 1, p. 1-14, 2018.

SILVA, C. A.; SOUZA, A. F. Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. **Plos One**, Califórnia, v. 13, n. 4, p. 0196130, 2018.

SILVA, F. K. G. et al. Patterns of species richness and conservation in the Caatinga along elevational gradients in a semiarid ecosystem. **Journal of Arid Environments**, Londres, v. 110, p. 47-52, 2014.

SILVA, G. C.; SAMPAIO, E. V. S. B. Biomassas de partes aéreas em plantas da Caatinga. **Revista Árvore**, Viçosa, v.32, n.3, p.567-575, 2008.

STEIN, A.; GERSTNER, K.; KREFT, H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology Letters**, Oxford, v. 17, n. 7, p. 866-880, 2014.

STEVENS, M. H. H.; CARSON, W. P. Resource quantity, not resource heterogeneity, maintains plant diversity. **Ecology Letters**, Oxford, v.5, n. 3, p. 420-426, 2002.

TEDESCO, M. J. et al. Análise de solo, plantas e outros materiais. 2. ed. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 1995. 174 p.

TOLEDO, M.; et al. Distribution patterns of tropical woody species in response to climatic and edaphic gradients. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 100, n.1, p. 253-263, 2012.
v. 181, p. 1-20, 2016.

TOWNSEND, A. R.; ASNER, G. P.; CLEVELAND, C. C. The biogeochemical heterogeneity of tropical forests. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdã, v. 23, n. 8, p. 424-431, 2008.

WICKHAM, H. **ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis**. Springer-Verlag: New York, 2016. 182 p.

YU, XIAO-DONG et al. The relative importance of spatial and local environmental factors in determining beetle assemblages in the inner Mongolia grassland. **Plos One**, Califórnia, v. 11, n. 5, 2016.

ZHANG, Y.; CHEN, H. Y. H. Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 103, p. 1245–1252. 2015.

ZHOU, T. et al. Biodiversity of Jinggangshan Mountain: the importance of topography and geographical location in supporting higher biodiversity. **Plos One**, Califórnia, v. 10, n. 3, p. 01-15, 2015.

CAPÍTULO II

EFEITO DO GRADIENTE TOPOGRÁFICO NA DIVERSIDADE FUNCIONAL E TAXONÔMICA DE ESPÉCIES ARBÓREA-ARBUSTIVAS NA FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA

RESUMO

Estudos ecológicos na Caatinga têm apontado a heterogeneidade de fatores edafoclimáticos moldados por estruturas do relevo como importantes impulsionadores da diversidade taxonômica. No entanto, não está claro como esses fatores interagem entre si para afetar a composição e estrutura funcional das comunidades vegetais. Foi desenvolvida uma abordagem para testar como três níveis de um gradiente topográfico, associados às mudanças de elevação, afetam a estrutura funcional e as características da vegetação. Na região, foi constatada heterogeneidade climática e edáfica moldadas por processos geomorfológicos, associadas à bacia sedimentar da Chapada do Araripe (Nordeste-Brasil), que projetaram áreas mais úmidas nos locais mais elevados do planalto sedimentar. Foram amostradas três comunidades de espécies arbórea-arbustivas dominantes em cada nível do gradiente topográfico: depressão, encosta e planalto. Utilizaram-se a entropia quadrática Rao para medir a diversidade funcional (DF) e taxonômica (DT) de espécies dominantes e informações de 10 características de plantas relacionadas com a estratégias de adaptação à seca. Modelos de regressão espacial entre a DF e DT *versus* fatores topográficos, climáticos e edáficos foram computados para representar o conjunto de fatores ambientais responsáveis pela variação regional. A elevação e o gradiente topográfico afetaram os padrões de distribuição dos valores da DF, DT e da média ponderada das características na comunidade (CWM) de diferentes formas. A diversidade funcional foi maior sobretudo na encosta e no planalto do que na depressão periférica. As características das espécies estavam voltadas de estratégias de aquisição de recursos na depressão (>folhas; < conteúdo foliar; e < densidade da madeira); para características de conservação de recursos, sobretudo, na encosta (<folhas; > conteúdo foliar; e > densidade de madeira). A hipótese de que a maior dissimilaridade funcional pudesse estar relacionada aos ambientes com maior disponibilidade hídrica foi parcialmente aceita. De fato, os menores valores da diversidade funcional (DF) foram restritos a um conjunto taxonômico (DT) menor de espécies de condições mais secas. Mas, a maior dissimilaridade funcional esteve, sobretudo, mais associada às áreas de encosta, isto é, na metade do gradiente e não no fim, como era previsto. Esses resultados sugerem que os efeitos atribuídos a aspectos edáficos e climáticos variaram de forma dissociante e que a variação das características depende sobretudo das características do solo e da posição que cada comunidade exerce no gradiente ambiental. Em adicional, a mudança da DT foi mais relacionada com as relações do 'solo-clima' no gradiente topográfico, enquanto a mudança da DF foi mais relacionada com os atributos químicos do solo. Programas para estabelecer novas áreas de proteção ambiental devem levar em conta a necessidade de proteger uma proporção de cada um dos níveis do gradiente topográfico, a fim de garantir a uma maior variabilidade de comunidades de plantas, sobrevivência de espécies e funções ecossistêmicas.

Palavras-chave: Caatinga, Chapada do Araripe, características funcionais.

ABSTRACT

Ecological studies in the Caatinga have pointed out the heterogeneity of edaphoclimatic factors shaped by relief structures as important drivers of taxonomic diversity. However, it is not clear how these factors interact with each other to affect the composition and functional structure of plant communities. An approach was developed to test how three levels of a topographic gradient associated with changes in elevation affect the functional structure and characteristics of vegetation. In the region, climatic and edaphic heterogeneity was found, shaped by geomorphological processes associated with the Chapada do Araripe sedimentary basin (Northeast-Brazil), which projected more humid areas in the highest places of the sedimentary plateau. Three dominant species of tree-shrub species were sampled at each level of the topographic gradient: depression, slope and plateau. Rao quadratic entropy was used to measure the functional diversity (FD) and taxonomic (TD) diversity of dominant species and information on 10 plant characteristics related to drought adaptation strategies. Spatial regression models between FD and TD versus topographic, climatic and edaphic factors were computed to represent the set of environmental factors responsible for regional variation. The elevation and the topographic gradient affected the patterns of distribution of the values of FD, TD and the weighted average of the characteristics in the community (CWM) in different ways. Functional diversity was greater above all on the slope and on the plateau than in peripheral depression. The species characteristics were focused on resource acquisition strategies in depression (> leaves; <leaf content; and <wood density); for resource conservation characteristics, especially on the hillside (<leaves; >leaf content; and >wood density). The hypothesis that greater functional dissimilarity could be related to environments with greater water availability was partially accepted. In fact, the lowest values of functional diversity (FD) were restricted to a smaller taxonomic set (TD) of species from drier conditions. However, the greatest functional dissimilarity was, above all, more associated with the slope areas (i.e., in the middle of the gradient and not at the end, as expected). These results suggest that the effects attributed to edaphic and climatic aspects varied in a dissociating way, and that the variation of the characteristics depends mainly on the characteristics of the soil and the position that each community exercises in the environmental gradient. This was because the effects attributed to the soil and climatic aspects varied dissociatingly and mainly depending on the community's position in the gradient. The change in TD was more related to the 'soil-climate' relationships in the topographic gradient, while the change in FD was more related to the chemical attributes of the soil. Programs to establish new areas of environmental protection must take into account the need to protect a proportion of each level of the topographic gradient, in order to guarantee greater variability of plant communities, species survival and ecosystem functions.

Keywords: Caatinga, Chapada do Araripe, functional characteristics.

1 INTRODUÇÃO

O padrão de distribuição das espécies e a relação com os ambientes onde elas são encontradas representam parte dos impactos causados pela heterogeneidade dos fatores ambientais nas comunidades vegetais. Uma gama de estudos revelou um consenso sobre o acréscimo da diversidade de plantas associado a diminuição dos níveis de déficit hídrico nas condições ambientais de florestas tropicais (SPASOJEVIC et al., 2014; ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2017; ALI et al., 2018). De acordo com essa presunção ecológica, é provável que ambientes mais úmidos sejam capazes de suportar uma maior variedade de estratégias funcionais e maior riqueza de espécies (YANG et al., 2015; CURRIE et al., 2004). Paralelo a isso, a previsão dos filtros ambientais pode atuar levando à exclusão de características menos adaptativas de um conjunto regional de espécies, restringindo a amplitude de valores de características nas comunidades locais (CORNWELL; ACKERLY, 2009; CADOTTE; ALBERT; WALKER, 2013).

Devido à sua avaliação intensiva e alto custo, muitos dos estudos desenvolvidos em comunidades de espécies lenhosas na Caatinga, focaram apenas no número de espécies e de suas densidades relativas (RODAL; SAMPAIO; FIGUEIREDO, 1992; SILVA et al., 2003; ALCOFORADO-FILHO et al., 2003; COSTA et al., 2004; COSTA; ARAÚJO, 2007). Conciliar as informações de diversidade com informações baseadas em características funcionais das plantas fornece uma extensão interessante, porque são capazes de refletir estratégias ecológicas nos processos ecológicos nos níveis da comunidade (PETCHEY; GASTON, 2002, 2006; PLA et al., 2012). A biodiversidade é um conceito complexo, multifacetado, que inclui não só a diversidade taxonômica (DT), mas também, as dissimilaridades entre as funções desempenhadas pelas espécies nas comunidades (PAVOINE; BONSALL, 2011). A diversidade funcional (DF) é definida como a extensão da variação das características funcionais entre as espécies de uma comunidade (TILMAN, 2001; PETCHEY; GASTON 2002; LEPSŠ et al., 2006; PLA et al., 2012). Esse conceito está relacionado à ideia do particionamento do nicho de Hutchinson (1957), de modo que as maiores diferenças entre essas características representam a maior complementaridade de nicho e, portanto, maior diversidade funcional (PETCHEY; GASTON, 2002).

As feições geomorfológicas do relevo possuem papel fundamental para a modulação da elevação e mecanismos climáticos. A distribuição espacial heterogênea da água e nutrientes ao longo das mudanças de elevação podem fornecer diferentes preferências ambientais e estratégias ecológicas entre as espécies de árvores (BELLO et al., 2013, SWENSON; ANGLADA-CORDERO; BARONE, 2011). As mudanças das condições ambientais fornecem

habitats mais diversificados, capazes de projetar maior diversidade de nichos do que paisagens homogêneas (NICHOLS; KILLINGBECK; AUGUST, 1998; TEWS et al., 2004). Na Caatinga, a elevação é relatada por ser capaz de prever a precipitação, além de promover a diminuição dos níveis de aridez (BARBOSA et al., 2004; SILVA; SOUZA, 2018). A vegetação florestal na região da Chapada do Araripe, no semiárido do Nordeste, está condicionada a um processo duplo quanto à disponibilidade hídrica regional: as diferenças ambientais geológicas e os mecanismos climáticos. Os solos sedimentares, em terrenos mais altos, são mais pobres em nutrientes, porém, mais profundos e com maior capacidade de retenção de água após eventos de chuva. Por outro lado, os terrenos mais baixos no entorno do planalto sedimentar são de origem cristalina, eutróficos, porém rasos e com menor capacidade de retenção da água (MARQUES et al., 2014; VELLOSO; SAMPAIO; PAREYN, 2002).

A complexidade topográfica aliada a fatores climáticos na Caatinga foram previamente identificadas por afetar a distribuição de plantas, com as maiores biodiversidades associadas a núcleos com topografia complexa, como a Chapada Diamantina (SILVA; SOUZA, 2018) e o complexo da Ibiababa e Chapada do Araripe (KOCH; ALMEIDA-CORTEZ; KLEINSCHMIT, 2017). Um número crescente de estudos constatou evidências claras sobre as consequências da heterogeneidade topográfica sobre a composição e diversidade de espécies nas comunidades biológicas em escala reduzida (SHAOLIN et al., 2008; PUNCHI-MANAGE et al., 2014; SANTOS et al., 2018). Apesar disso, a literatura ainda dispõe de pouco ou raro conhecimento sobre como esses efeitos topográficos podem depender do contexto climático (MUSCARELLA et al., 2019) e afetar a estrutura e a composição funcional das comunidades. Até o presente momento, nenhum trabalho investigou as relações entre a estrutura funcional das comunidades de plantas relacionada a diferentes níveis de um gradiente topográfico na Caatinga.

A diversidade taxonômica (DT) de espécies lenhosas na Caatinga é explicada pelo aumento da elevação em diferentes tipos de formações geomorfológicas (e.g., serras e planaltos), seja influenciada por mecanismos climáticos, como a disponibilidade hídrica (ARAÚJO; RODAL; BARBOSA, 2005; LIMA et al., 2009; ARAÚJO et al., 2011; SILVA et al., 2014), ou pelo resultado da atividade humana mais intensa nos terrenos com elevações mais baixas (LOPES; RAMOS; ALMEIDA, 2017). Padrão que é o inverso daquele documentado na literatura, isto é, a riqueza e a DT tendem a diminuir com a elevação (GASTON, 2000). O modo como diferentes fatores climáticos atuam na região da Chapada do Araripe direcionam um conjunto de condições ambientais, sobre as quais desenvolveram-se um conjunto fitofisionômico relacionado com a floresta tropical sazonalmente seca (FTSS). Essas condições ambientais dispõem-se em evidências sobre diferenciação das características funcionais das

espécies arbóreas, em virtude do clima, ao longo de diferentes tipos geomorfológicos do relevo. No entanto, ainda não compreendemos até que ponto as mudanças fisionômicas na FTSS afetam as características funcionais de espécies arbóreas nas comunidades, devido as particularidades do relevo e de como os regimes pluviométricos se distribuem nestas condições (ordem crescente: depressão periférica, encosta e planalto sedimentar).

O objetivo do presente trabalho foi estudar a estrutura funcional de comunidades de espécies arbórea-arbustivas dominantes, associadas a um contexto ambiental de gradiente topográfico, avaliando-se a relação de efeitos edafoclimáticos diante das mudanças de elevação na região do Araripe. Neste capítulo foram abordadas as seguintes questões: (i) As mudanças de elevação regional estão relacionadas às diversidades funcional e taxonômica de espécies arbórea-arbustivas dominantes? (ii) Qual a relação entre a variabilidade das características funcionais com a elevação e os diferentes contextos ambientais do gradiente topográfico na região do Araripe? (iii) Quais são os principais conjuntos de fatores ambientais que estão mais relacionados às mudanças da diversidade funcional de espécies arbórea-arbustivas dominantes na região do Araripe? Foi construída uma abordagem para determinar os principais processos subjacentes à estrutura funcional e distribuição das características das comunidades, considerando mecanismos com alcance de escala regional (RÉMI-PERRONNE et al., 2017). Postula-se que as comunidades amostradas ao longo do gradiente topográfico impulsionem a estrutura funcional das comunidades de espécies arbórea-arbustivas, modificando os valores da DF. Além disso, espera-se que os baixos valores de diversidade estejam associados a um conjunto menor de espécies adaptadas às condições de maior déficit hídrico ou que componham zonas mais áridas na região, refletindo uma diminuição na DF. Em adicional, postula-se que a elevação (preditor climático) influencie o valor médio das características dominantes de espécies arbórea-arbustivas (*community weighted mean* ['CWM']; GARNIER et al., 2004), refletindo maior número de espécies com estratégias adaptadas ao déficit hídrico e maior dissimilaridade funcional relacionada aos ambientes com maior disponibilidade hídrica.

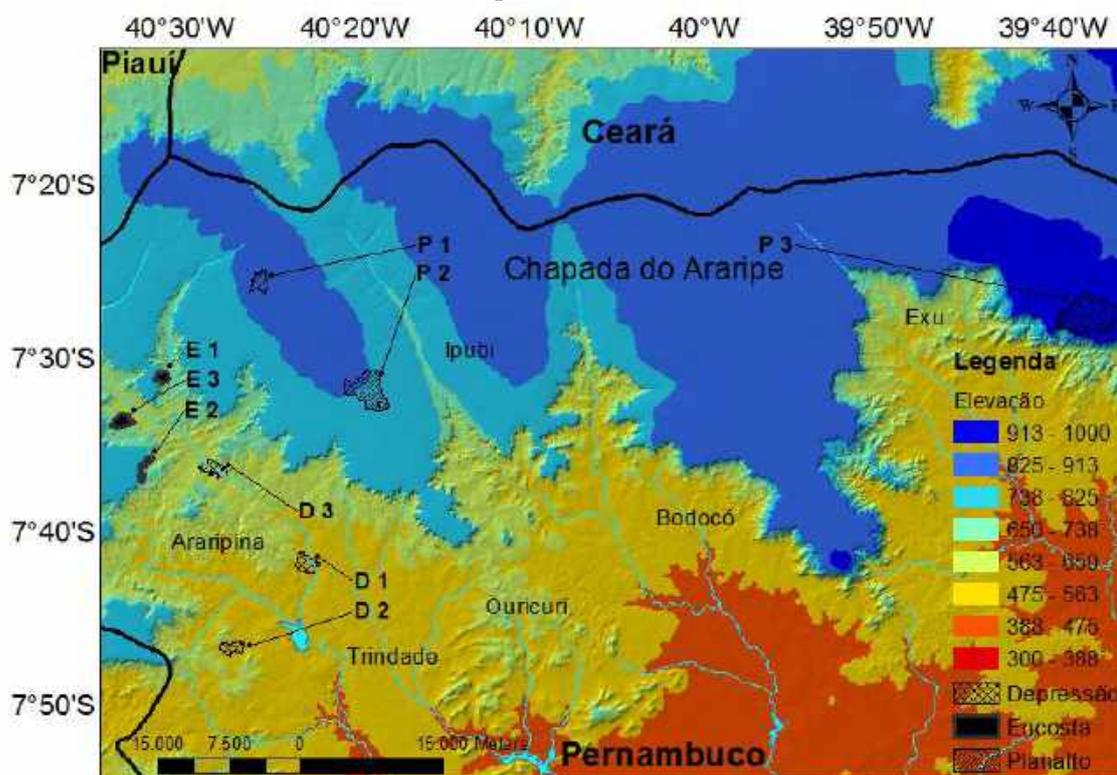
2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 LOCAL DE ESTUDO

Foram amostrados nove fragmentos de floresta tropical sazonalmente seca (FTSS), localizados na porção sul da Área de Preservação Ambiental (APA) da Chapada do Araripe, oeste do estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil (7°32'16,37''S; 40°26'33,56''O). Com auxílio de fotografias aéreas e informações de moradores locais, pôde-se confirmar que estas áreas não haviam sofrido distúrbios severos há 90 anos, como degradação do solo ou colapso

da biomassa, exceto uma das áreas, localizada na depressão periférica, que foi manejada há pelo menos 30 anos (área: D2) (Figura 1). Em cada nível do gradiente topográfico, selecionaram-se três locais para amostragem das características da vegetação, com a maior distância possível entre as áreas (> 6,1 Km) (Apêndice IV; p. 129). Na depressão, a vegetação variou de arbórea até arbustiva (elevação: 536-07 m), na encosta, a vegetação predominante é arbórea-arbustiva ('mata seca') (elevação: 661-707 m) e, no planalto, a vegetação variou de arbustiva densa não espinhosa ("Carrasco"), áreas com zonas de contato entre "Carrasco", vegetação arbórea-arbustiva e 'mata úmida' (elevação: 807-957 m).

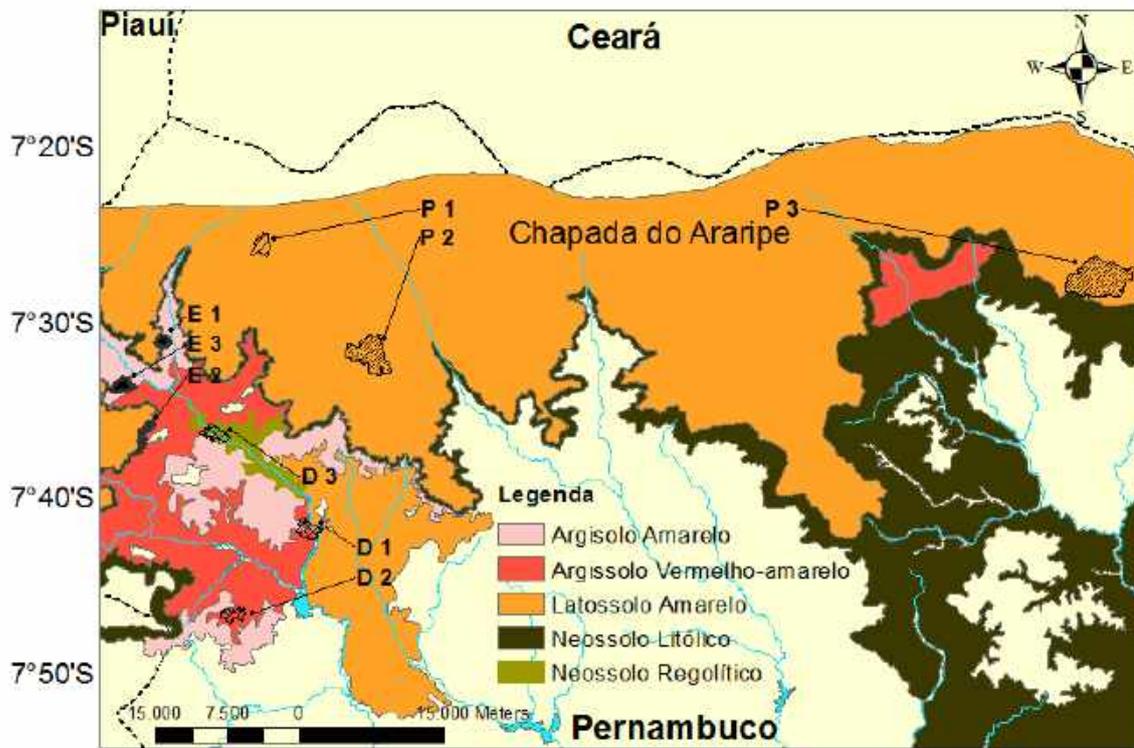
Figura 1. Modelo de elevação tridimensional (*Triangulated Irregular Network* - TIN), elaborado por cartas topográficas com curvas de nível de 20 m (*Shuttle Radar Topography Mission* - SRTM) para a região do Araripe, Nordeste, Brasil. As áreas avaliadas na depressão periférica foram denominadas: D1, D2 e D3; na encosta: E1, E2 e E3 e áreas no planalto sedimentar: P1, P2 e P3.



Elaboração: SANTOS (2020).

As classes de solo, nos fragmentos em que foram amostradas as comunidades, na depressão variou de Argissolo Vermelho-amarelo (D1 e D2) a Neossolo Regolítico (D3). Na encosta, o solo foi classificado como Neossolo Litólico (E1, E2 e E3), enquanto no planalto sedimentar, foi o Latossolo Amarelo (P1, P2 e P3) (ARAÚJO-FILHO et al., 2000) (Figura 2). Quanto aos aspectos físicos do solo, pode-se dizer que estes variam desde franco-argiloso a franco-arenoso na depressão periférica, com tendência a maiores proporções de areia na encosta e planalto sedimentar.

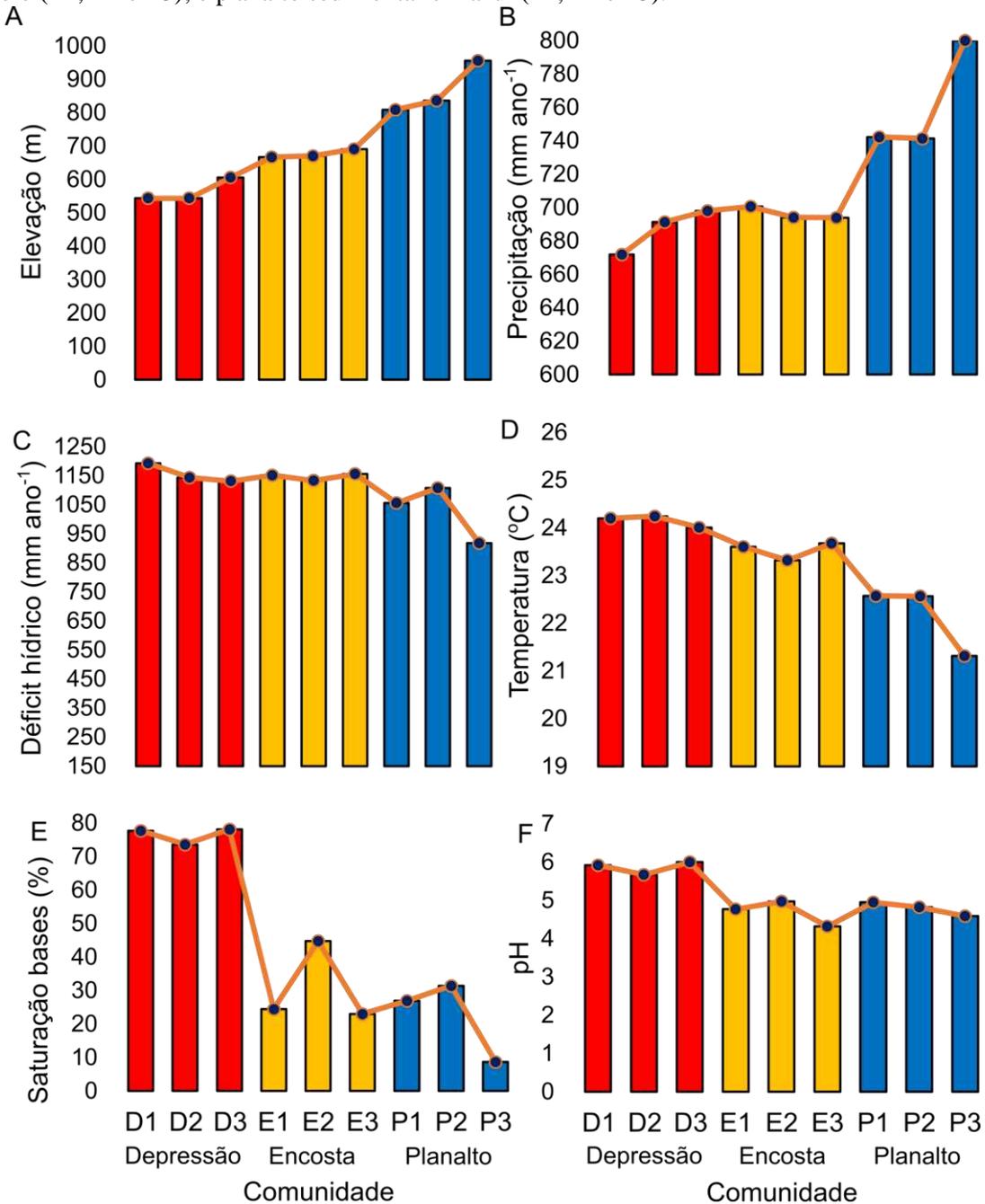
Figura 2. Distribuição espacial de classes de solo para a região do Araripe, Pernambuco-PE. As áreas avaliadas na depressão periférica são denominadas: D1, D2 e D3; na encosta: E1, E2 e E3 e áreas no planalto sedimentar: P1, P2 e P3.



Elaboração: SANTOS (2020).

A região do Araripe possui significativa heterogeneidade ambiental que é atribuída principalmente por aspectos edafoclimáticos, projetando áreas mais úmidas nos locais mais elevados. O período das chuvas concentra-se entre os meses de janeiro a março e são maiores nas porções mais elevadas do planalto ($800,24 \text{ mm ano}^{-1}$) do que na depressão ($671,42 \text{ mm ano}^{-1}$) (Figura 3A e B). A temperatura média anual na depressão é 24°C ; na encosta, devido exposição direta dos ventos, a temperatura média é de 23°C ; e no planalto é 22°C (Figura 3D). A variedade de substratos com diferentes idades e origem é derivada de processos de formação da bacia sedimentar, que formaram distintos tipos de sedimentos, orientados no sentido da base para o topo do planalto. Os tipos de ambientes edáficos são heterogêneos, onde os locais mais elevados são mais úmidos (Figura 3C), no entanto, dominados por solos mais ácidos e distróficos (Figura 3E e F). O clima na região Bsh (Köppen-Geiger), caracterizado como quente e semiárido (PEEL; FINLAYSON; MCMAHON, 2007), com zonas mais secas e quentes, representadas pelas porções mais baixas, enquanto nas porções mais elevadas ($> 700 \text{ m}$) estão as zonas mais úmidas com temperaturas relativamente menores.

Figura 3. Principais fatores edafoclimáticos amostrados em diferentes comunidades de espécies arbórea-arbustivas na região do Araripe, Nordeste, Brasil. As linhas ligam os valores médios em cada um dos fragmentos: (A) elevação; (B, C e D) climáticos; e (E e F) edáficos. Os níveis do gradiente topográfico são apresentados por cores diferentes: depressão periférica em vermelho (D1, D2 e D3); encosta em amarelo (E1, E2 e E3); e planalto sedimentar em azul (P1, P2 e P3).



2.2 FATORES AMBIENTAIS

2.2.1 Topográficos

Em cada área, a elevação (m) e o declive (%) foram registrados com auxílio do modelo tridimensional de elevação, elaborado por meio do banco de dados da missão *Shuttle Radar Topography Mission* (SRTM). O índice de umidade topográfica (IUT) representa as zonas do espaço mais propícias à umidade, de modo que, quanto maior o valor do índice, maior a

potencialidade do local à umidade do solo. Os valores de IUT foram derivados a partir dos dados de elevação (TIN) e da declividade. No centro de todas as parcelas, a longitude e latitude foi medida com um GPS (Garmin MAP® 64s).

2.2.2 Climáticos

A temperatura média anual (°C) foi obtida do banco de dados Worldclim (HIJMANS et al., 2005), com resolução de 30 arc-seg e média histórica de 1970-2000. O déficit hídrico foi calculado pela subtração da evapotranspiração potencial (ETP) e evapotranspiração real (ETR). Os dados de déficit hídrico foram condizentes com o Índice Global de Aridez (IGA), que é calculado pela razão entre a precipitação e a evapotranspiração potencial (ETP), com variação de 918 mm ao ano (aridez mínima: 0,57), na depressão periférica, até 1193 mm ao ano, no planalto sedimentar (aridez máxima: 0,39) (Tabela 2) (ARNAN et al., 2018). As informações climáticas referentes a ETR média anual e IGA foram obtidas por meio do banco de dados Global Aridity - CGIAR-CSI's (www.cgiarcsi.community) e extraídas usando mapas com resolução espacial de 30 arco-segundo e média histórica de 1970-2000 no software ArcGIS 10.2.1. O déficit hídrico foi usado porque reflete a influência das dimensões hidrológicas e do solo sobre a regulação de processos ecológicos existentes na vegetação. A precipitação média anual foi computada por interpolação de 65 estações pluviométricas distribuídas no interior e adjacências da APA da Chapada do Araripe (Apêndice II; p. 128). Todas as informações de precipitação foram obtidas junto ao Sistema de Informações Hidrológicas (HidroWEB) de responsabilidade da Agência Nacional de Águas (ANA, 2019).

2.2.3 Edáficos

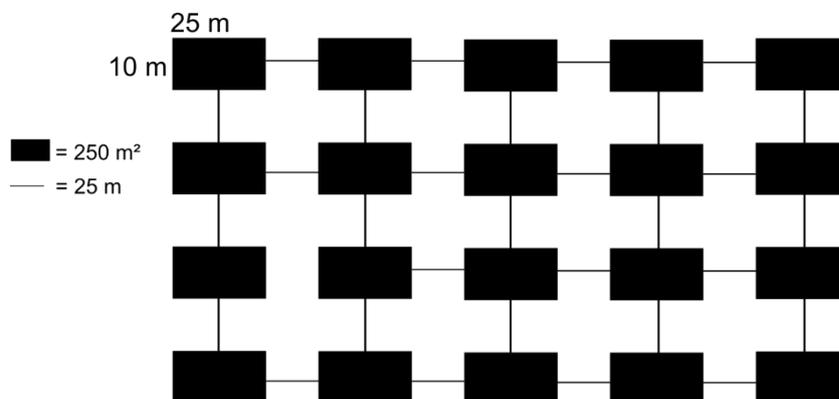
Determinaram-se 13 atributos do solo, correspondendo a parâmetros químicos e um físico. Em cada uma das nove áreas, foram sorteadas 10 parcelas e retiradas três amostras simples (0-20 cm de profundidade) para compor uma amostra composta. As amostras de solo foram conduzidas para a Estação Experimental de Cana-de-Açúcar de Carpina da Universidade Federal Rural de Pernambuco (EECAC/UFRPE), onde foram determinados os cátions trocáveis Al^{3+} , Ca^{2+} , Mg^{2+} e Na^{+} (método: solução extratora de KCl 1,0 mol L⁻¹). O fósforo (P) e o potássio (K^{+}) foram aferidos com Mehlich-1, sendo o P dosado por espectrofotometria e o K^{+} por fotometria de chama. A acidez potencial ($H^{+} Al^{3+}$) foi aferida por meio de acetato de cálcio 0,5 mol L⁻¹ e determinada por titulometria. Após isso, foram calculadas a soma de bases (SB), a saturação por bases (V%) e a capacidade de troca de cátions (CTC). No laboratório de Química do Solo da UFRPE, foram determinados o nitrogênio total (N) (método: digestão sulfúrica) e a matéria orgânica total (M.O), pelo método do ‘Dicromato de Potássio’. O teor de

areia total do solo foi determinado pela sua massa seca, após separação das frações pelo método da lavagem e peneiramento em malha padrão de 0,053 mm, no Laboratório de Física do Solo da UFRPE (EMBRAPA, 2011).

2.3 AMOSTRAGEM DA VEGETAÇÃO

Todos indivíduos arbóreo-arbustivos com circunferência à altura do peito ≥ 10 cm foram considerados no presente trabalho. Um total de 180 parcelas de 250 m² (4,5 ha de área total) foram amostradas, sendo 20 parcelas para cada fragmento (20 parcelas x 9 áreas). Em cada fragmento, as parcelas foram distribuídas a 25 m de distância uma da outra – sentido horizontal e vertical (Figura 4). Considerando cada nível do gradiente topográfico, foram amostrados três fragmentos (60 parcelas x 3 tipos de ambientes). Todos os indivíduos foram etiquetados e identificadas de acordo com *Angiosperm Phylogeny Group* (APG IV, 2016) e por comparação, com as exsicatas depositadas no Herbário Sérgio Tavares (HST) da UFRPE. A nomenclatura atual das espécies foi conferida por consultas ao banco de dados do ‘Tropicos.org’ (*Missouri Botanical Garden* - <http://www.tropicos.org>). A lista florística, para eventual conferência, foi compilada e está disponível no Apendice I (p. 125).

Figura 4. Desenho amostral do estudo, as amostragens da vegetação foram realizadas em nove comunidades de espécies arbórea-arbustivas. As dimensões das parcelas foram 10 x 25 m, sendo cada parcela 25 m de distância uma da outra.



2.4 CARACTERÍSTICAS DAS PLANTAS

O conjunto de espécies que contribuíam com 90% a 95% da densidade relativa foram selecionadas para medições de características funcionais das plantas, porque são relatadas por descrever com precisão a média ponderada pela comunidade (CWM) (PAKEMAN; QUESTED, 2007). No total, amostraram-se 83 espécies, considerando-se todas as vezes que a espécie se repetiu ao longo das comunidades, uma vez que a variabilidade das espécies, em diferentes posições do gradiente, tem papel importante na adaptação e estabelecimento das espécies. Em outras palavras, apenas um valor para a característica não descreveria

adequadamente a espécie mediante forças de mudanças nas condições ambientais (WRIGHT; GRIER, 2012). Informações de 10 características (*soft traits*) de plantas, que são mais relacionadas às estratégias de adaptação à seca e estabelecimento, foram coletadas para esse trabalho.

Todas as características foram mensuradas de acordo com o protocolo global de características de plantas (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). As medições foram realizadas no interior das parcelas para as nove comunidades de espécies arbórea-arbustivas, seguindo dados das densidades relativas das espécies oriundos de nove inventários fitossociológicos. As características foliares foram aferidas para um conjunto de cinco plantas adultas para cada espécie, a partir de 5 folhas (para cada indivíduo) de ramos bem desenvolvidos e oriundos de locais bem iluminados. Para as medições da densidade específica da madeira (DEM), foram utilizadas secções da haste de galhos ($\varnothing \cong 1$ cm). Em todas as secções, foi retirado o ritidoma, porque este é reconhecido por afetar os valores da DEM. Depois disso, as secções das hastes foram emersas em recipiente com água para saturação até massa constante (~ 72 horas). Cada peça foi enumerada, submersa em um recipiente com água e determinado o volume pelo método do deslocamento, expresso em mm^3 (CHAVE, 2005). Em seguida, cada haste foi seca em estufa a 103°C (até peso constante) para a determinação da massa seca, expressa em mg. Todos estes procedimentos foram realizados no Laboratório de Anatomia e Identificação de Madeira da UFRPE.

Área foliar (AF): é a área unilateral de uma folha fresca expressa em cm^2 .

Área foliar específica (AFE): é a área unilateral de uma folha fresca (cm^2) dividida pela sua massa (g) após secagem em estufa a 70°C , sendo expressa em $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$.

Espessura da folha (ES): é a média da espessura de uma folha fresca aferida em diferentes pontos da folha, expressa em mm.

Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF): é a massa seca de uma folha após estufa (70°C) dividida pela sua massa fresca, expresso em g kg^{-1} .

Composição foliar (CF): uma característica binária (0 = simples, 1 = composta). A presença da característica foi computada de acordo com observações em campo e auxílio de herbários (Apêndice V até XIV; p. 130-109).

Tricoma (TR): uma característica binária em que: 0 = ausência, 1 = presença de tricomas. A constatação da característica nas folhas foi realizada com base em observações de campo e confirmação em laboratório, com uso de fotografias de microscópio com aproximação de 200 vezes (Apêndice XV até XVII; p. 140-144).

Altura da planta (H): foram considerados os indivíduos maiores, selecionados por meio do 3º e 4º quartil do *box plot*, computados em cada inventário fitossociológico para cada comunidade. A altura da planta é a distância entre o limite superior dos principais tecidos fotossintéticos e no nível do solo, sendo expressa em metros.

Densidade específica da madeira (DEM): é a massa seca da haste sem casca após estufa a 103°C (aqui, utilizaram-se secções de galhos), dividido pelo seu volume verde saturado (cm³), expresso em g cm³.

Conteúdo de matéria seca do ritidoma (CMSc): em todas as secções de galhos, foi retirado o ritidoma e determinado o conteúdo de matéria seca, sendo expresso em g kg⁻¹.

Teor de umidade da madeira (TUM): é a massa fresca da secção do galho dividido pela sua massa após secagem em estufa a 103°C (até peso constante), multiplicado por 100, sendo expresso em percentual (%).

2.5 ESTRUTURA DA COMUNIDADE

2.5.1 Cálculo dos índices de diversidade

Utilizou-se a entropia quadrática de Rao (1982) para medir a diversidade funcional (DF) e taxonômica (TD) de espécies arbórea-arbustivas dominantes. O conceito de espécies dominantes utilizado é atribuído ao conjunto de espécies que coletivamente somam 90 a 95% da densidade relativa de indivíduos na comunidade. O índice de diversidade quadrática de Rao foi escolhido porque pode ser usado para resumir a diversidade de espécies, respeitando as distâncias taxonômicas e funcionais entre as espécies dentro da mesma estrutura matemática (RICOTTA; SZEIDL, 2009; BELLO et al., 2010).

A mesma estrutura do índice pode ser usada para calcular a diversidade taxonômica (TD) ($d_{ij} = 1$ para cada $i \neq j$ e $d_{ij} = 0$ caso contrário). Neste caso, o cálculo que é equivalente ao índice de dominância de Simpson (PAVOINE; DUFOUR; CHESSEL, 2004). Depois disso, foram aplicados o princípio da correção para os números equivalentes de Jost (JOST, 2007), em ambos os termos de diversidade (i.e., DT e DF). Essa conversão revela o número efetivo de espécies dissimilares funcional e taxonômicamente, calculada por meio da função “Rao”, implementada em R por Bello et al. (2010). O cálculo da DF teve como base características quantitativas e categóricas, como tricomas (presença/ausência) e composição foliar (simples/composta). Portanto, calcularam-se as diferenças entre as espécies pela distância de Gower, recomendada por Leps et al. (2006), redimensionando as distâncias para o intervalo de 0 – 1, com o auxílio do pacote cluster em R (MAECHLER et al., 2019).

2.5.2 Composição funcional das comunidades

A compreensão da composição funcional das comunidades, ao longo dos diferentes ambientes, foi interpretada pelos valores médios das características na comunidade ponderada pela densidade relativa das espécies (*community weighted mean* - ‘CWM’) (MUSCARELLA; URIARTE, 2016), calculada pela equação:

$$CWM = \sum_{i=1}^S w_i x_i \quad (1)$$

Em que: CWM = média ponderada da característica na comunidade; S = número total de espécies dominantes da comunidade; w_i = densidade relativa da i -ésima espécie; e x_i = o valor médio da característica da i -ésima espécie. No caso das características binárias, x_i pode ser zero ou um, assim, o CWM passa a significar a dominância da característica na comunidade. Essa métrica consegue representar as diferenças por meio dos valores atribuídos à média das características de uma determinada espécie, ponderada pela sua representatividade na comunidade.

2.6 ANÁLISE ESTATÍSTICA

2.6.1 Elevação e variação topográfica

Todas as regressões espaciais foram realizadas para cada fator ambiental, controlando as variações aleatórias em cada nível do gradiente topográfico. Os diferentes componentes de diversidade (DF e DT) nos modelos foram configurados da seguinte maneira: (i) regressões condicionadas aos componentes topográficos; (ii) regressões condicionadas aos componentes climáticos; e (iii) regressões condicionadas aos componentes edáficos. Antes das análises, foram excluídas as variáveis menos explicativas e fortemente correlacionadas com auxílio de uma matriz de correlograma de Pearson ($\alpha = 0,05$), calculada com a função ‘ggpairs’ do *package* ‘ggplot2’ no ambiente R (WICKHAM, 2016). Dentro do conjunto de variáveis, a evapotranspiração potencial (mm ano^{-1}) foi excluída, porque estava correlacionada com o déficit hídrico ($r = 0,9613$; $P < 0,001$) e o alumínio trocável (Al^{3+}) estava correlacionado com a acidez potencial ($\text{H}+\text{Al}^{3+}$) ($r = 0,9267$; $P < 0,001$). Em segundo lugar, foram computados os valores de *P-valor* e parâmetros de desempenho de cada modelo, considerando as variáveis topográficas, climáticas e edáficas, para determinar os conjuntos de variáveis que mais contribuíram para explicar processos na estrutura das comunidades.

Para testar o efeito da elevação sobre as medidas de diversidade funcional (DF), taxonômica (DT) e composição funcional (CWM), nos diferentes níveis do gradiente

topográfico da Chapada do Araripe, foram realizadas uma série de análises de regressões baseadas em *Conditional Autoregressive Models* (CAR). A estrutura dos modelos implementados em CAR é projetada para modelar dados auto-correlacionados no espaço (HOEF et al., 2018), considerando as matrizes de vizinhança, como as coordenadas espaciais que especificam a relação entre os valores de resposta considerando cada local (DORMANN et al., 2007).

Os modelos em *Conditional Autoregressive Models* (CAR) representam uma classe poderosa de modelos apropriados para a análise de dados considerados réplicas agrupadas. A estrutura hierárquica dos dados de resposta no presente trabalho, ou seja, os parâmetros de diversidade (DF, DT) e composição funcional e (CWM) não possuíam independência espacial, confirmado pelo teste de Moran I ($P < 0,05$). Portanto, a escolha de modelos tradicionais violaria o pressuposto de independência dos erros. Todos os cálculos foram realizados por meio da função “spautolm” em R, que é implementado no *package* ‘spdep’ (BIVAND; PEBESMA; GOMEZ-RUBIO, 2013; BIVAND; WONG, 2018).

O design experimental estava aninhado em três níveis do gradiente topográfico: depressão, encosta e planalto. As hipóteses de diferenças sobre a estrutura funcional e composição funcional ao longo dos diferentes níveis do gradiente topográfico foram testadas pelo *Kruskal-Wallis Rank Sum Test* (KW), que é análogo a ANOVA. Foram aplicados três contrastes ortogonais entre os níveis do gradiente topográfico: depressão *versus* encosta, depressão *versus* planalto e encosta *versus* planalto. A decisão por *Kruskal-Wallis Rank Sum Test* foi tomada porque a maior parte dos dados violaram a suposição de homogeneidade de variância ($P < 0,05$). Muito embora todos os dados possuísem distribuição próxima da normal (teste: *Kolmogorov-Smirnov Test* – KS; $P > 0,05$), os valores médios das características de AF e AFE foram necessários a aplicação de transformação para \log_{10} , para a homogeneização dos resíduos dos modelos (ZAR, 2013).

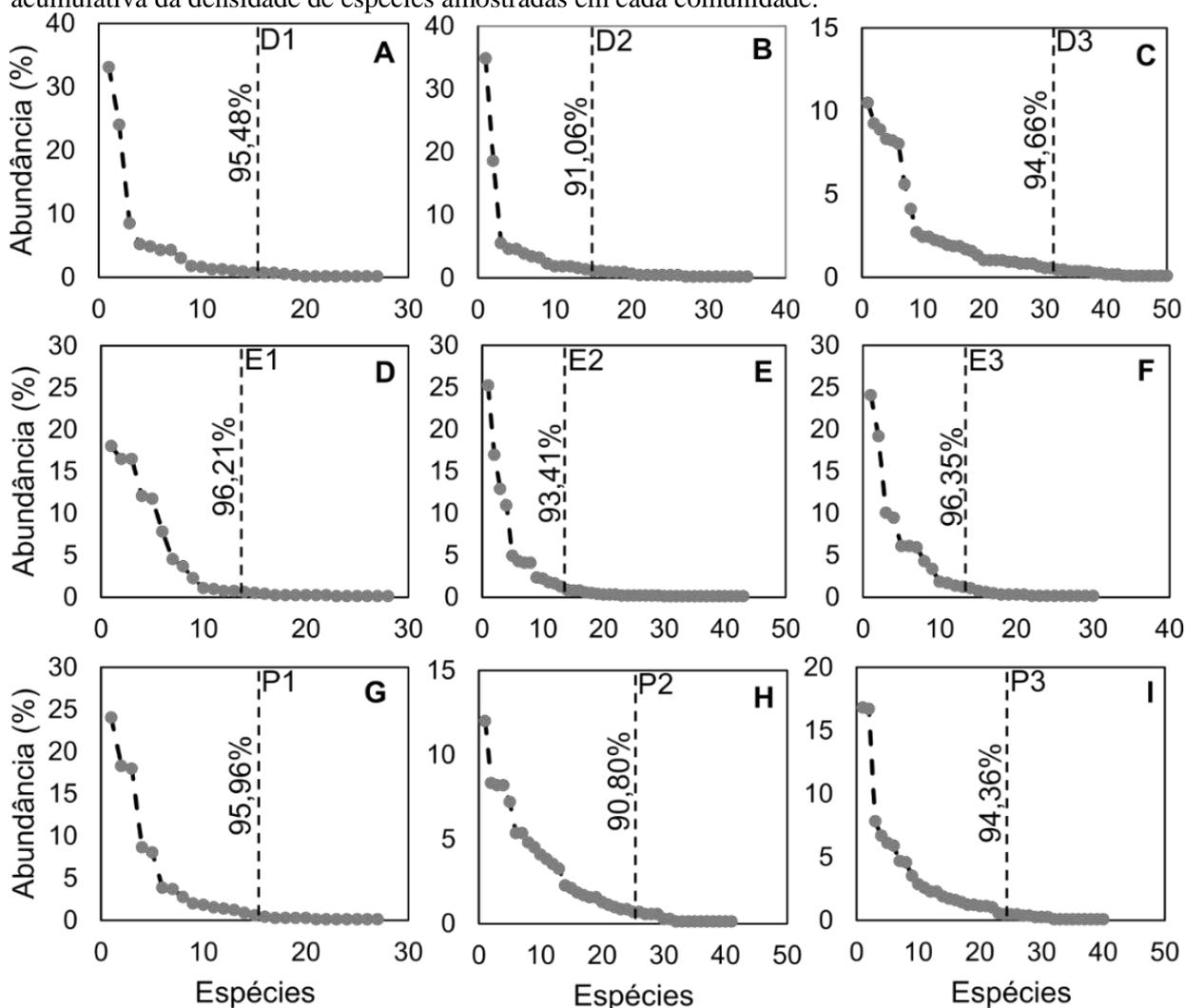
As hipóteses de diferenças dos dados de diversidade (DT e DF), em função dos três níveis do gradiente topográfico, foram testadas seguindo a ANOVA paramétrica. Todos os pressupostos para essas inferências foram confirmados de acordo com as recomendações do protocolo para a exploração de dados ecológicos (ZUUR; IENO; ELPHICK, 2009) e toda manipulação estatística e vetorização gráfica foi executada com auxílio do ambiente R versão 3.6.1 (DEVELOPMENT CORE TEAM, 2020).

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 DIVERSIDADE FUNCIONAL E TAXONÔMICA

No total, foram amostradas 153 espécies em todos os levantamentos fitossociológicos, contabilizando-se todas as sobreposições por fragmento em um total de 180 parcelas (Apêndice I; p. 124-128). A riqueza média de espécies na depressão periférica foi: D1 = 27 (\pm 40); D2 = 35 (\pm 6); e D3 = 51 (\pm 12) espécies; na encosta, foram amostradas: E1 = 28 (\pm 3); E2 = 43 (\pm 10); e E3 = 30 (\pm 9) espécies; enquanto, no planalto sedimentar, foram amostradas: P1 = 27 (\pm 6); P2 = 41 (\pm 24); e P3 = 40 (\pm 25) espécies. Todas as espécies utilizadas para estimar as características funcionais representaram uma cobertura média na comunidade de 93%, 73%, 95%, 32% e 93,70% espécies, também nesta ordem (Figura 5).

Figura 5. *Ranking* de densidades relativas de espécies arbórea-arbustivas, amostradas em diferentes comunidades na depressão periférica (A, B e C), encosta (D, E e F) e planalto sedimentar (G, H e I) da região do Araripe, Nordeste, Brasil. Eixo horizontal corresponde ao número de espécies e o vertical, às densidades relativas. A linha vertical tracejada com inserção no centro do gráfico denota a contribuição acumulativa da densidade de espécies amostradas em cada comunidade.



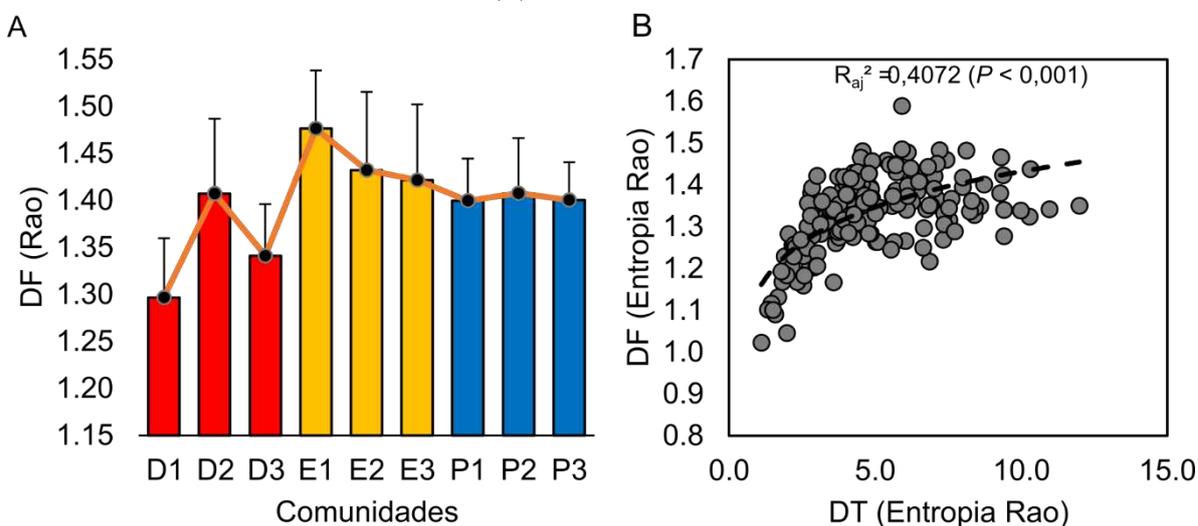
Do ponto de vista florístico, a maior similaridade foi observada para a depressão periférica, especialmente, entre D1, D2, D3 e E2. No planalto sedimentar, constatou-se baixa tendência de sobreposição de espécies. De fato, a maior contribuição para isso se dá porque a área P3 teve menor similaridade com os demais fragmentos (SANTOS, 2019), devido à ocorrência exclusiva de oito famílias com linhagens de espécies encontradas em florestas úmidas, como Lauraceae, Melastomataceae, Simaroubaceae, Chrysobalanaceae e Sapotaceae. Ainda de acordo com esse autor, em um estudo anterior nestas áreas, as comunidades da encosta compartilharam espécies com ambos os níveis do gradiente topográfico, por exemplo, E1 e E2 compartilharam espécies com a depressão periférica e E3 com o planalto sedimentar. Em geral, observou-se que a encosta se mostrou mais relacionada à vegetação do planalto sedimentar, sobretudo com P1 e P2.

As respostas dos componentes de diversidade variaram de maneira independente. Os maiores valores computados para a dissimilaridade taxonômica (DT Rao) não coincidiram com os encontrados para a dissimilaridade funcional (DF Rao). A diversidade taxonômica (DT) de espécies por parcela foi 8,45; 6,92; e 11,05 espécies para a depressão periférica, encosta e planalto sedimentar, respectivamente. A dissimilaridade funcional foi 1,35; 1,44; e 1,40 espécies, também nesta ordem. A diversidade funcional (DF) foi reduzida nas áreas da depressão periférica, mas, foi maior nas áreas mais elevadas, sobretudo para a encosta (Figura 6A). A taxa de rotatividade de espécies para a DF foi maior na encosta ($\bar{x} = 6,8\%$), seguida do planalto sedimentar ($\bar{x} = 4,5\%$) e depressão periférica ($\bar{x} = 4,4\%$). A taxa de rotatividade média para a DT foi maior no planalto sedimentar ($\bar{x} = 52,1\%$), seguido da encosta ($\bar{x} = 49,0\%$) e depressão periférica ($\bar{x} = 46,6\%$).

A associação entre a DF *versus* DT de espécies arbórea-arbustivas dominantes revelou uma relação positiva não-linear, com tendência de estabilização da assíntota, sobretudo, quando $DT > 5$ espécies (200 m²) ($R^2_{aj} = 0,4072$; $P < 0,001$) (Figura 6B). Esses resultados sugerem a importância do papel na investigação dos efeitos dos gradientes ambientais, considerando diferentes facetas da diversidade, além de reforçar a ideia de que diferentes medidas nem sempre são conciliadas com resultados redundantes (PAVOINE et al., 2013). A heterogeneidade espacial na disponibilidade de nutrientes que regula o solo é reconhecida por influenciar o número de espécies de plantas que podem coexistir por meio da partição de nicho (CHESSON, 2000). Se diferentes espécies conferem características adaptadas a diferentes níveis de nutrientes, um número maior de espécies de plantas poderá coexistir onde houver maior heterogeneidade espacial (LALIBERTÉ et al., 2013). A variabilidade das características ambientais foi cerca de 25%-30% maior para o planalto sedimentar e encosta, onde a

diversidade e taxas de rotatividade para a DF e DT foram maiores, o que indica que a heterogeneidade dessas características deve estar ligada de forma positiva.

Figura 6. As barras representam os valores médios para a entropia de Rao para a diversidade funcional (DF) e as linhas sobre estas indicam o desvio padrão para cada comunidade de espécies arbóreas-arbustivas (A). No lado direito, a associação entre a entropia quadrática de Rao para a diversidade funcional *versus* taxonômica é mostrada (B).



Foi demonstrado no Capítulo I que os três tipos de conjuntos de fatores ambientais, isto é, topografia, clima e solo, foram estruturados com as mudanças de elevação. Dessa forma, modelos de regressão espacial baseados em *Conditional Autoregressive Models* (CAR) entre os componentes de diversidade de espécies *versus* fatores topográficos, climáticos e edáficos foram computados para representar o conjunto de fatores abióticos responsáveis pela variação regional. O componente de diversidade funcional (DF) de espécies arbórea-arbustivas aumentou com a elevação ($R_{aj}^2 = 10,81$; $P < 0,01$), mas foi afetado de forma negativa pelo aumento da temperatura ($R_{aj}^2 = 9,03$; $P = 0,0159$), saturação por bases (V%) ($R_{aj}^2 = 11,65$; $P = 0,01$) e o pH ($R_{aj}^2 = 9,19$; $P = 0,024$). Enquanto o componente taxonômico (DT) foi afetado de maneira positiva pela elevação ($R_{aj}^2 = 20,68$; $P < 0,01$), precipitação ($R_{aj}^2 = 20,09$; $P < 0,01$) e matéria orgânica do solo ($R_{aj}^2 = 21,84$; $P = 0,039$), mas, foi afetado de maneira negativa pelo déficit hídrico ($R_{aj}^2 = 21,22$; $P < 0,01$) e temperatura ($R_{aj}^2 = 20,42$; $P < 0,01$) (Tabela 1).

A elevação foi o único fator ambiental que previu, simultaneamente, as mudanças de diversidade funcional (DF) e taxonômica (DT) de espécies, simplificando um conjunto de efeitos complexos que representam heterogeneidade climática e ambiental na Chapada do Araripe. Os padrões de diversidade taxonômica (DT) foram explicados pelas mudanças do clima e solo, quando referidos ao número de variáveis (3 *versus* 3, clima e solo, respectivamente). As diferenças na estrutura funcional foram melhor associadas por atributos edáficos, relacionando-se a um maior número dessas variáveis (4 *versus* 1, clima e solo) (Tabela

1). Esses resultados sugerem que as características ambientais tendem a ter efeitos diferentes sobre a estrutura da diversidade, em que o solo pode desempenhar um papel mais importante na determinação das estratégias e características das plantas e a relação ‘clima-solo’ sendo mais importante no papel da regulação da dominância de espécies da DT.

A maneira como os recursos do solo está organizada no espaço é interpretada como causa dos padrões de organização espacial das plantas (LAURETO; CIANCIARUSO, 2015; ANDERSEN et al., 2012). No gradiente ambiental, as áreas da encosta foram compatíveis com níveis intermediários de fertilidade (76,50% *versus* 30,74% e 24,34%, depressão, encosta e planalto, respectivamente), potencial de acidez por Al (2,07 *versus* 3,74 e 5,23), temperatura (24,15°C *versus* 23,53°C e 22,15°C), comportando os maiores valores para a DF. Uma explicação para isso é que as faixas de variação das condições ambientais em níveis intermediários possam aumentar a coexistência de espécies por meio de diferentes tipos de exigência de recursos e adaptação à seca (heterogeneidade do habitat). Além disso, deve-se mencionar que a geomorfologia da região permite que as encostas sejam interceptadas pelos ambientes da depressão (ao sul) e o planalto (ao norte), servindo como fonte de dispersores e comportando a passagem do fluxo de dispersão de espécies.

Tabela 1. Resultado dos modelos de regressão espacial (CAR) entre os principais preditores topográficos (elevação, declividade), climáticos (precipitação, déficit hídrico e temperatura) e edáficos (P, pH, H⁺ Al³⁺, V, M.O, Nitrogênio e Areia total) *versus* componentes de diversidade funcional (DF) e taxonômica (DT) de espécies arbórea-arbustivas dominantes, amostradas em diferentes níveis do gradiente topográfico região do Araripe, semiárido do Nordeste, Brasil.

Fator Ambiental	Unid.	DF Rao		DT Rao			
		Z-valor	P-valor	R ²	Z-valor	P-valor	R ²
Elevação	m	3,14	0,0017	10,81	2,82	0,0048	20,68
Declividade	%	-0,19	0,8486ns	-	-1,11	0,2687ns	-
IUT	-	1,25	0,2107ns	-	1,69	0,0906ns	-
Precipitação	mm ano⁻¹	1,39	0,1640ns	-	2,66	0,0078	20,09
Temperatura	°C	-2,41	0,0159	9,03	-2,73	0,0064	20,42
Déficit hídrico	mm ano⁻¹	0,99	0,1698ns	-	-3,18	0,0015	21,22
P	cmol _c dm ⁻³	-1,40	0,1613ns	-	-1,56	0,1188ns	-
pH	-	-2,26	0,0238	9,19	0,56	0,5743ns	-
S.B	-	-3,05	0,0023	11,31	-2,60	0,0092	23,09
H⁺ Al³⁺	cmol_c dm⁻³	1,94	0,0501	8,65	1,29	0,1985ns	-
V	%	-3,17	0,0016	11,65	-1,45	0,1478ns	-
M.O	g Kg⁻¹	-0,30	0,7646ns	-	2,07	0,0385	21,84
Nitrogênio	g Kg ⁻¹	-1,61	0,1063ns	-	1,08	0,2811ns	-
Areia total	g Kg⁻¹	1,15	0,2510ns	-	2,20	0,0286	21,99

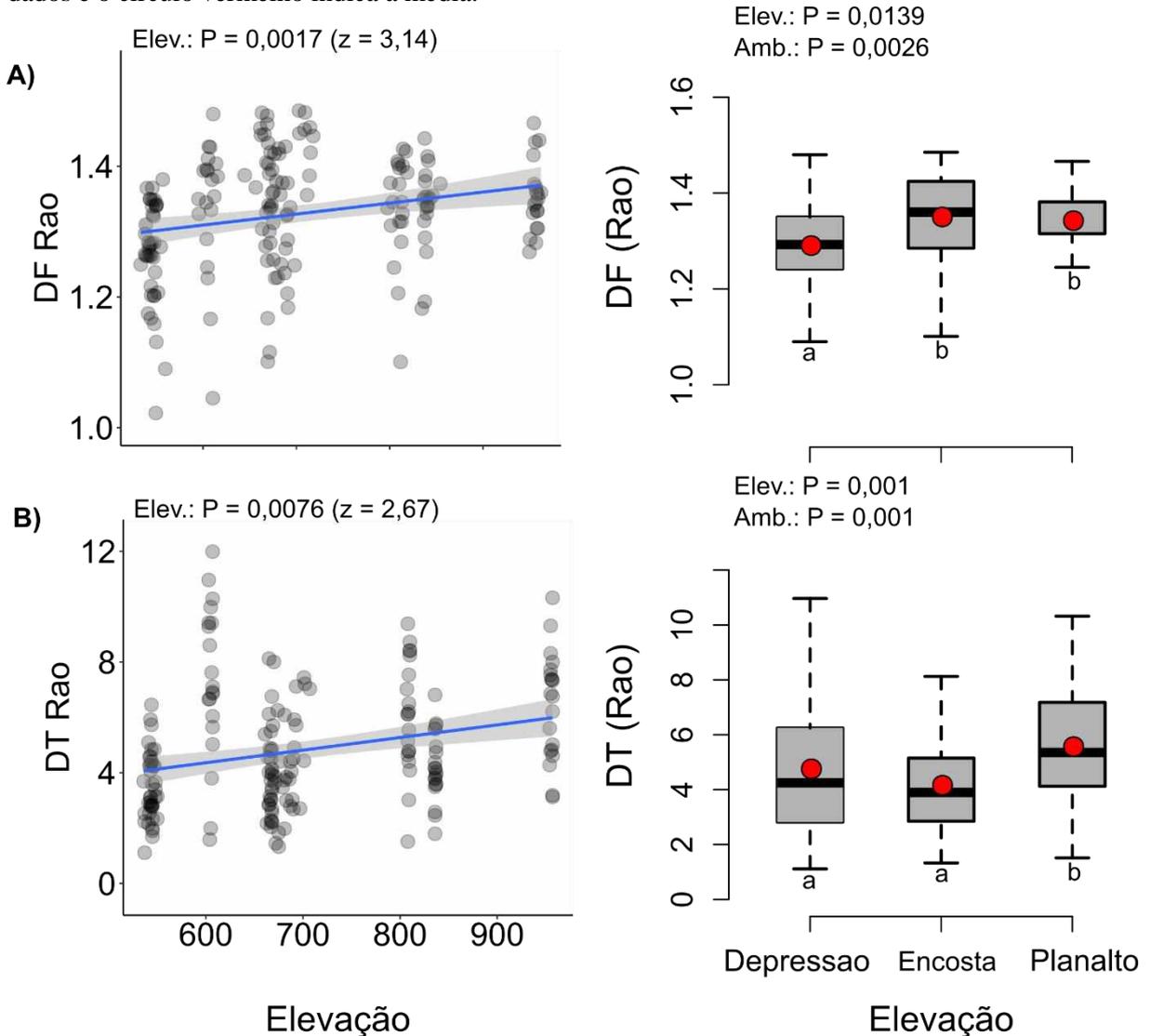
Os valores de Z-valor foram derivados de *conditional autoregressive models* (CAR). Valores não significativos são designados por ‘ns’. Em que: IUT = índice de umidade topográfica; P = teor de fósforo; H⁺ Al³⁺ = acidez potencial; S.B = soma de bases; V = saturação por bases; e M.O = matéria orgânica.

Considerando o conjunto de efeitos relacionados aos fatores edáficos, foi mostrado que a diversidade funcional (DF) declinou com o aumento da soma de bases e da saturação por bases e a diversidade taxonômica (DT) diminuiu com o aumento soma de bases e da matéria orgânica. Resultados semelhantes também foram encontrados em um conjunto de florestas secas na Bolívia (PENÃ-CLAROS et al., 2012). Devendo ser um processo dominante em florestas tropicais úmidas (COSTA et al., 2005; PAOLI et al., 2006; ALI et al., 2020), embora as razões para isso tenham causas diferentes, isto é, algumas espécies competitivas devem excluir as outras espécies homogeneizando a DT (HUSTON, 1980). Em florestas tropicais sazonalmente secas, as causas estão diretamente conectadas ao contexto climático, devido ao estresse hídrico sazonal enfrentado pela vegetação, que conduz a disponibilidade de recursos do solo por meio da dinâmica água-energia (BAGOUSSE-PINGUET et al., 2017).

A elevação foi capaz de explicar a estrutura das comunidades, afetando positivamente a diversidade funcional (DF) e taxonômica (DT) de espécies dominantes arbórea-arbustivas (Figura 7). Embora esses efeitos não fossem significativos, considerando a elevação dentro de cada nível do gradiente topográfico na elevação regional, sugerindo que a estrutura dinâmica da DF e DT não são sensíveis à variação em escalas menores do que as que foram aqui consideradas. Os efeitos da elevação, considerando os dois componentes de diversidade, foram positivos, mas diferiram no modo como eram estruturados no gradiente topográfico. A DF foi maior sobretudo na encosta e no planalto sedimentar do que na depressão periférica (Figura 7A). A DT foi maior no planalto sedimentar, mas não foram constatadas diferenças entre a encosta e a depressão periférica (Figura 7B).

A Chapada do Araripe é o maior planalto sedimentar do estado de Pernambuco, possui um amplo espectro de variações fitofisionômicas, como Cerrado, Caatinga, “carrasco” (vegetação arbustiva densa não espinhosa) e ‘mata úmida’ (floresta subperenifolia plúvio-nebular). Isso cria pequenos habitats mais relacionados com algumas características do que outras, mesmo em distâncias muito pequenas às comunidades de plantas (DEXTER et al., 2018). As diferenças nos componentes de diversidade (DF e DT) de espécies permitiram a classificação dessas áreas sobre cada nível do gradiente topográfico por meio de dados edafoclimáticos. Os efeitos causados pela elevação - preditor climático - foram fortes o suficiente para explicar a diversidade de espécies, limitando-se a uma faixa geográfica que inclui três níveis topográficos na região do sul da Área de Proteção Ambiental (APA) da Chapada do Araripe.

Figura 7. Regressões entre a elevação e os componentes de diversidade funcional (DF) (A) e diversidade taxonômica (DT) (B) de espécies arbórea-arbustivas. As linhas horizontais são as medianas, os limites das caixas indicam os percentis 25 e 75, as linhas verticais denotam o intervalo inferior e superior dos dados e o círculo vermelho indica a média.



Em que os valores P e z foram derivados de *conditional autoregressive models* (CAR). Os *boxplots* representam os contrastes para cada nível do gradiente topográfico, em que os valores de P -valor foram derivados da análise de variância seguido de contrastes ortogonais (teste: Tukey; $P = 0,05$).

Em florestas tropicais úmidas, as variações da declividade são capazes de condicionar maiores níveis de umidade nas áreas mais baixas (GROGAN; GALVÃO, 2006; RUGGIERO et al., 2006; ALLIÉ et al., 2015). No semiárido brasileiro, pode ocorrer uma tendência oposta, isto é, locais mais elevados com maior umidade do solo, em que esse contexto depende diretamente do ambiente edáfico e vegetações mais densas para a manutenção dessa umidade. Em ecossistemas de florestas tropicais secas na Índia, padrões ecológicos parecem ser gerados por diferentes conjuntos de mecanismos dependentes da escala espacial e elevação (DAS et al., 2015), podendo ser semelhante ao que ocorre na conjuntura apresentada nesse trabalho. Em florestas tropicais do Neotrópico, os fatores climáticos, como a precipitação, e o estresse hídrico

foram apontados como determinantes para gerar padrões de diversidade em espécies florestais (TOLEDO et al., 2012; MUSCARELLA et al., 2019).

3.2 ELEVAÇÃO E VARIAÇÃO TOPOGRÁFICA NA COMPOSIÇÃO FUNCIONAL

Os dados de características das plantas foram oriundos de 4.710 folhas e 824 secções de hastes de 60, 41 e 56 espécies arbórea-arbustivas dominantes, para a depressão, encosta e planalto, respectivamente. Em geral, as diferenças capturadas sobre as características foram consistentes ao longo da elevação. As relações baseadas nos valores das características, sem o fator de ponderação, foram consistentes com aqueles valores das características convertidos em cwm (Tabela 1). As correlações foram significativas e estiveram acima de 0,48 (método: Pearson; $\alpha = 0,05$), exeto para a espessura das folhas (ES *versus* ES-cwm) e densidade específica da madeira (DEM *versus* DEM-cwm), com R^2 abaixo de 0,35. Esses resultados sugerem que maior parte das características variaram no mesmo sentido no gradiente topográfico, sendo controladas ou não pela densidade relativa das espécies na comunidade.

Tabela 1. Médias de características funcionais, amostradas por área de amostragem ao longo dos diferentes níveis do gradiente topográfico: depressão periférica (D1, D2 e D3), encosta (E1, E2 e E3) e planalto sedimentar (P1, P2 e P3), na vegetação tropical sazonalmente seca, região do Araripe, Pernambuco-Brasil.

Características	Depressão			Encosta			Planalto		
	D1	D2	D3	E1	E2	E3	P1	P2	P3
AFE (cm ² g ⁻¹)	110.21	136.77	135.4	99.22	121.23	159.7	90.8	116	72.2
AF (cm ²)	28.14	56.19	110.1	21.55	34.03	22.98	20.54	27.5	46.72
ES (mm)	0.26	0.26	0.24	0.18	0.25	0.21	0.27	0.28	0.28
CMSF (g kg ⁻¹)	0.06	0.04	0.06	0.09	0.05	0.05	0.05	0.04	0.06
CF (0-1)	0.5	0.5	0.5	0.62	0.36	0.4	0.5	0.43	0.33
TR (0-1)	0.71	0.88	0.73	0.54	0.5	0.6	0.57	0.48	0.57
CMSc (g kg ⁻¹)	0.62	0.41	0.47	0.62	0.54	0.61	0.58	0.52	0.58
DEM (g cm ³)	0.65	0.58	0.61	0.7	0.7	0.76	0.75	0.72	0.67
H (m)	7.44	6.84	8.81	7.35	7.19	6.85	5.17	8.18	8.52
TUM (%)	54.75	108.11	75.47	57.24	48.6	45.69	48.31	51	57.7
AFE (cwm)	89.92	85.83	72.31	87.93	57.86	103.10	76.02	57.70	50.54
AF (cwm)	48.07	79.45	38.51	22.03	18.10	20.46	9.70	11.70	32.16
ES (cwm)	0.18	0.14	0.19	0.21	0.12	0.14	0.17	0.12	0.18
CMSF (cwm)	0.02	0.03	0.03	0.03	0.06	0.04	0.04	0.02	0.04
CF (cwm)	0.25	0.28	0.44	0.17	0.33	0.34	0.22	0.20	0.20
TR (cwm)	0.44	0.46	0.63	0.43	0.29	0.47	0.28	0.23	0.38
CMSc (cwm)	0.31	0.30	0.50	0.41	0.44	0.45	0.41	0.24	0.42
DEM (cwm)	0.43	0.40	0.50	0.51	0.45	0.53	0.55	0.35	0.46
H (cwm)	4.25	5.44	5.75	5.81	5.64	6.33	3.99	3.85	6.02
TUM (cwm)	37.42	35.81	26.62	33.18	43.21	35.16	39.31	22.92	38.42

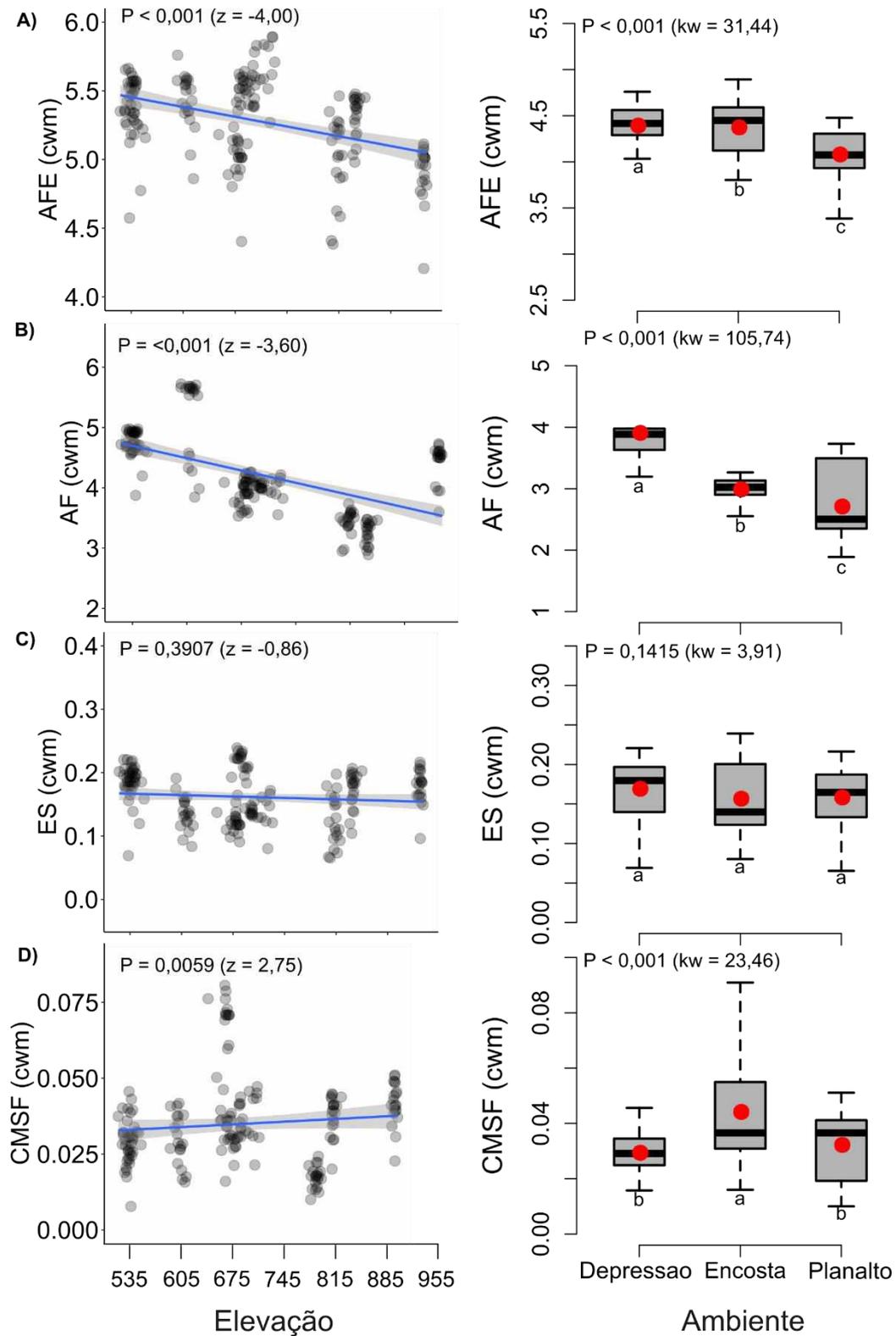
Em que: AFE = área foliar específica; AF = área foliar; ES = espessura foliar; CMSF = conteúdo de matéria seca foliar; DEM = densidade específica da madeira; H = altura máxima da planta; e TUM =

teor de umidade da madeira. Os valores das características ponderadas pelas densidades relativas das espécies na comunidade estão localizados na parte inferior da tabela, sendo denotados por “cwm”.

Em relação às características foliares dominantes, a área foliar específica (AFE) e área foliar (AF) foram afetadas negativamente pela elevação. Os valores médios de AFE e AF eram maiores na depressão periférica, intermediários na encosta e menores no planalto sedimentar (Figura 8A e B). Por outro lado, a espessura média da folha (ES) não foi afetada pela elevação nem pelo gradiente topográfico (Figura 8C). O conteúdo de massa seca foliar (CMSF) foi influenciado pelas mudanças de elevação, sendo os valores mais altos na encosta do que na depressão e planalto sedimentar (Figura 8D). Do ponto de vista climático, o estresse ocasionado pela seca tende a favorecer plantas de folhas menores (HOFFMANN et al., 2005). Ao invés disso, as folhas na depressão eram maiores, o que pode ser explicado pela fertilidade do solo maior no nível mais baixo do gradiente. Além disso, deve-se mencionar que *Aralia warmingiana* ($\bar{x} = 1825,91 \text{ cm}^2$), *Manihot carthagenensis* ($\bar{x} = 150,43 \text{ cm}^2$), *Pseudobombax marginatum* ($\bar{x} = 173,510 \text{ cm}^2$) foram espécies de ocorrência exclusiva na depressão periférica, colaborando para o aumento da AF nessas comunidades (Figura 8). Estas mesmas espécies também apresentaram baixos valores médios para a DEM ($0,32 \text{ cm}^3$, $0,36 \text{ cm}^3$ e $0,24 \text{ cm}^3$, respectivamente), sugerindo a ideia de plantas mais adaptadas às estratégias de crescimento e aquisição de recursos (DÍAZ et al., 2016).

A fertilidade do solo é reconhecida por afetar o desenvolvimento das características foliares, devido a sua capacidade de suportar folhas maiores (DAINESE; LEPŠ; BELLO, 2015), elevada AFE, maior *status* de N e clorofila foliar (HOFFMANN et al., 2005). As folhas do planalto sedimentar foram computadas com baixos valores de AFE, podendo ter período de vida mais longo, devido a sua estrutura rígida, e por serem mais resistentes aos riscos físicos e biológicos (WESTOBY et al., 2002). A concentração de nutrientes, taxas de fotossíntese e respiração nas folhas está ligada de forma positiva com o AFE (WRIGHT et al., 2004; POORTER et al. 2009), portanto, devem ser maiores na depressão periférica. Por outro lado, as folhas com maior CMSF (maiores na encosta) estão associadas à estratégia conservativa, geralmente caracterizadas por lentas taxas de crescimento e alta resistência a maiores deficiências nutricionais do solo (HODGSON et al., 2011). Quando relacionadas a essas condições, as plantas revelam a retenção de nutrientes na biomassa foliar por meio da redução das perdas, com a queda de folhas ou danos por herbívoros (HODGSON et al., 2011; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

Figura 8. Regressões entre a elevação *versus* valores médios da dominância de características (CWM) foliares de espécies arbórea-arbustivas. Os valores P e z foram derivados de *conditional autoregressive models* (CAR). As linhas horizontais no centro dos *boxplots* são as medianas, os limites das caixas indicam os percentis 25 e 75, as linhas verticais denotam o intervalo inferior e superior dos dados e o círculo vermelho indica a média.



Em que: AFE = área foliar específica; AF = área foliar; ES = espessura da folha; e CMSF = conteúdo de matéria seca foliar. Os *boxplots* representam os contrastes para cada nível do gradiente topográfico,

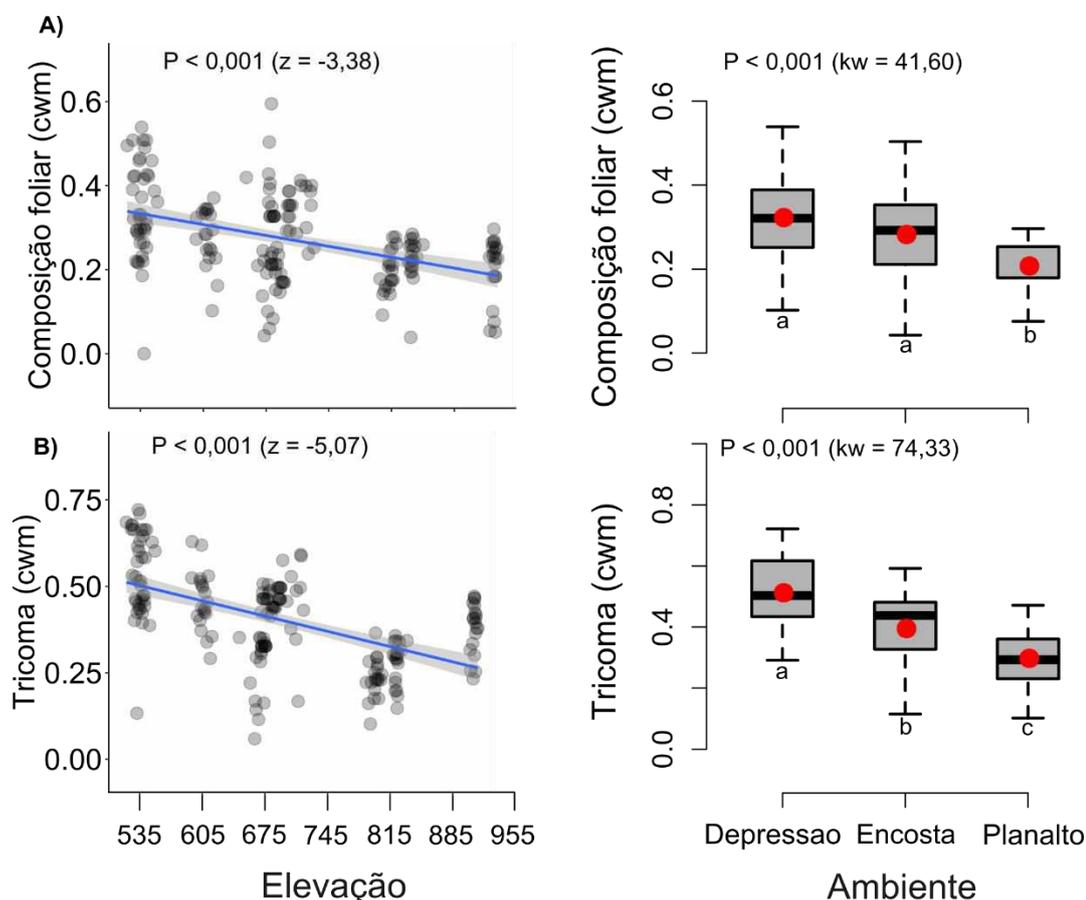
em que os valores de P são derivados da análise de variância (ANOVA), seguido de contrastes ortogonais (teste: *Kruskal-Wallis* - kw; $P = 0,05$).

A posição mais baixa do gradiente topográfico foi dominada por espécies de folhas compostas (61% de espécies) (Apêndice V até XIV; p. 130-139). A dominância de espécies com folhas compostas e de tricomas diminuíram com a elevação, isto é, a composição da folha e a presença de tricomas foram afetadas negativamente pela elevação. A dominância de espécies com folhas compostas foi maior na depressão periférica e na encosta do que no planalto sedimentar (Figura 9A). Plantas com folhas compostas são mais especializadas em evitar a alta insolação, causada pelas elevadas temperaturas, e a evaporação excessiva em ambientes mais quentes e áridos. Algumas espécies (*in Fabaceae*) com folhas compostas dobram os folíolos durante o meio dia ou em períodos de estiagem para amenizar os efeitos da evaporação excessiva. Podendo ainda aumentar a capacidade de resfriamento no tecido foliar, controlando a perda de água e melhorando a captura de luz (YATES et al., 2010).

A dominância de espécies com tricomas diferiu em todo gradiente topográfico, valores elevados distribuídos na depressão, intermediários na encosta e menores no planalto (Figura 9B). Sugerindo que padrões coordenados sobre a evolução de linhagens de espécies podem ser um processo estruturado ao longo do gradiente, com a modificação promovida pela máxima da luz e o aumento da aridez. As posições mais baixas do gradiente topográfico estiveram dominadas por espécies de folhas portadores de tricomas (73,3% de espécies) (Apêndice XV até XVII; p. 140-144). A presença de tricomas nas folhas das plantas é importante, por causa da redução de ataques de herbívoros, diminuição dos efeitos de radiação (HOLMES; KEILLER, 2002) e da perda de água pelas folhas (MELLO; SILVA-FILHO, 2002; CORRÊA et al., 2008).

Em ambientes com maior limitação de água, como a depressão, além da deciduidade na estação seca, as estruturas de armazenamento de água (caules e raízes) garantem duplicidade de estratégias sobre a vantagem para compensar a falta de água. Por outro lado, nas áreas do planalto, que enfrentam menor déficit hídrico, porém maior limitação de nutrientes no solo, as estruturas de armazenamento de água foram elementos quase inexistentes. Em vez disso, as plantas prolongavam o tempo de queda das folhas e aumentavam o investimento em biomassa foliar para compensar a escassez de nutrientes. A espessura da folha pode fornecer uma ideia da variação anatômica, como a espessura das camadas de mesófilo. Folhas mais espessas têm menor percentual de nitrogênio foliar, maior vida útil e taxas fotossintéticas mais baixas por unidade de massa foliar (WRIGHT et al., 2004). No entanto, a ES não foi capaz de apoiar as ideias com base espectro econômico de características foliares, devido à ausência de evidências de mudança pela elevação ou gradiente topográfico.

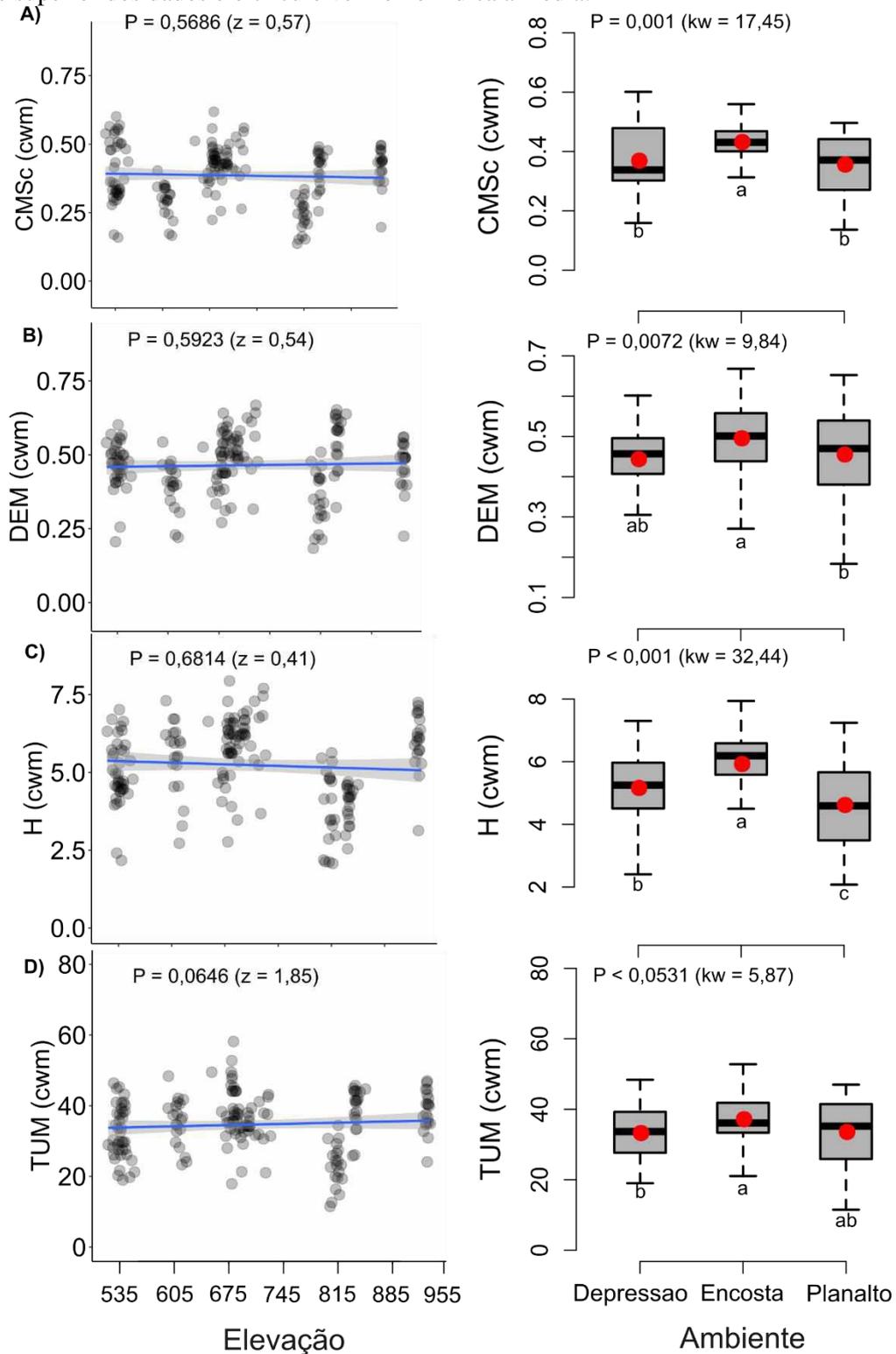
Figura 9. Regressões entre a elevação *versus* valores médios da dominância da característica (CWM) foliares binárias de espécies arbórea-arbustivas. Os valores P e z foram derivados de *conditional autoregressive models* (CAR). As linhas horizontais no centro dos *boxplots* são as medianas, os limites das caixas indicam os percentis 25 e 75, as linhas verticais denotam o intervalo inferior e superior dos dados e o círculo vermelho indica a média.



Os *boxplots* representam os contrastes para cada nível do gradiente topográfico, em que os valores de P são derivados da análise de variância (ANOVA), seguido de contrastes ortogonais (teste: *Kruskal-Wallis* - kw; $P = 0,05$).

Em relação à dominância de características de madeira, nenhuma delas respondeu de forma significativa às mudanças de elevação. Em contrapartida, todas as características foram influenciadas pelo gradiente topográfico. Por exemplo, o conteúdo de matéria seca da casca da haste (CMSc), que representa o quanto de estrutura de revestimento do tronco é realizado pela planta, foi maior para a encosta do que para a depressão periférica e planalto sedimentar (Figura 10A). O ritidoma mais rígido ajuda a isolar a árvore contra danos causados por fatores externos (eventos extremos do clima, animais e patógenos) (PAINE et al., 2010). Isso pode indicar que estas plantas na encosta precisam de maior proteção contra algum tipo de evento severo, como os causados pela exposição ao vento, direcionando a capacidade de investimento das plantas em estruturas de revestimento e proteção do caule.

Figura 10. Regressões entre a elevação *versus* valores médios da dominância das características (CWM) de madeira (CMSc, DEM, H e TUM) de espécies arbórea-arbustivas. Os valores P e z foram derivados de *conditional autoregressive models* (CAR). As linhas horizontais no centro dos *boxplots* são as medianas, os limites das caixas indicam os percentis 25 e 75, as linhas verticais denotam o intervalo inferior e superior dos dados e o círculo vermelho indica a média.



Em que: CMSc = conteúdo de matéria seca da casca da haste; DEM = densidade específica da madeira; H = altura total da planta; e TUM = teor de umidade da madeira. Os *boxplots* representam os contrastes entre cada nível do gradiente topográfico, em que os valores de P são derivados da análise de variância seguido de contrastes ortogonais (teste: *Kruskal-Wallis* - kw; $P = 0,05$).

Os valores da dominância para a densidade específica da madeira (DEM) foi maior para a encosta do que para o planalto sedimentar, mas não diferiu da encosta para a depressão periférica (Figura 10B). A altura máxima das árvores (H) não foi influenciada pela elevação, mas diferiu entre todos os níveis do gradiente topográfico, sendo maior na encosta e menor na depressão periférica e planalto sedimentar (Figura 10C). O teor de umidade da madeira (TUM) da madeira foi maior na encosta, mas não diferiu em relação ao planalto sedimentar (Figura 10D). Embora as características não tivessem sido afetadas de forma linear pelo aumento da elevação, foram constatadas evidências de que a dominância de características muda ao longo do gradiente ambiental topográfico. Isso significa que diferentes espécies de árvores tolerantes à seca tendem a dominar locais semiáridos, apresentando amplitudes de variações mais relacionadas com a alta densidade de madeira. A dominância de características do caule das plantas na região do Araripe deve ser mais facilmente estruturada pelo gradiente topográfico ou composição de espécies do que pelo gradiente linear de elevação. Os níveis mais elevados do gradiente topográfico apresentaram ausência de grupos específicos de plantas de densidades baixas, como *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillett com densidade de 0,46 (g cm³), *Amburana cearensis* (Allemão) A.C. Sm. com densidade 0,33 (g cm³) e *Jatropha mollissima* (Pohl) Baill. com densidade 0,32 (g cm³).

A redução dos efeitos sobre a variabilidade de algumas características é comum para ambientes semiáridos, podendo ser uma implicação do resultado da convergência evolutiva, isto é, espécies diferentes que apresentam adaptação funcional semelhante. Em escalas mais amplas, esse processo pode ser mais facilmente observável, uma vez que condições climáticas apoiadas pelo déficit hídrico podem atuar como filtros ambientais, impulsionando a seleção de plantas com estratégias tolerantes ao estresse, favorecendo, por exemplo, características voltadas à manutenção de recursos em detrimento da aquisição de recursos ou até mesmo limitando sua amplitude de variação (SANTIAGO et al., 2016). Em geral, valores baixos da densidade da madeira estão associados a estratégias de crescimento rápido, devido aos custos mais baixos de construção. Já os valores elevados estão associados com estratégias voltadas à sobrevivência, devido à segurança biomecânica e resistência contra patógenos, herbívoros e danos físicos (CHAVE et al., 2009; DÍAZ et al., 2016).

Propriedades físico-químicas do solo condicionadas à topografia são consideradas aspectos chave no desempenho da disponibilidade de água e nutrientes em terras secas (BAGOUSSE-PINGUET et al., 2017). Em geral, a composição funcional de características foi afetada pelo deslocamento da dominância de espécies aquisitivas em posições menos elevadas (com maior disponibilidade hídrica) até a dominância de espécies conservadoras em posições

mais elevadas (com menor disponibilidade hídrica) (LIPPOK et al., 2013; APAZA-QUEVEDO et al., 2015). Na região do Araripe, o pH aumenta do planalto sedimentar em direção às partes mais baixas, tornando os solos mais básicos na depressão periférica. E a fertilidade diminui da depressão periférica em direção às partes mais elevadas do planalto sedimentar, tornando estas áreas mais distróficas. Nesse trabalho, a ideia da limitação de recursos impulsionadas pelos ambientes edáficos foi constatada como sendo fator muito importante para o direcionamento das estratégias ecológicas das espécies, mas seguindo um padrão inverso do que é documentado em estruturas de relevo semelhante na floresta tropical. Maior parte das características estava relacionada com características voltadas à aquisição de recursos (alto AFE e AF; e menor DEM) na depressão periférica e àquelas com valores de características voltadas à conservação dos recursos nos locais mais elevados, sobretudo na encosta (maior CMSF e DEM; e menor AFE e AF).

O aumento dos efeitos de intensidade do uso do solo também pode resultar em aumento sobre o coeficiente de variação (CV%) em grande parte das características (CARREÑO-ROCA et al., 2016). Além disso, a heterogeneidade ambiental provocada pela abertura de clareiras pode permitir o aparecimento de muitas espécies arbustivas com estratégias de crescimento rápido, baixa densidade da madeira e elevada AFE, como *Cnidocolus bahianus* (Ule) Pax & K. Hoffm., *Jatropha mollissima* (Pohl) Baill., *Aralia warmingiana* (Marchal) J. Wen e *Manihot carthagenensis* (Jacq.) Müll. Arg. Em decorrência disso, muitas dessas espécies podem combinar características que afetam a capacidade de lidar com a seca, quanto de adquirir recursos durante períodos chuvosos, como as estratégias de armazenamento de água no caule ou raiz, podendo dificultar a compreensão de modelos ecológicos e o modo como essas espécies são classificadas, considerando generalizações mais abrangentes ou tão somente baseadas nesse espectro de variação (PINEDA-GARCÍA; PAZ; TINOCO-OJANGUREN, 2011).

Apesar de, nesse trabalho, não se ter investigado as mudanças nas propriedades funcionais impulsionadas por processos antropogênicos, é possível que boa parte dessas variações não capturadas e que fugiram do alcance dessa pesquisa possa estar diluída às dissimilaridades funcionais entre espécies, sobretudo, àquelas ocorrentes na posição mais baixa do gradiente topográfico. Parte dessa vegetação têm sido exposta à conversão das áreas para a agricultura e pecuária, devido às melhores condições de fertilidade e extração de madeira para a indústria gesseira, por isso são considerados mais isolados do que os mosaicos localizados no planalto sedimentar (CUNHA et al., 2019). Portanto, é plausível que trabalhos no futuro possam contemplar outros métodos e técnicas de avaliação, aliando as respostas já obtidas nesse estudo

para aumentar o nível de esclarecimento sobre como comunidades de florestas tropicais secas respondem a fatores ambientais e antropogênicos.

4 CONCLUSÃO

A hipótese de que a maior dissimilaridade funcional pudesse estar associada aos ambientes com maior disponibilidade hídrica foi parcialmente aceita. De fato, os menores valores da diversidade funcional (DF) foram restritos a um conjunto taxonômico (DT) menor de espécies, que ocorreram em condições mais secas. No entanto, a maior dissimilaridade funcional esteve, sobretudo, mais relacionada a áreas de encosta, isto é, na metade do gradiente topográfico e não no fim, como era previsto. Esses resultados sugerem que parte dos efeitos atribuídos a aspectos edáficos e climáticos variam de forma dissociante na Caatinga e que a variação das características das plantas não é distribuída de maneira aleatória ao longo do gradiente topográfico, mas sim dependendo sobretudo das características do solo e da posição que cada comunidade exerce no gradiente ambiental.

O gradiente de elevação foi considerado o fator ambiental que melhor previu, simultaneamente, as mudanças de diversidade funcional (DF) e taxonômica (DT) de espécies arbórea-arbustivas. Os efeitos com base nos fatores climáticos e edáficos foram testados de forma isolada e parte da variação aqui descrita sugere que a DT foi mais associada com as relações do 'solo-clima' no gradiente topográfico, enquanto as diferenças sobre a DF foram melhor relacionadas com a variação dos atributos químicos do solo na região.

As estratégias de espécies arbórea-arbustivas mudaram de elevada dominância de espécies com folhas compostas, dotadas de tricomas e características funcionais voltadas para estratégias de aquisição de recursos na depressão periférica (>folhas; < conteúdo foliar; e <densidade da madeira); para a elevada dominância de espécies com folhas simples, livres de tricomas e com características voltadas para a conservação de recursos, sobretudo, na encosta (<folhas; > conteúdo foliar; e > densidade de madeira).

5 REFERÊNCIAS

AGÊNCIA NACIONAL DE ÁGUAS. Rede Hidrometeorológica Nacional (HIDROWEB). Disponível em: <https://www.snirh.gov.br>>. Acesso em: 20 de jan. 2019.

ALCOFORADO-FILHO, F. G.; SAMPAIO, E. V. S. B.; RODAL, M. J. N. Florística e fitossociologia de um remanescente de vegetação caducifólia espinhosa arbórea em Caruaru, Pernambuco. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v.17, n. 2, p. 287-303, 2003.

ALI, A. et al. Climatic water availability is the main limiting factor of biotic attributes across large-scale elevational gradients in tropical forests. **Science of The Total Environment**, Amsterdã, v. 647, n.10, p.1211-1221, 2018.

ALI, A. et al. Impacts of climatic and edaphic factors on the diversity, structure and biomass of species-poor and structurally-complex forests. **Science of The Total Environment**, Amsterdã, v. 706, p. 135719, 2020.

ALLIÉ, E. et al., Pervasive local-scale tree-soil habitat association in a tropical forest community. **Plos One**, Califórnia, v. 10, n. 4, p. 0141488, 2015.

ANDERSEN, K. M. et al. Trait-based community assembly of understory palms along a soil nutrient gradient in a lower montane tropical forest. **Oecologia**, Berlin, v. 168, n. 2, p. 519-531, 2012.

APAZA-QUEVEDO, A. A. et al. Elevation, Topography, and Edge Effects Drive Functional Composition of Woody Plant Species in Tropical Montane Forests. **Biotropica**, Washington, v. 47, n. 4, p. 449-458, 2015.

ARAÚJO, F. S. D. et al. Floristics and life-forms along a topographic gradient, central-western Ceará, Brazil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 62, n. 2, p. 341-366, 2011.

ARAÚJO, F. S.; RODAL, M. J. N.; BARBOSA, M. R. V. Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2005. 446 p.

ARNAN, XAVIER et al. Increased anthropogenic disturbance and aridity reduce phylogenetic and functional diversity of ant communities in Caatinga dry forest. **Science of the Total Environment**, Amsterdã, v. 631, p. 429-438, 2018.

BAGOUSSE-PINGUET, Y. L. B. et al. Testing the environmental filtering concept in global drylands. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 105, n. 4, p. 1058-1069, 2017.

BARBOSA, M. R. V.; AGRA, M. F.; SAMPAIO, E. V. S. B.; CUNHA, J. P.; ANDRADE, L. A. Diversidade florística da Mata do Pau-Ferro, Areia, Paraíba. In: PÔRTO, K.C.; CABRAL, J.J.P.; TABARELLI, M. (Eds.). **Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente – MMA, Série Biodiversidade 9. 2004. p.111-122.

BELLO, F. et al. Evidence for scale-and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 101, n. 5, p. 1237-1244, 2013.

BELLO, F. et al. The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 21, n. 5, p. 992-1000, 2010.

BIVAND, R. S.; R. S.; PEBESMA, E.; GOMEZ, R. V. Applied spatial data analysis with R, 2. ed., Nova York: Springer, 2013. 405 p.

BIVAND, R. S.; WONG, D. W. S. Comparing implementations of global and local indicators of spatial association. **Test**, Berlin, v. 27, p. 716-748, 2018.

CADOTTE, M.; ALBERT, C. H.; WALKER, S. C. The ecology of differences: assessing community assembly with trait and evolutionary distances. **Ecology letters**, Oxford, v. 16, n. 10, p. 1234-1244, 2013.

CARREÑO-ROCABADO, G.; PEÑA-CLAROS, M.; BONGERS, F.; DÍAZ, S.; QUÉTIER, F.; CHUVIÑA, J.; POORTER, L. Land-use intensification effects on functional properties in tropical plant communities. **Ecological Applications**, Tempe, v. 26, n. 1, p. 174-189, 2016.

CHASE, M. W. et al. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, Londres, v. 181, n. 1, p. 1-20, 2016.

CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, Oxford, v. 12, p. 351-366, 2009.

CHAVE, J. Measuring wood density for tropical forest trees. A field manual for the CTFS sites: Université Paul Sabatier, Toulouse, 2005.

CHESSON, Peter. Mechanisms of maintenance of species diversity. Annual **Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 31, n. 1, p. 343-366, 2000.

CORNWELL, W. K.; ACKERLY, D. D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. **Ecological Monographs**, Lawrence, v.79, n. 1, p. 109-126, 2009.

CORRÊA, P. G.; PIMENTEL, R. M. D. M.; CORTEZ, J. S. D. A.; XAVIER, H. Herbivoria e anatomia foliar em plantas tropicais brasileiras. **Ciência e Cultura**, São Paulo, v. 60, n. 3, p. 54-57, 2008.

COSTA, F. R. C; MAGNUSSON, W. E.; LUIZAO, R. C. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 93, n. 5, p. 863-878, 2005.

COSTA, I. R.; ARAÚJO, F. S. Organização comunitária de um enclave de cerrado sensu stricto no bioma Caatinga, chapada do Araripe, Barbalha, Ceará. **Acta Botânica Brasílica**, Porto Alegre, v. 21. n. 2, p. 281-291, 2007.

CUNHA, J. S. A. et al. Influence of hypsometry in the occupation of semiarid areas. **Journal of Experimental Agriculture International**, Canadá, v.35, n. 2, p.1-9, 2019.

CURRIE, D. J. et al. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. **Ecology letters**, Oxford, v. 7, n. 12, p. 1121-1134, 2004.

DAINESE, M.; LEPŠ, J.; BELLO, F. Different effects of elevation, habitat fragmentation and grazing management on the functional, phylogenetic and taxonomic structure of mountain grasslands. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, Jena, v. 17, n. 1, p. 44-53, 2015.

DEXTER, K. G. et al. Floristics and biogeography of vegetation in seasonally dry tropical regions. **International Forestry Review**, Oxford, v. 17, n. 2, p. 10-32, 2015.

DEXTER, K. G. et al. Inserting tropical dry forests into the discussion on biome transitions in the tropics. **Frontiers in Ecology and Evolution**, Reino Unido, v. 6, p. 104, 2018.

- DÍAZ, S. et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, s/v., p. 1-17, 2016.
- DORMANN, C. F. et al. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. **Ecography**, Copenhagen, v. 30, n. 5, p. 609-628, 2007.
- EMBRAPA. Manual de métodos de análises de solo. 2. ed. Rio de Janeiro: Centro Nacional de Pesquisas do Solo. 2011. 132 p.
- ESQUIVEL-MUELBERT, A. et al. Biogeographic distributions of neotropical trees reflect their directly measured drought tolerances. **Scientific reports**, Oxford, v. 7, n. 1, p. 8334, 2017.
- GARNIER, E. et al. Plant functional ecology markers capture ecosystems properties during secondary succession. **Ecology**, Oxford, v. 85, p. 2630-2637, 2004.
- GASTON, K. J. Global patterns in biodiversity. **Nature**, Londres, v. 405, n. 6783, p. 220-227, 2000.
- GOLDSTEIN, G.; SANTIAGO, L. S. Tropical Tree Physiology. In: SANTIAGO, L. S.; BONAL, D.; DE GUZMAN, M. E.; ÁVILA-LOVERA, E. **Drought survival strategies of tropical trees**. 1. ed. Suíça, 2016, p. 243-258.
- GROGAN, J.; GALVÃO, J. Physiographic and floristic gradients across topography in transitional seasonally dry evergreen forests of southeast Pará, Brazil. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 36, n. 4, p. 483-496, 2006.
- HIJMANS, R. J. et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society**, Oxford, v. 25, n. 15, p. 1965-1978, 2005.
- HODGSON, J. G. et al. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? **Annals of botany**, Oxford, v. 108, n. 7, p. 1337-1345, 2011.
- HOEF, V. J. M. et al. Spatial autoregressive models for statistical inference from ecological data. **Ecological Monographs**, Lawrence, v. 88, n. 1, p. 36-59, 2018.
- HOFFMANN, W. A. et al. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology**, Oxford, v. 19, p. 932-940. 2005.
- HOLMES, M. G.; KEILLER, D. R. Effects of pubescence and waxes on the reflectance of leaves in the ultraviolet and photosynthetic wavebands: a comparison of a range of species. **Plant, Cell & Environment**, Glasgow, v. 25, n. 1, p. 85-93, 2002.
- HUSTON, M. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. **Journal of Biogeography**, Oxford, p. 147-157, 1980.
- HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. Cold spring harbor symp. **Quantitative Biology**, New York, v. 22, p. 425-427. 1957.
- KOCH, R.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; KLEINSCHMIT, 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**, Amsterdã, v. 35, p.24-39, 2017.

LALIBERTÉ, E. et al. How does pedogenesis drive plant diversity?. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdã, v. 28, n. 6, p. 331-340, 2013.

LAURETO, L. M. O.; CIANCIARUSO, M. V. Trait distribution patterns in savanna and forest plant assemblages and their relationship with soil features. **Plant Ecology**, Oxford, v. 216, n. 4, p. 629-639, 2015.

LEPŠ, J. et al. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. **Preslia**, República Tcheca, v.78, p. 481-501. 2006.

LIMA, J. R. et al. Composição florística da floresta estacional decídua montana de Serra das Almas, CE, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, Porto Alegre, v. 23, n.3, p.756-763, 2009.

LIPPOK, D., et al. Topography and edge effects are more important than elevation as drivers of vegetation patterns in a neotropical montane forest. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 25, v. 3, p.724-733, 2013.

LOPES, S. F.; RAMOS, M. B.; ALMEIDA, R. G. The role of mountains as refugia for biodiversity in brazilian Caatinga: conservationist implications. **Tropical Conservation Science**, Países Baixos, v.10, n. 1, p.1-12, 2017.

MAECHLER, M.; ROUSSEEUW, P. cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions. R package, version 2.1.0., 2019.

MARQUES, F. A. et al. **Solos do Nordeste**. Recife: Embrapa Solos, 2014, p. 8.

MELLO, M. O.; SILVA-FILHO, M. C. Plant-insect interactions: an evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Londrina, v. 14, n. 2, p. 71-81, 2002.

MUSCARELLA, R. et al. Effects of topography on tropical forest structure depend on climate context. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 10, n. 11, p. 936, 2019.

MUSCARELLA, R.; URIARTE, M. Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies? **Royal Society Publishing**, Londres, v. 283, p. 1-9, 2016.

NICHOLS, W. F.; KILLINGBECK, K.T.; AUGUST, P. V. The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity II. A landscape perspective. **Conservation Biology**, Washington, v.12, n.2, p.371-379, 1998.

PAINE, C. E. T. et al. Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees. **Functional Ecology**, Oxford, v. 24, n. 6, p. 1202-1210, 2010.

PAKEMAN, R. J.; QUESTED, H.; 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.

PAVOINE, S. et al. Correlations between phylogenetic and functional diversity: mathematical artefacts or true ecological and evolutionary processes?. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 24, n. 5, p. 781-793, 2013.

PAVOINE, S.; BONSALL, M. B. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 86, n. 4, p.792-812, 2011.

PAVOINE, S.; DUFOUR, A.; CHESSEL, D. From dissimilarities among species to dissimilarities among communities: a double principal coordinate analysis. **Journal of Theoretical Biology**, Londres, v. 228, n. 4, p. 523-537, 2004.

PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, Bahnhofstrasse, v.11, n.5, p.1633-1644, 2007.

PEÑA-CLAROS, M. et al. Soil effects on forest structure and diversity in a moist and a dry tropical forest. **Biotropica**, Whashington, v. 44, n. 3, p. 276-283, 2012.

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

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

PINEDA-GARCÍA, F.; PAZ, H.; TINOCO-OJANGUREN, C.. Morphological and physiological differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical dry forest. **Plant, cell & Environment**, Oxford, v. 34, n. 9, p. 1536-1547, 2011.

PLA, L. et al. Functional diversity indices. In: PLA, L.; CASANOVES, F.; DI RIENZO, J. (Eds.). **Quantifying Functional Biodiversity**. Nova Iorque: Springer, p. 27-51. Praha, v.78, p. 481-501, 2012.

PAOLI, G. D.; CURRAN, L. M.; ZAK, D. R. Soil nutrients and beta diversity in the Bornean Dipterocarpaceae: evidence for niche partitioning by tropical rain forest trees. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 94, n. 1, p. 157-170, 2006.

POORTER, H. et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, Cambridge, v. 182, p. 565-588, 2009.

PUNCHI-MANAGE, R.; WIEGAND, T.; WIEGAND, K. et al. Effect of spatial processes and topography on structuring species assemblages in a Sri Lankan dipterocarp forest. **Ecology**, New York, v. 95, n. 2, p. 376-386, 2014.

R DEVELOPMENT CORE TEAM (R): A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria: 2020.

RAO, C. R. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. **Theoretical population biology**, New York, v. 21, n. 1, p. 24-43, 1982.

RÉMI-PERRONNE, et al. How to design trait-based analyses of community assembly mechanisms: insights and guidelines from a literature review. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, Jena, v. 25, p. 29-44, 2017.

RICOTTA, C.; SZEIDL, L. Diversity partitioning of Rao's quadratic entropy. **Theoretical Population Biology**, New York, v. 76, n. 4, p. 299-302, 2009.

RODAL, M. J. N.; SAMPAIO, E. V. S.; FIGUEIREDO, M. A. **Manual sobre métodos de estudo florístico e fitossociológico, ecossistema Caatinga**. Brasília: Sociedade Botânica do Brasil. 1992. 28 p.

RUGGIERO, A.; HAWKINS BA. Why do mountains support so many species of birds? **Ecography**, Copenhagen, v. 31, p. 306-315, 2008.

SANTOS, J. N. B. et al. Diversity and structure of the arbor component in ravine and flat land environmental conditions: A case study in tropical rainforest, Brazil. **Journal of Agriculture and Ecology Research International**, Índia, v.15, n. 2, p. 1-18, 2018.

SANTOS, W. B. **Vegetação lenhosa em altitudes no semiárido pernambucano: Estrutura, potencial energético e fatores ambientais**. 2019. 183f. (Doutorado em Ciências Florestais) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2019.

SCHULZ, C. et al. Land change and loss of landscape diversity at the Caatinga phytogeographical domain - Analysis of pattern-process relationships with MODIS land cover products (2001–2012). **Journal of Arid Environments**, Londres, v.136, p. 54-74, 2017.

SHAOLIN, P. et al. Special ecological effects of ravines in Danxia Landform, China. **Acta Ecologica Sinica**, Pequim, v.28, n.7, p. 2947-2953, 2008.

SILVA, C. A.; SOUZA, A. F. Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. **Plos One**, Califórnia, v. 13, n. 4, p. 01-22, 2018.

SILVA, C. A.; SOUZA, A. F. Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. **Plos One**, Califórnia, v. 13, n. 4, p. 01-22, 2018.

SILVA, F. K. G. et al. Patterns of species richness and conservation in the Caatinga along elevational gradients in a semiarid ecosystem. **Journal of Arid Environments**, Londres, v. 110, p. 47-52, 2014.

SILVA, J. P. F. **Vulnerabilidade ambiental às mudanças de uso e cobertura da terra na região semiárida do nordeste brasileiro**. 2019. 168f. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2019.

SILVA, R. A.; SANTOS, A. M. M.; TABARELLI, M. Riqueza e diversidade de plantas lenhosas em cinco unidades de paisagem da Caatinga. In: LEAL, I.R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Eds.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária – UFRPE. 2003. 337-365 p.

- SPASOJEVIC, M. J. et al. Functional diversity supports the physiological tolerance hypothesis for plant species richness along climatic gradients. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 102, n. 2, p. 447-455, 2014.
- SWENSON, N. G.; ANGLADA-CORDERO, P.; BARONE, J. A. Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. **Royal Society Publishing**, Londres, v. 278, p. 877–884. 2011.
- TEWS, J. et al. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/ diversity: the importance of keystone structures. **Journal of Biogeography**, Oxford, v.31, n.1, p.79-92, 2004.
- TILMAN, D. Functional diversity. In: LEVIN, S. A. (Eds.). **Encyclopedia of biodiversity**, Academic Press. 2001. 109-120 p.
- TOLEDO, M. et al. Distribution patterns of tropical woody species in response to climatic and edaphic gradients. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 100, n.1, p. 253-263, 2012.
- VELLOSO, A. L.; E. V. S. B.; SAMPAIO, F. G.; PAREYN, C. **Ecorregiões propostos para o bioma da Caatinga**. Instituto de Conservação Ambiental. The Nature Conservancy do Brasil. Associação Plantas do Nordeste, Recife, 2002, p. 80.
- 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**, Palo Alto, v. 33, p. 125–159. 2002.
- WICKHAM, H. **ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis**. Springer-Verlag: New York, 2016. 182 p.
- WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, Londres, v.428, p. 821-827, 2004.
- WRIGHT, J. P.; GRIER, S. A. Does the leaf economic spectrum hold within local species pools across varying environmental conditions?. **Functional Ecology**, Oxford, v. 26, n. 6, p. 1390-1398, 2012.
- YANG, Z. et al. The effect of environmental heterogeneity on species richness depends on community position along the environmental gradient. **Scientific Reports**, Londres, v.5, n.15723, p.1-7, 2015.
- YATES, M. J. et al. Ecophysiological significance of leaf size variation in Proteaceae from the Cape Floristic Region. **Functional Ecology**, Oxford, v. 24, p. 485-492, 2010.
- ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. 5 ed. EUA: Prentice Hall. 2010. p. 550.
- ZUUR, A. F.; IENO, E. N.; ELPHICK, C. S. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. **Methods in Ecology and Evolution**, Reino Unido, v.1, n.1, p.3-14, 2009.

CONCLUSÕES GERAIS

Essa pesquisa fornece informações para a conservação da diversidade de espécies arbórea-arbustivas na Área de Proteção Ambiental (APA) da Chapada do Araripe, sobretudo para as áreas da depressão periférica, encosta e planalto sedimentar. Apontando que os componentes de diversidade na região do Araripe foram espacialmente estruturados de acordo com a elevação e o gradiente topográfico, ao mesmo tempo que a heterogeneidade das condições edafoclimáticas foram essencialmente explicadas pela elevação. Além de destacar a importância dos gradientes de diversidade de espécies arbórea-arbustivas associadas à formação de relevo com mudanças climáticas e de elevação em um conjunto de florestas tropical sazonalmente secas, no semiárido do Nordeste do Brasil. Uma vez que essas relações com fatores ambientais são muito importantes para subsidiar e gerenciar problemas de conservação e de mudanças nas características abióticas e bióticas que impulsionam a biodiversidade na Caatinga. Paralelo a isso, reforçaram a ideia de que a elevação foi capaz de prever as mudanças observadas na distribuição em diferentes níveis de diversidade na região do Araripe, além de apoiar a concepção de que o gradiente topográfico conduzido por mudanças edáficas possui papel fundamental na estruturação espacial das estratégias da vegetação.

Em relação aos aspectos referentes às características da vegetação, esses resultados fazem parte da primeira geração de estudos que investigaram a estrutura funcional e taxonômica das comunidades, destacando, ao mesmo tempo, os desafios e a não trivialidade da variação topográfica e diferentes fatores abióticos sobre propriedades funcionais de comunidades de espécies arbórea-arbustivas na Caatinga. A associação entre os diferentes níveis do gradiente topográfico ambiental e a dominância de características da vegetação sugeriram uma boa forma de caracterizar a composição funcional da vegetação. Portanto, a avaliação da estrutura das comunidades deve ser considerada para medidas futuras de conservação na Caatinga, especialmente, em locais com mosaicos de vegetação que apontam significativa complexidade topográfica.

Programas futuros para estabelecer novas áreas de proteção ambiental devem levar em conta a necessidade de proteger uma proporção de cada um desses três níveis do gradiente ambiental topográfico (i.e., depressão periférica, encosta e planalto sedimentar), especialmente na região do Araripe, considerando a forma como as características estão distribuídas no gradiente topográfico, a fim de garantir a uma maior variabilidade de comunidades de plantas, sobrevivência de espécies e funções ecossistêmicas.

APÊNDICES

Apêndice I. Levantamento florístico de espécies arbórea-arbustivas amostradas ao longo de diferentes níveis do gradiente topográfico na Chapada do Araripe, semiárido do Nordeste, Brasil. Detalhes para as espécies em ordem alfabética de família, gênero e espécie.

Família/espécies	Áreas								
	D1	D2	D3	E1	E2	E3	P1	P2	P3
Anacardiaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anacardium</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	10	26	27	5	-	-	-	-	-
<i>Schinopsis brasiliensis</i> Engl.	2	10	47	3	66	-	-	1	-
Annonaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Annona leptopetala</i> (R.E. Fr.) H. Rainer	17	29	9	9	8	4	52	11	-
<i>Xylopia laevigata</i> (Mart.) R.E. Fr.	-	-	-	-	-	-	-	-	24
Apocynaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aspidosperma cuspa</i> (Kunth) S.F. Blake ex Pittier	-	86	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aspidosperma multiflorum</i> A. DC.	-	-	-	1	-	1	-	-	-
<i>Aspidosperma pyriforme</i> Mart.	20	26	-	1	-	9	1	-	-
Araliaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aralia warmingiana</i> (Marchal) J. Wen	-	44	-	-	-	-	-	-	-
Bignoniaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Godmania dardanoi</i> (J.C. Gomes) A.H. Gentry	-	-	-	-	3	-	-	-	-
<i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. ex A. DC.) Mattos	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	-	9	-	18	1	-	-	1	-
<i>Jacaranda jasminoides</i> (Thunb.) Sandwith	-	-	-	-	6	-	8	8	-
Boraginaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cordia bicolor</i> A. DC.	-	-	-	-	-	-	-	-	30
<i>Cordia rufescens</i> A. DC.	-	-	-	-	2	-	-	-	-
<i>Cordia</i> sp.	-	21	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	-	4	1	42	-	-	-	-	-
Burseraceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B. Gillett	14	11	6	-	-	-	-	-	-
Capparaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Colicodendron yco</i> Mart.	-	1	1	4	2	2	-	-	-
<i>Cynophalla flexuosa</i> (L.) J.Presl	1	3	24	51	139	5	-	-	-
Caricaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Jacaratia corumbensis</i> Kuntze	1	1	-	-	-	-	-	-	-
Chrysobalanaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	-	-	-	-	-	-	-	-	11
Combretaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Combretum glaucocarpum</i> Mart.	3	5	-	175	152	66	2	29	-
<i>Combretum leprosum</i> Mart.	-	-	-	42	-	-	-	-	-
<i>Combretum monetaria</i> Mart.	2	-	29	-	-	-	-	-	-
Erythroxylaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Erythroxylum amplifolium</i> Baill.	2	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Erythroxylum barbatum</i> O.E. Schulz	-	-	-	6	-	-	-	-	-
<i>Erythroxylum caatingae</i> Plowman	-	-	-	3	-	-	1	59	3

Continuação...

Apêndice I, continuação.

Família/espécies	Área								
	D1	D2	D3	E1	E2	E3	P1	P2	P3
<i>Erythroxylum nummularia</i> Peyr.	-	-	-	2	-	-	-	-	-
Euphorbiaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cnidoscolus bahianus</i> (Ule) Pax & K. Hoffm.	7	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Croton blanchetianus</i> Baill.	152	88	133	260	-	-	-	-	-
<i>Croton limae</i> A.P.S. Gomes, M.F. Sales & P.E. Berry	-	-	-	17	2	158	118	85	-
<i>Croton nepetifolius</i> Baill.	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Croton</i> sp.	20	112	-	1	-	-	-	-	-
<i>Jatropha mollissima</i> (Pohl) Baill.	8	6	4	-	-	-	-	-	-
<i>Manihot carthagenensis</i> (Jacq.) Müll. Arg.	4	9	-	-	-	-	-	1	-
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	-	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	4	9	5	1	2	-	-	-	-
<i>Sebastiania brevifolia</i> (Müll.Arg.) Müll.Arg.	-	-	-	-	-	28	-	-	-
Fabaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C. Sm.	6	60	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	4	14	24	2	-	-	-	-	-
<i>Bauhinia acuruana</i> Moric.	-	-	-	-	-	40	2	38	-
<i>Bauhinia subclavata</i> Benth.	8	17	7	2	9	2	-	6	-
<i>Chloroleucon foliolosum</i> (Benth.) G.P. Lewis	-	6	1	1	38	-	-	2	-
<i>Copaifera coriacea</i> Mart.	-	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>Dalbergia cearensis</i> Ducke	-	-	-	2	-	-	-	23	-
<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton	-	11	-	133	1	22	-	-	-
<i>Dimorphandra gardneriana</i> Tul.	-	-	-	-	-	-	-	-	13
<i>Erythrina velutina</i> Willd.	5	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Libidibia ferrea</i> (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz	-	1	-	1	-	-	-	-	-
<i>Mimosa caesalpinifolia</i> Benth.	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mimosa</i> sp. 1	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Mimosa</i> sp. 2	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Mimosa</i> sp. 3	-	-	-	-	-	39	-	-	-
<i>Mimosa</i> sp. 4	-	-	-	8	-	1	1	-	-
<i>Mimosa</i> sp. 5	1	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Parapiptadenia zehntneri</i> (Harms) M.P. Lima & H.C. Lima	24	95	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parkia platycephala</i> Benth.	-	-	-	-	-	-	-	-	49
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	-	-	-	-	31	2	-	-	-
<i>Piptadenia viridiflora</i> (Kunth) Benth.	15	24	17	44	99	-	9	-	-
<i>Pityrocarpa moniliformis</i> (Benth.) Luckow & R. W. Jobson	-	-	-	1	-	126	-	-	-
<i>Poeppigia procera</i> C. Presl	-	-	-	-	-	-	3	12	17
<i>Poincianella gardneriana</i> (Benth.) L.P. Queiroz	81	89	183	-	-	-	-	-	-
<i>Senegalia bahiensis</i> (Benth.) Seigler & Ebinger	1	4	-	-	-	-	-	-	-
<i>Senegalia langsdorffii</i> (Benth.) Seigler & Ebinger	-	-	-	2	19	40	25	34	-

Continua...

Apêndice I, continuação.

Família/espécies	Áreas								
	D1	D2	D3	E1	E2	E3	P1	P2	P3
<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	-	2	-	24	139	-	-	38	-
<i>Senna cearensis</i> Afr. Fern.	-	-	-	-	-	-	2	1	-
<i>Senna</i> sp.	-	-	-	-	2	-	-	-	-
<i>Senna splendida</i> (Vogel) H.S.Irwin & Barneby	1	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>Stryphnodendron</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	27	-
<i>Swartzia flaemingii</i> Raddi	-	-	-	-	102	1	24	2	20
<i>Fabaceae</i> 1	-	-	1	-	1	-	-	-	-
<i>Fabaceae</i> 2	-	-	-	-	-	-	-	11	-
<i>Fabaceae</i> 3	-	-	-	-	-	-	-	7	-
<i>Fabaceae</i> 4	-	-	-	-	-	2	-	-	-
Hypericaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy	-	-	-	-	-	-	-	-	5
Lauraceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nectanda</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	27
<i>Ocotea duckei</i> Vattimo-Gil	-	-	-	-	-	-	-	-	48
<i>Ocotea nitida</i> (Meisn.) Rohwer	-	-	-	-	-	-	-	-	176
Malpighiaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Byrsonima gardneriana</i> A. Juss.	-	-	-	-	-	12	13	32	-
<i>Byrsonima sericea</i> DC.	-	-	-	-	-	-	-	-	3
<i>Byrsonima vacciniifolia</i> A.Juss.	-	-	-	-	-	-	-	1	82
Malvaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ceiba glaziovii</i> (Kuntze) K. Schum.	-	1	-	1	-	-	-	-	-
<i>Helicteres baruensis</i> Jacq.	-	4	-	1	-	-	-	-	-
<i>Pseudobombax marginatum</i> (A. St.-Hil., Juss. & Cambess.) A. Robyns	1	18	-	-	-	-	-	-	-
Melastomataceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	-	-	-	-	-	-	-	-	13
Meliaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cedrela odorata</i> L.	-	10	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	-	-	-	-	-	-	1	51	-
<i>Trichilia emarginata</i> (Turcz.) C. DC.	-	-	-	-	-	3	-	16	-
Moraceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	-	-	-	-	-	-	-	1	-
Myrtaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Algrizea minor</i> Sobral, Faria & Proença	-	-	-	-	-	7	-	13	-
<i>Campomanesia</i> sp. 1	5	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Campomasesia</i> sp. 2	-	-	-	-	4	11	12	-	-
<i>Eugenia flavescens</i> DC.	-	-	-	-	-	1	2	1	-
<i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC.	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Eugenia stictopetala</i> DC.	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Eugenia tapacumensis</i> O. Berg	-	-	-	-	-	-	-	4	-
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	-	-	-	113	6	-	-	9	1
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	-	-	-	-	-	-	-	-	12
<i>Psidium brownianum</i> DC.	-	11	-	-	-	-	-	-	-
<i>Psidium</i> sp.	-	-	10	-	-	-	-	-	-

Continuação...

Apêndice I, continuação.

Família/espécies	Áreas								
	D1	D2	D3	E1	E2	E3	P1	P2	P3
<i>Myrtaceae</i> 2	-	1	-	8	2	1	6	-	-
<i>Myrtaceae</i> 3	-	-	-	2	-	-	-	-	-
<i>Myrtaceae</i> 4	-	2	-	-	-	-	-	-	-
Nyctaginaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	1	20	3	13	5	62	155	25	37
Ochnaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ouratea parviflora</i> (A.DC.) Baill.	-	-	-	-	-	-	-	-	70
Proteaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Roupala montana</i> Aubl.	-	-	-	-	-	-	-	-	24
Rhamnaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Colubrina cordifolia</i> Reissek	-	-	-	-	-	1	4	-	3
<i>Ziziphus joazeiro</i> Mart.	-	1	2	-	-	-	-	-	-
Rubiaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K. Schum.	-	99	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rubiaceae</i> 1	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Rubiaceae</i> 2	2	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rubiaceae</i> 3	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltl.) K. Schum.	-	7	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tocoyena</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Rutaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Balfourodendron molle</i> (Miq.) Pirani	-	11	-	-	-	-	-	-	-
<i>Metrodorea mollis</i> Taub.	-	-	-	-	-	-	116	58	-
<i>Pilocarpus spicatus</i> subsp. aracatensis Kaastra	-	-	-	23	-	1	56	58	-
<i>Zanthoxylum gardneri</i> Engl.	-	5	4	2	-	-	-	6	6
<i>Zanthoxylum hamadryadicum</i> Pirani	-	-	-	-	1	-	18	-	-
<i>Zanthoxylum petiolare</i> A. St.-Hil. & Tul.	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Zanthoxylum</i> sp.	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Salicaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Casearia commersoniana</i> Cambess.	-	-	-	-	-	-	-	-	62
<i>Casearia cordillerana</i> Cuatrec.	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Casearia grandiflora</i> Cambess.	-	-	-	-	-	-	-	-	64
<i>Casearia silvestris</i> Sw.	2	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Casearia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	15	-
<i>Xylosma prockia</i> (Turcz.) Turcz.	2	23	4	3	-	-	-	-	-
Sapindaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Allophylus quercifolius</i> Radlk.	8	20	7	1	-	-	-	5	-
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	-	-	-	-	-	-	-	-	175
Sapotaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chrysophyllum arenarium</i> Allemão	-	-	-	-	-	-	-	-	5
Simaroubaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	-	-	-	-	-	-	-	-	12
Solanaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Solanum americanum</i> Mill.	-	2	-	-	-	-	-	-	-
Vochysiaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-

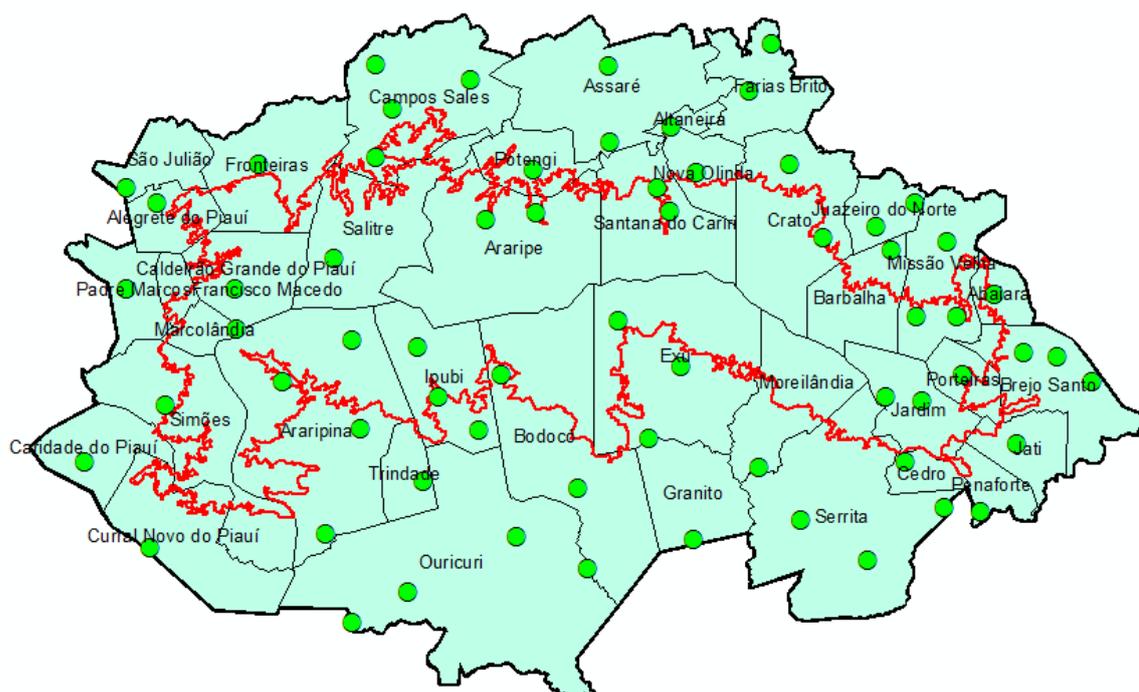
Continua...

Apêndice I, continuação.

Família/espécies	Áreas								
	D1	D2	D3	E1	E2	E3	P1	P2	P3
<i>Callisthene microphylla</i> Warm.	-	-	-	-	-	1	-	-	-
Ximeniaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ximena americana</i> L.	-	1	-	-	-	-	-	-	1
Morfoespécie	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Morfoespécie 1	-	7	2	-	-	9	11	14	36
Morfoespécie 2	-	-	-	-	-	-	-	-	18
Morfoespécie 3	-	-	-	-	-	-	-	1	-
Morfoespécie 4	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Morfoespécie 5	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Morfoespécie 6	-	-	-	-	-	-	-	4	-
Morfoespécie 7	-	4	-	-	-	-	-	-	-
Morfoespécie 8	-	-	-	-	-	8	-	-	-
Morfoespécie 9	-	3	-	-	-	1	-	-	-
Morfoespécie 10	-	-	1	-	-	-	-	-	-
Morfoespécie 11	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Morfoespécie 12	-	-	-	-	-	-	-	5	-
Morfoespécie 13	-	-	1	-	-	-	-	-	-
Morfoespécie 14	-	-	-	-	-	-	-	-	15
Morfoespécie 15	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Morfoespécie 16	-	-	-	-	-	-	10	4	-
Total Geral	436	1068	553	1032	844	657	644	707	1046

D = depressão periférica; E = encosta e P = planalto sedimentar, detalhes com traço (-) representam ausência de indivíduos para as espécies.

Apêndice II. Disposição das 65 estações meteorológicas distribuídas no interior e adjacências da Área de Proteção Ambiental (APA) da Chapada do Araripe; DATUM: SIRGAS 2000.



Elaboração: SANTOS (2019).

Apêndice III. Correlações entre os principais preditores topográficos, edafoclimáticos e estruturais da vegetação *versus* três componentes de diversidade de espécies arbórea-arbustivas para cada nível do gradiente topográfico na Chapada do Araripe, Pernambuco-Brasil.

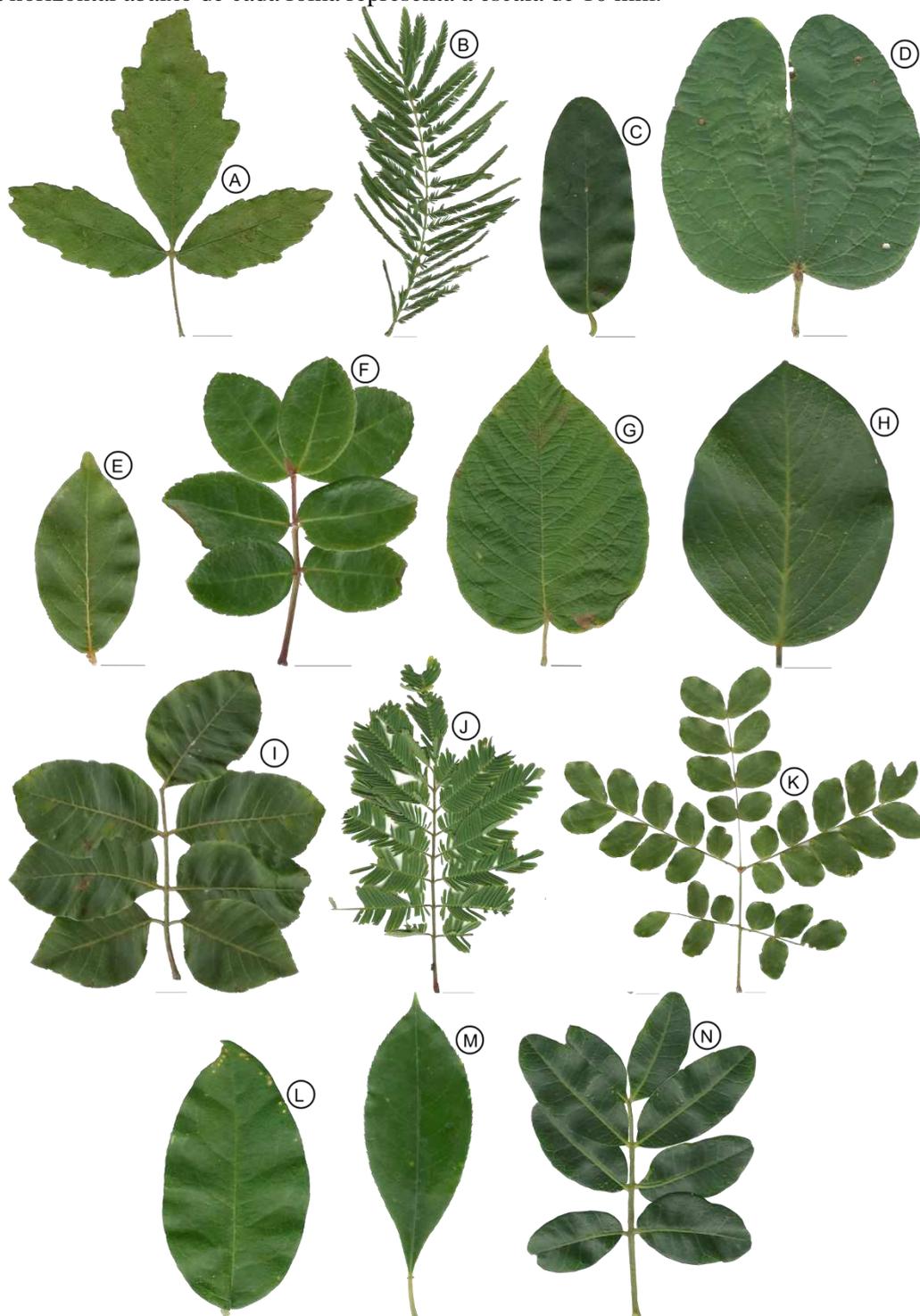
Fator ambiental	-----Elevação-----					
	Depressão		Encosta		Planalto	
	R ²	P-valor	R ²	P-valor	R ²	P-valor
Declividade (%)	-0,48	<0,001	0,75	<0,001	-0,10	0,451ns
IUT	0,24	0,0670ns	-0,44	<0,001	0,42	<0,001
Precipitação (mm ano ⁻¹)	0,70	<0,001	0,56	<0,001	0,98	<0,001
Temperatura (mm ano ⁻¹)	-0,97	<0,001	0,44	<0,001	-0,99	<0,001
Déficit hídrico (mm ano ⁻¹)	0,59	<0,001	-0,36	0,004	0,94	<0,001
P (cmol _c dm ⁻³)	-0,41	0,001	-0,19	0,154ns	0,41	0,001
pH	0,27	0,037	-0,69	<0,001	-0,64	<0,001
H ⁺ Al ³⁺ (cmol _c dm ⁻³)	-0,10	0,432ns	0,62	<0,001	0,95	<0,001
S.B (cmol _c dm ⁻³)	-0,43	<0,001	-0,01	0,930ns	-0,69	<0,001
V (%)	0,20	0,127ns	-0,36	0,005	-0,81	<0,001
MO (g Kg ⁻¹)	0,38	<0,001	0,27	<0,001	0,78	<0,001
Nitrogênio (g Kg ⁻¹)	0,33	0,010	0,60	<0,001	0,85	<0,001
H.sd (m)	0,52	<0,001	0,11	0,413ns	0,06	0,622ns
NDVI	0,70	<0,001	-0,89	<0,001	0,83	<0,001
Biomassa (K g ⁻¹)	0,43	<0,001	-0,05	0,714ns	0,57	<0,001
Riqueza (q = 0)	0,82	<0,001	0,05	0,702ns	0,39	0,002
Shannon (q = 1)	0,65	<0,001	0,20	0,135ns	0,26	0,048
Simpson (q = 2)	0,40	0,002	0,19	0,156ns	0,19	0,152ns

Os valores de *P-valor* foram derivados de pares de correlações de Pearson ($\alpha= 0.05$). Valores não significativos são designados por 'ns'. Em que: IUT = índice de umidade topográfica; P = teor de fósforo; H⁺ Al³⁺ = acidez potencial; S.B = soma de bases; V = saturação por bases; M.O = matéria orgânica; e H.sd = heterogeneidade da altura da vegetação.

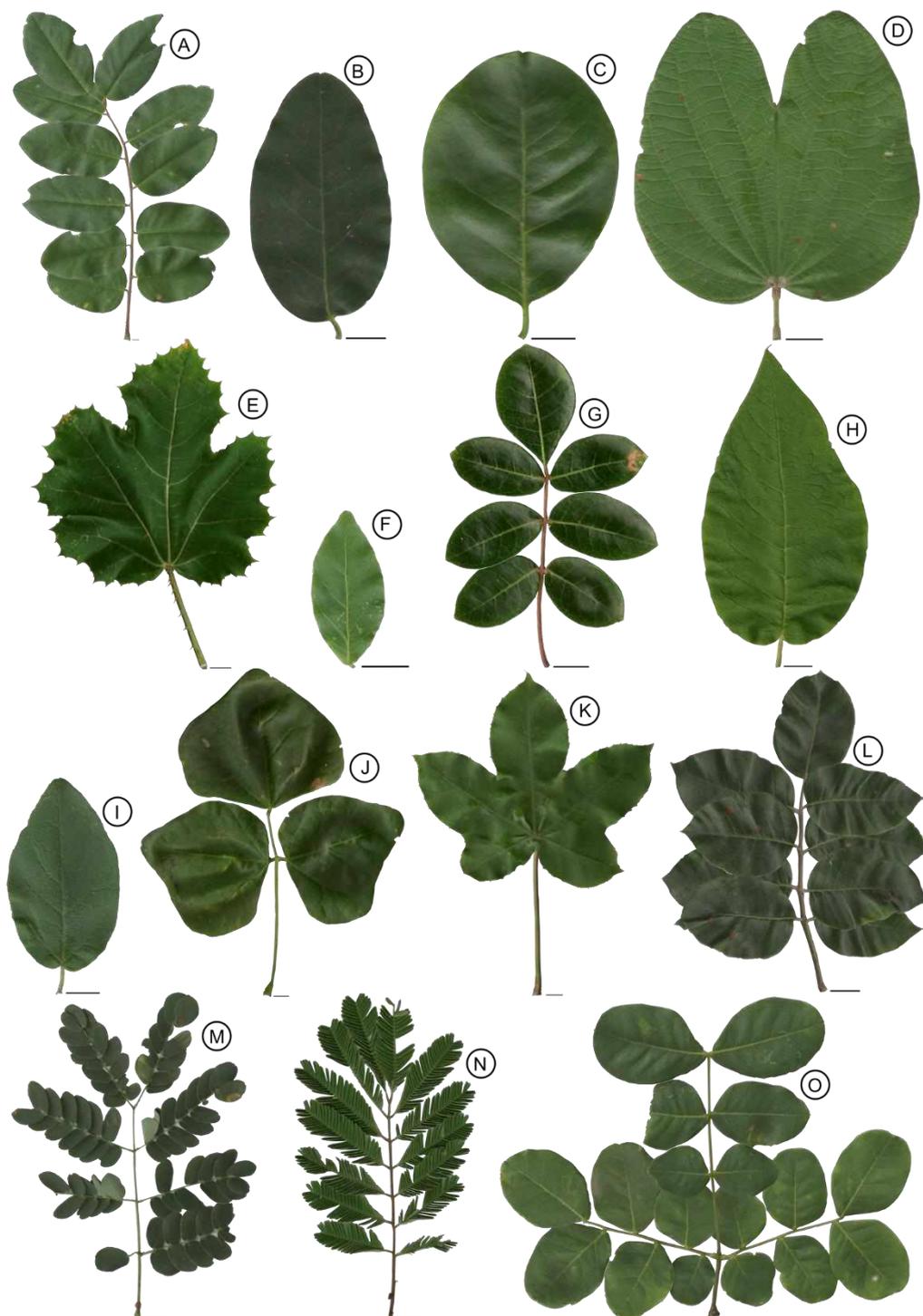
Apêndice IV. Matriz de distâncias entre os locais de amostragem no gradiente ambiental topográfico: depressão periférica (D1, D2 e D3), encosta (E1, E2 e E3) e planalto sedimentar (P1, P2 e P3) na região do Araripe, Pernambuco, Brasil.

	D1	D2	D3	E1	E2	E3	P1	P2	P3
D1	0	-	-	-	-	-	-	-	-
D2	19,8	0	-	-	-	-	-	-	-
D3	11,4	14,7	0	-	-	-	-	-	-
E1	21,6	6,1	19,6	0	-	-	-	-	-
E2	29,9	10,4	24,6	10	0	-	-	-	-
E3	27,3	9,7	24,4	5,7	6,1	0	-	-	-
P1	39,3	20,4	30,7	23,1	14	19,9	0	-	-
P2	30,3	20,4	18,9	26,4	23,6	27,5	19,1	0	-
P3	95,1	93	85,3	99,2	95,9	100,3	86,7	72,9	0

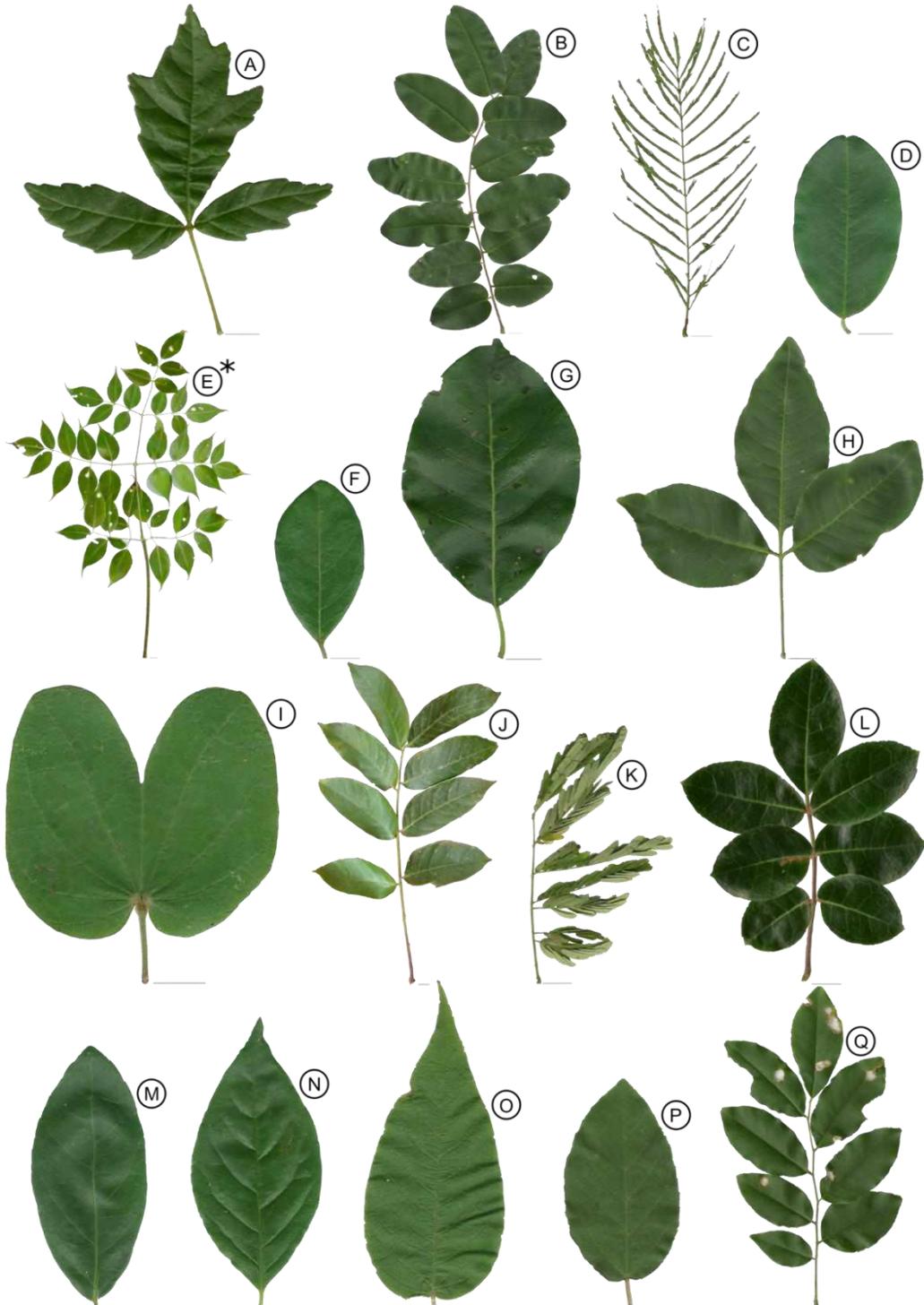
Apêndice V. Perfil morfológico externo das espécies arbóreas dominantes da depressão periférica (D1), com detalhes para os diferentes morfotipos e composição da folha, sendo: (A) *Allophylus quercifolius* Radlk., (B) *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan, (C) *Annona leptopetala* (R.E. Fr.) H. Rainer, (D) *Bauhinia subclavata* Benth., (E) *Combretum monetaria* Mart., (F) *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillett, (G) *Croton blanchetianus* Baill., (H) *Cynophalla flexuosa* (L.) J.Presl, (I) *Myracrodruon urundeuva* Allemão, (J) *Piptadenia viridiflora* (Kunth) Benth., (K) *Poincianella gardneriana* (Benth.) L.P. Queiroz, (L) *Psidium* sp., (M) *Sapium glandulosum* (L.) Morong, (N) *Schinopsis brasiliensis* Engl. A barra horizontal abaixo de cada folha representa a escala de 10 mm.



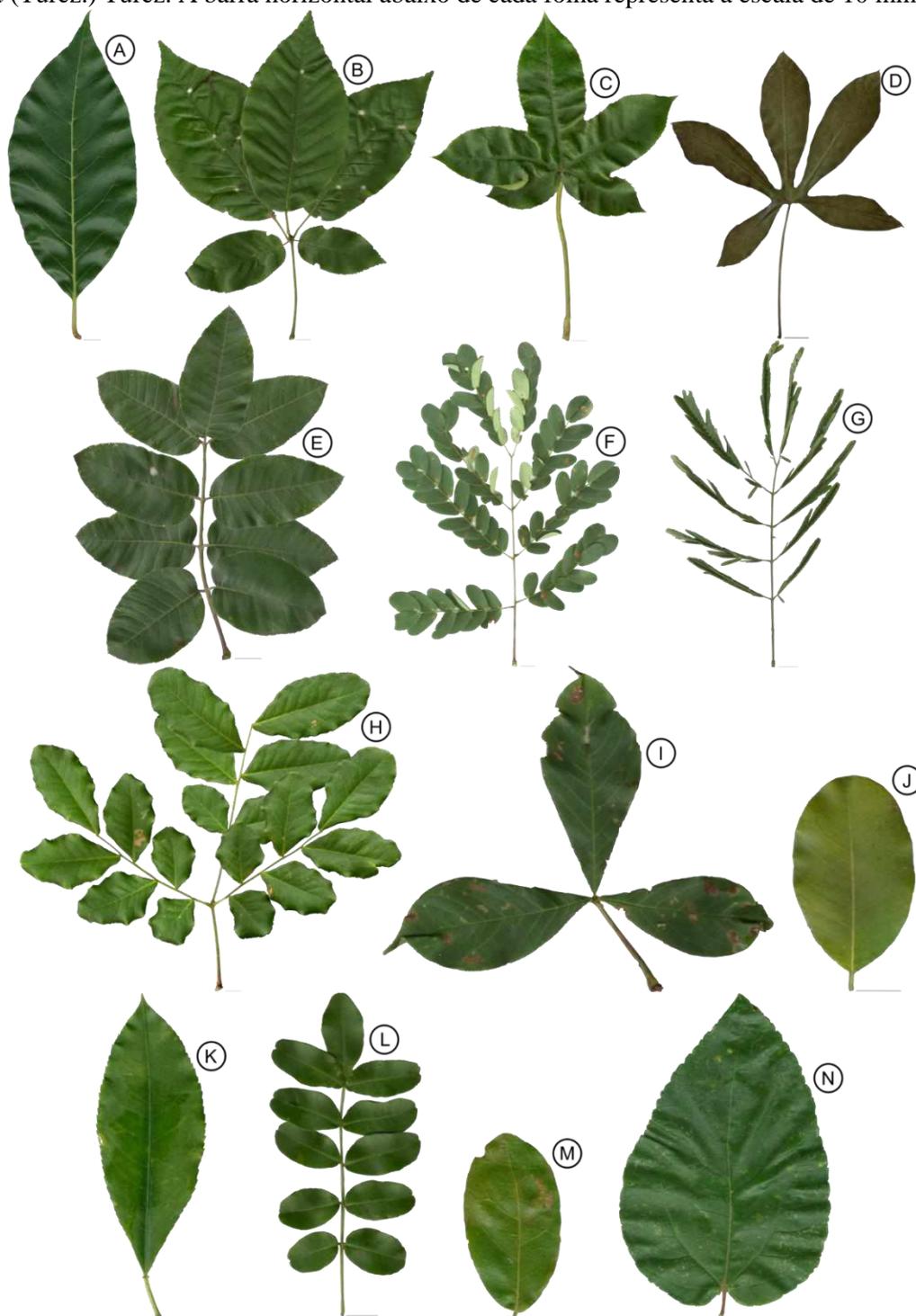
Apêndice VI. Perfil morfológico externo das espécies arbóreas dominantes da depressão periférica (D2), com detalhes para os diferentes morfotipos e composição da folha, sendo: (A) *Amburana cearensis* (Allemão) A.C. Sm., (B) *Annona leptopetala* (R.E. Fr.) H. Rainer, (C) *Aspidosperma pyrifolium* Mart., (D) *Bauhinia subclavata* Benth., (E), *Cnidocolus bahianus* (Ule) Pax & K. Hoffm., (F) *Combretum monetaria* Mart., (G) *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillett, (H) *Croton blanchetianus* Baill., (I) *Croton rhamnifolioides* Pax & K. Hoffm., (J) *Erythrina velutina* Willd., (K) *Jatropha mollissima* (Pohl) Baill., (L) *Myracrodruon urundeuva* Allemão, (M) *Parapiptadenia zehntneri* (Harms) M.P. Lima & H.C. Lima, (N) *Piptadenia viridiflora* (Kunth) Benth., (O) *Poincianella gardneriana* (Benth.) L.P. Queiroz. A barra horizontal abaixo de cada folha representa a escala de 10 mm.



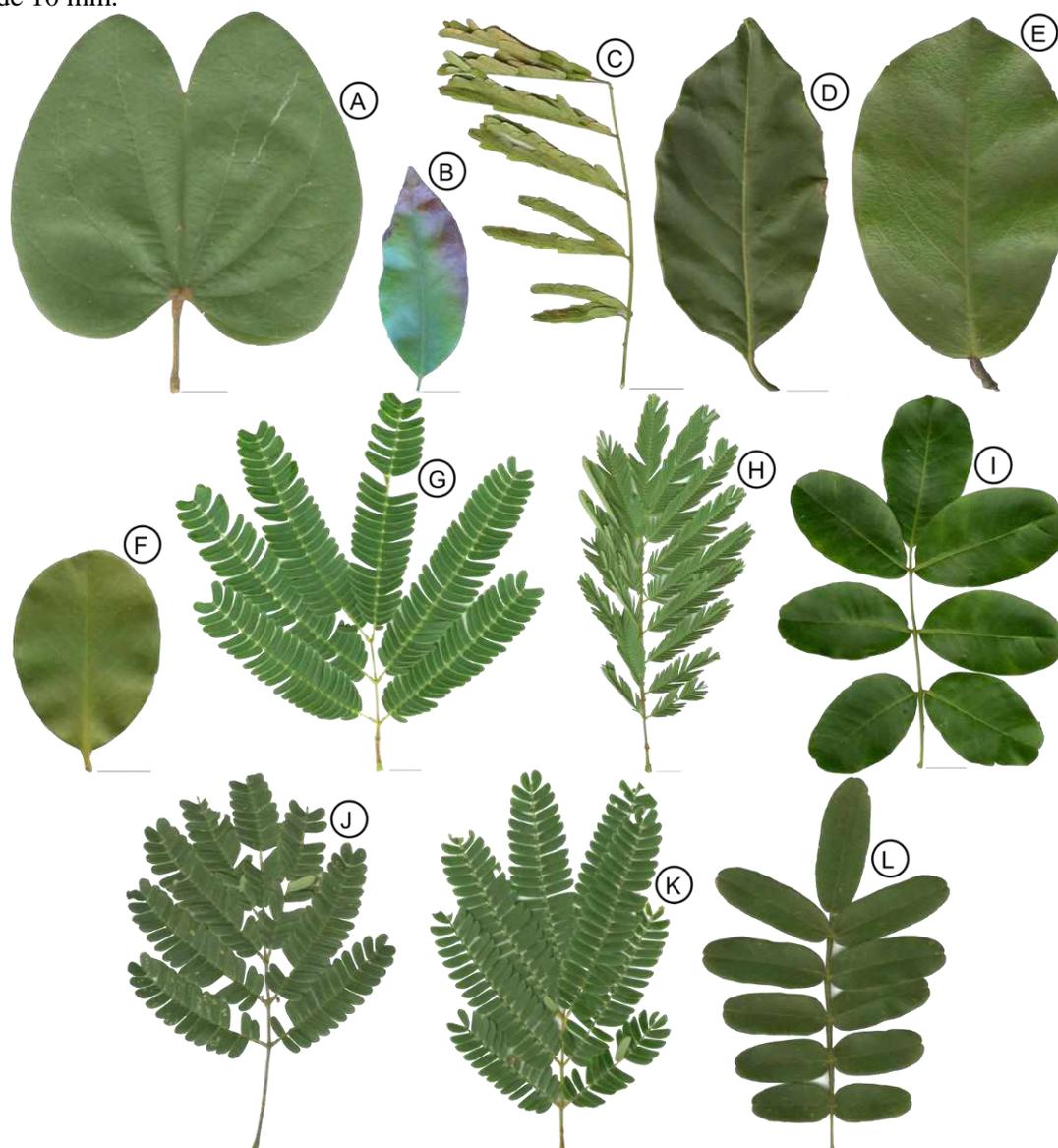
Apêndice VII. Perfil morfológico externo das espécies arbóreas dominantes da depressão periférica (D3), com detalhes para os diferentes morfotipos e composição da folha, sendo: (A) *Allophylus quercifolius* Radlk., (B) *Amburana cearensis* (Allemão) A.C. Sm., (C) *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan, (D) *Annona leptopetala* (R.E. Fr.) H. Rainer, (E) *Aralia warmingiana* (Marchal) J. Wen, (F) *Aspidosperma cuspa* (Kunth) S.F. Blake ex Pittier, (G) *Aspidosperma pyriforme* Mart., (H) *Balfourodendron molle* (Miq.) Pirani, (I) *Bauhinia subclavata* Benth., (J) *Cedrela odorata* L., (K) *Chloroleucon foliolosum* (Benth.) G.P. Lewis, (L) *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillett, (M) *Cordia* sp., (N) *Coutarea hexandra* (Jacq.) K. Schum., (O) *Croton blanchetianus* Baill, (P), *Croton rhamnifolioides* Pax & K. Hoffm, (Q) *Dalbergia frutescens* (Vell.) Britton. A barra horizontal abaixo de cada folha representa a escala de 10 mm e o asterisco sobre a letra “E” indica que a representação é para um folíolo ao invés da folha.



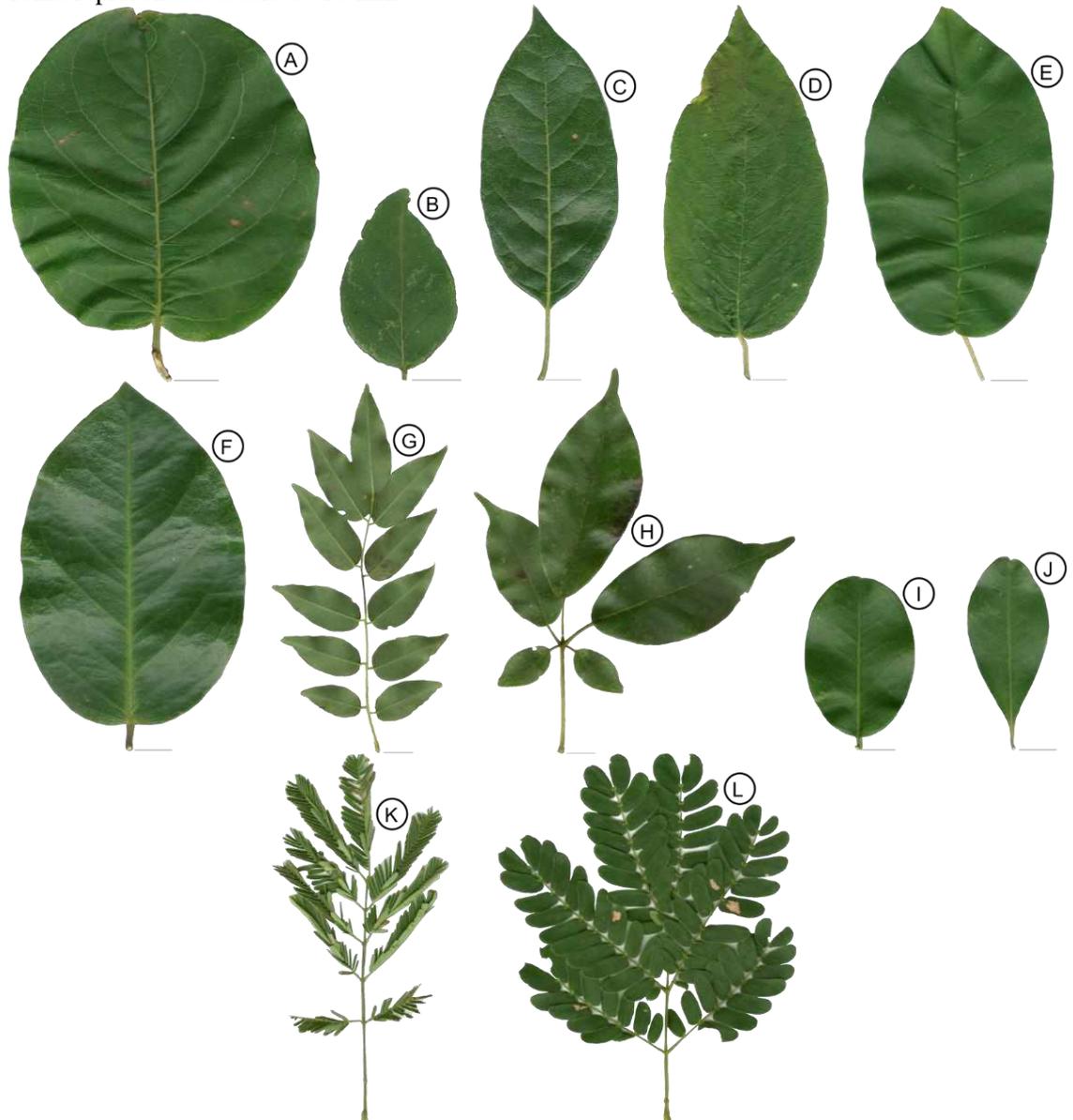
Apêndice VIII. Perfil morfológico externo das espécies arbóreas dominantes da depressão periférica (D3), com detalhes para os diferentes morfotipos e composição da folha, sendo: (A) *Guapira opposita* (Vell.) Reitz, (B) *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos, (C) *Jatropha mollissima* (Pohl) Baill., (D) *Manihot carthagenensis* (Jacq.) Müll. Arg., (E) *Myracrodruon urundeuva* Allemão, (F) *Parapiptadenia zehntneri* (Harms) M.P. Lima & H.C. Lima, (G) *Piptadenia viridiflora* (Kunth) Benth., (H) *Poincianella gardneriana* (Benth.) L.P. Queiroz, (I) *Pseudobombax marginatum* (A. St.-Hil., Juss. & Cambess.) A. Robyns, (J) *Psidium brownianum* DC., (K) *Sapium glandulosum* (L.) Morong, (L) *Schinopsis brasiliensis* Engl., (M) *Tocoyena formosa* (Cham. & Schltdl.) K. Schum., (N) *Xylosma prockia* (Turcz.) Turcz. A barra horizontal abaixo de cada folha representa a escala de 10 mm.



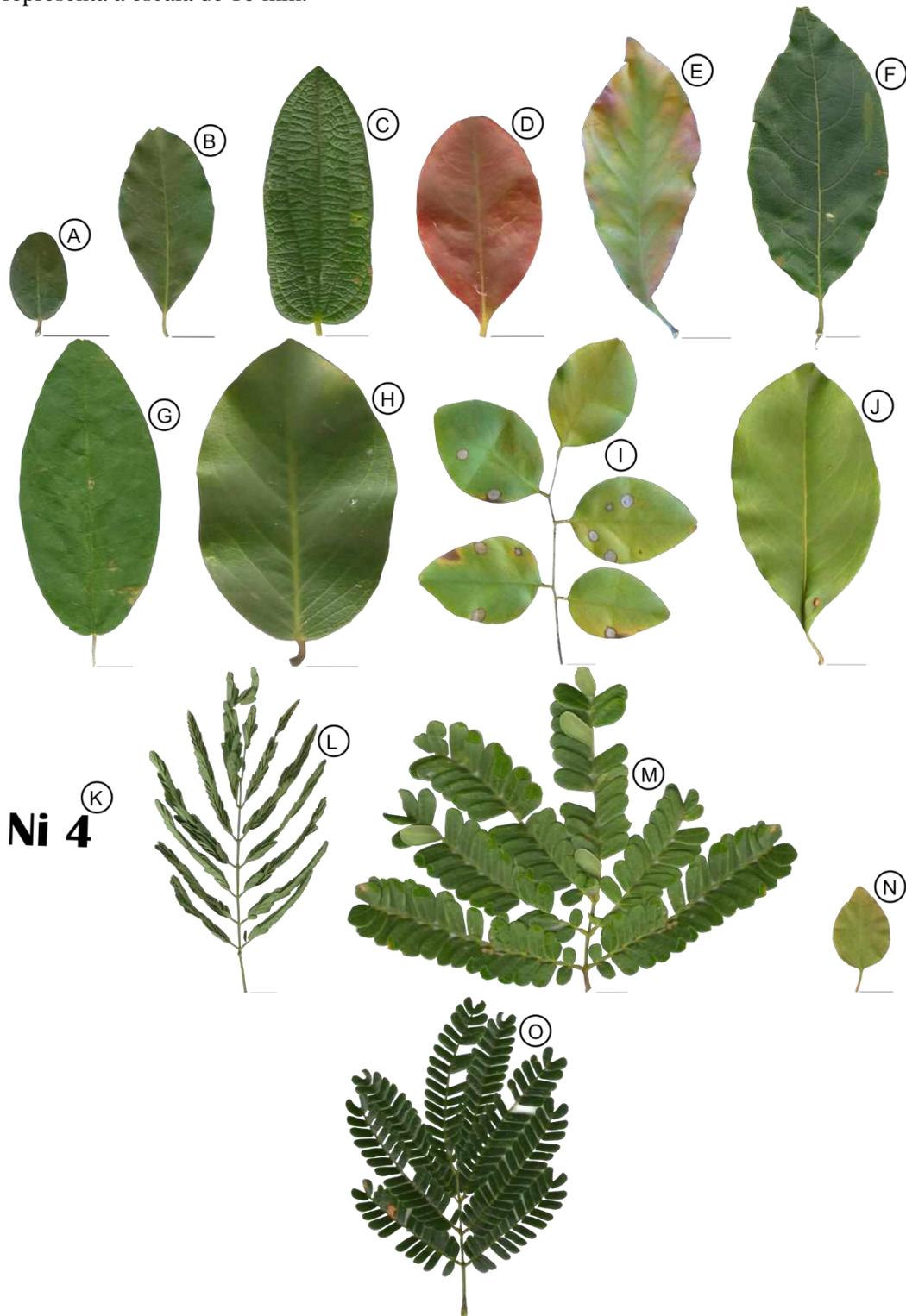
Apêndice IX. Perfil morfológico externo das espécies arbóreas dominantes da encosta (E1), com detalhes para os diferentes morfotipos e composição da folha, sendo: (A) *Bauhinia subclavata* Benth., (B) *Campomasesia* sp. 2, (C) *Chloroleucon foliolosum* (Benth.) G.P. Lewis, (D) *Combretum glaucocarpum* Mart., (E) *Cynophalla flexuosa* (L.) J.Presl, (F) *Myrcia guianensis* (Aubl.) DC., (G) *Piptadenia stipulacea* (Benth.) Ducke, (H) *Piptadenia viridiflora* (Kunth) Benth., (I) *Schinopsis brasiliensis* Engl., (J) *Senegalia langsdorffii* (Benth.) Seigler & Ebinger, (K) *Senegalia polyphylla* (DC.) Britton & Rose, (L) *Swartzia flaemingii* Raddi. A barra horizontal abaixo de cada folha representa a escala de 10 mm.



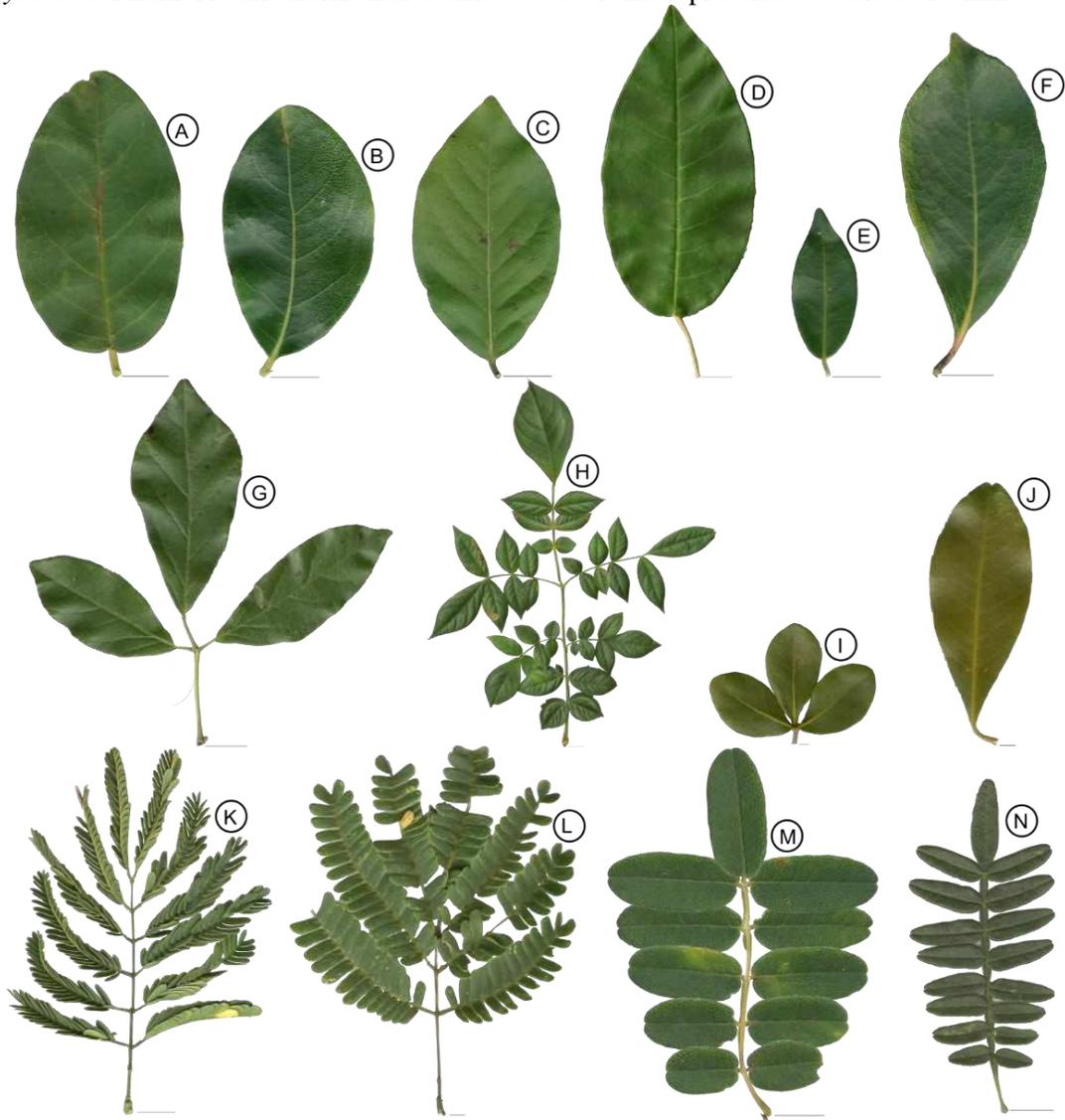
Apêndice X. Perfil morfológico externo das espécies arbóreas dominantes da encosta (E2), com detalhes para os diferentes morfotipos e composição da folha, sendo: (A) *Combretum glaucocarpum* Mart., (B) *Combretum leprosum* Mart., (C) *Cordia trichotoma* (Vell.) Arráb. ex Steud., (D) *Croton blanchetianus* Baill., (E) *Croton limae* A.P.S. Gomes, M.F. Sales & P.E. Berry, (F) *Cynophalla flexuosa* (L.) J.Presl, (G) *Dalbergia frutescens* (Vell.) Britton, (H) *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos, (I) *Myrcia guianensis* (Aubl.) DC., (J) *Pilocarpus spicatus* subsp. *aracatensis* Kaastra, (K) *Piptadenia viridiflora* (Kunth) Benth., (L) *Senegalia polyphylla* (DC.) Britton & Rose. A barra horizontal abaixo de cada folha representa a escala de 10 mm.



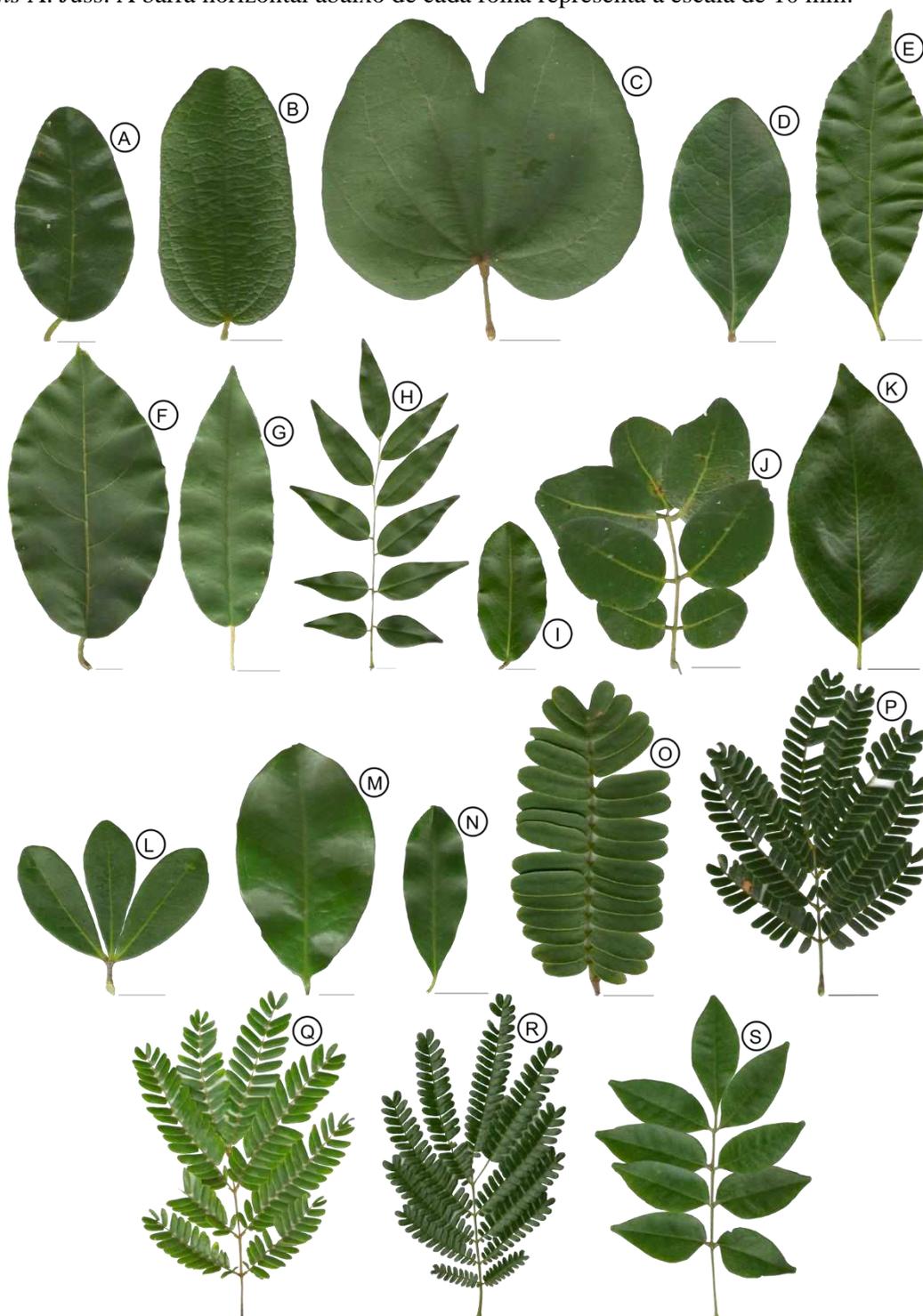
Apêndice XI. Perfil morfológico externo das espécies arbóreas dominantes da encosta (E3), com detalhes para os diferentes morfotipos e composição da folha, sendo: (A) *Algrizea minor* Sobral, Faria & Proença, (B) *Aspidosperma pyriforme* Mart., (C) *Bauhinia acuruana* Moric., (D) *Byrsonima gardneriana* A. Juss., (E) *Campomanesia* sp. 2, (F) *Combretum glaucocarpum* Mart., (G) *Croton limae* A.P.S. Gomes, M.F. Sales & P.E. Berry, (H) *Cynophalla flexuosa* (L.) J.Presl, (I) *Dalbergia frutescens* (Vell.) Britton, (J) *Guapira opposita* (Vell.) Reitz, (K) Indeterminada 24, (L) *Mimosa* sp.2, (M) *Pityrocarpa moniliformis* (Benth.) Luckow & R. W. Jobson, (N) *Sebastiania brevifolia* (Müll.Arg.) Müll.Arg., (O) *Senegalia langsdorffii* (Benth.) Seigler & Ebinger. A barra horizontal abaixo de cada folha representa a escala de 10 mm.



Apêndice XII. Perfil morfológico externo das espécies arbóreas dominantes do planalto sedimentar (P1), com detalhes para os diferentes morfotipos e composição da folha, sendo: (A) *Annona leptopetala* (R.E. Fr.) H. Rainer, (B) *Byrsonima gardneriana* A. Juss., (C) *Campomasesia* sp. 2, (D) *Croton limae* A.P.S. Gomes, M.F. Sales & P.E. Berry, (E) *Eugenia flavescens* DC., (F) *Guapira opposita* (Vell.) Reitz, (G), Morfoespécie 7, (H) *Jacaranda jasminoides* (Thunb.) Sandwit, (I) *Metrodorea mollis* Taub., (J) *Pilocarpus spicatus* subsp. *aracatensis* Kaastra, (K) *Piptadenia viridiflora* (Kunth) Benth., (L) *Senegalia langsdorffii* (Benth.) Seigler & Ebinger, (M) *Swartzia flaemingii* Raddi, (N) *Zanthoxylum hamadryadicum* Pirani. A barra horizontal abaixo de cada folha representa a escala de 10 mm.



Apêndice XIII. Perfil morfológico externo das espécies arbóreas dominantes do planalto sedimentar (P2), com detalhes para os diferentes morfotipos e composição da folha, sendo: (A) *Annona leptopetala* (R.E. Fr.) H. Rainer, (B) *Bauhinia acuruana* Moric., (C) *Bauhinia subclavata* Benth., (D) *Byrsonima gardneriana* A. Juss., (E) *Casearia* sp., (F) *Combretum glaucocarpum* Mart., (G) *Croton lima* A.P.S. Gomes, M.F. Sales & P.E. Berry, (H) *Dalbergia cearensis* Ducke, (I) *Erythroxylum caatingae* Plowman, (J) *Fabaceae* 2, (K) *Guapira opposita* (Vell.) Reitz, (L) *Metrodorea mollis* Taub., (M) *Myrcia guianensis* (Aubl.) DC., (N) *Pilocarpus spicatus* subsp. *aracatensis* Kaastra, (O) *Poeppigia procera* C. Presl, (P) *Senegalia langsdorffii* (Benth.) Seigler & Ebinger, (Q) *Stryphnodendron* sp., (R) *Trichilia elegans* A. Juss. A barra horizontal abaixo de cada folha representa a escala de 10 mm.



Apêndice XIV. Perfil morfológico externo das espécies arbóreas dominantes do planalto sedimentar (P3), com detalhes para os diferentes morfotipos e composição da folha, sendo: (A) *Byrsonima vacciniifolia* A.Juss., (B) *Casearia commersoniana* Cambess., (C) *Casearia grandiflora* Cambess., (D) *Cordia bicolor* A. DC., (E) *Dimorphandra gardneriana* Tul., (F) *Guapira opposita* (Vell.) Reitz, (G) *Hirtella racemosa* Lam., (H) Morfoespécie 1, (I) Morfoespécie 4, (J) *Matayba guianensis* Aubl., (K) *Miconia albicans* (Sw.) Triana, (L) *Nectandra* sp., (M) *Ocotea duckei* Vattimo-Gil, (N) *Ocotea nitida* (Meisn.) Rohwer, (O) *Ouratea parviflora* (A.DC.) Baill., (P) *Parkia platycephala* Benth., (Q) *Poeppigia procera* C. Presl, (R) *Roupala montana* Aubl., (S), *Simarouba amara* Aubl., (T) *Swartzia flaemingii* Raddi, (U) *Xylopia laevigata* (Mart.) R.E. Fr.. A barra horizontal abaixo de cada folha representa a escala de 10 mm.



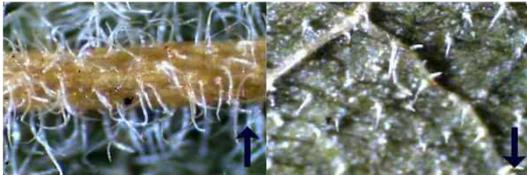
Apêndice XV. Fotografias dos tricomas em folhas (microscópio aproximado em 200 vezes) de espécies arbórea-arbustivas amostradas na depressão periférica, região do Araripe, Nordeste, Brasil.

Depressão periférica

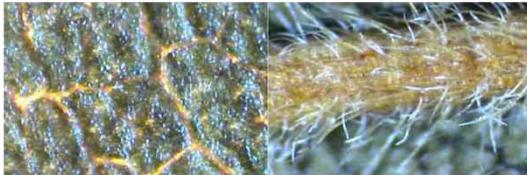
↑
Adaxial

↓
Abaxial

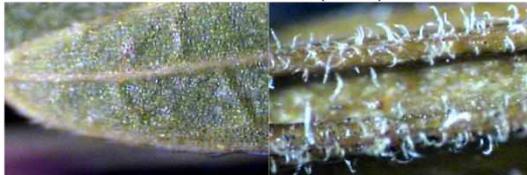
Allophylus quercifolius Radlk.



Amburana cearensis (Allemão) A.C. Sm.



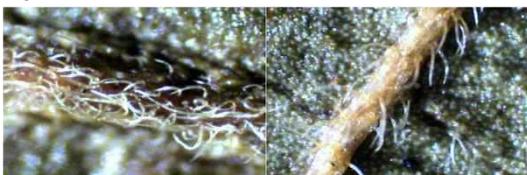
Anadenanthera colubrina (Vell.) Brenan



Annona leptopetala (R.E. Fr.) H. Rainer



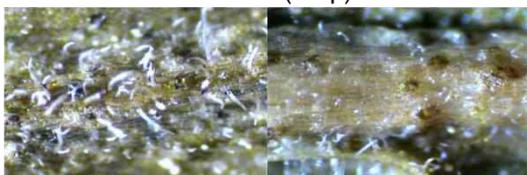
Myracrodruon urundeuva Allemão



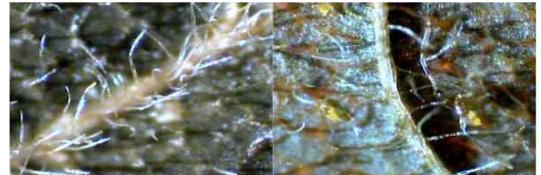
Aspidosperma cuspa (Kunth) S.F. Blake ex Pittier



Balfourodendron molle (Miq.) Pirani



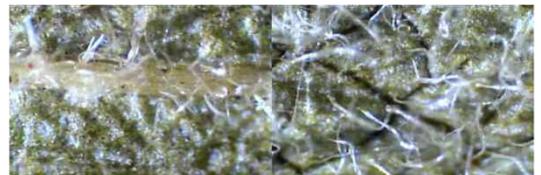
Bauhinia subclavata Benth.



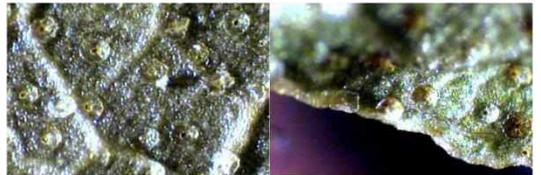
Chloroleucon foliolosum (Benth.) G.P. Lewis



Cnidocolus bahianus (Ule) Pax & K. Hoffm.



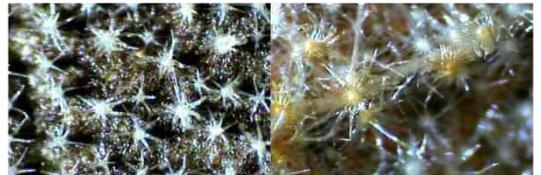
Combretum monetaria Mart.



Commiphora leptophloeos (Mart.) J.B. Gillett



Croton blanchetianus Baill.

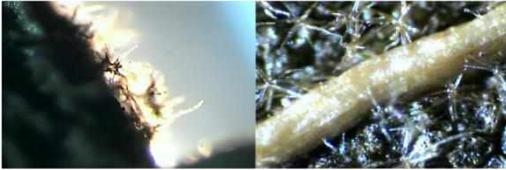
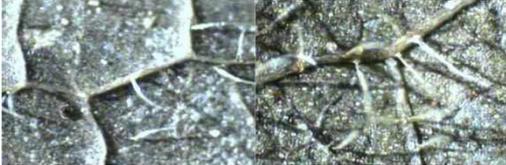
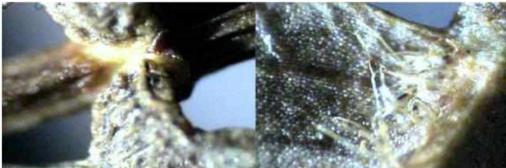
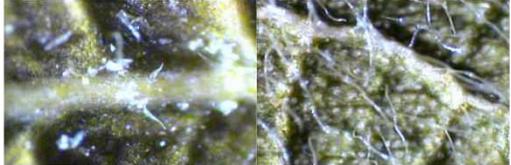
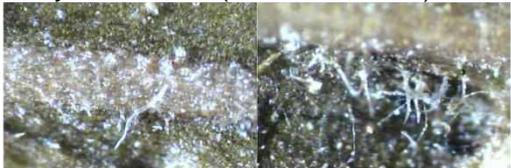


Croton rhamnifolioides Pax & K. Hoffm.



Dalbergia frutescens (Vell.) Britton



Erythrina velutina Willd.*Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos*Jatropha mollissima* (Pohl) Baill.*Myracrodruon urundeuva* Allemão*Parapiptadenia zehntneri* (Harms) M.P. Lima & H.C. Lima*Piptadenia viridiflora* (Kunth) Benth.*Poincianella gardneriana* (Benth.) L.P. Queiroz*Pseudobombax marginatum* (A. St.-Hil., Juss. & Cam.)*Psidium brownianum* DC.*Psidium* sp.*Tocoyena formosa* (Cham. & Schltdl.) K. Schum.*Xylosma prockia* (Turcz.) Turcz.

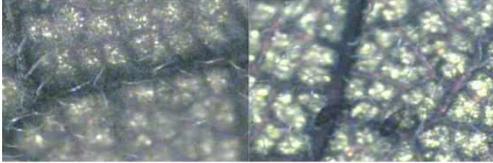
Apêndice XVI. Fotografias dos tricomas em folhas (microscópio aproximado em 200 vezes) de espécies arbórea-arbustivas amostradas na depressão periférica, região do Araripe, Nordeste, Brasil.

Encosta

Aspidosperma pyrifolium Mart.



Bauhinia subclavata Benth.



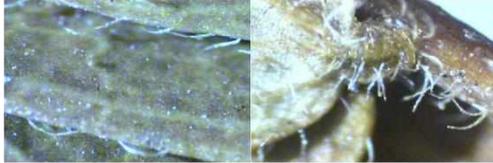
Byrsonima gardneriana A. Juss.



Campomasesia spp.



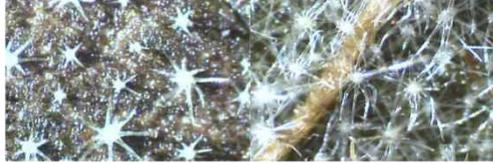
Chloroleucon foliolosum (Benth.) G.P. Lewis



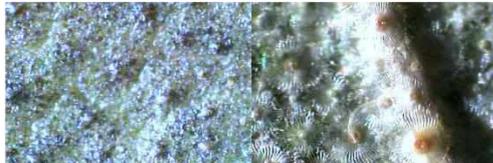
Cordia trichotoma (Vell.) Arráb. ex Steud.



Croton blanchetianus Baill.



Croton limae A.P.S. Gomes



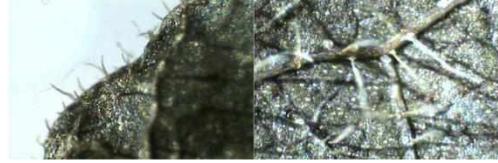
↑
Adaxial

↓
Abaxial

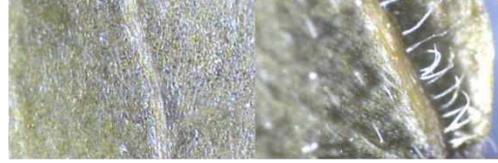
Dalbergia frutescens (Vell.) Britton



Handroanthus impetiginosus (Mart. ex DC.) Mattos



Mimosa spp.



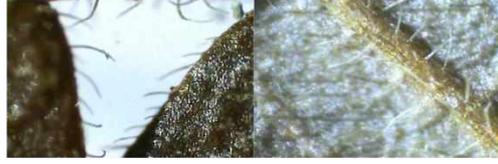
Piptadenia stipulacea (Benth.) Ducke



Pityrocarpa moniliformis (Benth.) Luckow



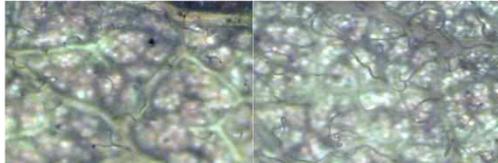
Senegalia langsdorffii (Benth.) Seigler & Eb.



Senegalia polyphylla (DC.) Britton & Rose



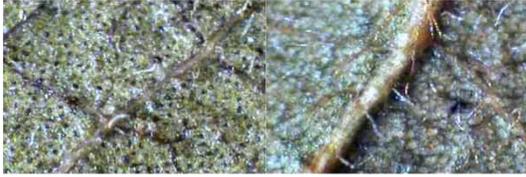
Swartzia flaemingii Raddi



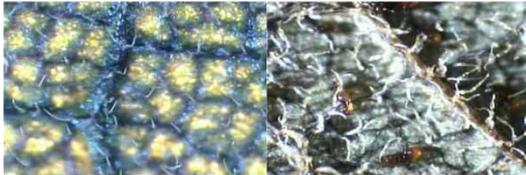
Apêndice XVII. Fotografias dos tricomas em folhas (microscópio aproximado em 200 vezes) de espécies arbórea-arbustivas amostradas na depressão periférica, região do Araripe, Nordeste, Brasil.

Planalto sedimentar

Annona leptopetala (R.E. Fr.) H. Rainer



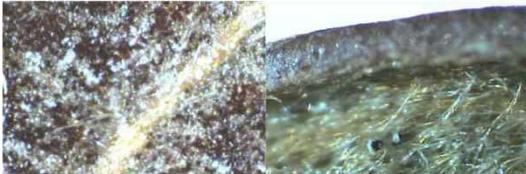
Bauhinia acuruana Moric.



Bauhinia subclavata Benth.



Byrsonima vacciniifolia A. Juss.



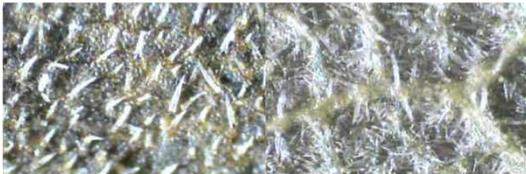
Casearia commersoniana Cambess.



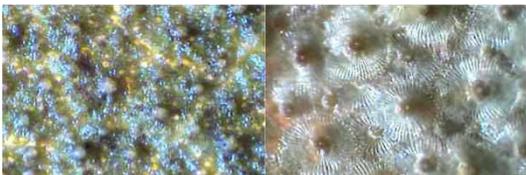
Casearia grandiflora Cambess.



Cordia bicolor A. DC.



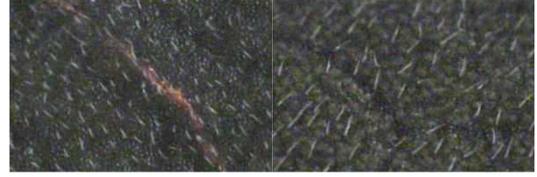
Croton lima A.P.S. Gomes, M.F. Sales & P.



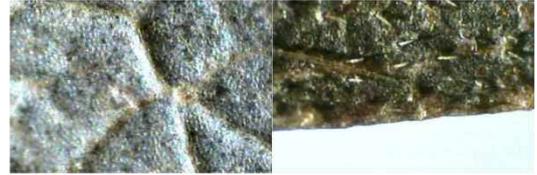
↑
Adaxial

↓
Abaxial

Dimorphandra gardneriana Tul.



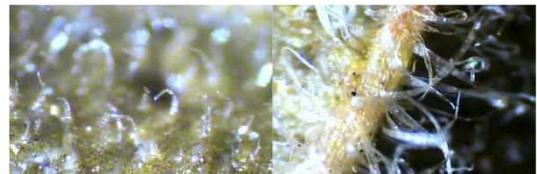
Hirtella racemosa Lam.



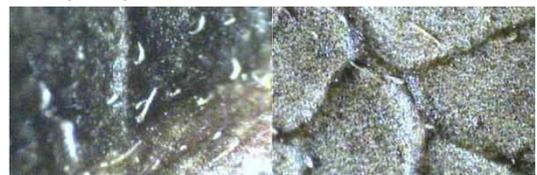
Indeterminada



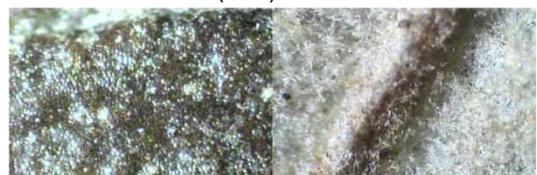
Jacaranda jasminoides (Thunb.) Sandwith



Matayba guianensis Aubl.



Miconia albicans (Sw.) Triana



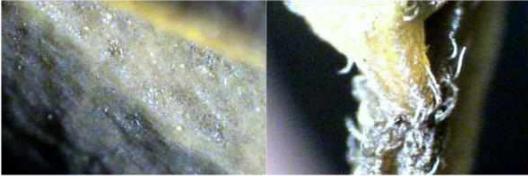
Nectanda spp.



Parkia platycephala Benth.



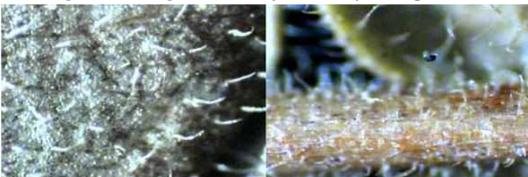
Piptadenia viridiflora (Kunth) Benth.



Poeppigia procera C. Presl



Senegalia langsdorffii (Benth.) Seigler & Eb.



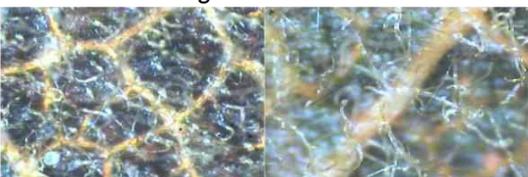
Senegalia polyphylla (DC.) Britton & Rose



Stryphnodendron spp.



Swartzia flaemingii Raddi



Trichilia elegans A. Juss.



Zanthoxylum hamadryadicum Pirani

