



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ

CENTRO DE CIÊNCIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

CAMILA ÂNGELO JERÔNIMO DOMINGUES

**É POSSÍVEL DETECTAR GRUPOS EMERGENTES EM
TAXOCENOSE DE PLANTAS ANUAIS?**

FORTALEZA

2013

CAMILA ÂNGELO JERÔNIMO DOMINGUES

É POSSÍVEL DETECTAR GRUPOS EMERGENTES EM TAXOCENOSE DE
PLANTAS ANUAIS?

Dissertação submetida à Coordenação do Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Profa. Dra. Francisca Soares de Araújo

Co-orientador: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins

FORTALEZA

2013

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- D718É Domingues, Camila Ângelo Jerônimo.
É possível detectar grupos emergentes em taxocenose de plantas anuais? / Camila Ângelo Jerônimo
Domingues. – 2013.
49 f. : il. color.
- Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2013.
Orientação: Profa. Dra. Francisca Soares de Araújo.
Coorientação: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins.
1. Diferenciação de nicho. 2. Divergência funcional. 3. Equivalência funcional. 4. Neutralidade. 5. Traços funcionais. I. Título.

CDD 577

CAMILA ÂNGELCAMILA ÂNGELO JERÔNIMO DOMINGUES

É POSSÍVEL DETECTAR GRUPOS EMERGENTES EM TAXOCENOSE DE
PLANTAS ANUAIS?

Dissertação submetida à Coordenação do Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovado em: 27/03/2018.

BANCA EXAMINADORA

Profª. Dra. Francisca Soares de Araújo (Orientadora)
Universidade Federal do Ceará-UFC

Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa
Universidade Federal do Ceará-UFC

Prof. Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette
Universidade Federal do Ceará-UFC

In Memorium

*Ao meu querido e saudoso avô, Severino
Domingues.*

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço a Deus que me guiou e me deu forças para trilhar meu caminho.

À Universidade Federal do Ceará e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, pela infraestrutura que permitiu a realização deste trabalho;

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos naturais da UFC, pelas disciplinas ministradas;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pela concessão da bolsa de mestrado;

Aos gestores da Reserva Natural Serra das Almas, por permitir a realização da coleta de dados no interior da Reserva e pelo apoio logístico;

Aos meus pais, Luciano Ângelo e Angelita Domingues, que sempre me apoiaram;

Ao meu companheiro de vida, Clemir Candeia, que me apoiou, me incentivou e me ajudou em todas as etapas desse longo caminho;

À minha orientadora, Dra. Francisca Araújo, por ter me ensinado sobre a vida acadêmica;

Aos parceiros de trabalho, Dr. Fernando Martins e Dr. Rafael Oliveira, pelas discussões produtivas e ensinamentos;

Aos membros da banca, os professores doutores Rafael Carvalho e Lorenzo Zanette, pela disponibilidade e pelas sugestões e críticas que só acrescentaram qualidade ao meu trabalho;

Ao pessoal do Laboratório de Fitogeografia, Bruno Cruz, Ellen Carvalho, Bruno Menezes, Soraya Macedo, Taysla Roberta, Sandara Brasil, Dalva Zanina e Vaneicia Gomes, pelo amizade e apoio nos momentos difíceis;

Aos meu familiares que sempre me apoiaram e torceram para eu alcançar meus objetivos;

A todas as outras pessoas que, por ventura eu tenha esquecido de mencionar, mas que em algum momento dessa jornada foram fundamentais para que eu chegasse até aqui!

À todos, muito obrigada.

RESUMO

Os Grupos Emergentes correspondem a um tipo de classificação das espécies baseada em traço funcional. Traço funcional corresponde a qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica, que afeta o crescimento, a reprodução e a sobrevivência. Para verificarmos se existem Grupos Emergentes em plantas anuais, bem como se há maior diferenciação entre os grupos ou maior neutralidade dentro deles, selecionamos uma taxocenose de plantas anuais de ecossistema sazonalmente seco. Coletamos banco de sementes e acompanhamos o desenvolvimento das plantas em casa de vegetação. Mensuramos atributos vegetativos: altura da planta, área foliar, área foliar específica, conteúdo de matéria seca foliar, largura foliar, espessura foliar e massa foliar por área; e reprodutivos: razão massa da semente/massa do fruto, tamanho e forma da unidade de dispersão, síndromes de polinização e de dispersão. Fizemos uma Análise de Correspondência Canônica e testamos a consistência dos grupos pelo Procedimento de Permutação de Resposta Múltipla. Os resultados da CCA foram apresentados em dendrograma de agrupamento pelo método UPGMA. Atributos vegetativos e reprodutivos apresentaram variação funcional entre as espécies. As espécies não formaram Grupos Emergentes, mas um gradiente de variação contínua. Tais espécies diferiram funcionalmente por síndromes de traços, havendo sobreposição de valores no mesmo traço. Essa sobreposição permite que as espécies partilhem os recursos e, conseqüentemente, que ocorra uma maior diversidade de plantas anuais em ambientes sazonais secos.

Palavras-chave: Diferenciação de nicho. Divergência funcional. Equivalência funcional. Neutralidade. Traços funcionais.

ABSTRACT

The emerging groups correspond to one type of classification based species functional trait. Functional trait corresponds to any morphological, physiological or phenological characteristic that affects growth, reproduction and survival. To verify if there are Emerging Groups in annual plants, as well as if there is greater differentiation among the groups or greater neutrality within them, we selected a taxocenosis of annual plants from a seasonally dry ecosystem. We collect seed bank and monitor the development of plants in a greenhouse. We measured vegetative attributes: plant height, leaf area, specific leaf area, leaf dry matter content, leaf width, leaf thickness and leaf mass per area, and reproductive: mass ratio of seed / fruit mass, size and shape of the dispersion unit, pollination syndromes and dispersion. We made a Canonical Correspondence Analysis and test the consistency of the groups Permutation Multiple Response Procedure. The results of the CCA were presented cluster in dendrogram by UPGMA. Vegetative and reproductive attributes exhibited variation functional between species. Species did not form Emerging Groups, but a gradient of continuous variation. These species differed functionally by trait syndromes, with values overlapping in the same trait. This overlapping allows species to share resources and, consequently, a greater diversity of annual plants occurs in dry seasonal environments.

Key-words: Niche differentiation. Functional divergence. Functional equivalence. Neutrality. Functional traits.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 - Diagrama climático de Walter e Lieth durante a média histórica (1982-2012) para Crateús, estado do Ceará, nordeste do Brasil. Ambiente R, pacote climatol (R Development Core Team, 2010) 22
- Figura 2 - (A) Variação interanual na precipitação nos últimos dez anos (2002-2012). Variação intranual na precipitação dos seis primeiros meses de 2010 (B), 2011 (C) e 2012 (D), mostrando os pulsos de precipitação semanais. Ambiente R (R Development Core Team, 2010) 23
- Figura 3 - Diagrama de ordenação dos indivíduos obtido através da análise de correspondência canônica. Legenda: nomes (primeiro o número da espécie, depois o número do indivíduo), setas (atributos funcionais): DSS = tamanho e forma da unidade de dispersão; SLA = área foliar específica; LDMC = conteúdo de matéria seca foliar; LW = largura foliar, 1 = eixo horizontal (36,6%) e 2 = eixo vertical (15,7%) 30
- Figura 4 - Dendrograma da análise de Cluster demonstrando a estrutura hierárquica das relações entre os indivíduos de diferentes espécies. A ramificação é o código para cada indivíduo de cada espécie 32
- Figura 5 - Diagrama de ordenação das espécies obtido através da análise de correspondência canônica. Legenda: os números dentro dos quadrados representam o grupo. PS = síndrome de polinização (1: esfingofilia, 2: melitofilia, 3: anemofilia, 4: psicofilia), setas (atributos funcionais): DSS = tamanho e forma da unidade de dispersão; SLA = área foliar específica; LDMC = conteúdo de matéria seca foliar; LT = espessura foliar; LW = largura foliar; RSF = razão massa da semente/massa do fruto, 1 = eixo horizontal e 2 = eixo vertical 34
- Figura 6 - Dendrograma da análise de Cluster demonstrando a estrutura hierárquica das relações das diferentes espécies. A ramificação é o código para cada espécie 36

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Espécies presentes no banco de diásporos do solo e mensurados os atributos funcionais vegetativos e reprodutivos	44
Tabela 2 - Dados dos atributos funcionais vegetativos e reprodutivos das 12 espécies analisadas com suas respectivas unidades. LDMC = conteúdo de matéria seca foliar; LW = largura foliar; LT = espessura foliar; H = altura da planta; DSS = tamanho e forma da unidade de dispersão; RSF = razão massa da semente/massa do fruto; PS = síndromes de polinização (1: esfingofilia, 2: melitofilia, 3: anemofilia, 4: psicofilia); DS = síndromes de dispersão (5: epizoocoria, 6: autocoria, 7: anemocoria, 8: endozoocoria)	45
Tabela 3 - Dados dos atributos funcionais vegetativos e reprodutivos dos indivíduos das 12 espécies analisadas. Ind = Indivíduo; LDMC = conteúdo de matéria seca foliar; LW = largura foliar; LT = espessura foliar; H = altura da planta; DSS = tamanho e forma da unidade de dispersão; RSF = razão massa da semente/massa do fruto	46
Tabela 4 - Resumo da CCA nos indivíduos e atributos funcionais das 12 espécies analisadas	48
Tabela 5 - Resumo da CCA nas espécies e atributos funcionais das espécies analisadas	49

LISTA DE SÍMBOLOS

LDMC	Conteúdo de matéria seca foliar
LW	Largura foliar
LT	Espessura foliar
SLA	Área foliar específica
LA	Área foliar
LMA	Massa foliar por área
H	Altura
DSS	Tamanho e forma da unidade de dispersão
RSF	Razão massa da semente/massa do fruto
PS	Síndromes de polinização
DS	Síndromes de dispersão

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	14
2	A HIPÓTESE DE GRUPOS EMERGENTES EXPLICA A DIVERSIDADE DE PLANTAS ANUAIS SOB CLIMA TROPICAL SEMIÁRIDO?	17
3	CONSIDERAÇÕES FINAIS	50
	REFERÊNCIAS	51

1 INTRODUÇÃO GERAL

Dentre as pesquisas publicadas em ecologia de comunidades tem surgido interesse na classificação funcional das espécies vegetais baseada na análise do conjunto de atributos biológicos relacionados à função, ao invés da filogenia (LAVOREL *et al.*, 1997). Conforme esses autores, existem quatro tipos de classificação: grupos emergentes, estratégias, tipos funcionais e grupos de resposta específica. O conceito de Grupos Emergentes, conforme Héroult (2007), é uma proposta de conciliação entre as teorias de nicho e neutra para explicar a estruturação de comunidades, pois assume que há neutralidade entre as espécies que formam um Grupo Emergente e que existe diferenciação de nicho entre os grupos. Os Grupos Emergentes são constituídos por espécies que apresentam um conjunto de traços correlacionados resultante da combinação de respostas adaptativas e de pressões evolutivas (LAVOREL *et al.*, 1997). Traço funcional corresponde a qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica, mensurável em nível de indivíduo, que afeta o crescimento, a reprodução e a sobrevivência (VIOLLE *et al.*, 2007). Os traços podem ser detectados através do uso de estatísticas multivariadas em análises de conjuntos amplos de traços que contemplem: história de vida, morfologia, fisiologia, fenologia e biologia da regeneração das espécies que coexistem num dado ecossistema (LAVOREL *et al.*, 1997). Héroult e Honnay (2005) definiram Grupos Emergentes como um conjunto de espécies que têm nicho funcional similar e, conseqüentemente, estratégias ecológicas convergentes.

As hipóteses principais de Grupo Emergente são baseadas na redundância funcional e na divergência funcional (HÉRAULT, 2007). A equivalência funcional foi aplicada por Hubbell (2001) a um grupo de espécies sintópicas troficamente semelhantes e que, potencialmente, utilizam os mesmos recursos, ou similares. Enquanto Loreau (2004) definiu redundância funcional como a coexistência entre diferentes espécies que apresentam o mesmo papel funcional. A divergência funcional compreende a diversidade de traços funcionais que constitui a biota de um ecossistema (WRIGHT *et al.*, 2006), e representa o grau de sobreposição dos valores de traços em uma comunidade (MASON *et al.*, 2005).

Os processos que governam as hipóteses principais de Grupos Emergentes são a competição e a coexistência de espécies. O resultado da competição é determinado por características das espécies, provenientes de fatores evolutivos (ZOBEL, 1992). De acordo com esse autor, processos em nível ecológico podem resultar em espécies com traços mais

dissimilares ou espécies mais semelhantes. As espécies podem ser similares em aspectos da história de vida e variáveis fisiológicas, ou apresentarem combinações de traços diferentes que atuam em conjunto, os quais originam capacidade competitiva semelhante (BENGTSSON *et al.*, 1994). Enquanto a coexistência de espécies é baseada em qualquer semelhança na habilidade competitiva ou na demanda conflitante entre a dispersão e a capacidade competitiva (BENGTSSON *et al.*, 1994). Segundo esses autores, para as espécies coexistirem é necessário que haja diferenças de nicho entre elas para evitar a exclusão competitiva, ou que elas sejam razoavelmente semelhantes na habilidade competitiva para poder co-ocorrerem em determinado ambiente, podendo haver exclusão ou não. Tal similaridade pode ser provocada por filtros ambientais.

Diversos estudos, principalmente em ecologia de comunidades, vem aplicando Grupos Emergentes como forma de agrupar as espécies vegetais. Hérault *et al.* (2005) utilizaram essa abordagem para estudar a conversão de plantações de coníferas em floresta decídua. Esses autores verificaram que as variáveis de manejo florestal – superfície basal estimada, densidade arbórea, altura máxima arbórea e área da unidade de manejo – possuíam importância secundária no potencial de recuperação das plantações de coníferas e que, a identificação dos Grupos Emergentes foi o ponto chave para realizar a conversão. Segundo Hérault (2007), dado um conjunto particular de espécies, a maior dificuldade é a de como classificar os Grupos Emergentes. Para isso é necessário reconhecer os traços biológicos que refletem os desafios enfrentados pelas plantas, tais como a dispersão e a persistência (HÉRAULT *et al.*, 2005; WEIHER *et al.*, 1999). Conforme Hérault (2007), devem ser delineados procedimentos de classificação que dê peso semelhante para o conjunto de traços biológicos associados com dispersão e aos traços ecofisiológicos relacionados com a persistência. No entanto, ainda há o problema da escolha do critério que deve ser utilizado para agrupar muitas espécies coexistindo em Grupos Emergentes, o que ainda permanece ‘arbitrário’, segundo Hubbell (2005).

Há várias controversas sobre esse tipo de análise, pois as correlações filogenéticas podem mascarar os padrões de correlação funcional, em razão das espécies filogeneticamente relacionadas poderem herdar grupos comuns de atributos, independentemente da função (LAVOREL *et al.*, 1997). No entanto, segundo esses autores, há métodos de análises disponíveis mais adequados que usam pares de taxa filogeneticamente independentes. Além disso, outra preocupação dos pesquisadores é a de que as análises de correlações de traços entre as características do adulto e de regeneração mostraram padrões de correlação incongruentes. Entretanto, essa discrepância é esperada, pois a construção de classificações funcionais implica

que as características dos adultos e juvenis devem ser consideradas independentemente (LAVOREL *et al.*, 1997).

Apesar de todos os problemas envolvidos na abordagem de Grupos Emergentes, a investigação sob esse foco é bastante válida. Hérault (2007) acredita que uma abordagem pragmática poderia ser utilizada para delinear Grupos Emergentes com o objetivo de maximizar a diferenciação de nichos entre grupos e maximizar a neutralidade dentro dos grupos. Segundo esse autor, o principal desafio será definir empiricamente quais grupos de espécies se comportam neutramente, através de: subdivisão das espécies de uma dada comunidade com base em seus traços biológicos; examinar as interações entre as espécies em cada grupo e testar neutralidade; e examinar como mudanças na abundância desses grupos afetam processos ecossistêmicos. O conceito de Grupo Emergente surgiu de propostas teóricas, mas ainda não foi suficientemente testado empiricamente (HÉRAULT, 2007).

Como forma de testar empiricamente essa abordagem de Grupos Emergentes, selecionamos uma taxocenose de plantas anuais de ambiente sazonalmente seco (conhecido localmente como Caatinga), pois possuem ciclo de vida curto com taxa de crescimento potencial rápida, o que diminui a discrepância dos traços entre juvenis e adultos, como reportado por Lavorel *et al.* (1997). Além disso, plantas anuais possuem rápida taxa de reprodução e alta capacidade de dispersão, o que permite analisar os traços funcionais em um tempo relativamente curto. A identificação dos Grupos Emergentes em espécies anuais poderá fornecer compreensão mais detalhada dos traços que influenciam nos mecanismos ecológicos dessas espécies, que coexistem em ambientes desfavoráveis. Se a abordagem de Grupos Emergentes for válida para plantas anuais, então, a redundância funcional será maior dentro dos Grupos Emergentes e a divergência funcional será maior entre eles, ou seja, haverá maior similaridade funcional dentro dos grupos do que entre grupos. Assim, esta dissertação teve como objetivos identificar se existem Grupos Emergentes em plantas anuais, bem como verificar se há maior diferenciação entre os grupos ou maior neutralidade dentro deles.

2 A HIPÓTESE DE GRUPOS EMERGENTES EXPLICA A DIVERSIDADE DE PLANTAS ANUAIS SOB CLIMA TROPICAL SEMIÁRIDO?*

RESUMO

Grupos Emergentes correspondem a um tipo de classificação das espécies baseada em traço funcional. Selecionamos uma taxocenose de plantas anuais para testarmos a ocorrência desses grupos. Devido aos filtros ambientais, as espécies mais aparentadas deverão ser funcionalmente mais similares, no entanto, se as espécies que ocorrem em ambientes com sazonalidade na oferta de recurso competem, resultará na emergência de grupos internamente similares, mas divergentes entre si. Mensuramos atributos vegetativos: altura da planta, área foliar, área foliar específica, conteúdo de matéria seca foliar, largura foliar, espessura foliar e massa foliar por área, e reprodutivos: razão massa da semente/massa do fruto, tamanho e forma da unidade de dispersão, síndromes de polinização e de dispersão. Fizemos uma Análise de Correspondência Canônica e testamos a consistência dos grupos pelo Procedimento de Permutação de Resposta Múltipla. Os resultados da CCA foram apresentados em dendrograma de agrupamento pelo método UPGMA. Atributos vegetativos e reprodutivos apresentaram variação funcional entre as espécies. As espécies não formaram grupos, mas um gradiente de variação contínua, elas diferem funcionalmente por síndromes de caracteres, havendo sobreposição de valores no mesmo caracter. Essa sobreposição nos traços ao longo do gradiente possibilita a coexistência das espécies e aumenta a diversidade devido ao maior compartilhamento de recursos.

Palavras-chave: Divergência funcional. Equivalência funcional. Gradiente funcional. Sobreposição de traços. Traços funcionais.

ABSTRACT

* Manuscrito nas normas do periódico *Population Ecology*

Emergent Groups correspond to a type of classification of species based on functional trait. We selected a taxocenosis of annual plants to test the occurrence of these groups. Due to environmental filters, the most closely related species should be functionally more similar, however, the species that occur in environments with seasonality in resource supply compete, will result in the emergence of similar groups internally, but divergent among them. We measured vegetative attributes: plant height, leaf area, specific leaf area, leaf dry matter content, leaf width, leaf thickness and leaf mass per area, and reproductive attributes: seed mass/fruit mass ratio, dispersion, pollination and dispersion syndromes. We did a Canonical Correspondence Analysis and tested the consistency of the groups by the Multiple Response Permutation Procedure. The results of the CCA were presented in dendrogram of grouping by the UPGMA method. Vegetative and reproductive attributes showed functional variation among species. The species did not form groups, but a gradient of continuous variation, they differ functionally by syndromes of characters, having overlapping values in the same character. This overlap in the traits along the gradient enables species to coexist and increases diversity due to increased resource sharing.

Keywords: Functional divergence. Functional equivalence. Functional gradient. Overlapping of traits. Functional traits.

Introdução

Há décadas, pesquisadores tentam compreender como muitas espécies coexistem em um mesmo habitat ao longo do tempo. Embora os modelos clássicos preveem habitats dominados por uma ou poucas espécies (Levin 1970; Levins 1979), em habitats naturais ocorrem muitas espécies. Possíveis explicações para esse paradoxo de diversidade foram propostas por Hutchinson (1959). Esse autor afirmou que as hipóteses assumidas pelos modelos clássicos (interações de equilíbrio, teias alimentares compostas de apenas dois níveis tróficos e habitats espacialmente homogêneos) foram violadas na natureza e isso possibilitou que numerosas espécies coexistam.

Diversas hipóteses tem sido propostas para explicar os processos que geram a diversidade (e.g. Hutchinson 1959; Levins 1968; Huston 1979). Ambos consideram que a competição é a chave desse fenômeno. A competição intensa deve resultar em baixa diversidade (Levins 1968) por forçar a restrição de nicho das espécies competidoras (MacArthur and Wilson 1967). A restrição de nicho permite que duas espécies competidoras possam coexistir no mesmo habitat, embora elas sejam semelhantes, divergem em algum aspecto ecológico ou na eficiência de explorar um recurso qualquer (Ayala 1972; Chesson 2000).

O conceito de diferenciação de nicho assume que as condições de habitat são alteradas no espaço e não no tempo (Tilman 1982; Zobel 1992). Tais mudanças renovam a quantidade e/ou qualidade dos recursos disponíveis e possibilita que diversas espécies coexistam em determinado ambiente. Dentro do contexto de comunidades, a diferenciação de nicho é representada pelas demandas conflitantes das espécies (Chesson 2000). Demandas conflitantes acontecem quando um traço confere vantagem para realizar determinada função e, ao mesmo tempo, confere desvantagem para realizar outra função (Tilman 2000). Tais demandas conflitantes desempenham um papel importante na coexistência das espécies, pois resultam em organismos com diferentes exigências de crescimento, que causam impactos diferentes no ambiente em que vivem (Bohannan et al. 2002). Embora haja um custo para a espécie, permite que os organismos respondam a diferentes fatores que restringem sua aptidão e abundância (Bohannan et al. 2002; Kneitel and Chase 2004).

Coexistir significa que duas ou mais espécies coocorrem no mesmo lugar e no mesmo período de tempo (Walker 1987). A coexistência é determinada por processos que operam em diferentes níveis: evolutivo, que determina as tolerâncias fisiológicas e os traços que influenciam nos resultados da competição interespecífica; histórico, que determina o potencial de uma espécie agrupar-se localmente pelos processos migratórios; e ecológico, responsável pelas forças externas que alteram as condições ambientais ou influenciam os indivíduos vegetais (Zobel 1992). Ainda, Tilman e Pacala (1993) ressaltam que demandas conflitantes similares são necessárias para N espécies coexistirem em N recursos.

As espécies que coocorrem apresentam diferenças funcionais e demográficas (Tilman 1994; Chesson 2000). Uma forma de tentar entender essas diferenças é estudar ecologia de comunidades utilizando a abordagem de traço, unida com a abordagem de estratégias ecológicas e diversidade funcional (Grime 2006). Esses estudos oferecem uma visão consistente sobre as relações entre a estrutura da comunidade e o funcionamento do ecossistema (Díaz and Cabido

2001). Como forma de utilizar essa abordagem baseada em traço, as espécies podem ser classificadas em Grupos Emergentes (Lavorel et al. 1997). Os Grupos Emergentes correspondem ao conjunto de espécies que apresentam nicho funcional similar e, conseqüentemente, estratégias ecológicas convergentes (Héroult and Honnay 2005). O conjunto de traços correlacionados de diferentes espécies resulta da combinação de respostas adaptativas e de pressões evolutivas (Lavorel et al. 1997). Héroult (2007) afirma que a classificação em Grupos Emergentes, embora ainda não suficientemente testada empiricamente, é pragmática e tem como objetivo maximizar a diferenciação de nichos entre os grupos e maximizar a neutralidade dentro de cada grupo.

Para testarmos empiricamente a ocorrência de Grupos Emergentes, selecionamos uma taxocenose de plantas anuais de ambientes sazonalmente secos. Como destacado por Lavorel et al. (1997), se ocorrerem pressões seletivas diferenciadas nas espécies que coocorrem, haverá grupos de espécies funcionalmente similares (maior redundância funcional). Porém, conjuntos de espécies funcionalmente similares devem divergir entre si. Se a estruturação de uma taxocenose de plantas é constituída por diferentes espécies que resultam da combinação de filtros ambientais (convergência funcional) e de pressões evolutivas (competição), como afirmado por Lavorel et al. (1997), as espécies mais aparentadas deverão ser funcionalmente mais similares, grupos convergentes. Por outro lado, se estas espécies ocorrerem em ambientes com sazonalidade na oferta de recurso, pressões evolutivas (competição) resultarão na emergência de grupos internamente similares, mas divergentes entre si. Essa divergência explicará a alta diversidade de espécies em ambientes com restrição de recurso.

Material e Métodos

A zona tropical semiárida ocupa cerca de 20% do território brasileiro (Reddy 1983). A parte mais seca dessa zona, conhecida como o Polígono das Secas, está sujeita a períodos anuais de seca, a chuvas erráticas e a seqüências variáveis de anos secos (Markham 1967). Baseado na classificação de Köppen-Geiger (Peel *et al.* 2007), o clima regional é do tipo BSh, semi-árido quente com chuvas de verão e invernos secos. A fisionomia dominante é a savana caducifolia espinhosa (Cole 1960), regionalmente conhecida por Caatinga (Andrade-Lima 1981).

Para verificar se uma taxocenose de plantas anuais é constituída por diferentes espécies que resultam da combinação de filtros ambientais (convergência funcional) e de pressões evolutivas (competição), como afirmado por Lavorel et al. (1997), analisamos os traços funcionais das espécies presentes no banco de diásporos no solo de uma área de Caatinga. Espécies anuais têm ciclo de vida curto com taxa de crescimento potencial rápida, o que diminui a discrepância dos traços entre juvenis e adultos, problema relatado por Lavorel et al. (1997) na mensuração de traços de plantas arbustivas e arbóreas. Além disso, plantas anuais apresentam rápida taxa de reprodução e alta capacidade de dispersão, o que permitiu analisar os traços funcionais de todo o ciclo de vida em um tempo relativamente curto.

Caracterização da área do banco de diásporos no solo

A área de estudo constitui-se de um hectare de Caatinga na localidade de “Grajaú” (5°6’58.1”S, 40°52’19.4”W – 5°6’57.6”S, 40°52’23.1”W e 5°7’01.4”S, 40°52’20.1”W - 5°7’00.8”S, 40°52’23.1”W), situada a 368 m acima do nível do mar, na Reserva Natural Serra das Almas, município de Crateús, estado do Ceará, Nordeste do Brasil. A área está localizada em relevo do embasamento cristalino, com alta riqueza florística no componente herbáceo predominantemente terofítico (Araújo et al. 2011).

A temperatura média anual é de 27°C, com oscilações entre 26°C, nos meses mais frios (abril e maio), e 29°C, no mês mais quente (novembro), e a precipitação média anual é de 723 mm, distribuída ao longo de três a cinco meses (janeiro a maio). Há irregularidade no total pluviométrico interanual, com anos abaixo da média, como em 2010 e 2012 (504.5 mm e 368 mm, respectivamente), e anos com precipitação anual acima da média histórica, como em 2011 (976.5 mm) (Figuras 1 e 2; Funceme 2013).

Figura 1. Diagrama climático de Walter e Lieth durante a média histórica (1982-2012) para Crateús, estado do Ceará, nordeste do Brasil. Ambiente R, pacote climatol (R Development Core Team, 2010).

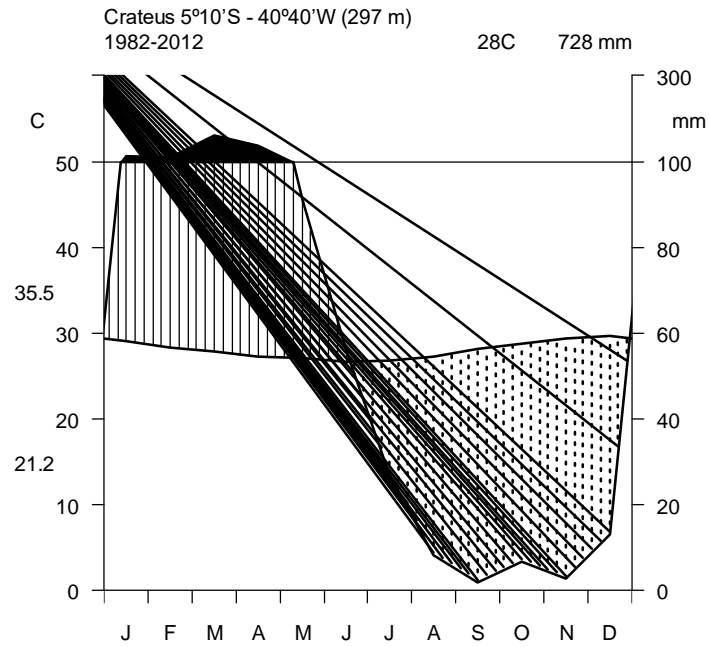
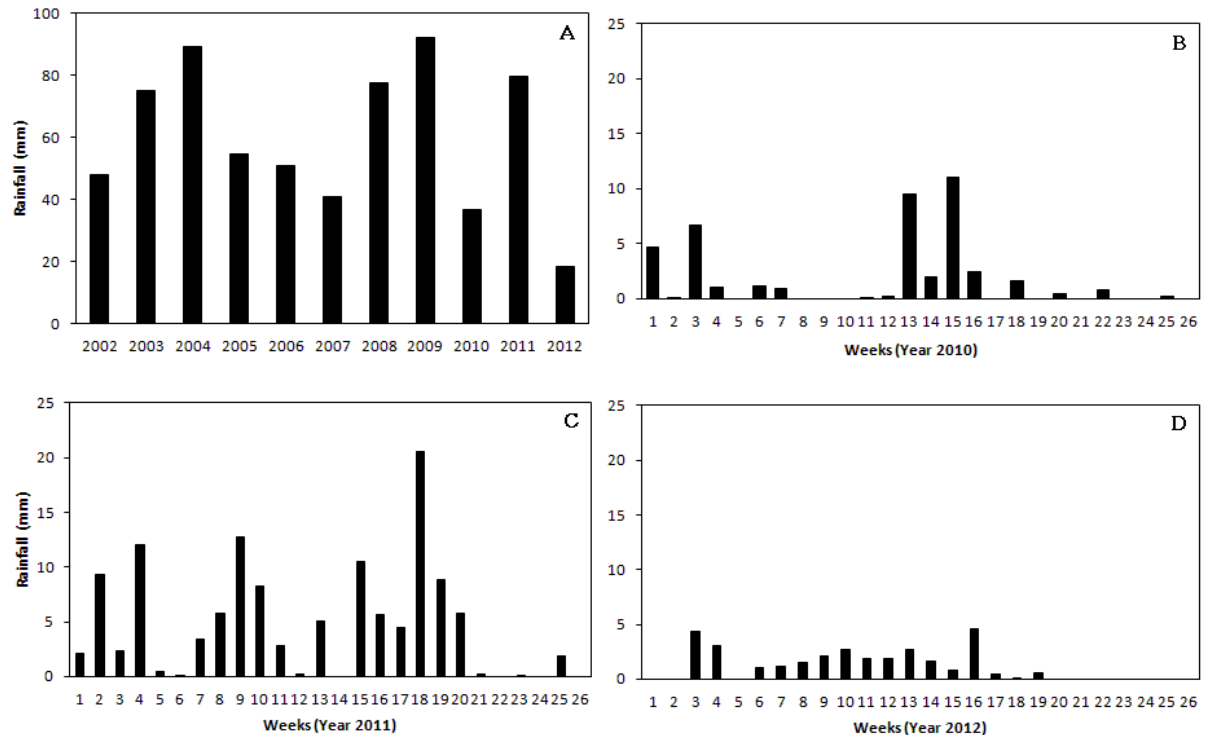


Figura 2. (A) Variação interanual na precipitação nos últimos dez anos (2002-2012). Variação intranual na precipitação dos seis primeiros meses de 2010 (B), 2011 (C) e 2012 (D), mostrando os pulsos de precipitação semanais. Ambiente R (R Development Core Team, 2010).



Coleta das amostras do banco de diásporos no solo

Dentro da área de um hectare de Caatinga, dividida em 100 parcelas contíguas de 10 x 10, sorteamos 60 parcelas para coleta do banco de diásporos. O referido hectare está situado entre as coordenadas geográficas de 40°52'21''S, 5°6'59''W; 40°52'22''S, 5°7'2''W; 40°52'24''S, 5°7'1''W; 40°52'25''S, 5°6'58''W. No centro de cada parcela foram coletadas amostras cilíndricas (25 cm de diâmetro) da serrapilheira com o solo na profundidade de 0 a 2 cm. A coleta ocorreu na primeira quinzena de dezembro de 2011, final da estação seca, data em que o componente herbáceo anual potencialmente dispersou o máximo de sementes no solo.

As amostras de cada parcela foram individualmente armazenadas em sacos plásticos pretos, etiquetados. Baseado em recomendações de Baskin e Baskin (1998), em seguida, levamos as amostras para a casa de vegetação para montagem imediata do experimento de germinação. A casa de vegetação está localizada a cerca de 350 km da área de coleta do banco

de diásporos, em áreas de dependência do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará (UFC), Campus do Pici. E coberta com telhas de fibra de vidro translúcidas, protegida lateralmente com telas de nylon de malha de 1 mm.

Experimento de germinação em casa de vegetação

Colocamos individualmente cada uma das 60 amostras do banco de diásporos em uma célula de poli cloreto de vinila (PVC) com dimensões de 25 cm x 25 cm e profundidade de 20 cm (área similar à da amostra cilíndrica do banco de diásporos). Cada célula foi previamente preenchida com solo nativo esterilizado em autoclave (20 minutos a 121° e 1 atm). Para diminuir a toxicidade do solo por excesso de disponibilidade de nutrientes ocasionado pela alta temperatura, após o processo de esterilização, o solo foi mantido em pousio por 40 dias (ver Mamede and Araújo 2008). Para verificarmos se houve contaminação externa no experimento, colocamos aleatoriamente três células somente com solo esterilizado entre as 60 células preenchidas com amostras do banco de diásporos. Irrigamos diariamente cada uma das 63 células até que todos os indivíduos germinados completassem o ciclo de vida: germinação, crescimento, reprodução e senescência. Iniciada a germinação, cada plântula emergida em cada célula foi numerada com etiqueta e registramos em planilhas a data, o número do indivíduo, o número da amostra e classificamos previamente em monocotiledônea ou eudicotiledônea.

Traços funcionais

O traço funcional, quando mensurado no nível hierárquico de indivíduo, corresponde a qualquer característica morfológica, fisiológica ou fenológica (Violle et al. 2007). Enquanto que o atributo é o valor específico, ou modalidade, tomado pelo traço (Lavorel et al. 1997). Para uma mesma espécie o traço pode apresentar atributos diferentes ao longo de gradientes ambientais e ao longo do tempo (Violle et al. 2007).

Para verificarmos se há grupos de espécies anuais simpátricas funcionalmente similares, foram medidos traços funcionais das populações que apresentaram no mínimo três indivíduos em estágio reprodutivo. Para verificarmos se houve a formação de grupos e se há maior neutralidade dentro dos grupos e maior diferenciação funcional entre os grupos, mensuramos

atributos vegetativos e reprodutivos de 11 traços funcionais considerados por Hodgson et al. (1999) como de fácil e rápida mensuração. Mensuramos como atributos vegetativos: altura da planta (H), área foliar (LA), área foliar específica (SLA), conteúdo de matéria seca foliar (LDMC), largura foliar (LW), espessura foliar (LT) e massa foliar por área (LMA). Sobre os atributos reprodutivos, mensuramos a razão massa da semente/massa do fruto (RSF), tamanho e forma da unidade de dispersão (DSS), síndromes de polinização (PS) e síndromes de dispersão (DS). As síndromes de polinização, classificadas de acordo com Faegri e Pijl (1976), e dispersão, de acordo com Pijl (1982), foram analisadas apenas para o nível de espécie.

Seguimos o protocolo de Cornelissen et al. (2003) para a coleta, o armazenamento e os procedimentos de análises dos atributos. A mensuração dos atributos funcionais foi realizada nas espécies que apresentaram, no mínimo, três indivíduos em fase reprodutiva, dos quais foram coletadas 24 folhas, oito em cada indivíduo, para medir os atributos vegetativos. Para mensuração dos atributos reprodutivos foram coletadas, no mínimo, três flores por espécie e todos os diásporos de, no mínimo, três indivíduos.

Como a maioria das análises de correlação comparam os dados entre médias de espécies e ignora a variabilidade dentro de uma espécie, realizamos as análises ao nível de indivíduo e de espécie para obter a contribuição relativa da variabilidade entre e dentro das espécies (Cornelissen et al. 2003). De acordo com esses autores, a variação dentro da espécie é maior do que entre espécies. Considerar a variação intrapopulacional é um aspecto importante da diversidade funcional (Garnier et al. 2001; Cornelissen et al. 2003; Violle et al. 2007).

Análises estatísticas

Como os atributos mensurados apresentam unidades e variações diferentes, para variarem na mesma escala, fizemos a padronização dos dados. Cada valor de determinado traço foi subtraído do valor médio desse traço e dividido pelo seu respectivo desvio padrão (Kröber et al. 2012). Após a padronização das escalas, verificamos se as variáveis mensuradas apresentavam correlação através de uma Análise de Colinearidade utilizando o software Action (Estatcamp 2011).

Como os atributos mensurados são quantitativos e qualitativos, foi construída uma matriz de similaridade de Gower através do software Past ver. 2.17b (Hammer et al. 2001). Em

seguida, fizemos uma Análise de Correspondência Canônica (CCA), método de ordenação que inclui possíveis fatores causais (Henderson and Seaby 2008). E para testarmos se os grupos formados na CCA apresentavam diferenças significativas fizemos o teste de Procedimento de Permutação de Resposta Múltipla (MRPP).

Para verificar quais subgrupos poderiam formar um único grupo (ver Henderson and Seaby 2008; Michener and Sokal 1957), os resultados da CCA são apresentados em forma de dendrograma de agrupamento pelo Método Não-Ponderado de Grupos aos Pares com Média Aritimética (UPGMA). Tanto o MRPP quanto a CCA e a análise de agrupamento foram realizados no software PC-Ord v. 6.

Resultados

Germinaram 1515 indivíduos, dos quais 680 são monocotilédones e 835 eucotilédones. O banco de diásporos foi representado por 24 espécies, com 16 gêneros pertencentes a oito famílias eudicotiledôneas e sete gêneros pertencentes a duas famílias monocotiledôneas (Tabela 1). Do número total de indivíduos germinados não foi possível identificar 143 (0,94%), pois morreram no estágio de plântula, antes que pudessem ser identificadas em morfoespécies. Entretanto, foram incluídos no somatório das densidades absoluta e relativas de cada espécie (Tabela 1). Somente 12 espécies foram incluídas na mensuração dos traços funcionais. Estas espécies pertencem a 12 gêneros e a sete famílias. Dos quais, três gêneros são monocotiledôneos e nove são eucotiledôneos. Exceto o gênero *Chamaecrista*, os demais gêneros presentes no banco de diásporos são monoespecíficos (Tabela 1).

A flora do banco de diásporos foi representada pelas seguintes síndromes de polinização: anemofilia (16.7%), esfingofilia (8.3%), melitofilia (58.3%) e psicofilia (16.7%). A única espécie esfingófila foi *Blainvillea rhomboidea*. Para as espécies *Panicum trichoides* e *Urochloa cf. fasciculata* não foi possível definir os vetores bióticos para realizar a polinização (Tabela 2). Verificamos que a maioria das espécies apresentou síndrome de dispersão autocórica (58.3%), seguida pela zoocoria (25%), sendo que 16.7% delas são epizoocóricas e apenas 8.3% endozoocóricas. A anemocoria foi registrada em 16.7% das espécies. A endozoocoria foi representada pelas espécies *Dicliptera ciliaris* (endozoocoria), *B. rhomboidea* e *Bidens bipinnata* (Tabela 2). Ambos os atributos funcionais vegetativos e reprodutivos

apresentaram variação funcional no nível interespecífico (Tabela 2). Os atributos funcionais no nível intraespecífico também foram apresentados (Tabela 3).

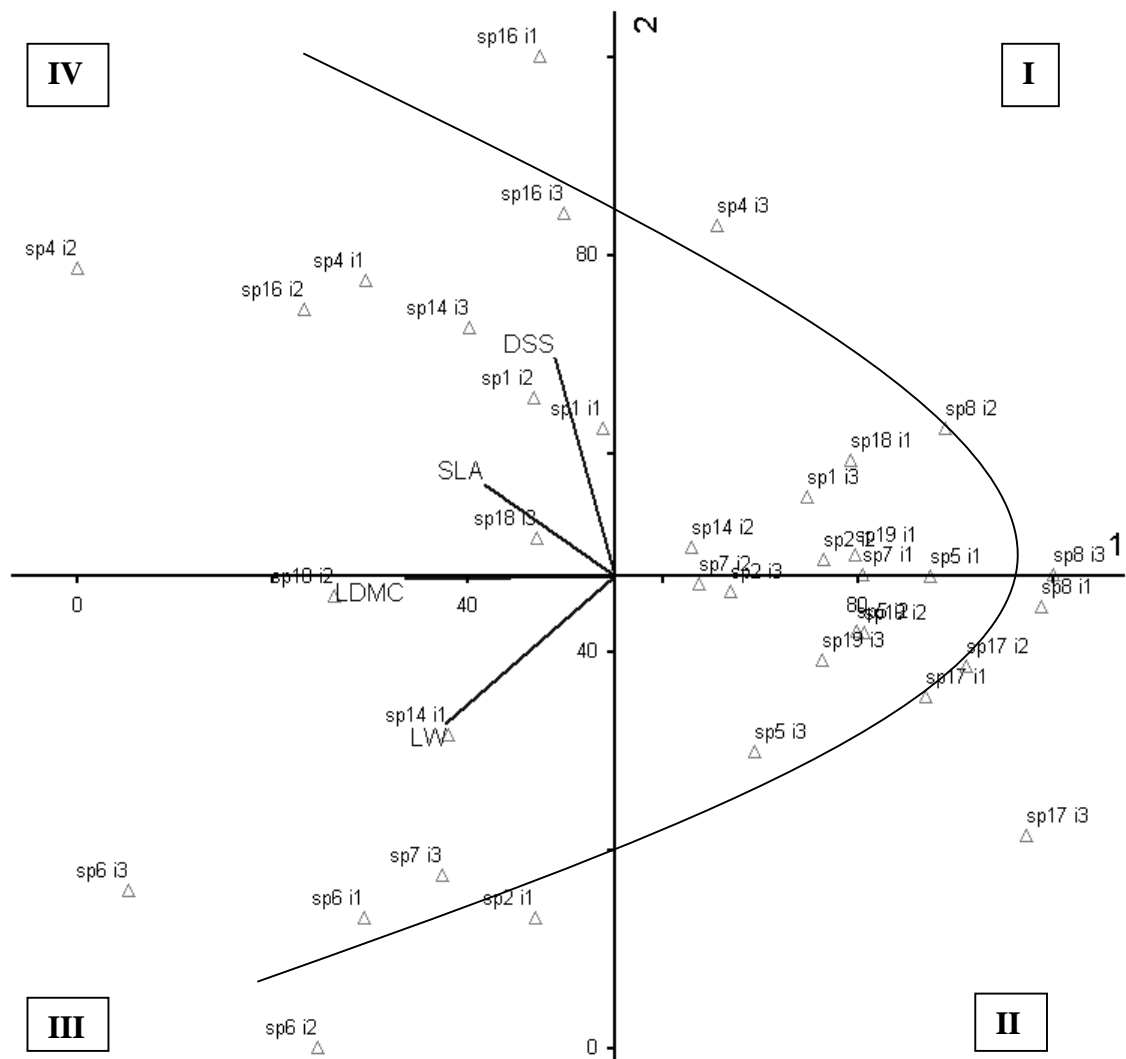
O conteúdo de matéria seca foliar (LDMC) variou de 309.54 a 81.51 mg/g (187.47 ± 71.04) nas espécies *Pseudoabutilon spicatum* (Malvaceae) e *Commelina obliqua* (Commelinaceae). A maior LDCM de *P. spicatum*, *Alternanthera brasiliana*, *B. rhomboidea*, *Ruellia paniculata* e *Sida jussicuana* foi influenciada pela maior largura foliar (112.54 mm, 62.86 mm, 40.08 mm, 42.07 mm, 41.19 mm, respectivamente). Na espécie *B. rhomboidea*, além da largura foliar (LW), a espessura foliar (LT) também influenciou na LDMC (0.21 mm). Enquanto que na espécie *B. bipinnata*, o que influenciou o LDMC alto (272.76 mg/g) não foi a LW (11.43 mm) nem a LT (0.06 mm), mas a área foliar específica (SLA) (116.31 mm²/mg). A SLA também influenciou o LDMC das espécies *P. spicatum* (113.63 mm²/mg) e *R. paniculata* (167.51 mm²/mg). A espécie *R. paniculata* teve a maior altura (H) (166.88 cm), que foi positivamente associada com a SLA (167.51 mm²/mg). Essa relação positiva também foi observada nas espécies *P. trichoides* (100.34 cm e 85.25 mm²/mg), *S. jussicuana* (78.79 cm e 79.75 mm²/mg), *B. bipinnata* (97.90 cm e 116.31 mm²/mg) e *C. obliqua* (88.33 cm e 92.46 mm²/mg). No entanto, a relação entre H e SLA foi negativa para as espécies *A. brasiliana* (100.52 cm e 62.67 mm²/mg), *B. rhomboidea* (102.68 cm e 35.54 mm²/mg), *Senna obtusifolia* (100.37 cm e 41.93 mm²/mg), *U. cf. fasciculata* (100.38 cm e 52.64 mm²/mg) e *D. ciliaris* (75.23 cm e 36.69 mm²/mg) (Tabela 2).

Para os atributos reprodutivos, a espécie que apresentou maior média do tamanho e forma da unidade de dispersão (DSS) foi a *B. bipinnata* (0.26 mm³), enquanto *P. spicatum* teve menor média, com 0.05 mm³ (0.14 ± 0.06). A espécie *S. jussicuana* apresentou maior média da razão massa da semente/massa do fruto (RSF), com 1.53 mm, e a *D. ciliaris* foi a que obteve menor média, 0.05 mm (0.43 ± 0.43). A RSF teve os valores mais altos quando a LT foi maior nas espécies *B. rhomboidea* (0.771 e 0.21 mm), *P. trichoides* (0.754 e 0.15 mm), *U. cf. fasciculata* (0.625 e 0.12 mm) e *S. jussicuana* (1.527 e 0.13 mm). Em relação às síndromes de polinização e dispersão, verificamos que as espécies que apresentaram como síndrome de polinização a melitofilia tiveram a autocoria como síndrome de dispersão (*B. rhomboidea*, *R. paniculata*, *P. spicatum*, *U. cf. fasciculata*, *B. bipinnata*, *C. obliqua* e *Centrosema plumieri*). E as espécies com síndrome de polinização anemofilia apresentaram a síndrome de dispersão anemocórica (*S. obtusifolia* e *D. ciliaris*) (Tabela 2).

Nas análises de variação intrapopulacional, para evitarmos efeitos colineares nos resultados, excluimos das análises os atributos: LMA e LA. A massa foliar por área (LMA) apresentou correlação com a espessura foliar (LT) (0.6423) e com a área foliar específica (SLA) (-0.6550). A área foliar (LA) apresentou correlação com a largura foliar (LW) (0.7571). No nível de espécie, os atributos apresentaram correlações diferentes do registrado no nível de indivíduo, mas os traços LMA e a LA também foram excluídos. O atributo SLA correlacionou-se com a LA (0.6772), altura (H) (0.5871) e LMA (-0.8020). A LMA também teve correlação com a LT (0.5911), enquanto H correlacionou-se com a LA (0.6886).

Após exclusão dos atributos que apresentaram colinearidades, verificamos que os dois primeiros eixos da CCA no nível intrapopulacional foram significativos ($p = 0.0010$) e explicaram 52,3% da variância total (Tabela 4). A Figura 1 demonstra a formação de quatro grupos distintos: grupo I - está positivamente associado com a SLA e DSS e negativamente associados com a LW e LDMC, foi representado por indivíduos das espécies *Alternanthera brasiliana*, *Blainvillea phomboidea*, *Ruellia paniculata*, *Urochloa cf. fasciculata*, *Sida jussicuana*, *Centrosema plumieri* e *Dicliptera ciliaries*; grupo II - agregou o maior número de indivíduos (36.1%), está associado positivamente com LDMC e LW e negativamente com SLA e DSS. Agregou indivíduos das espécies *Blainvillea phomboidea*, *Senna obtusifolia*, *Panicum trichoide*, *Urochloa cf. fasciculata*, *Commelina obliqua* e *Dicliptera ciliaries*. Todos os três indivíduos mensurados das espécies *S. obtusifolia* e *C. obliqua* permaneceram neste grupo, indicativo de variação intraespecífica menor nessas duas espécies, no entanto, pode ser devido ao baixo número de indivíduos. O Grupo III - associado positivamente com LDMC e LW e negativamente com a SLA e DSS, foi representado por indivíduos das espécies *Blainvillea phomboidea*, *Pseudoabutibon spicatum*, *Panicum trichoides*, *Sida jussicuana* e *Centrosema plumieri*, neste grupo, apenas a espécie *P. spicatum* teve os três indivíduos inclusos. O Grupo IV- teve associação positiva com a SLA e DSS e negativa com LDMC e LW, foi constituído por indivíduos das espécies *Alternanthera brasiliana*, *Ruellia paniculata*, *Sida jussicuana*, *Bidens bipinnata* e *Centrosema plumieri*. A espécie *B. bipinnata* apresentou os três indivíduos neste grupo (Figura 3).

Figura 3. Diagrama de ordenação dos indivíduos obtido através da análise de correspondência canônica. Legenda: nomes (primeiro o número da espécie, depois o número do indivíduo), setas (atributos funcionais): DSS = tamanho e forma da unidade de dispersão; SLA = área foliar específica; LDMC = conteúdo de matéria seca foliar; LW = largura foliar, 1 = eixo horizontal (36,6%) e 2 = eixo vertical (15,7%).

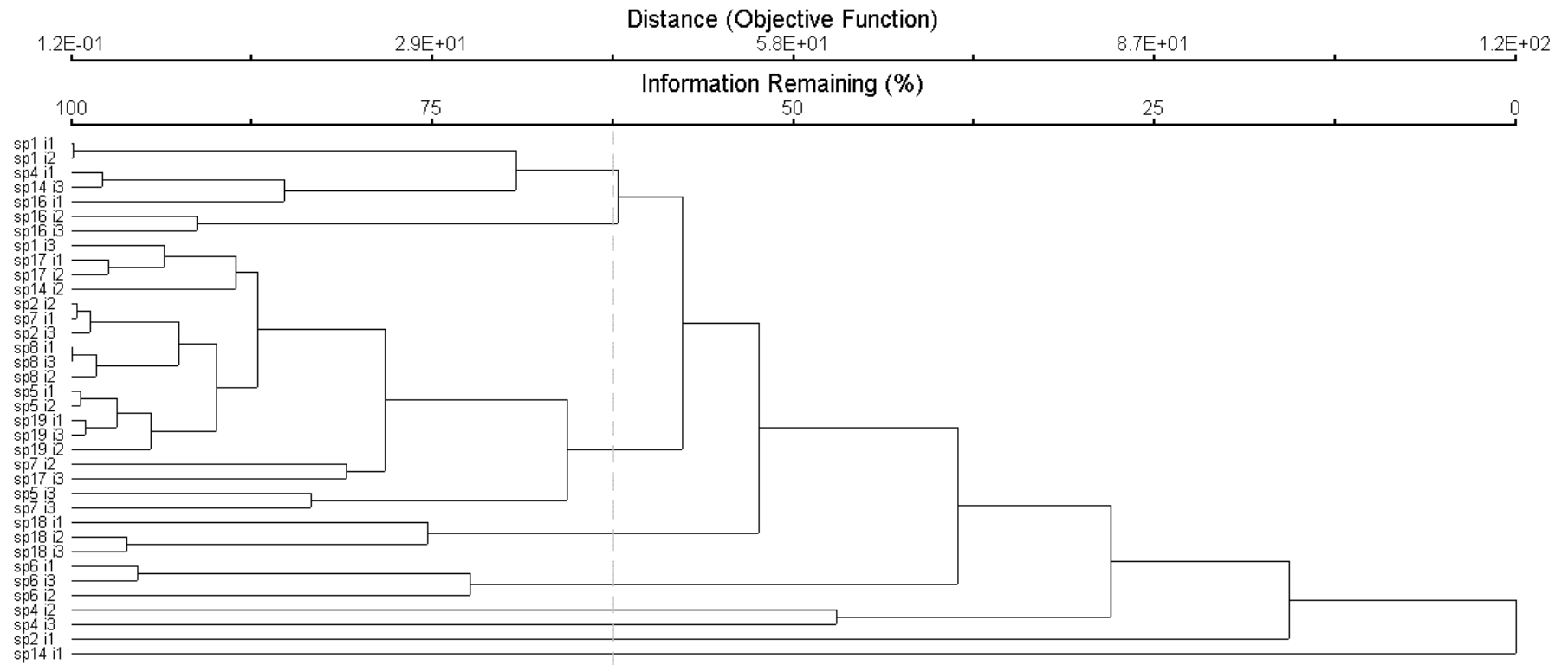


Embora haja tendência de agregação dos indivíduos em cada um dos quatro eixos da CCA, a distribuição em forma de arco apresentada na Figura 3 demonstra que os atributos funcionais mensurados não formam grupos consistentes, mas sim variação contínua. Os atributos funcionais mensurados nos indivíduos de cada espécie variam dentro e entre as

espécies. Os indivíduos localizados mais próximos da origem dos eixos (região central do arco) são os que apresentam maior similaridade funcional. Estão representados por indivíduos das espécies *S. obtusifolia* e *U. cf. fasciculata*. Os indivíduos diferem-se por síndromes de caracteres, as quais resultam da combinação de estados diferentes de caracteres, porém, apresentam valores parecidos. Esses estados de caracteres variam continuamente ao longo do gradiente e há grande sobreposição de valores do mesmo carácter, por isso ocorrem semelhanças funcionais entre os indivíduos de espécies diferentes, como pode ser observada na Figura 3, a aglomeração dos indivíduos correspondentes aos Grupos I e II.

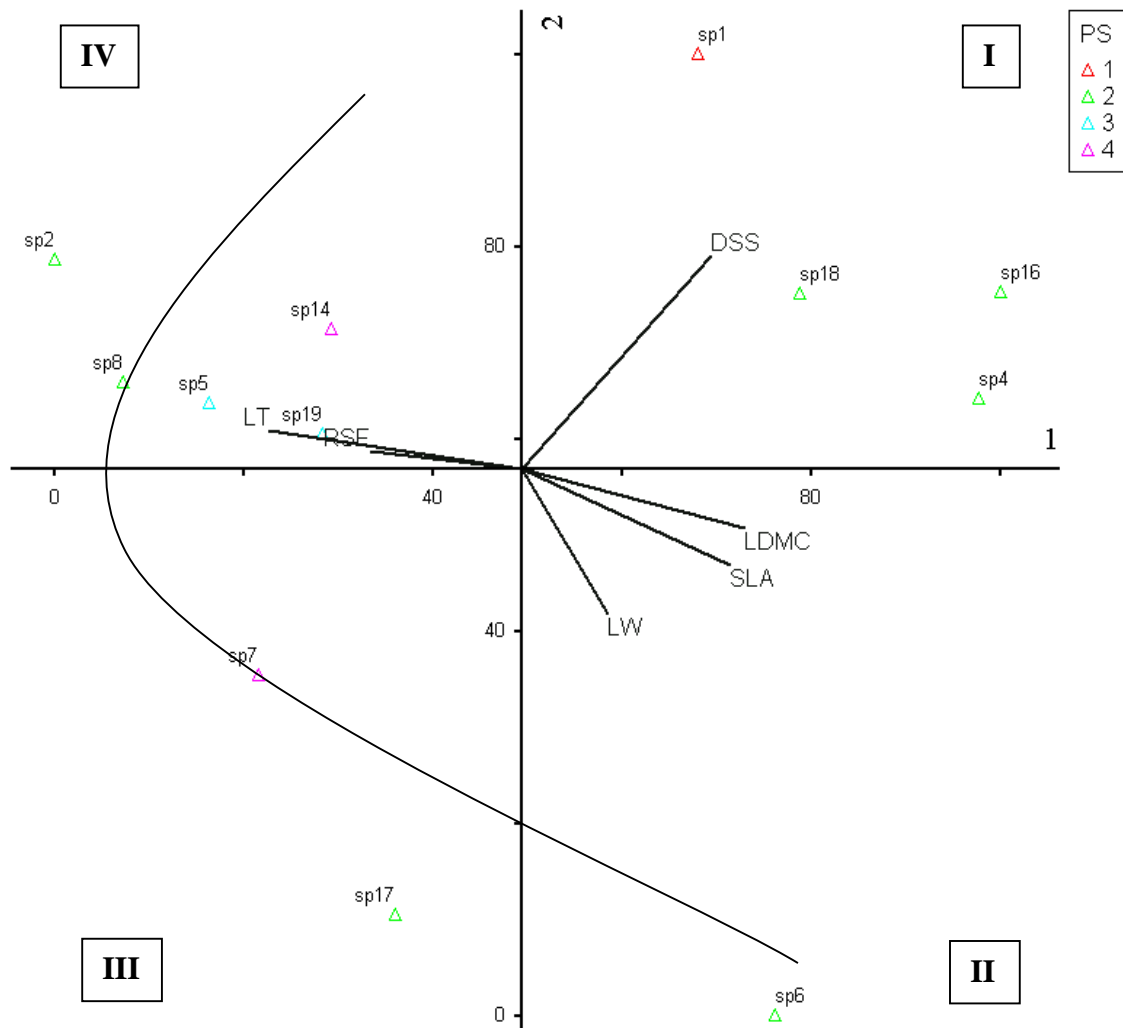
O MRPP mostrou que os indivíduos de cada grupo são funcionalmente semelhantes e que os indivíduos agregados em grupos distintos apresentam maior divergência funcional. Portanto, há maior heterogeneidade entre os grupos, mesmo que apresentem indivíduos de espécies presentes em outros grupos ($A = 0.166$, $p = 0.00000$). No dendrograma gerado foi possível observar a variação intraespecífica, pois os indivíduos de algumas espécies ficaram em grupos separados, como *S. jussicuana*, *B. rhomboidea* e *C. plumieri*. Para análise dos grupos, consideramos 62,5% das informações remanescentes, onde observamos a formação de oito grupos (Figura 4).

Figura 4. Dendrograma da análise de Cluster demonstrando a estrutura hierárquica das relações entre os indivíduos de diferentes espécies. A ramificação é o código para cada indivíduo de cada espécie.



No nível de espécie (Figura 5) os dois primeiros eixos foram significativos ($p = 0.0080$) e explicaram 59,1% da variância total (Tabela 5). No nível de espécies também observam-se quatro grupos. O Grupo I formado pelas espécies *A. brasiliana*, *R. paniculata*, *B. bipinnata* e *C. plumieri*, estão associadas positivamente com LW, LDMC, SLA e fortemente com DSS e negativamente com RSF e LT. O Grupo II constituído apenas pela espécie *P. spicatum*, que se correlacionou positivamente com DSS, LDMC, SLA e LW, e negativamente com RSF e LT. O Grupo III foi representado pelas espécies *P. trichoides* e *C. obliqua* relacionadas positivamente com LT e RSF e negativamente com DSS, LDMC, SLA e LW. O Grupo IV apresentou o maior número de espécies: *B. phomboidea*, *S. obtusifolia*, *U. cf. fasciculata*, *S. jussicuana* e *D. ciliares*, ambas correlacionadas positivamente com LT, RSF e DSS e negativamente com LDMC, SLA e LW (Figura 4).

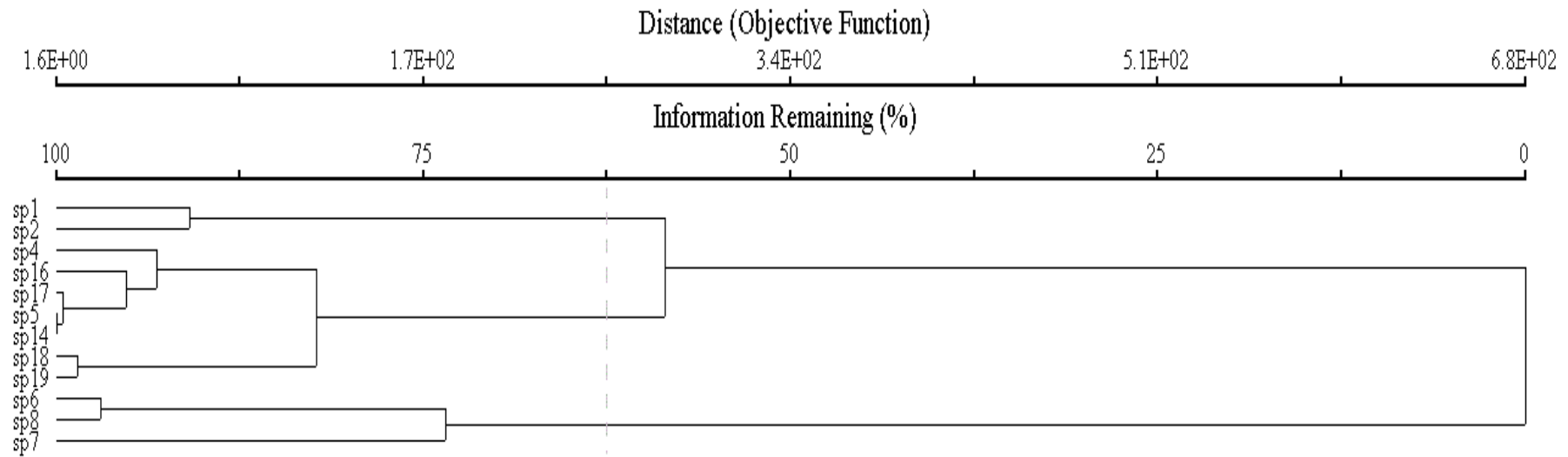
Figura 5. Diagrama de ordenação das espécies obtido através da análise de correspondência canônica. Legenda: os números dentro dos quadrados representam o grupo. PS = síndrome de polinização (1: esfingofilia, 2: melitofilia, 3: anemofilia, 4: psicofilia), setas (atributos funcionais): DSS = tamanho e forma da unidade de dispersão; SLA = área foliar específica; LDMC = conteúdo de matéria seca foliar; LT = espessura foliar; LW = largura foliar; RSF = razão massa da semente/massa do fruto, 1 = eixo horizontal e 2 = eixo vertical.



Tanto no nível populacional, quanto no nível interespecífico, a distribuição em forma de arco, observada nas Figuras 3 e 4, demonstra que há gradiente de variação contínua. Entretanto, na análise interespecífica é possível verificar que as espécies *A. brasiliiana*, *R. paniculata*, *B. bipinnata* e *Centrosema plumieri* são as mais distintas funcionalmente. Porém, como não houve aglomeração de espécies ao longo do gradiente, demonstra que as síndromes de caracteres das espécies não apresentam sobreposição de valores.

No nível de espécie, o MRPP apresentou $A = -0.107$ ($p = 0.863$), isso demonstra que os grupos não são consistentes, pois a heterogeneidade dentro é maior que o esperado ao acaso. No dendrograma foi possível verificar que algumas espécies tiveram maior proximidade funcional, como as espécies *S. jussicuana* e *S. obtusifolia*. No entanto, o dendrograma apresentou muitos clados, o que significa que as espécies são mais divergentes funcionalmente. Analisamos os grupos considerando 62,5% das informações remanescentes, onde apresentou a formação de seis grupos (Figura 6).

Figura 6. Dendrograma da análise de Cluster demonstrando a estrutura hierárquica das relações das diferentes espécies. A ramificação é o código para cada espécie.



Discussão

A área foliar específica (SLA) foi um atributo importante para determinar os grupos tanto na análise no nível de indivíduos quanto no de espécies. A importância desse atributo na diferenciação funcional, conforme Violle et al. (2009), é explicável porque envolve o controle de interceptação da luz solar e a capacidade de aquisição de carbono. Indivíduos com SLA maior captam maior quantidade de luz e, conseqüentemente, tem mais energia para desempenhar as funções fisiológicas. Enquanto que indivíduos com SLA menor captam menor quantidade de luz. Essa variação é importante, pois como não há apenas indivíduos com um mesmo valor do atributo, permite que alguns consigam explorar melhor esse recurso do que outros. Tal diferença na exploração do recurso é fundamental para a coexistência. A variação dentro da espécie ocorre de acordo com a disponibilidade de luz, segundo Valladares et al. (2000), a SLA aumenta com a diminuição da luz disponível no ambiente.

A variação do conteúdo de matéria seca foliar (LDMC) nos dois níveis de análises pode ser explicada com base em Cornelissen et al. (2003). Esses autores afirmam que a LDMC está relacionada com a densidade média dos tecidos foliares. Conseqüentemente, indivíduos que apresentam folhas com alto LDMC são relativamente mais resistentes a riscos físicos do que indivíduos com folhas com baixo LDMC. Conforme Cornelissen et al. (2003), indivíduos com baixo LDMC estão associados a ambientes produtivos e/ou perturbados. As espécies desse estudo apresentaram um valor de LDMC alto, portanto, possuem maior resistência a riscos causados pelo estresse hídrico, e estão inseridas em ambientes com baixa produtividade. Lavorel et al. (2007) destaca que esse traço pode diferenciar as espécies na capacidade de utilização de recursos limitantes, como aridez. Embora as populações do bando de diásporos apresentem valores altos de LDMC, há uma variação entre as espécies, ou seja, elas utilizam o recurso limitante de forma diferenciada, conseqüentemente, os requerimentos são diferentes e permitem que elas coexistam em ambiente com condições estressantes. Além disso, as espécies apresentarem um alto LDMC significa que esse traço ajuda na persistência dessas espécies nesse tipo de ambiente. Conforme Gross et al. (2007), esses dois traços (SLA e LDMC) refletem a demanda conflitante entre produção rápida de biomassa e conservação de nutrientes. Baseado

nos resultados conflitantes desses dois traços, Liancourt et al. (2009) explicaram que é possível inferir que tais traços influenciam na habilidade competitiva das espécies.

Os atributos funcionais reprodutivos analisados neste estudo também influenciaram na formação dos grupos nos dois níveis avaliados. Pérez-Camacho et al. (2012) demonstraram experimentalmente que o tamanho e forma da unidade de dispersão (DSS) está relacionado a capacidade de colonização e estabelecimento de plântulas. Além disso, a alocação de massa seca para a reprodução, conforme Coomes and Grubb (2003), pode variar dentro de grupos funcionais e entre as espécies. Isso demonstra que a heterogeneidade intrapopulacional e interespecífica, mensurada neste estudo, pode conferir às populações analisadas diferentes estratégias de estabelecimento e coexistência. Essa heterogeneidade é importante, pois de acordo com o investimento conferido às sementes, as populações estabelecem-se em períodos de tempo diferentes, o que é vantajoso em clima semiárido, que são regidos por pulsos de recursos. Portanto, quando o ambiente está no período de pulso, as populações apresentam tempo de germinação diferente, havendo espécies que germinam no início do pulso, espécies que germinam no meio do pulso, e as que germinam no final do pulso. E é essa heterogeneidade temporal que possibilita as espécies coexistirem nesse tipo de ambiente.

Os traços de sementes tem sido relacionados com a demanda conflitante entre competição e colonização e coexistência em comunidades vegetais por diversos autores (Tilman e Pacala 1993; Coomes e Grugg 2003). Esse investimento na reprodução interfere no sucesso reprodutivo da espécie, pois o tamanho da semente implica diretamente no tamanho das plântulas para o sucesso de recrutamento e, também, na habilidade competitiva (Liancourt et al. 2009). A maioria das espécies estudadas apresentaram sementes pequenas, as quais apresentam vantagem sobre as que possuem sementes maiores, pois as sementes pequenas tendem a ser dispersas mais longe da planta-mãe e terem a forma mais esférica (DSS baixo), o que permitem serem enterradas no solo e permanecer por mais tempo no banco de diásporos. Enquanto que as espécies com sementes maiores armazenam mais recursos e permite que sobrevivam mais sem aquisição de recursos do ambiente, e se estabeleçam em face de riscos ambientais, como a seca e a sombra.

O gradiente de variação contínua encontrado nas espécies estudadas pode ser explicado pela dispersão de risco, onde as populações distribuem a prole no ambiente heterogêneo. Esse resultado pode ser alcançado quando as populações atribuem a prole para fases do ciclo de vida, como ocorre com o bando de diásporos (Jansen and Yoshimura 1998). Isso é fundamental em

ambientes com sazonalidade na distribuição de recursos, pois como as plantas não podem prever a época favorável do ano seguinte, não é vantajoso a planta arriscar todas as sementes produzidas (prole) de um evento de germinação. Os indivíduos de uma população germinarem ao longo do pulso do recurso diminui a competição intraespecífica e interespecífica, pois a menor densidade de indivíduos de uma mesma espécie diminui o efeito competitivo sobre as outras espécies. Essa diminuição da competição entre espécies permite que os nichos sejam mais amplos e que possam ter parte dele ocupado por outras espécies, o que aumenta a diversidade de espécies nesses ambientes.

REFERÊNCIAS

- ARAÚJO, F. S.; COSTA, R. C.; LIMA, J. R.; VASCONCELOS, S. F.; GIRÃO, L. C.; SOBRINHO, M. S.; BRUNO, M. M. A.; SOUZA, S. S. G.; NUNES, E. P.; FIGUEIREDO, M. A.; LIMA-VERDE, L. W.; LOIOLA, M. I. B. Floristics and life-forms along a topographic gradient, central-western Ceará, Brazil. **Rodriguésia**, v. 62, p. 341-366, 2011.
- ANDRADE-LIMA, D. The caatinga dominium. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 4, p. 149-153, 1981.
- AYALA, F. J. Competition between Species: The diversity of environments in which most organisms live permits the coexistence of many species, even when they compete for the same resources. **American Scientist**, v. 60, p. 348-357, 1972.
- BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. **American Journal of Botany**, v. 75, p.286-192, 1998.
- BENGTSSON, J.; FAGERSTRÖM, T.; RYDIN, H. Competition and coexistence in plant communities. **Tree**, v. 9, p. 246-250, 1994.
- BOHANNAN, B. J. M.; KERR, B.; JESSUP, C. M.; HUGHES, J. B.; SANDVIK, G. Trade-offs and coexistence in microbial microcosms. **Antonie van Leeuwenhoek**, v. 81, p. 107-115, 2002.
- CHESSON, P. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, p. 343-366, 2000.
- COOMES, D. A.; GRUBB, P. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, p. 283-291, 2003.
- CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; TER STEEGE, H.; MORGAN, H. D.; HEIJDEN, M. G. E.; PAUSAS, J. G.; POORTER, H. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, p. 335-380, 2003.

DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, p. 646-655, 2001.

ESTATCAMP. **Consultoria Estatística em Qualidade**. São Carlos, SP. Disponível em: <<http://www.portalaction.com.br/>>. Acesso em: 20 janeiro. 2011.

FAEGRI, K.; PIJL, L. **The principles of pollination ecology**. Pergamon Press, Oxford, 1976.

FUNCEME. **Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos**. Disponível em: <<http://www.funceme.br>>. Acesso em: 09 fevereiro. 2013.

GRIME, J. P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, p. 255-260, 2006.

GROSS, N.; SUDING, K. N.; LAVOREL, S. Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. **Journal of Vegetation Science**, v. 18, p. 289-300, 2007a.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**, v. 4, p. 1-9, 2001.

HENDERSON, P. A.; SEABY, R. M. H. Canonical Correspondence Analysis (CCA). In: **A Practical Handbook for Multivariate Methods**. Pisces Conservation, Grã-Betanha, p. 113-142, 2008.

HÉRAULT, B. Reconciling niche and neutrality through the Emergent Group approach. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 9, p. 71-78, 2007.

HÉRAULT, B.; HONNAY, O. The relative importance of local, regional and historical factors determining the distribution of plants in fragmented riverine forests: an emergent group approach. **Journal of Biogeography**, v. 32, p. 2069-2081, 2005.

HODGSON, J. G.; WILSON, P. J.; HUNT, R.; GRIME, J. P.; THOMPSON, K. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. **Oikos**, v. 85, p. 282-294, 1999.

KRÖBER, W.; BÖHNKE, M.; WELK, E.; WIRTH, C.; BRUELHEIDE, H. Leaf Trait-Environment Relationships in a Subtropical Broadleaved Forest in South-East China. **Plos One**, v. 7, p. 1-11, 2012.

HUBBELL, S. P. Tree Dispersion, Abundance, and Diversity in a Tropical Dry Forest. **Science**, v. 203, p. 1299-1309, 1979.

HUTCHINSON, G. E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? **Am Nat**, v. 93, p. 145–159, 1959.

HUSTON, M. A general hypothesis of species diversity. **The American Naturalist**, v. 113, p. 81-101, 1979.

JANSEN, V. A. A.; YOSHIMURA. Populations can persist in an environment consisting of sink habitats only. **Proc. Natl. Acad. Sci.**, v. 95, p. 3696-3698, 1998.

KNEITEL, J. M.; CHASE, J. M. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. **Ecology Letters**, v. 7, p. 69-80, 2004.

LAVOREL, S.; DÍAZ, S.; CORNELISSEN, J. H. C.; GARNIER, E.; HARRISON, S. P.; MCINTYRE, S.; PAUSAS, J. G.; PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; ROUMET, C.; URCELAY, C. Plant functional types: Are we getting any closer to the Holy Grail? In: CANADELL, J. G.; PATAKI, D.; PITELKA, L. (eds) **Terrestrial ecosystems in a changing world**. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, p. 149-160, 2007.

LAVOREL, S.; MCINTYRE, S.; LANDSBERG, J.; FORBES, T. D. A. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. **Tree**, v. 12, p. 474-478, 1997.

LEVIN, S. A. Community Equilibria and Stability, and an Extension of the Competitive Exclusion Principle. **The American Naturalist**, v. 104, p. 413-423, 1970.

LEVINS, R. **Evolution in changing environments**. Princeton University Press, Princeton, 1968.

LEVINS, R. Coexistence in a Variable Environment. **The American Naturalist**, v. 114, p. 765-783, 1979.

LIANCOURT, P.; TIELBÖRGER, K.; BANGERTER, S.; PRASSE, R. Components of 'competitive ability' in the LHS model: Implication on coexistence for twelve co-occurring Mediterranean grasses. **Basic and Applied Ecology**, v. 10, p. 707-714, 2009.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography**. Landmarks, Princeton, 1967.

MAMEDE, M. A.; ARAÚJO, F. S. Effects of slash and burn practices on a soil seed bank of caatinga vegetation in Northeastern Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 72, p. 458-470, 2008.

MARKHAM, C. G. **Climatological aspects of drought in Northeastern Brazil**. PhD. Thesis, University of California, Berkeley, 1967.

MICHENER, C. D.; SOKAL, R. R. A quantitative approach to a problem of classification. **Evolution**, v. 11, p. 490-499, 1957.

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

PÉREZ-CAMACHO, L.; REBOLLO, S.; HERNÁNDEZ-SANTANA, V.; GARCÍA-SALGADO, G.; PAVÓN-GARCÍA, J.; GÓMEZ-SAL, A. Plant functional trait responses to interannual rainfall variability, summer drought and seasonal grazing in Mediterranean herbaceous communities. **Functional Ecology**, v. 26, p. 740-749, 2012.

PIJL, L. V. **Principles of dispersal in higher plants**. Springer-Verlag, Berlin, 1982.

REDDY, S. J. Climatic classification: The Semiarid Tropics and its environment-a review. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 18, p. 823-847, 1983.

TILMAN, D. Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. **Ecology**, v. 75, p. 2-16, 1994.

TILMAN, D. Cause, consequences and ethics of biodiversity. **Nature**, v. 405, p. 208-211, 2000.

TILMAN, D.; PACALA, S. The Maintenance of Species Richness in Plant Communities. In: RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. (eds) **Species Diversity in Ecological Communities**. University of Chicago, Chicago, pp 557-569, 1993.

VALLADARES, F.; WRIGHT, S. J.; LASSO, E.; KITAJIMA, K.; PEARCY, W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. **Ecology**, v. 81, p. 1925-1936, 2000.

VIOLLE, C.; GARNIER, E.; LECOEUR, J.; ROUMET, C.; PODEUR, C.; BLANCHARD, A.; NAVAS, M.-L. Competition, traits and resource depletion in plant communities. **Oecologia**, v. 160, p. 747-755, 2009.

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

WALKER, I. Compartmentalization and niche differentiation: causal patterns of competition and coexistence. **Acta Biotheoretica**, v. 36, p. 215-239, 1987.

ZOBEL, M. Plant Species Coexistence: The Role of Historical, Evolutionary and Ecological Factors. **Oikos**, v. 65, p. 314-320, 1992.

TABELAS

Tabela 1 - Espécies presentes no banco de diásporos do solo e mensurados os atributos funcionais vegetativos e reprodutivos.

Família	Espécie		DA	DR
Acanthaceae	<i>Ruellia paniculata</i> L. (sp4)	X	31.7	2.1
Acanthaceae	<i>Dicliptera ciliaris</i> Juss. (sp19)	X	33.6	2.2
Amaranthaceae	<i>Alternanthera brasiliiana</i> (L.) Kuntze (sp1)	X	22.9	1.5
Asteraceae	<i>Delilia biflora</i> (L.) Kuntze		2.7	0.2
Asteraceae	<i>Blainvillea rhomboidea</i> Cass. (sp2)	X	4.8	0.3
Asteraceae	<i>Bidens bipinnata</i> L. (sp16)	X	2.1	0.1
Commelinaceae	<i>Commelina obliqua</i> Vahl (sp17)	X	19.5	1.3
Commelinaceae	<i>Tradescantia</i> sp.		1.3	0.1
Commelinaceae	<i>Aneilema brasiliense</i> C. B. Clarke		2.1	0.1
Commelinaceae	<i>Titania</i> cf. <i>sprucei</i> C. B. Clarke		15.7	1.0
Convolvulaceae	<i>Merremia aegyptia</i> (L.) Urb.		12.5	0.8
Convolvulaceae	<i>Jacquemontia</i> sp.		1.3	0.1
Convolvulaceae	<i>Ipomoea nil</i> (L.) Roth		1.6	0.1
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia heterophylla</i> L.		0.5	0.03
Fabaceae	<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench		1.9	0.1
Fabaceae	<i>Senna obtusifolia</i> (L.) H. S. Irwin & Bareby (sp5)	X	36.5	2.4
Fabaceae	<i>Centrosema plumieri</i> (sp18)	X	9.9	0.6
Fabaceae	<i>Chamaecrista calycioides</i> (Collad.) Greene		1.3	0.1
Lamiaceae	<i>Hyptis suaveolens</i> Poit		1.1	0.1
Malvaceae	<i>Sida jussicuana</i> DC. (sp14)	X	6.1	0.4
Malvaceae	<i>Pseudoabutibon spicatum</i> (H. B. & K.) R. E. Fries (sp6)	X	14.4	0.9
Poaceae	<i>Panicum trichoides</i> Sw. (sp7)	X	87.7	5.8
Poaceae	<i>Urochloa</i> cf. <i>fasciculata</i> (Sw.) R. D. Webster (sp8)	X	43.5	2.9
Poaceae	<i>Chloris dandyana</i> C. D. Adms		11.5	0.8

DA= Densidade absoluta, DR= Densidade relativa, () código de identificação das espécies, X=espécies utilizadas na mensuração dos atributos.

Tabela 2 - Dados dos atributos funcionais vegetativos e reprodutivos das 12 espécies analisadas com suas respectivas unidades. LDMC = conteúdo de matéria seca foliar; LW = largura foliar; LT = espessura foliar; H = altura da planta; DSS = tamanho e forma da unidade de dispersão; RSF = razão massa da semente/massa do fruto; PS = síndromes de polinização (1: esfingofilia, 2: melitofilia, 3: anemofilia, 4: psicofilia); DS = síndromes de dispersão (5: epizoocoria, 6: autocoria, 7: anemocoria, 8: endozoocoria).

	LDMC	LW	LT	SLA	H	DSS	RSF	PS	DS
	(mg/g)	(mm)	(mm)	(mm ² /mg)	(cm)	(mm ³)			
<i>A. brasiliiana</i>	144.81	62.86	0.12	62.67	100.52	0.21	0.109	1	5
<i>B. rhomboidea</i>	164.85	40.08	0.21	35.54	102.68	0.12	0.771	2	6
<i>R. paniculata</i>	227.77	42.07	0.11	167.51	166.88	0.24	0.279	2	6
<i>S. obtusifolia</i>	159.70	37.12	0.15	41.93	100.37	0.11	0.157	3	7
<i>P. spicatum</i>	309.54	112.54	0.09	113.63	66.50	0.05	0.286	2	6
<i>P. trichoides</i>	199.60	31.87	0.15	85.25	100.34	0.09	0.754	4	8
<i>U. cf. fasciculata</i>	83.92	13.02	0.12	52.64	100.38	0.12	0.625	2	6
<i>S. jussicuana</i>	152.10	41.19	0.13	79.75	78.79	0.15	1.527	4	5
<i>B. bipinnata</i>	272.76	11.43	0.06	116.31	97.90	0.26	0.224	2	6
<i>C. obliqua</i>	81.51	36.16	0.13	92.46	88.33	0.06	0.273	2	6
<i>C. plumieri</i>	259.81	37.22	0.10	30.89	17.63	0.19	0.057	2	6
<i>D. ciliaris</i>	193.25	27.31	0.11	36.69	75.23	0.12	0.053	3	7
média	187.47	41.07	0.12	76.27	91.30	0.14	0.426		
dp*	71.04	26.25	0.04	41.44	33.95	0.07	0.429		

* desvio padrão

Tabela 3 - Dados dos atributos funcionais vegetativos e reprodutivos dos indivíduos das 12 espécies analisadas. Ind = Indivíduo; LDMC = conteúdo de matéria seca foliar; LW = largura foliar; LT = espessura foliar; H = altura da planta; DSS = tamanho e forma da unidade de dispersão; RSF = razão massa da semente/massa do fruto.

	Ind	LDMC (mg/g)	LW (mm)	LT (mm)	SLA (mm ² /mg)	H (cm)	DSS (mm ³)	RSF
<i>Alternanthera</i>	1	164.09	66.62	0.11	52.68	100.41	0.2183	0.1106
<i>brasiliiana</i>	2	156.30	74.90	0.13	51.33	100.37	0.2416	0.1559
	3	114.05	47.06	0.10	83.99	100.78	0.1630	0.0600
<i>Blainvillea</i>	1	109.67	69.94	0.46	10.50	100.55	0.1194	0.6303
<i>rhomboidea</i>	2	167.90	24.46	0.07	47.84	93	0.1171	0.9231
	3	216.98	25.83	0.11	48.27	114.5	0.1182	0.7588
<i>Ruellia paniculata</i>	1	196.54	40.19	0.12	147.09	100.41	0.2492	0.6333
	2	321.67	61.91	0.09	248.09	200.1	0.2396	0.0630
	3	165.10	24.12	0.12	107.34	200.13	0.2367	0.1418
<i>Senna obtusifolia</i>	1	146.34	26.61	0.10	51.53	100.51	0.1201	0.1563
	2	181.18	27.40	0.14	31.35	100.4	0.1168	0.2367
	3	151.59	57.36	0.21	42.91	100.21	0.1067	0.0773
<i>Pseudoabutibon</i>	1	275.56	103.95	0.09	124.35	68	0.0486	0.1309
<i>spicatum</i>	2	342.41	121.13	0.09	31.15	60	0.0272	0.4391
	3	310.64	112.54	0.09	185.39	71.5	0.0608	0.2892
<i>Pseudoabutibon</i>	1	183.82	17.34	0.08	50.67	100.52	0.1100	0.6172
<i>spicatum</i>	2	214.23	17.75	0.04	141.49	100.1	0.0851	0.7742
	3	200.74	60.51	0.32	63.59	100.4	0.0888	0.8706
<i>Urochloa cf.</i>	1	83.67	12.89	0.12	52.13	100.16	0.0918	0.7391
<i>fasciculata</i>	2	84.19	13.16	0.12	53.22	100.58	0.1664	0.6481
	3	83.89	13.02	0.12	52.58	100.4	0.1061	0.4872
<i>Sida jussicuana</i>	1	190.10	45.96	0.09	39.17	82	0.0574	3.3493
	2	130.81	34.62	0.16	68.52	54	0.1616	0.6286
	3	135.39	43.00	0.16	131.56	100.38	0.2409	0.6036
<i>Bidens bipinnata</i>	1	175.06	3.18	0.05	169.80	100.1	0.2928	0.2936
	2	365.16	19.68	0.06	121.52	95.7	0.2316	0.1830
	3	278.07	11.43	0.06	57.62	97.9	0.2622	0.1957

Tabela 3 - Dados dos atributos funcionais vegetativos e reprodutivos dos indivíduos das 12 espécies analisadas. Ind = Indivíduo; LDMC = conteúdo de matéria seca foliar; LW = largura foliar; LT = espessura foliar; H = altura da planta; DSS = tamanho e forma da unidade de dispersão; RSF = razão massa da semente/massa do fruto.

<i>Commelina</i>	1	75.90	38.75	0.16	89.75	76	0.0907	0.1122
<i>obliqua</i>	2	79.29	36.92	0.12	69.68	97	0.0867	0.4512
	3	89.33	32.82	0.11	117.95	92	0.0069	0.2545
<i>Centrosema</i>	1	139.34	13.74	0.11	38.46	18.5	0.1868	0.0854
<i>plumieri</i>	2	358.60	60.71	0.08	26.02	17.2	0.1834	0.0148
	3	281.49	37.22	0.10	28.18	17.2	0.1851	0.0695
	1	159.76	26.61	0.11	42.22	60.2	0.1467	0.0532
<i>Dicliptera ciliaris</i>	2	241.23	19.75	0.07	39.44	92.5	0.0982	0.0522
	3	178.75	35.57	0.15	28.41	73	0.1224	0.0527
média		187.47	41.07	0.12	76.27	91.297	0.1440	0.4262
dp*		82.75	28.61	0.08	52.93	36.588	0.0726	0.5735

* desvio padrão

Tabela 4 - Resumo da CCA nos indivíduos e atributos funcionais das 12 espécies analisadas.

	Eixo 1	Eixo 2
Autovalor	0.029	0.012
Variância explicada (%)	36.6	15.7
Correlação de Pearson entre espécies e atributos (P-valor) ^a	0.93 (0.001)	0.97 (0.001)
Coefficientes canônicos		
Conteúdo de matéria seca foliar (LDMC)	-0.583	-0.097
Largura foliar (LW)	-0.419	-0.227
Espessura foliar (LT)	-0.272	-0.264
Área foliar específica (SLA)	-0.372	0.075
Altura (H)	0.125	0.113
Tamanho e forma da unidade de dispersão (DSS)	-0.392	0.757
Razão massa da semente/massa do fruto (RSF)	-0.354	0.041
Correlação "Intraset"		
Conteúdo de matéria seca foliar (LDMC)	-0.781	-0.010
Largura foliar (LW)	-0.632	-0.617
Espessura foliar (LT)	0.011	-0.399
Área foliar específica (SLA)	-0.487	0.382
Altura (H)	-0.091	-0.405
Tamanho e forma da unidade de dispersão (DSS)	-0.220	0.910
Razão massa da semente/massa do fruto (RSF)	-0.076	-0.213

^a Determinado pelo teste de Monte Carlo (998 permutações).

Tabela 5 - Resumo da CCA nas espécies e atributos funcionais das espécies analisadas.

	Eixo 1	Eixo 2
Autovalor	0.049	0.029
Variância explicada (%)	37.00	22.1
Correlação de Pearson entre espécies e atributos (P-valor) ^a	0.97 (0.048)	0.98 (0.048)
Coefficientes canônicos		
Conteúdo de matéria seca foliar (LDMC)	-0.006	-0.052
Largura foliar (LW)	0.221	0.223
Espessura foliar (LT)	0.021	-0.070
Área foliar específica (SLA)	0.744	-0.894
Altura (H)	-0.513	0.400
Tamanho e forma da unidade de dispersão (DSS)	0.610	0.971
Razão massa da semente/massa do fruto (RSF)	-0.329	0.203
Correlação “Intraset”		
Conteúdo de matéria seca foliar (LDMC)	0.689	-0.209
Largura foliar (LW)	0.267	-0.515
Espessura foliar (LT)	-0.788	0.134
Área foliar específica (SLA)	0.645	-0.344
Altura (H)	0.061	0.148
Tamanho e forma da unidade de dispersão (DSS)	0.586	0.757
Razão massa da semente/massa do fruto (RSF)	-0.472	0.062

^a Determinado pelo teste de Monte Carlo (998 permutações).

3. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As espécies de plantas anuais não formaram Grupos Emergentes, embora algumas espécies tenham sido funcionalmente similares, essa similaridade não as diferenciou das demais espécies a ponto de formar um grupo. A hipótese de Grupos Emergentes não foi verificada na taxocenose de plantas anuais estudada. Porém, acreditamos que estudos futuros nessa linha devem ser realizados considerando um número de indivíduos maior para poder considerar a variação intrapopulacional. Verificamos que, embora exista uma variação interespecífica, há similaridade entre alguns traços funcionais, mesmo em espécies que não pertencem a mesma família botânica.

REFERÊNCIAS

- ARAÚJO, F. S.; COSTA, R. C.; LIMA, J. R.; VASCONCELOS, S. F.; GIRÃO, L. C.; SOBRINHO, M. S.; BRUNO, M. M. A.; SOUZA, S. S. G.; NUNES, E. P.; FIGUEIREDO, M. A.; LIMA-VERDE, L. W.; LOIOLA, M. I. B. Floristics and life-forms along a topographic gradient, central-western Ceará, Brazil. **Rodriguésia**, v. 62, p. 341-366, 2011.
- ANDRADE-LIMA, D. The caatinga dominium. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 4, p. 149-153, 1981.
- AYALA, F. J. Competition between Species: The diversity of environments in which most organisms live permits the coexistence of many species, even when they compete for the same resources. **American Scientist**, v. 60, p. 348-357, 1972.
- BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. **American Journal of Botany**, v. 75, p.286-192, 1998.
- BENGTSSON, J.; FAGERSTRÖM, T.; RYDIN, H. Competition and coexistence in plant communities. **Tree**, v. 9, p. 246-250, 1994.
- BOHANNAN, B. J. M.; KERR, B.; JESSUP, C. M.; HUGHES, J. B.; SANDVIK, G. Trade-offs and coexistence in microbial microcosms. **Antonie van Leeuwenhoek**, v. 81, p. 107-115, 2002.
- CHESSON, P. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, p. 343-366, 2000.
- COOMES, D. A.; GRUBB, P. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, p. 283-291, 2003.
- CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; TER STEEGE, H.; MORGAN, H. D.; HEIJDEN, M. G. E.; PAUSAS, J. G.; POORTER, H. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, p. 335-380, 2003.

DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, p. 646-655, 2001.

ESTATCAMP. **Consultoria Estatística em Qualidade**. São Carlos, SP. Disponível em: <<http://www.portaaction.com.br/>>. Acesso em: 20 janeiro. 2011.

FAEGRI, K.; PIJL, L. **The principles of pollination ecology**. Pergamon Press, Oxford, 1976.

FUNCEME. **Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos**. Disponível em: <<http://www.funceme.br>>. Acesso em: 09 fevereiro. 2013.

GRIME, J. P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, p. 255-260, 2006.

GROSS, N.; SUDING, K. N.; LAVOREL, S. Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. **Journal of Vegetation Science**, v. 18, p. 289-300, 2007a.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**, v. 4, p. 1-9, 2001.

HENDERSON, P. A.; SEABY, R. M. H. Canonical Correspondence Analysis (CCA). In: **A Practical Handbook for Multivariate Methods**. Pisces Conservation, Grã-Betanha, p. 113-142, 2008.

HÉRAULT, B. Reconciling niche and neutrality through the Emergent Group approach. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 9, p. 71-78, 2007.

HÉRAULT, B.; HONNAY, O. The relative importance of local, regional and historical factors determining the distribution of plants in fragmented riverine forests: an emergent group approach. **Journal of Biogeography**, v. 32, p. 2069-2081, 2005.

HÉRAULT, B.; HONNAY, O.; THOEN, D. Evaluation of the ecological restoration potential of plant communities in Norway spruce plantations using a life-trait based approach. **Journal of Applied Ecology**, v. 42, p. 536-545, 2005.

HODGSON, J. G.; WILSON, P. J.; HUNT, R.; GRIME, J. P.; THOMPSON, K. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. **Oikos**, v. 85, p. 282-294, 1999.

HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton: Princeton University Press and copyrighted. p. 448, 2001.

HUBBELL, S. P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. **Functional Ecology**, v. 19, p. 166-172, 2005.

KRÖBER, W.; BÖHNKE, M.; WELK, E.; WIRTH, C.; BRUELHEIDE, H. Leaf Trait-Environment Relationships in a Subtropical Broadleaved Forest in South-East China. **Plos One**, v. 7, p. 1-11, 2012.

HUBBELL, S. P. Tree Dispersion, Abundance, and Diversity in a Tropical Dry Forest. **Science**, v. 203, p. 1299-1309, 1979.

HUTCHINSON, G. E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? **Am Nat**, v. 93, p. 145–159, 1959.

HUSTON, M. A general hypothesis of species diversity. **The American Naturalist**, v. 113, p. 81-101, 1979.

JANSEN, V. A. A.; YOSHIMURA. Populations can persist in an environment consisting of sink habitats only. **Proc. Natl. Acad. Sci.**, v. 95, p. 3696-3698, 1998.

KNEITEL, J. M.; CHASE, J. M. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. **Ecology Letters**, v. 7, p. 69-80, 2004.

LAVOREL, S.; DÍAZ, S.; CORNELISSEN, J. H. C.; GARNIER, E.; HARRISON, S. P.; MCINTYRE, S.; PAUSAS, J. G.; PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; ROUMET, C.; URCELAY, C. Plant functional types: Are we getting any closer to the Holy Grail? In: CANADELL, J. G.; PATAKI, D.; PITELKA, L. (eds) **Terrestrial ecosystems in a changing world**. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, p. 149-160, 2007.

LAVOREL, S.; MCINTYRE, S.; LANDSBERG, J.; FORBES, T. D. A. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. **Tree**, v. 12, p. 474-478, 1997.

LEVIN, S. A. Community Equilibria and Stability, and an Extension of the Competitive Exclusion Principle. **The American Naturalist**, v. 104, p. 413-423, 1970.

LEVINS, R. **Evolution in changing environments**. Princeton University Press, Princeton, 1968.

LEVINS, R. Coexistence in a Variable Environment. **The American Naturalist**, v. 114, p. 765-783, 1979.

LIANCOURT, P.; TIELBÖRGER, K.; BANGERTER, S.; PRASSE, R. Components of 'competitive ability' in the LHS model: Implication on coexistence for twelve co-occurring Mediterranean grasses. **Basic and Applied Ecology**, v. 10, p. 707-714, 2009.

LOREAU, M. Does functional redundancy exist? **Oikos**, v. 104, p. 606-611, 2004.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography**. Landmarks, Princeton, 1967.

MAMEDE, M. A.; ARAÚJO, F. S. Effects of slash and burn practices on a soil seed bank of caatinga vegetation in Northeastern Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 72, p. 458-470, 2008.

MARKHAM, C. G. **Climatological aspects of drought in Northeastern Brazil**. PhD. Thesis, University of California, Berkeley, 1967.

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

MICHENER, C. D.; SOKAL, R. R. A quantitative approach to a problem of classification. **Evolution**, v. 11, p. 490-499, 1957.

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

PÉREZ-CAMACHO, L.; REBOLLO, S.; HERNÁNDEZ-SANTANA, V.; GARCÍA-SALGADO, G.; PAVÓN-GARCÍA, J.; GÓMEZ-SAL, A. Plant functional trait responses to interannual rainfall variability, summer drought and seasonal grazing in Mediterranean herbaceous communities. **Functional Ecology**, v. 26, p. 740-749, 2012.

PIJL, L. V. **Principles of dispersal in higher plants**. Springer-Verlag, Berlin, 1982.

REDDY, S. J. Climatic classification: The Semiarid Tropics and its environment-a review. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 18, p. 823-847, 1983.

TILMAN, D. Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. **Ecology**, v. 75, p. 2-16, 1994.

TILMAN, D. Cause, consequences and ethics of biodiversity. **Nature**, v. 405, p. 208-211, 2000.

TILMAN, D.; PACALA, S. The Maintenance of Species Richness in Plant Communities. In: RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. (eds) **Species Diversity in Ecological Communities**. University of Chicago, Chicago, pp 557-569, 1993.

VALLADARES, F.; WRIGHT, S. J.; LASSO, E.; KITAJIMA, K.; PEARCY, W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. **Ecology**, v. 81, p. 1925-1936, 2000.

VIOLLE, C.; GARNIER, E.; LECOEUR, J.; ROUMET, C.; PODEUR, C.; BLANCHARD, A.; NAVAS, M.-L. Competition, traits and resource depletion in plant communities. **Oecologia**, v. 160, p. 747-755, 2009.

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

WALKER, I. Compartmentalization and niche differentiation: causal patterns of competition and coexistence. **Acta Biotheoretica**, v. 36, p. 215-239, 1987.

WEIHER, E.; WERF, A.; THOMPSON, K.; RODERICK, M.; GARNIER, E.; ERIKSSON, O. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 10, p. 609-620, 1999.

WRIGHT, J. P.; NAEEM, S.; HECTOR, A.; LEHMAN, C.; REICH, P. B.; SCHMID, B.; TILMAN, D. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. **Ecology Letters**, v. 9, p. 111-120, 2006.

ZOBEL, M. Plant Species Coexistence: The Role of Historical, Evolutionary and Ecological Factors. **Oikos**, v. 65, p. 314-320, 1992.