



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA
CAMPUS CAMPINA GRANDE
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
CURSO DE LICENCIATURA EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

RUBENICE DA COSTA CORREIA

**VARIAÇÃO DE TRAÇOS FUNCIONAIS EM *Maytenus rigida* MART.
(CELASTRACEAE) SOB DISTINTAS CONDIÇÕES AMBIENTAIS NO SEMIÁRIDO
DO BRASIL**

**CAMPINA GRANDE-PB
2018**

RUBENICE DA COSTA CORREIA

**VARIAÇÃO DE TRAÇOS FUNCIONAIS EM *Maytenus rigida* MART.
(CELASTRACEAE) SOB DISTINTAS CONDIÇÕES AMBIENTAIS NO SEMIÁRIDO
DO BRASIL**

Trabalho de Conclusão de Curso em Ciências Biológicas da Universidade Estadual da Paraíba, como requisito parcial à obtenção do título de Licenciada em Ciências Biológicas.
Área de concentração: Ecologia Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes.

**CAMPINA GRANDE-PB
2018**

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

C824v Correia, Rubenice da Costa.
Variação de traços funcionais em *Maytenus rigida* MART.
(Celastraceae) sob distintas condições ambientais no
seminário do Brasil [manuscrito] / Rubenice da Costa
Correia. - 2018.
34 p. : il. colorido.
Digitado.
Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências
Biológicas) - Universidade Estadual da Paraíba, Centro de
Ciências Biológicas e da Saúde , 2018.
"Orientação : Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes ,
Coordenação do Curso de Ciências Biológicas - CCBSA."
1. Ecologia vegetal . 2. Caatinga . 3. Etnoecologia . 4.
Conservação ambiental . I. Título
21. ed. CDD 571.2

RUBENICE DA COSTA CORREIA

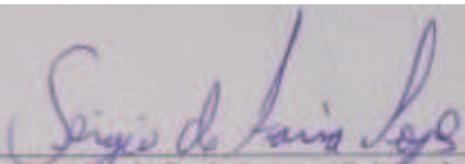
VARIAÇÃO DE TRAÇOS FUNCIONAIS EM *Maytenus rigida* MART.
(CELASTRACEAE) SOB DISTINTAS CONDIÇÕES AMBIENTAIS NO SEMIÁRIDO DO
BRASIL

Trabalho de Conclusão de Curso em Ciências
Biológicas da Universidade Estadual da
Paraíba, como requisito parcial à obtenção do
título de Licenciada em Ciências Biológicas.

Área de concentração: Ecologia Vegetal.

Aprovada em: 19/11/2018

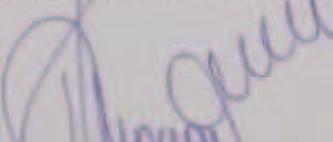
BANCA EXAMINADORA


Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes (Orientador)

Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)


Prof. M.º Fabricio Correia Diniz

Universidade Estadual da Paraíba (SEE-PB)


Prof. Dr.ª Dilma Maria de Melo Brito Trovão

Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)

À toda minha família, em especial aos meus pais,
Ervonilda e José Rinaldo, que me inspiraram e
me incentivaram nessa conquista, DEDICO.

AGRADECIMENTOS

Nesse intervalo de quatro anos de graduação, os anseios, os medos, as incertezas, os sonhos foram surgindo gradativamente. Durante todo esse processo, a presença de Deus foi imprescindível!

Então, primeiramente sou inteiramente grata ao meu Deus pela possibilidade de viver cada momento, por superar cada dificuldade com perseverança e por sempre está ao meu lado nos momentos de medo, incertezas e de solidão. Essa talvez tenha sido o empecilho mais difícil de superar, a distância de meus pais, irmãs e esposo.

Aos meus pais, Erivonilda e José Rinaldo, que educaram a mim e minhas irmãs com maestria, mesmo com todas as dificuldades. Obrigada por transmitir a humildade, honestidade, respeito as diferenças do outro e tantas outras coisas que me fazem ser o que sou hoje. Muito obrigada! A vocês todo meu respeito, amor e admiração!

À toda família, em especial a minha Vó Marly, minha Tia Eri, meu Tio Pedrinho, minhas irmãs Raiany e Raíssa, meu primo/irmão Emanuel (Zé) e meus cunhados Lucas Coutinho e Lucas Batista.

Ao meu marido, Gelvano Araújo, por todo o companheirismo, confiança, pela compreensão nos momentos de minha ausência. Todo o meu amor e gratidão.

Aos meus primos (as) e amigos (as): Neta, Magna, Conceição, Roseane, Paloma, Diogo, Vinícius, Marcinha e Didi, com quem convivi por anos, vários momentos incríveis.

Grata ao meu primo e eterno professor inspirador Fabrício Correia, que desde o Ensino Médio me fez amar a Biologia.

Aos meus companheiros diários de sala, com quais compartilhei momentos de muitas risadas desespero, com tantas coisas para fazer das disciplinas rsrsrs. Em especial, a Marconeide, Manu, Danilo, Elisandra, Sara, Erlâiny, Janailma, Brenna, Caio, Aléxia, Daiana, Dona Marta, Daísa, Camilinha, Wanderleya. Incrível ter conhecido e vivenciado tantas coisas com vocês.

A todos os professores presentes nessa jornada, em especial ao meu Prof. Orientador Sérgio de Faria Lopes, exemplo e espelho a ser seguido, como pessoa e profissional.

A toda equipe do Laboratório Ecotropics: Fabrício, Humberto, Maiara, D'ávila, Anderson, Gilbevan, Fernanda, Evellyn, Brenna, Sonally. Nada teria sido possível nesse trabalho sem ajuda de vocês. Gratidão a todos!

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	07
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	10
2.1	Área de estudo.....	10
2.2	Espécie estudada.....	12
2.3	Seleção de indivíduos	12
2.4	Traços funcionais foliares.....	13
2.5	Densidade de Madeira.....	13
2.6	Coleta e análises de solo	14
2.7	Análises estatísticas	14
3	RESULTADOS	14
3.1	Variação intraespecífica nos traços funcionais.....	14
3.2	Variáveis edáficas e traços foliares.....	17
4	DISCUSSÃO	19
4.1	Variação intraespecífica nos traços funcionais.....	19
4.2	Variáveis edáficas e traços foliares.....	22
5	CONCLUSÃO.....	24
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	26

VARIAÇÃO DE TRAÇOS FUNCIONAIS EM *Maytenus rigida* MART. (CELASTRACEAE) SOB DISTINTAS CONDIÇÕES AMBIENTAIS NO SEMIÁRIDO DO NORDESTE

Rubenice da Costa Correia*

RESUMO

Populações de planta de uma mesma espécie modificam seus traços funcionais em resposta as variáveis ambientais, bem como as estratégias ecológicas para garantir sua permanência e adaptação as condições locais. Assim, foram investigadas quatro populações da espécie *Maytenus rigida* Mart. para verificar a existência de variação intraespecífica em traços funcionais e compreender a amplitude de nicho dessa espécie presente em habitats distintos. Foram selecionadas três populações numa área de Caatinga com diferentes fitofisionomias e uma população na Floresta Estacional Semidecidual (FES), nas quais foram escolhidos cinco indivíduos e coletadas amostras de folhas, madeira e solo. Para verificar diferenças nos traços funcionais entre as populações utilizou-se Análise de Variância, e Análise de Correspondência Canônica para agrupar os traços funcionais e variáveis edáficas. Observaram-se diferenças na expressão dos traços foliares Espessura foliar (EF), Área Foliar (AF), Área Foliar Específica (AFE), Conteúdo de Matéria Seca Foliar (CMSF), Matéria Seca por unidade foliar (MFA) entre indivíduos do ambiente de Caatinga e FES, e entre os habitats da Caatinga, com exceção do CMSF que não diferiu. A espécie apresentou alta densidade de madeira em todos ambientes. Em relação ao pH e fertilidade, os solos da FES se apresentaram ácidos e pobres em nutrientes e os da Caatinga, próximos a neutralidade e férteis. Nota-se pela elevada variação intraespecífica nos traços foliares, uma amplitude de nicho elevada, com adaptabilidade aos condicionantes abióticos predominantes do ambiente. Tais níveis de variação fenotípica podem contribuir para a persistência de *M. rigida* frente às mudanças climáticas globais.

Palavras-Chave: Variação intraespecífica, traços foliares, variáveis edáficas

* Aluno de Graduação em Ciências Biológicas na Universidade Estadual da Paraíba – Campus I.
Email: correiarubenice@gmail.com

1 INTRODUÇÃO

Os mecanismos ecológicos que regem o estabelecimento das populações naturais em diferentes ambientes podem ser explicados pela abordagem de traços funcionais. Isto porque os atributos respondem plasticamente aos diferentes filtros ambientais (MITCHELL et al., 2014), o que permite seu estabelecimento, sobrevivência e adaptação as condições do ambiente (JANGER et al., 2015; VIOLLE et al., 2007; REICH et al., 2003).

Em níveis intraespecíficos, a modificação dos traços pode permitir que haja o estabelecimento em habitats com diferentes condições ambientais (MARACAHIPES et al., 2018), com utilização de estratégias aquisitivas ou conservativas para recursos, a depender do local em que estão distribuídas (HOFFAMANN et al., 2012; JUNG et al., 2014). Comumente estratégias conservativas são utilizadas em ambientes com déficit hídrico e condições abióticas severas, e estratégias aquisitivas onde existe maior disponibilidade destes recursos (DÍAZ et al., 2016). Por exemplo, menores valores de Área Foliar Específica (AFE), de Área Foliar (AF), Altura máxima (Hmáx), lento crescimento (HOFFAMANN et al., 2012) e elevada densidade de madeira (DM) (HIETZ et al., 2017) são considerados traços conservativos. Já elevada AFE, AF, Hmáx e outros traços que permitem maior eficiência na captura e uso de recursos, portanto, aquisitivos (HOFFAMANN et al., 2012).

Esta variação nos traços pode ocorrer entre indivíduos de uma mesma espécie (AUGER; SHIPLEY, 2012; MICHELL et al., 2013; VIOLLE et al., 2012), em respostas a diferentes condições ambientais, como temperatura (FAJARDO; 2011), estresse hídrico (JUNG et al., 2014) e fatores edáficos (AUGER; SHIPLEY, 2012; ORDOÑEZ et al., 2009). Como também tem sido associada às diferenças genéticas e/ou a plasticidade fenotípica da espécie (LEMOS-FILHO, 2008). No entanto, os mecanismos que controlam esta variação ainda são pouco estudados (GRASSEIN et al., 2010).

Dentre os diferentes atributos funcionais presentes na estrutura vegetal, os que tendem a apresentar maiores valores de variação intraespecífica são os traços foliares, principalmente em respostas a disponibilidade de água, luz e outros estressores ambientais (HOFFAMANN et al., 2005). Isso porque na lâmina foliar encontra-se o aparato fotossintético da planta, que possibilita uma maior plasticidade (REICH et al., 2003). Entre os traços foliares podem ser avaliados a Área Foliar (AF) relacionado com a aquisição de recursos, respondendo ao estresse e distúrbios ambientais (CORNELISSEN et al., 2003); A Área Foliar Específica (AFE) envolvido na captação e eficiência no uso de recursos, na defesa estrutural e estratégias de crescimento na planta (PÉREZ-HARGUINDEGUT et al., 2013); Conteúdo de Matéria Seca

Foliar (CMSF) e Massa seca por unidade foliar (MFA) relacionados com a proteção da função foliar, no que se refere a dessecação e herbivoria (NIINEMETS et al., 2001) e a Espessura Foliar (EF) associado com o potencial hídrico, assimilação de carbono das plantas e proteção da folha (CIANCIARUSO et al., 2012). Enquanto a Densidade de Madeira (DM), traço preditor para as taxas de crescimento vegetal, sobrevivência e um indicador de resistência à seca e ataque de patógenos (CHAVE et al., 2009; SWENSON, 2012). Os valores de DM variam entre 0 e 1,5 g/cm³. Aquelas espécies que exibem valores inferiores a 0,5 g/cm³ são consideradas com baixa densidade de madeira, com maior capacidade para armazenar água no caule (CHAVE et al., 2006). Diferente das espécies com valores acima de 0,5 g/cm³, alta densidade de madeira, com baixas taxas de crescimento e altas taxas de sobrevivência (CHAVE et al., 2006; WRIGHT et al., 2004).

Nas regiões tropicais, a diversidade de condições climáticas (MORO et al., 2016), juntamente com fatores edáficos moldaram as formações vegetacionais existentes (DEXTER et al., 2018), com o estabelecimento, por exemplo das Florestas Tropicais Secas (DEXTER et al., 2018; PENNINGTON et al., 2000; PENNINGTON et al., 2018) e Florestas ecotonais entre Floresta Tropicais Secas e Tropical úmida, denominadas Florestas de transição ou Estacionais semideciduais (DEXTER et al., 2018; PENNINGTON et al., 2018; SARMENTO et al., 2018).

Dentre as Florestas Tropicais Sazonalmente Secas, está o domínio fitogeográfico da Caatinga (BULLOCK et al., 1995; PENNINGTON et al., 2000; PENNINGTON et al., 2009; PENNINGTON et al., 2018), em que as espécies tendem a apresentar estratégias conservativas de recursos. Isso porque este ambiente é marcado por altas taxas de radiação solar, de evapotranspiração, temperaturas elevadas, inferiores e irregulares índices pluviométricos (LÁZARO-NOGAL et al., 2015; MORO et al., 2016; RIBEIRO et al., 2015), requerendo adaptações morfológicas para otimizar a utilização do recurso hídrico limitado (SARMENTO et al., 2018). A Caatinga é também marcada por ampla heterogeneidade ambiental (JIANG et al., 2015), podendo, assim, apresentar diferentes fisionomias vegetais (AMORIM et al., 2005; MORO et al., 2016), tais como: a Caatinga *sensu stricto*, maior fisionomia da Caatinga, com vegetação arbustivo-arbórea de pequeno porte e com solos rasos, com elevada disponibilidade de nutrientes (MORO et al., 2016); as serras da Caatinga, os quais são considerados refúgios para biodiversidade e áreas prioritárias para conservação (LOPES et al., 2017), cujos níveis mais elevados dispõem de taxas de temperaturas e de evapotranspiração amenas (SAMPAIO, 2010), com diferenças na fertilidade ao longo do gradiente, sendo os níveis mais elevados menos férteis (RAMOS, 2015); e as florestas ribeirinhas ou matas ciliares, que

se encontram associadas a corpos d'água (OLIVEIRA-FILHO, 1994), com solos mais profundos e com maior disponibilidade de água em comparação com outras áreas da Caatinga (MORO et al., 2016). Todas estas condições, a nível regional ou local, requerem das plantas adaptações funcionais para obtenção e utilização dos recursos fundamentais (VIOLLE et al., 2007).

Em contraste, as Florestas Tropicais Estacionais Semideciduais (FES) são consideradas áreas de transição entre Florestas Tropicais Secas e Úmidas, em escala global (PENNINGTON et al., 2018; SARMENTO et al., 2018). E em escala regional (nordeste do Brasil), área de transição entre zona da mata no litoral e da zona do sertão, caracterizada pela caatinga semiárida (RODAL; NASCIMENTO, 2002). As FES são fortemente influenciadas pela sazonalidade climática (PENNINGTON; RATTER, 2006), com um período seco de 4-5 meses bem definido e com espécies vegetais comuns de ambientes secos e úmidos (LOURENÇO; BARBOSA 2003), mas com poucas espécies endêmicas (DEXTER et al., 2018). Além da sazonalidade, propriedades do solo e temperatura estão envolvidos na sua estruturação (PENNINGTON et al., 2018).

Especificamente, nestes habitats tropicais, Caatinga e FES, a fertilidade do solo é um recurso disponível em proporções distintas para as plantas. Solos da Caatinga com maior disponibilidade de nutrientes (MORO et al., 2016) e a FES com menor fertilidade (PINTO, 2018), estabelecendo um gradiente de fertilidade do solo, o qual necessita ser superado pelas espécies generalistas para o estabelecimento sobre estas diferentes condições ambientais. Esse gradiente de fertilidade do solo está presente no próprio ambiente de Caatinga, onde os solos da Caatinga *stricto sensu* apresentam maior valor de fertilidade (MORO et al., 2016). Em nível intermediário no gradiente de fertilidade encontra-se as Florestas ciliares, como solos geralmente profundos (MORO et al., 2016). Enquanto que os níveis elevados das serras devido a inclinação, sofrem escoamento de água juntamente com partículas do solo, exibindo menor fertilidade em relação aos níveis inferiores e a matriz circundante (POREMBSKI, 2007).

Espécies vegetais comuns na Caatinga e FES, ambientes contrastantes, com diferentes taxas de temperaturas anuais, disponibilidade hídrica, condições edáficas e regime pluviométrico, necessitam da variação intraespecífica na expressão dos traços para sua persistência e desenvolvimento, uma vez que permite superar os fortes filtros ambientais, conferindo vantagem adaptativa a espécie e permanência local (MARACAHIPES et al., 2018). Nesse sentido, compreender as respostas das plantas a diferentes condições ambientais, permite entender a estruturação e distribuição das populações naturais.

O presente trabalho tem como objetivo examinar a variação de atributos funcionais em *Maytenus rigida* Mart. (Celastraceae) espécie arbórea e perene, na tentativa de entender a amplitude de nicho dessa espécie em ambientes submetidos a regimes pluviométricos, taxas de luminosidade, disponibilidade hídrica e condições edáficas distintas. Foram testadas as seguintes hipóteses: (I): As populações de *Maytenus rigida* distribuída nos habitats de Caatinga possuem valores de traços funcionais associados a estratégias de conservação de recursos, enquanto que as presentes na FES, traços associados a estratégias aquisitivas; (II) Diferenças intraespecíficas na expressão dos traços foliares são encontradas entre as populações dentro dos habitats de Caatinga, como também entre Caatinga e FES, o que indica uma amplitude de nicho considerável da espécie e elevada adaptabilidade sob condições ambientais contrastantes; (III) A fertilidade do solo difere entre as áreas de Caatinga e FES, o que pode vir a influenciar a variação na expressão dos traços na espécie.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Áreas de estudo

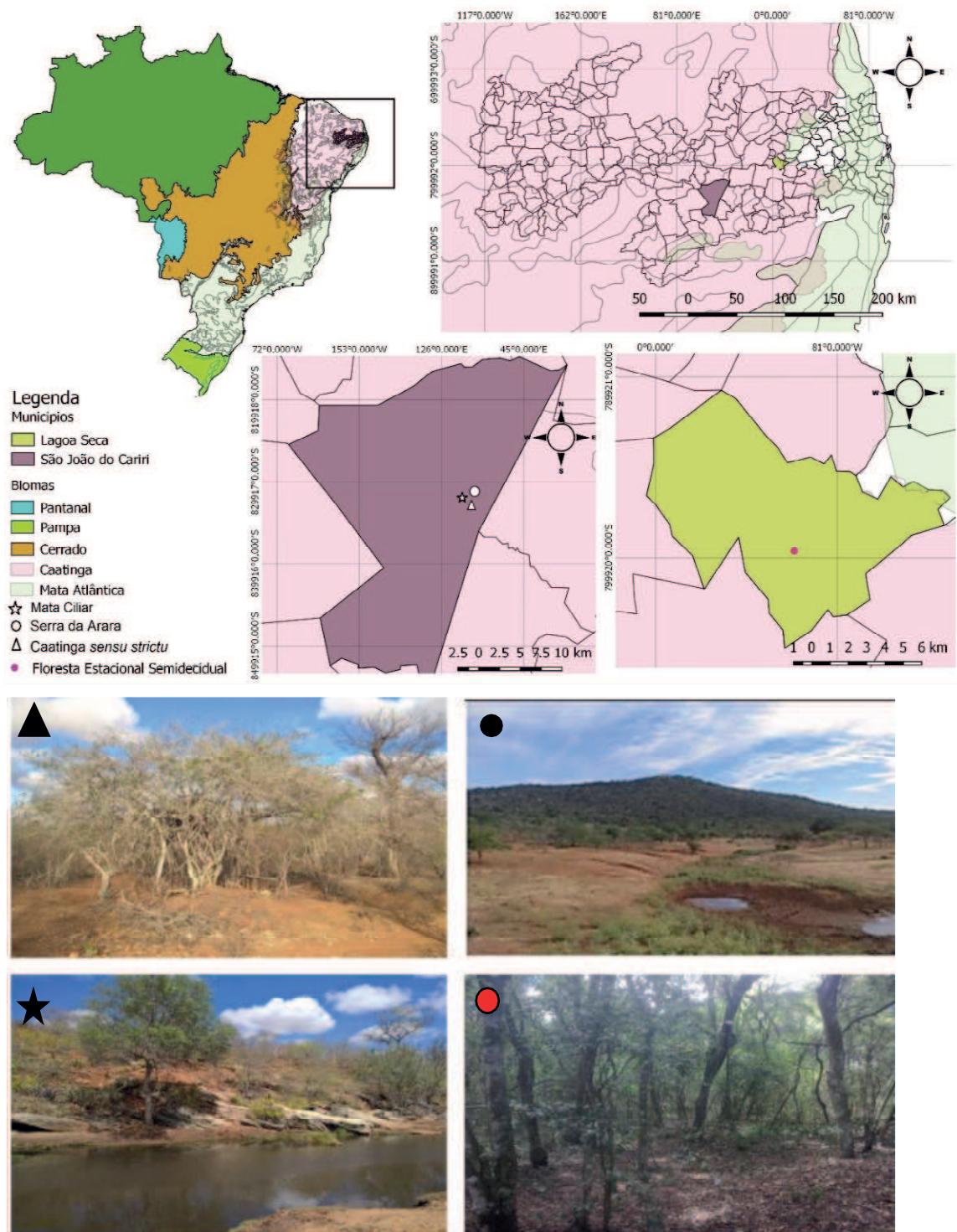
2.1.1 Ambiente 1: Caatinga (Floresta Tropical Sazonalmente Seca)

O ambiente 1 é caracterizado por áreas de Caatinga, todas situadas no município de São João do Cariri-PB. As áreas apresentam um clima tipo BSh', semiárido quente, de acordo com a classificação de Köppen-Geiger (PEEL; FINLAYSON; MCMAHON, 2007), com temperatura média anual em torno de 26,5 °C (ANDRADE et al, 2009) e precipitação anual entorno de 400 mm (ALVARES et al., 2013).

Neste local foram estabelecidos três pontos para coletas de dados, os quais possuem fisionomias e particularidades abióticas específicas: ÁREA 1 (A1 - 07°20.271'S 036°26.556"W) é um remanescente de *Caatinga sensu stricto*, vegetação aberta, arbustivo-arbórea e de pequeno porte, solos rasos e férteis, com sinais evidentes de perturbação antrópica e escassez hídrica severa, com regime pluviométrico de 350-400mm ao ano; ÁREA 2 (A2 - 07°23.338'S 36°23.447"W) é uma serra, com altitude de 620 metros ao nível do mar, com a presença de uma vegetação arbustiva-arbórea preservada nos níveis elevados, em relação aos níveis inferiores, cujos níveis mais elevados dispõem de taxas de temperaturas e de evapotranspiração amenas (SAMPAIO, 2010), bem como menor fertilidade do solo (MORO et al., 2016), contribuindo para formação de um microambiente com condições favoráveis frente às intempéries do semiárido e diferente da matriz de habitat circundante, seu regime pluviométrico varia de 400-450 mm ao ano; ÁREA 3 (A3 - 07°10.34,0'S 036°39'.16,1"W) consiste num fragmento de

Floreta ou Mata Ciliar, com formações vegetais associadas aos corpos d'água que fornecem o recurso hídrico constante, associados com uma vegetação fechada e de maior porte (Figura 1), com regime pluviométrico de 350-400mm ao ano.

Figura 1: Localização geográfica das áreas de Caatinga: e Caatinga *sensu stricto* (A1), Serra (A2), Mata ciliar (A3) no município de São João do Cariri –PB. E a Floresta Estacional Semidecidual (A4) em Lagoa Seca-PB. Com imagens representativas dos quatro pontos de coleta: A1(▲), A2 (●), A3 (★), A4(○)



2.1.2 Ambiente 2: Floresta Estacional Semidecidual (FES)

A área (A4) compreende um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual (IBGE, 2012), situado no município de Lagoa Seca, Paraíba, Brasil, entre as coordenadas 7°09'29"S; 35°52'02"W. O fragmento apresenta espécies de diferentes tipos de formações vegetais: Caatinga, Florestas úmidas e Florestas secas, caracterizando assim uma vegetação de transição (LOURENÇO; BARBOSA, 2003). Com precipitação média anual da região é 970 mm (AESÁ, 2017), com temperatura média anual de 23°C (ANDRADE, 1995), sendo o clima da região classificado como do tipo As', quente e úmido (ALVARES et al., 2013).

2.2 *Maytenus rigida* Mart.

Maytenus rigida, pertencente à família Celastraceae é uma espécie arbórea considerada nativa e endêmica do Brasil. Encontra-se distribuída geograficamente em vários estados do Nordeste, incluindo a Paraíba. Enquanto as formações vegetacionais, a *M. rigida* pode estar presente na Caatinga, Floresta Ciliar, Floresta Estacional e inselbergs (FLORA DO BRASIL, 2020).

A espécie apresenta folhas simples, ovais, curto-pecioladas, ápice agudo, base arredondada, margens mucronato-serratas, consistência coriácea, com pecíolo biconvexo de base arredondada. A lâmina foliar dispõe de uma epiderme simples, constituída por células com paredes periclinais externas arredondadas, recobertas por uma cutícula bastante espessa (ROCHA et al., 2004).

M. rigida Mart. ainda é uma espécie pouco estudada em ambientes semiáridos, vítima do extrativismo, encontra-se ameaçada de extinção em diversas regiões do semiárido nordestino (AGRA, 1996), onde vem sendo igualmente empregada para diversos fins medicinais tradicionais (CARRICONDE, 2004; AGRA et al., 2007; ALMEIDA et al., 2005). Estudos fitoquímicos (ALMEIDA et al., 2005; OLIVEIRA; SALATINO, 2000) e Ensaios farmacológicos (DIAS et al., 2007; ESTEVAM, 2006) também são desenvolvidos utilizando os princípios ativos desta espécie.

2.3 Seleção dos indivíduos

Para verificar a variação dos traços funcionais e adaptação da espécie em cada ambiente foram selecionados cinco indivíduos que preferencialmente apresentassem alturas proporcionais, enquadrados num estágio de desenvolvimento aproximado. Posteriormente, foram obtidos os dados de diâmetro (cm), altura (m) e coletadas amostras de folhas e madeira.

2.4 Traços funcionais foliares

Foram mensurados cinco atributos funcionais foliares: Conteúdo de Matéria Seca Foliar (CMSF), Área Foliar (AF), Área Foliar específica (AFE), Massa Foliar por Área (MFA). Aleatoriamente foram selecionadas dez folhas de cinco indivíduos em cada local de coleta. Em campo, as folhas expostas ao sol e sem danos evidentes de patógenos ou herbivoria foram coletadas e alocadas em um papel toalha umedecido dentro de um saco plástico, armazenando-as em uma caixa térmica até o laboratório, onde estiveram mantidas sob condições de refrigeração e em ambiente escuro. Para mensuração dos traços, as folhas foram reidratadas em água destilada num período de seis horas, condicionadas num ambiente escuro e temperatura ambiente até a completa saturação (CORNELISSEN et al., 2003).

A Espessura Foliar (EF) da lâmina foliar foi quantificada com auxílio do paquímetro digital, evitando as grandes nervuras e exercer pressão sobre a folha para não a danificar. Em seguida, as folhas foram digitalizadas e no Image J v.1. Calculada a Área Foliar. A Área Foliar Específica (AFE) foi obtida a partir da área foliar dividida pela sua massa seca, a qual pode ser adquirida pela secagem durante 72 h a 70°C em estufa (PÉREZ-HARGUINDEGUT et al., 2013). O Conteúdo da Massa Seca Foliar (CMSF) foi obtido pela razão da Massa Seca Foliar (Mg)/Massa Fresca Foliar (g) (PÉREZ-HARGUINDEGUT et al., 2013). Por fim, a Massa Foliar por Área foi calculada pela razão entre Massa Fresca Foliar (mg)/Área Foliar (mm²).

2.5 Densidade de madeira

Em cada indivíduo selecionado foram extraídos aleatoriamente segmentos de 10 cm de seções dos caules. No laboratório, os segmentos foram reidratados por cinco dias até a saturação completa (BARBOSA; FERREIRA, 2004). Após esse período cada peça foi mantida em descanso por um período de 5-10 minutos para que o excesso de água da saturação pudesse escorrer. O volume das amostras foi medido pelo deslocamento do líquido, sendo cada amostra colocada em um recipiente graduado contendo água a um volume conhecido. A diferença entre volume final (após adicionar a amostra no recipiente) e volume inicial indicou o volume da amostra (Princípio de Arquimedes), expresso em cm³. Posteriormente, para se obter a massa seca, as amostras foram depositadas em sacos de papel identificados e alocadas em estufa à 60°C para secagem até peso constante (g), não havendo variação superior a 0,5 g. A DM foi calculada a partir da relação entre massa seca (g) e volume (cm³), expressa em g/cm³. Após a identificação da DM, as espécies deverão ser divididas e inseridas em grupos, sendo baixa DM as espécies que possuem < 0,5 g/cm³ e alta DM ≥ 0,5 g/cm³ (LIMA et al. 2012).

2.6 Coleta e análises de solo

Nas quatro áreas foram coletadas amostras compostas do solo da porção mais superficial, aproximadamente 0-20 cm e encaminhadas para o Laboratório de Química e Fertilidade do solo na Universidade Federal da Paraíba para análise de seus atributos químicos: análise de matéria orgânica (MO), pH, V%, P, K+, Na⁺, H⁺Al⁺³, Mg²⁺, Ca²⁺. E para análise granulométrica foi verificado a fração de areia grossa, areia fina, silte e argila. As análises foram realizadas seguindo os procedimentos da Embrapa (1997).

2.7 Análises estatísticas

Inicialmente, verificou-se a distribuição normal dos dados pelo teste de normalidade de Shapiro-Will. Quando necessário os dados foram transformados através do Logaritmo (Log+1).

Para verificar as diferenças entre os traços funcionais nas quatro subpopulações foi aplicada a análise de variância (ANOVA), seguida ao Teste Tukey para aqueles dados paramétricos. Para os dados não-normais, foram utilizados os testes de Kruskal-Wallis e Mann-Whitney Pairwise. Estas análises foram realizadas no Programa Paleontological Statistic (PAST), neste também os valores medianos dos traços funcionais foram resumidos e ordenados no BloxPlot, permitindo uma comparação visual dos dados disponíveis. Para alguns traços foram realizadas análises de correlação linear de Pearson para dados paramétricos e Spearman's para aqueles não paramétricos, no Programa Fitopac2.

As variáveis edáficas e os traços funcionais foliares de cada área amostrada foram resumidos na análise de componentes principais (PCA) para verificar a formação de grupos ambientais com base na variação das características envolvidas.

3 RESULTADOS

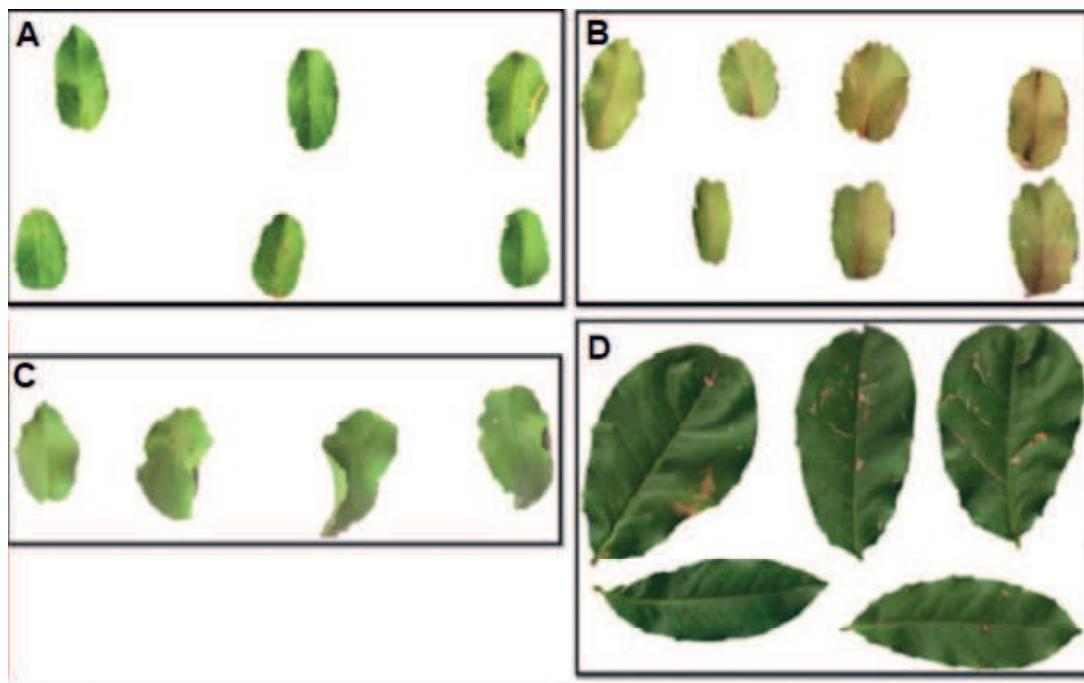
3.1 Variação intraespecífica nos traços funcionais

Foram detectadas variações nos traços funcionais foliares de *Maytenus rigida*, com diferenças significativas ($p<0,05$) na EF, AF, AFE, CMSF e MFA entre a Caatinga e a FES (Tabela 1 e Figura 2). Diferenças nos traços foliares também foram observadas entre os indivíduos dos habitats de Caatinga, onde apenas o CMSF não diferiu ($p<0,05$) entre as três fisionomias, enquanto que a AF só diferiu significativamente entre o ambiente serrano (A2) e mata ciliar (A3). Em relação a densidade de madeira (DM), a espécie apresentou todos os valores acima de 0,5 g/cm³, ou seja, alta densidade de madeira, não sendo encontradas diferenças significativas ($p>0,05$) nos indivíduos das subpopulações analisadas.

Tabela 1: Valores médios dos traços funcionais de *M. rigida* nas quatro áreas de estudo: A1 – Caatinga *sensu stricto*, A2 - Serra da Caatinga, A3 – Mata ciliar e A4 – Floresta Estacional Semidecidual. AF: Área Foliar (mm^2); AFE: Área Foliar Específica ($\text{mm}^2 \cdot \text{m}^{-1}$); CMSF: Conteúdo de Matéria Seca Foliar (mg.g^{-1}); EF: Espessura Foliar (mm); LMA: Matéria Seca por Unidade Foliar (mg/mm^2); DM: Densidade de Madeira (g/cm^3); Diâmetro médio (Diam, cm) e Altura média (Alt, m).

Áreas	AF	AFE	CMSF	EF	MFA	DM	Diam	Alt
A1	794,71	3,95	588,17	0,34	0,26	0,73	13,5	3,8
A2	670,95	4,24	526,69	0,42	0,24	0,73	17,3	4,8
A3	882,71	3,63	560,48	0,46	0,29	0,82	20,2	4,3
A4	4758,52	10,15	440,00	0,81	0,10	0,78	13,5	4,0

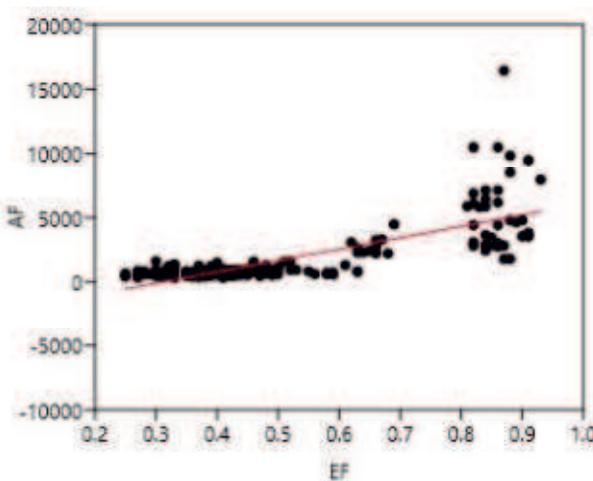
Figura 2. Folhas dos indivíduos de *M. rigida* coletadas no ambiente serrano (A), caatinga *sensu stricto* (B), mata ciliar (C) e FES (D).



Esperava-se que a espessura foliar apresentasse maiores valores nas populações presente nas áreas de Caatinga, por se tratar de um traço envolvido na evitação da perda excessiva de água e resistência a danos físicos. No entanto, a EF foi maior nas folhas dos indivíduos de FES,

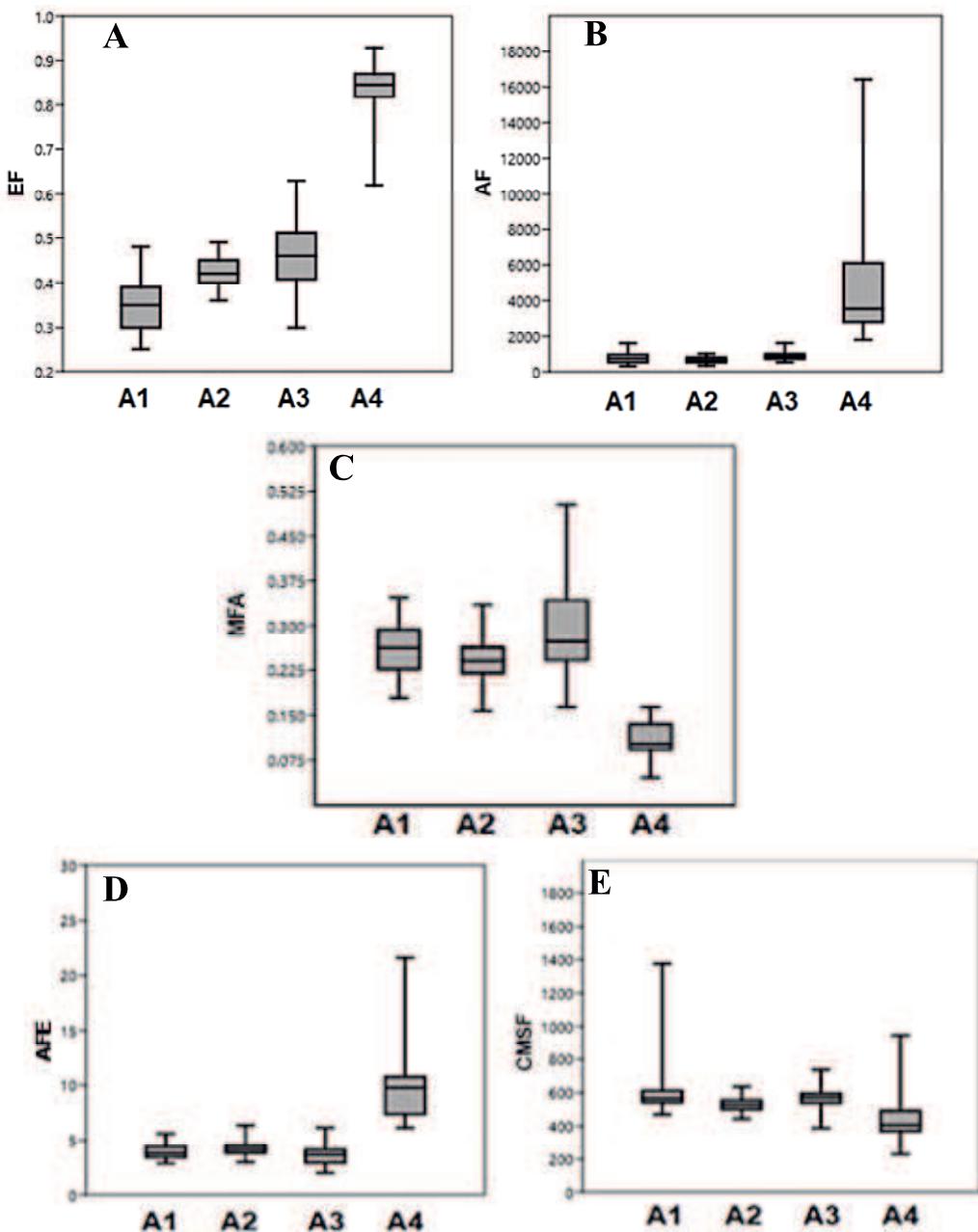
com valor médio de 0,814 mm. A EF está altamente correlacionada com a AF para a espécie ($r^2=0,56$; $p>0,0001$) em todas as áreas (Figura 3). Isso sugere que independente da condição na qual esta espécie perene está submetida, tende a apresentar o crescimento da folha e de espessura proporcionais.

Figura 3. Regressão linear entre os traços Espessura Foliar (mm) e Área Foliar (mm^2) de *M. rigida* nas diferentes áreas amostradas.



Ao considerar os valores médios (Tabela 1 e Figura 4), os traços aquisitivos como a AF ($4758,52 \text{ mm}^2$), a AFE ($10,15 \text{ mm}^2.\text{m}^{-1}$) e a EF ($0,814\text{mm}$) foram notadamente maiores na FES, em comparação com as áreas de Caatinga. Em contraste, maiores valores de traços conservativos como CMSF e MFA estavam presentes nos indivíduos amostrados nas áreas de Caatinga.

Figura 4. Distribuição das medianas no BloxPlot dos traços foliares nas quatro áreas de estudo: **A:** Espessura foliar; **B:** Área foliar; **C:** Massa Foliar por Área; **D:** Área Foliar Específica e **E:** Conteúdo de matéria seca foliar.



3.2 Variáveis edáficas e traços foliares

As características determinantes do solo diferiram entre as áreas estudadas (Tabela 2). No que se refere ao pH, menores valores foram encontrados na FES ($\text{pH}=4,7$) e no ambiente serrano ($\text{pH}=5,8$), ou seja, solos ácidos. Enquanto que na mata ciliar ($\text{pH}=6,5$) e Caatinga *sensu stricto* ($\text{pH}=6,08$) apresentaram valores próximo a neutralidade.

Menores concentrações de Fósforo ($\text{FES}=2,90 \text{ mg/dm}^3$; Serra= $7,27 \text{ mg/dm}^3$), de Potássio ($\text{FES}=107 \text{ mg/dm}^3$; Serra= $20,47 \text{ mg/dm}^3$) e Sódio ($\text{FES}= 0,07 \text{ mg/dm}^3$; Serra= $0,02 \text{ mg/dm}^3$) foram constatados na FES e Ambiente serrano. Em contraste, os maiores valores foram obtidos na Caatinga aberta ($\text{P}=20,58 \text{ mg/dm}^3$; $\text{K}=173,2 \text{ mg/dm}^3$), Mata Ciliar ($\text{P}=17,06 \text{ mg/dm}^3$; $\text{K}=332,7 \text{ mg/dm}^3$). Apenas na Serra foi detectado maior valor de Ca^{2+} ($9,91 \text{ cmolc/dm}^3$).

Na FES, a soma de bases ($1,03 \text{ cmolc/dm}^3$), capacidade de troca de cátions ($7,72 \text{ cmolc/dm}^3$) e matéria orgânica ($7,91 \text{ cmolc/dm}^3$) tiveram valores muito inferiores em relação as

áreas de caatinga, nas quais os valores foram próximos, com destaque para a matéria orgânica no ambiente serrano ($125,5\text{cmol}/\text{dm}^3$). Os valores da saturação de bases (V%) indicaram os solos do ambiente serrano, Caatinga *sensu stricto* e mata ciliar como eutrófico (V% maior ou igual a 50%) e os solos da FES como distróficos (V% < 50%) (EMBRAPA, 2013)

Quanto a granulometria, as classes textuais definidas foram a franco argilo arenoso para o ambiente serrano e FES; franco arenosa para Caatinga *sensu stricto* e Mata ciliar. Os teores de argila foram semelhantes entre as áreas, sendo na Caatinga *sensu stricto* presente os maiores valores (173g kg^{-1}). Maiores teores de areia foram encontrados na Mata ciliar (758g kg^{-1}) e na FES (724g kg^{-1}). Já o silte, o ambiente serrano apresentou maiores valores (252g kg^{-1}).

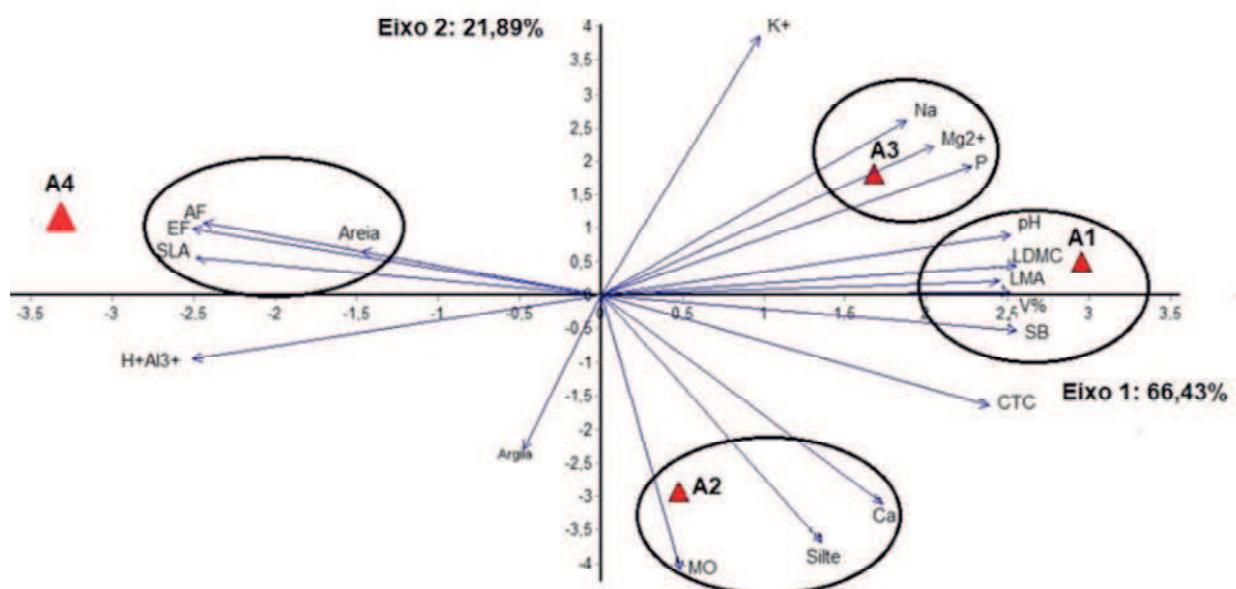
Tabela 2. Caracterização edáfica das áreas: A1 – Caatinga *sensu stricto*; A2 – Inselberg ou serra da caatinga, A3 – Mata ciliar e A4 – Floresta Estacional Semidecidual

Variáveis edáficas	A1	A2	A3	A4
pH	6,08	5,8	6,5	4,90
P (mg/dm³)	20,58	7,27	17,06	2,90
K⁺ (mg/dm³)	173,2	20,47	332,7	107
Ca⁺² (cmolc/dm³)	5,52	9,91	5,19	0,32
Na⁺ (mg/dm³)	0,79	0,02	0,52	0,07
H⁺Al⁺³ (mg/dm³)	1,11	3,17	1,62	6,68
SB (cmolc/dm³)	13,5	10,7	11	1,03
CTC (cmolc/dm³)	14,6	14,4	12,6	7,72
MO (cmolc/dm³)	16,14	125,5	26,17	7,91
Areia (g kg⁻¹)	85	585	758	724
Silte (g kg⁻¹)	209	252	127	113
Argila (g kg⁻¹)	173	163	115	163
V%	92,4	74,3	87,3	13,3

Análise de Componentes Principais (PCA) apresentou uma explicação da variação dos dados de 88,32%, em que o primeiro eixo explicou 66,43%, no qual estão associados positivamente os traços foliares conservativos (CMSF e MFA) com a fertilidade (V%), pH, nutrientes do solo (K, P, Na, Mg, Ca), SB e CTC. Enquanto que no segundo eixo exibiu uma explicabilidade de 21,69 %, com traços aquisitivos (maior AF, AFE, EF) e correlacionando-se positivamente com os solos arenosos. Além disso, a PCA agrupou as variáveis edáficas

(H^+Al^{3+} , K, Ca^{2+} , Na^+ , P, pH, Areia, MO, Silte, CTC e SB) e os traços foliares (EF, AF, AFE, CMSF, MFA) de cada ambiente em quatro grupos: G1: Floresta Estacional Semidecidual associada com maiores valores de AF, AFE, EF e Areia; G2: Mata ciliar, com maior nível de Na e P no solo; G3: Caatinga *sensu stricto* com maiores valores de pH, V% e SB no solo, CMSF e MFA foliar; G4: grupo em transição, o ambiente serrano dispôs de maiores valores de MO, Silte Ca no solo.

Figura 3. Análise de Componentes Principais (PCA) dos traços foliares e variáveis nas áreas de estudo.



4 DISCUSSÃO

4.1 Variação intraespecífica em traços funcionais

Espécies de plantas distribuídas em habitats contrastantes tendem a modificar suas estratégias ecológicas para superar os estressores ambientais (LÁZARO-NOGAL et al., 2015; GOULART et al., 2011), com modificação de seus traços funcionais para ultrapassar tais filtros e estabelecer-se nos diferentes habitats (SULTAN et al., 2003). A nível intraespecífico esta modificação influencia na amplitude da distribuição espacial de uma espécie, com possibilidade de ocupação em diferentes ambientes (LAVOREL et al., 2007).

Nesse sentido, nos habitats de Caatinga e na FES, *M. rigida* apresentou variação na expressão dos traços foliares, corroborando estudos com outras espécies vegetais, como

Hypochaeris radicata (MICHELL et al., 2013; MICHELL et al., 2014), *Copaifera langsdorffii* (SOUZA, 2016), *Prosopis pollica* (SALAZAR et al., 2018) e outras (AUGER; SHIRPLEY, 2012; GOTSCHE et al., 2010; JUNG et al., 2014; MARACAHIPES et al., 2018). Essa variação intraespecífica sugere que os traços foliares podem mudar entre populações, com modificação na utilização de recursos para atender as condições ambientais locais (SALAZAR et al., 2018).

Determinadas espécies sob diferentes condições ambientais tendem a apresentar uma variação intraespecífica nos traços que as possibilitam adotar tanto uma estratégia de aquisição de recursos, como de conservação dos recursos, sendo determinado pelo o habitat onde a espécie esteja presente (MARACAHIPES et al., 2018). Isso pode ser observado com *M. rigida* em relação aos seus traços foliares. Traços aquisitivos expressos nos indivíduos da FES, como maiores valores médios de AF, AFE e EF, enquanto, traços conservativos presentes nas áreas de Caatinga, como CMSF e MFA. Traços aquisitivos promovem vantagem competitiva, com aquisição rápida de recursos, num ambiente em que luminosidade é um fator limitante (SARMENTO et al., 2018). Enquanto que, traços conservativos conferem resistência a espécie frente as adversidades ambientais, como o estresse hídrico, por exemplo (MARACAHIPES et al., 2018; SARMENTO et al., 2018; SOUZA et al., 2015).

Espécies perenes ou sempre-verdes, como *M. rigida*, frequentemente apresentam baixos valores de AFE e também investem na construção de folhas resistentes e protegidas contra herbivoria (maiores CMSF, MFA e EF), apostando em um retorno lento, mas seguro de seus investimentos (POORTER et al., 2006). Diferentemente das espécies decíduas, que priorizam um retorno rápido dos investimentos nas folhas, com elevado AFE e altas taxas metabólicas (POORTER et al., 2006).

No entanto, quando presentes em ambientes florestais, como a FES, as espécies comumente apresentam estratégias aquisitivas, com investimentos na produção de elevadas lâminas foliares que permitem maior absorção de luz (CIANCURSO et al., 2012; PÉREZ-HARGUINDEGUT et al., 2013), e maiores valores de área foliar específica, que possibilita melhor captação e uso da luz, assim como maior capacidade fotossintética, isso porque nestes habitats há maior disponibilidade de água, maior umidade e luz como fator limitante (HOFFMANN et al., 2012). Porém, a medida que aumenta a AF, as folhas se tornam mais susceptíveis a herbivoria (WESTOBY et al., 2002). Talvez devido a este fator, os indivíduos de *M. rigida* distribuídos na FES exibiram elevados níveis de EF, a fim de conferir proteção a estrutura foliar.

Em contraste, nos ambientes de Caatinga por exibirem condições abióticas estressantes (LÁZARO-NOGAL et al., 2015) e os recursos hídricos serem limitantes, a espécie tende a

expressão de folhas com menor AF, uma vez que reduz a perda de água por evaporação (LAMBERS et al., 2008), ao mesmo tempo que também aumenta a espessura foliar, tornando-se mais resistentes a herbivoria e a dessecação (FONSECA et al., 2000; PESCADOR et al., 2015; PÉREZ-/HARQUINDEGUY *et al.*, 2013; WESTOBY et al., 2002). Assim como reduz os valores de AFE, em função da baixa disponibilidade de recursos (WILSON et al., 1999). Maiores valores de MFA e CMSF também são encontrados, os quais estão relacionados com a proteção da função foliar (NIINEMETS et al., 2001). Folhas mais resistentes estruturalmente, reduzindo a vulnerabilidade foliar aos danos físicos, como a herbivoria (DÍAZ et al., 2004; PÉREZ-/HARQUINDEGUY *et al.*, 2013; WESTOBY et al., 2002; WRIGHT et al., 2002). O CMSF é correlacionado positivamente com temperatura e disponibilidade hídrica, e negativamente com pluviosidade (PAKEMAN, 2013).

Nos ambientes de Caatinga, A1, A2 e A3, houve diferenças entre os traços foliares, com exceção do CMSF. A disponibilidade hídrica constante (MORO et al., 2016; OLIVEIRA-FILHO, 1994), sombreamento pelo adensamento das espécies vegetais influenciaram nos maiores valores de AF encontrados na mata ciliar. Nesta área, os indivíduos também apresentaram maiores médias de EF, consequentemente um adensamento maior de suas células, o que limita a difusão CO₂ e por consequência, taxas fotossintéticas mais baixas, ou seja, menores valores de AFE (POORTER et a., 2006). Já nos níveis de maior altitude, com taxas de temperaturas e de evapotranspiração amenas (SAMPAIO, 2010) e com melhor estágio de conservação (LOPES et al., 2017) e diversidade de plantas (ALMEIDA, 2018) pode ter contribuído para os menores valores médios de CMSF, e maiores de AFE. Em contraste com as demais áreas, a A1, condições abióticas de maior estresse hídrico e influenciada por fatores antrópicos apresentou os menores valores de área foliar, com baixa eficiência fotossintética (AFE), e folhas protegidas, com altos valores de CMSF e MFA.

O traço relacionado a densidade de madeira (DM), exibiu valores acima de 0,5g/cm³, ou seja, alta DM, em todos habitats amostrados, onde é mantido o padrão conservativo do traço para a espécie, com uma estratégia conservadora para utilização dos recursos. Em ambientes secos, como a Caatinga, onde os recursos hídricos e nutricionais são limitados, é comum este tipo de estratégia (CHAVE et al., 2009; REICH et a., 2014), uma vez que a alta densidade de madeira confere resistência a embolia e cavitação do xilema (HACKE et al. 2001). Nas FES, a elevada DM, também consiste numa estratégia para resistir a seca sazonal presente nesse ambiente em certos períodos do ano (WOLFE; KURSAR, 2015).

Os processos que regem a variação intraespecífica ainda não são bem esclarecidos (MITCHELL et al., 2014). Acredita-se que pode ser reflexo de várias condições ambientais,

incluindo déficit hídrico (JUNG et al., 2014) e temperatura (FARJADO, 2011). Assim como, em resposta a estações (escala temporal) e em habitats contrastantes (escala espacial) (GOTSCHE et al., 2010).

3.2 Variáveis edáficas e os traços foliares

Diferenças nas propriedades dos solos foram observadas em todas as áreas amostradas. Dessa forma, indicando que as variáveis edáficas associadas a condições do ambiente tenham impulsionado a variação na expressão dos traços foliares na espécie em questão. Isso porque as variações intraespecíficas em traços funcionais podem estar associadas a determinados fatores ou condições do solo, as quais podem direcionar as adaptações das populações naturais (SOUZA, 2016).

Vários estudos abordam a influência das variáveis edáficas, como fertilidade, nos traços funcionais foliares em nível interespecífico e intraespecífico na comunidade (AUGER et al., 2012; BODEGOM et al., 2009; JAGER et al., 2015), sendo as relações intraespecíficas fracas ou não significativas (JAGER et al., 2015). Além disso, associam o aumento da fertilidade com maiores valores em alguns traços foliares, como AFE, concentração de nitrogênio e fósforo foliar e menos valores em solos menos férteis (BODEGOM et al., 2009; ORDOÑEZ et al., 2009; PAKEMAN et al., 2013). Diferente do que foi detectado neste estudo a nível populacional, onde solos férteis (Caatinga) relacionados a traços conservativos, como menor AF, AFE e maior CMSF e MFA. Enquanto que solos inférteis (FES), associados com traços aquisitivos. Essa divergência com níveis de comunidade sugere que para adaptação de uma espécie, outros fatores ambientais, nesse caso a disponibilidade de água seja um fator primordial.

Conforme os dados de cada área, os solos da FES e do ambiente serrado apresentaram um pH baixo, em relação aos solos da Mata ciliar e da Caatinga *sensu stricto*, os quais exibiram um pH próximo a neutralidade. Estes menores valores de pH aumentam a disponibilidade de diferentes nutrientes, como Al^{+3} para os vegetais (WHITE, 2012), elevando assim os níveis de $\text{H}^{+}\text{Al}^{+3}$ nos solos após a deposição das folhas. A presença de *M. rigida* em solos ácidos e neutros indica a eficiência na utilização dos recursos minerais, contribuindo para sua adaptação e desenvolvimento nestes diferentes habitats.

Na serra, foram encontrados maiores valores de matéria orgânica, o que pode estar relacionado as maiores frações de argila também encontradas, uma vez que esse tipo de solo dificulta a infiltração de água (NOVAIS et al., 1990), assim inibe a decomposição da matéria

orgânica, o que resulta nesse acúmulo (RODRIGUES et al., 2013). Maiores teores de silte estão presentes neste ambiente. Ambos, argila e silte, favorecem o crescimento vegetal devido a um suprimento mais favorável de água (GONÇALVES et al. 1990), o que justificaria os maiores valores de AFE e de altura média dos indivíduos neste habitat de Caatinga.

Maiores frações de areia foram encontrados na parcela da FES e na mata ciliar acompanhada com redução da matéria orgânica. Nestas duas áreas, foram também obtidos maiores valores de AF, sendo assim, estando expostos a maior incidência luminosa e maior pressão evaporativa (POORTER et al. 2010), para compensar a maior demanda por água, as espécies inseridas em solos arenosos podem investir em um sistema radicular desenvolvido (GOURLET-FLEURY et al. 2011) e ter acesso a águas subterrâneas (SANDE et al. 2017).

Os solos das áreas de Caatinga (ambiente serrano, caatinga *sensu stricto* e mata ciliar) apresentaram maiores valores de CTC em relação a FES, indicando que eles exibem a capacidade de liberação de vários nutrientes, o que favorece a manutenção da fertilidade por um prolongado período de tempo. Os solos da Caatinga comumente exibem uma profundidade reduzida, associada com alta fertilidade (MORO et al., 2016). Diferente dos solos presentes na FES, que apresentam solos menos férteis (PINTO, 2018). Estas premissas corroboram nossos resultados, em que maior fertilidade foi encontrada nos habitats de Caatinga, e o oposto na FES, estabelecendo um gradiente de fertilidade entre as áreas, no qual a espécie encontra-se amplamente distribuída.

Através da Análise de Componentes Principais quatro grupos puderam ser estabelecidos, com associação das variáveis edáficas e os traços foliares. O grupo 1 corresponde aos indivíduos da Floresta Estacional Semidecidual, agrupando solos pouco férteis, ácidos, arenosos, com maiores valores de AF, AFE e espessura foliar; O grupo 2 representado pela mata ciliar apresenta solos arenosos com maiores concentrações de Na, Mg e P; O grupo 3 (Caatinga *sensu stricto*) reuniu os traços conservativos (elevado CMSF e MFA), o V%, indicador da fertilidade do solo (BUENO et al., 2013), SB, CTC e pH, estas variáveis edáficas presentes neste habitat de Caatinga confere uma configuração nutricional adequada para o desenvolvimento de plantas (RONQUIM, 2010). O grupo 4 corresponde ao ambiente serrano com maiores níveis de matéria orgânica sob o solo, silte e Ca.

A presença de *M. rigida* sob diferentes condições de solo, distribuída num gradiente de fertilidade, sugere uma elevada adaptabilidade aos condicionantes abióticos predominantes, o que permite sua manutenção em ambientes contrastantes. A combinação de fatores estressantes e imprevisibilidade ambiental que espécies amplamente distribuídas estão sujeitas, as tornam

excelentes modelos para avaliar as consequências das mudanças climáticas nas populações naturais (SOUZA, 2016).

5 CONCLUSÃO

Foram detectadas variações nos traços funcionais foliares de *M. rigida* tanto entre populações de ambientes distintos, Caatinga e Floresta Estacional Semidecidual, como também entre as populações nos habitats da Caatinga (Serra, Caatinga *stricto sensu* e mata ciliar), com expressão de traços que correspondem a estratégias ecológicas distintas, conservativas e aquisitivas. Traços conservativos presentes nos indivíduos expostos a fatores estressantes e menor disponibilidade de recursos, no caso da Caatinga e traços aquisitivos, em ambiente com recursos disponíveis em abundância, na FES.

Essa distribuição em ambientes com diferenças na disponibilidade de nutrientes (férteis e inférteis), em solos ácidos e próximos a neutralidade e textura distintas sugerem que *M. rigida* exibe uma amplitude de distribuição espacial, com variação na expressão de seus traços funcionais foliares a fim de adaptar-se as condições abióticas presentes nos habitats contrastantes.

Em escala local, esta variação intraespecífica pode ocorrer em resposta a condicionantes abióticos, como luminosidade, pluviosidade e disponibilidade hídrica. Juntamente com estes fatores, será primordial tentar compreender a influência da estacionalidade climática na seleção e na variabilidade de traços a nível temporal e espacial nesta espécie. Nesse sentido, estudos que envolvam a variação intraespecífica em características funcionais na planta sob diferentes condições ambientais torna-se prioritários para compreender a amplitude de nicho de uma espécie e essencial para prever possíveis efeitos de mudanças climáticas globais.

**VARIATION OF FUNCTIONAL TRAITS IN MAYTENUS RIGIDA MART.
(CELASTRACEAE) UNDER DIFFERENT ENVIRONMENTAL CONDITIONS IN
THE NORTHEAST SEMI-ARID**

ABSTRACT

Natural populations distributed in contrasting environments modify the expression of functional traits at intraspecific level, as well as the ecological strategies to guarantee their permanence and adaptation to local conditions. Thus, four subpopulations of *Maytenus rigida* were investigated to verify the existence of intraspecific variation of functional traits and to understand the niche amplitude of this species present in different habitats. Three subpopulations were selected in a Caatinga area with different physiognomies and a subpopulation in the Semideciduous Seasonal Forest (SSF), in which five individuals were selected and samples of leaves, wood and soil were selected. To verify differences in the functional traits between areas, we used Analysis of Variance, and Analysis of Canonical Correspondence to group the functional traits and edaphic variables. Foliar Area (FF), Foliar Area (FA), Specific Leave Area (SLA), Foliar Dry matter content (FDMT), Dry Matter per leaf unit (MFA) among individuals from the environment of Caatinga and FES, and among the habitats of Caatinga, with the exception of the CMSF, which did not differ. Species presented high density of wood in all environments. Conservative traits were observed in habitats and Caatinga and acquisitive in FES. FES soils were acidic and nutrient poor and those of Caatinga, close to neutrality and fertile. It is noted by the high intraspecific variation in foliar traits, a considerable niche amplitude, with adaptability to the prevailing abiotic conditions of the environment. Such levels of phenotypic variation may contribute to the persistence of *M. rigida* in the face of global climate change.

Keywords: Intraspecific variation. Leaf traits. Edaphic variables

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AESA. **Agência Executiva de Gestão das Águas do Estado da Paraíba.** Disponível em:<<http://www.aesa.pb.gov.br>>, acesso em: 11/05/2018
- AGRA, M. F.; FREITAS, P. F.; BARBOSA-FILHO, J. M. 2007. Synopsis of the plants known as medicinal and poisonous in Northeast of Brazil. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, 17: 114-40.
- ALMEIDA, C. F. C. B. R. et al. 2005. Life strategy and chemical composition as predictors of the selection of medicinal plants from the caatinga (Northeast Brazil). **Journal of the Ethnopharmacology**, 62: 127-42.
- ALMEIDA, G. R. 2018. **Diversidade Funcional de comunidades de plantas em gradientes de altitude em ecossistema semiárido brasileiro.** Dissertação (Mestrado em pós-graduação em Ecologia e Conservação) – Universidade Estadual da Paraíba, 65p.
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. M.; SPAROVEK, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, 22: 711-728.
- AMORIM, I. L.; SAMPAIO, E. V. S. B.; ARAUJO, E. L. 2005. Flora e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea de uma área de caatinga do Seridó, RN, Brasil. **Revista Acta Botânica Brasílica**, São Paulo, 19: 615-623.
- ANDRADE, L. A. **Classificação ecológica do Estado da Paraíba.** Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, 1995.
- ANDRADE, M. V. M.; ANDRADE, A. P.; SILVA, D. S.; BRUNO, R. L. A.; GUEDES, D. S. 2009. Levantamento florístico e estrutura fitossociológica do estrato herbáceo e subarbustivo em áreas de Caatinga no Cariri paraibano. **Revista Caatinga**, 22: 229-237
- AUGER, S.; SHIPLEY, B. 2012. Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. **Journal of Vegetation Science**, 24: 419.
- BARBOSA, R. I.; FERREIRA, C. A. C. 2004. Densidade básica da madeira de um ecossistema de campina em Roraima, Amazônia brasileira. **Acta Amazonica**, 34: 587-591.
- BODEGOM, P. M. V.; WITTE, J. M.; WRIGHT, I. J.; REICH, P. B.; AERTS, R. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. **Global ecology and biogeography**, 18: 137–149.
- BUENO, M. L.; NEVES, D. R. M.; SOUZA, A. F.; OLIVEIRA JÚNIOR, E.; DAMASCENO JÚNIOR, G. A. D.; PONTARA, V.; LAURA, V. A.; RATTER, J. A. 2013. Influence of edafic factors on the floristic composition of na área of cerradão in the Brazilian central-west. **Acta Botanica Brasílica**, 27: 445-455.
- BULLOCK, S. H.; MOONEY, H. A.; MEDINA, E. **Seasonally dry tropical forests.** Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- CARRICONDE, C. 2004. Bom nome, *Maytenus rigidula* Mart. **De volta às raízes**, 19: 1-2.

- CHAVE, J. et al. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. **Ecological applications**, 16: 2356-2367.
- CHAVE, J. et al. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, 12: 351-366.
- CHAVE, J.; COOMES, D.; JANSEN, S.; LEWIS, S. L.; SWENSON, N. G.; ZANNE, A. E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, 12: 351-366.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A.; GASTON, K. J.; PETCHEY, O. L., 2012. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: moving from species to individuals. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 14:205–216.
- CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P. B.; STEEGE, H. T.; MORGAN, H. D.; VANDERHEIJDEN, M. G. A.; PAUSAS, J. G.; POORTER, H. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian journal of Botany**, 51: 335-380.
- DEXTER, K. G.; PENNINGTON, R. T.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; BUENO, M. L.; MIRANDA, P. L. S.; NEVES, D. M. 2018. Inserting Tropical Dry Forests Into the Discussion on Biome Transitions in the Tropics. **Frontiers in Ecology and Evolution**, 6:104.
- DIAS, K.S. et al. 2007. Antinociceptive activity of *Maytenus rigida* stem bark. **Fitoterapia**, 78: 7-8.
- DÍAZ, S. et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. **Journal of vegetation science**, 5: 295-304.
- DÍAZ, S. et al. 2016. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, 529: 167-171.
- EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de solos. **Sistema brasileiro de classificação de solos (SiBCS)**. Embrapa solos. Rio de Janeiro. 3^a ed. 2013.
- ESTEVAM, C. S. **Estudo fitoquímico biomonitorado da entrecasca de *Maytenus rigida* Mart. (Celastraceae)**. 189p. Tese (Doutorado - Área de concentração em Química) - Departamento de Química, Universidade Federal de Alagoas, Maceió, 2016.
- FAJARDO, A.; PIPER F. I. 2011. Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. **New Phytologist**, 189: 259–271.
- Flora do Brasil 2020 em construção.** Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 25 Mar. 2018.
- FONSECA, C. R; OVERTON, J. M.; COLLINS, B.; WESTOBY, M. 2000. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. **Journal Ecology**. 88: 964–77.
- GONÇALVES, J. L.; DEMATTÉ, J. L. I.; COUTO, H. T. Z. 1990. Relações entre a produtividade de sítios florestais de *Eucalyptus grandis* e *Eucalyptus saligna* com as propriedades de alguns solos de textura arenosa e média no Estado de São Paulo. **IP&EF, Piracicaba**, (43/44): 24-39

- GOTSCH, S. G.; POWERS, J. S.; LERDAU, M. T. 2010. Leaf traits and water relations of 12 evergreen species in Costa Rican wet and dry forests: patterns of intra-specific variation across forests and seasons. **Plant Ecology**: 11:133–146.
- GOULART, M. F.; LOVATO, M. B.; VASCONCELLOS BARROS F. et al. 2011. Which extent is plasticity to light involved in the ecotypic differentiation of a tree species from Savanna and Forest? **Biotropica**, 43:695–703.
- GOURLET- FLEURY, S. et al. 2011. Environmental filtering of dense- wooded species controls above- ground biomass stored in African moist forests. **Journal of Ecology**, 99: 981-990.
- GRASSEIN, F.; TILL-BOTTRAUD, I.; LAVOREL, S. 2010. Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. **Annals of Botany**, 106: 637–645.
- HACKE, U. G. et al. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, 126: 457–461.
- HACKE, Uwe (Ed.). **Functional and ecological xylem anatomy**. Springer, 2015.
- HIETZ, P. et al. 2017. Wood traits related to size and life history of trees in a Panamanian rainforest. **New Phytologist**, 213: 170-180.
- HOFFMANN, W. A.; FRANCO, A. C.; MOREIRA, M. Z.; HARIDASAN, M. 2005. Specific leaf área explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology**, 19: 932–940.
- HOFFMANN, W. A.; GEIGER, E. L.; GOTSCH, S. G.; ROSSATTO, D. R.; SILVA, L. C. R.; LAU, O. L.; HARIDASAN, M.; FRANCO, A. C. 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. **Ecology Letters**, 15, 759–768.
- IBGE – INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIAE ESTATÍSTICA. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 271 p., 2012.
- JAGER, M. M.; RICHARDSON, S. J.; P. J.; BELLINGHAM, M.; CLEARWATER, J.; LAUGHLIN, D. C. 2015. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. **Journal of Ecology**, 103: 374–385.
- JIANG, Y. et al. 2015. Associations between plant composition/diversity and the abiotic environment across six vegetation types in a biodiversity hotspot of Hainan Island, China. **Plant and soil**, 403: 21-35.
- JUNG, V.; ALBERT, C. H.; VIOILLE, C.; KUNSTLER, G.; LOUCOUGARAY G., et al. 2014. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. **Journal of Ecology**, 102: 45–53.
- LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.; PONS, T. L. **Plant physiological Ecology**. 2 ed^a. 605p. 2008.

- LAVOREL, S.; DIAZ, S.; CORNELISSEN, J. H. C.; GARNIER, E. HARRISON, S. P.; MCINTYRE, S.; PAUSAS, PÉREZ-HARGUINDEUI, J. N.; ROUMET, C.; URCELAY, C. **Plant functional types: Are We Getting Any Closer to the Holy Gray?** In: CANADELL, J. G.; PATAKI, D.; PITELKA, L. (Eds.). *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. The IGBP Series, Springer – Verlag, Berlin Heidelberg, p.149-164, 2007.
- LÁZARO-NOGAL, A.; MATESANZ, S.; GODOY, A. et al. 2015. Environmental heterogeneity leads to higher plasticity in dry-edge populations of a semi-arid Chilean shrub: insights into climate change responses. **Journal of Ecology**, 103: 338–350.
- LEMOS-FILHO, J. P.; GOULART, M. F.; LOVATO, M. B. 2008. Populational approach in ecophysiological studies: the case of *Plathymenia reticulata*, a tree from Cerrado and Atlantic Forest. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, 20:205–216.
- LIMA, A. L. A.; SAMPAIO, E. V. D. S. B.; DE CASTRO, C. C.; RODAL, M. J. N.; ANTONINO, A. C. D.; DE MELO, A. L. 2012. Do the phenology and functional stem attributes of woody species allow for the identification of functional groups in the semiarid region of Brazil? **Trees**, 26: 1605-1616.
- LOPES, S. F.; RAMOS, M. B.; ALMEIDA, G. R. 2017. The Role of Mountains as Refugia for Biodiversity in Brazilian Caatinga: Conservationist Implications. **Tropical Conservation Science**, 10: 1–12.
- LOURENÇO, C. E. L.; BARBOSA, M. R. V. 2003. Flora da fazenda Ipuarana, Lagoa Seca, Paraíba (guia de campo). **Revista Nordestina de Biologia**, 17: 23-58.
- MARACAHIPES, L.; CARLUCCI, M. B.; LENZA, E.; MARIMON, B. S.; JR, B. H. M.; GUIMARÃES, F. A. G.; CIANCIARUSO, M. V. 2018. How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 34: 17–25.
- MITCHELL, R. M.; BAKKER, J. D. 2013. Quantifying and comparing intraspecific functional trait variability: a case study with *Hypochaeris radicata*. **Functional Ecology**, 28: 258–269.
- MITCHELL, R. M.; BAKKER, J. D. 2014. Intraspecific trait variation driven by plasticity and ontogeny in *Hypochaeris radicata*. **Plos one**, 9: 258-269.
- MORO, M. F.; LUGHADHA, E. N.; ARAÚJO, F. S.; MARTINS, F. R. A. 2016. Phytoogeographical Metaanalysis of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil. **The Botanical Review**: 82: 91–148.
- NIINEMETS, U. 2001 Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. **Ecology**, 82: 453–469.
- NOVAIS, R. F.; BARROS, N. F.; NEVES, J. C. L. **Nutrição do Eucalipto**. In: BARROS, N. F.; NOVAIS, R. F., eds. *Relação Solo-Eucalipto*. Viçosa. Universidade Federal de Viçosa, p. 25-98, 1990.
- OLIVEIRA, A. F. M.; SALATINO, A. 2000. Major constituents of the epicuticular waxes of species from the caatinga and Cerrado. **Zeitschrift für Naturforschung**, 55: 688-692.

- OLIVEIRA-FILHO, A.T. 1994. Estudos ecológicos da vegetação como subsídios para programas de revegetação com espécies nativas: uma proposta metodológica. **Cerne**, 1: 64-72.
- ORDOÑEZ, J. C.; BODEGOM, P. M. V.; J. M. WITTE; WRIGHT, I. J.; REICH, P. B.; AERTS, R. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. **Global Ecology and Biogeography**, (Global Ecol. Biogeogr.), 18: 137–149.
- PAKEMAN, R. J. 2013. Intra-Specific Leaf Trait Variation: Management and Fertility Matter More than the Climate at Continental Scales. **Folia Geobotanica**, 48: 355–371.
- PEEL, M. C.; FINLAYSON, B. L.; MCMAHON, T. A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences Discussions**, 4: 439-473.
- PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: Perspectives from seasonally dry tropical forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 40: 37–457.
- PENNINGTON, R. T.; LEHMANN, C. E. R.; ROWLAND, L. M. 2018. Tropical savannas and dry forests. **Current Biology**, 28: R541–R545.
- PENNINGTON, R. T.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, 27: 261–273.
- PENNINGTON, R. T.; RATTER, J. A. (Ed.). **Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography, and conservation**. CRC Press, 2006.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. 2013. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, 61: 167-234.
- PESCADOR, D. S.; BELLO, F.; VALLADARES, F.; ESCUDERO, A. 2015. Plant Trait Variation along the Altitudinal Gradient in Mediterranean high Mountain Grasslands: Controlling the Species Turnover Effect. **PLOS ONE**, 10:1-16.
- PINTO, A. S. **Influência de fatores edáficos na composição e estrutura de uma floresta seca no nordeste brasileiro**. Dissertação de Mestrado apresentado ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba, 2018.
- POORTER, L. et al. 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New phytologist**, 185: 481-492.
- POORTER, L.; BONGERS, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology**, 87: 1733-1743.
- POORTER, L.; BONGERS, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology**, 87: 1733-1743.
- POREMBSKI, S. 2007. Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, 30: 579- 586.

- POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. 2000. Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants. **Plant Ecology**, 51: 19-28.
- RAMOS, M. B. **Influência dos fatores edáficos e estrutura da comunidade arbustivo-arbórea ao longo de um gradiente altitudinal no semiárido brasileiro**. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual da Paraíba, 67p., 2015.
- REICH, P. B. 2014. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, 102: 275-301.
- REICH, P. B.; WRIGHT, I. J.; CAVENDER-BARES, J.; CRAINE, J. M.; OLEKSYN, J.; WESTOBY, M.; WALTERS, M. B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, 164: 143-164.
- RIBEIRO, E. M. S.; ARROYO- RODRÍGUEZ, V.; SANTOS, B. A.; TABARELLI, M.; LEAL, I. R. 2015. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of applied Ecology**, 52: 611-620.
- ROCHA, C. S.; PIMENTEL, R. M. M.; RANDAU, K. P.; XAVIER, H. S. 2004. Morfoanatomia de Folhas de *Maytenus rigida* Mart. (Celastraceae); uma Espécie Utilizada Como Medicinal no Nordeste do Brasil. *Acta Farmacéutica Bonaerense*, 23: 472-6.
- RODAL, M. J. M.; BARBOSA, M. R. V.; THOMAS, W. W. 2008. Do the seasonal forests in northeastern Brazil represent a single floristic unit? **Brasilian Journal of Biology**, São Paulo, 68: 467-475.
- RODRIGUES, P. M. S.; MARTINS, S. V.; NERI, A. V.; NUNES, R. F.; MAGNAGO, F. S. 2013. Riqueza e estrutura do componente arbóreo e características edáficas de um gradiente de floresta ciliar em Minas Gerais, Brasil. **Revista Árvore**, 37: 1011-1023.
- RONQUIM, C. C. **Conceitos de fertilidade do solo e manejo adequado para as regiões tropicais**. Campinas: Embrapa Monitoramento por Satélite. 26 p., 2010.
- SALAZAR, P. C.; NAVARRO-CERRILLO, R. M.; CRUZ, G.; VILLAR, R. 2018. Intraspecific leaf functional trait variability of eight *Prosopis pallida* tree populations along a climatic gradient of the dry forests of northern Peru. **Journal of Arid Environments**, 152: 12–20.
- SAMPAIO, E. V. S. B. Caracterização do bioma Caatinga. In: GARIGLIO, M. A.; SAMPAIO, E. V. S. B.; CESTARIO, L. A.; KAGEYAMA, P. Y. (Eds.). **Uso sustentável e Conservação dos recursos florestais da Caatinga**. Serviço Florestal Brasileiro, Brasília, p. 27-48, 2010.
- SANDE, M. T. et al. 2017 Abiotic and biotic drivers of biomass change in a Neotropical forest. **Journal of Ecology**.
- SARMENTO, C. D.; FRANCA, M. G. C. 2018. **Neotropical Forests from their Emergence to the Future Scenario of Climatic Changes**. Vegetação Allan Sebata, IntechOpen, Disponível em: <https://www.intechopen.com/books/vegetation/neotropical-forests-from-their-emergence-to-the-future-scenario-of-climatic-changes>. Acesso em: 18 de outubro de 2018.

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

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

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

SWENSON, N. G. The functional ecology and diversity of tropical tree assemblages through space and time: from local to regional and from traits to transcriptomes. **ISRN Forestry**, 2012.

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

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

WESTOBY, M.; FALSTER, D. S.; MOLES, A.T.; VESK, P. A.; WRIGH, I. J. 2002. Plant ecological strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species, **Revisão Anual de Ecologia, Evolução e Sistemática**, 33:125–59.

WHITE, P. J. **Ion uptake mechanisms of individual cells and roots: short-distance transport.** In: Marschner, P. (Ed.), Mineral Nutrition of Higher Plants Elsevier, London, p. 7-47., 2012.

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

WOLFE, B.T.; KURSAR, T. A. 2015. Diverse patterns of stored water use among saplings in seasonally dry tropical forests. **Oecologia**, 179: 925-936.

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

