RENAN PARMIGIANI

**DIVERSIDADE FUNCIONAL AO LONGO DE UM GRADIENTE DE ESTRESSE:
UM ESTUDO DE CASO NA RESTINGA**

FUNCTIONAL DIVERSITY ALONG A STRESS GRADIENT:
A CASE STUDY IN SAND COASTAL VEGETATION

SÃO PAULO
2018

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**DIVERSIDADE FUNCIONAL AO LONGO DE UM GRADIENTE DE ESTRESSE:
UM ESTUDO DE CASO NA RESTINGA**

FUNCTIONAL DIVERSITY ALONG A STRESS GRADIENT:
A CASE STUDY IN SAND COASTAL VEGETATION

RENAN PARMIGIANI

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo
para a obtenção de Título de Mestre em
Ciências, na área de Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Alexandre Adalardo
de Oliveira
Coorientadora: Dra. Sara Ribeiro Mortara

SÃO PAULO
2018

Ficha Catalográfica

Parmigiani, Renan

DIVERSIDADE FUNCIONAL AO LONGO DE UM
GRADIENTE DE ESTRESSE: UM ESTUDO DE CASO NA
RESTINGA

48 páginas.

Dissertação (mestrado) – Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo.
Departamento de ecologia

1. Ecologia funcional 2. Atributo funcional 3.
Hipótese do Gradiente de Estresse 4. Competição 5.
Filtro ambiental

Comissão julgadora

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr.
(Presidente da banca)

Dedico este trabalho a todos que sentem na
natureza um pouco da essência humana.

“Mestre não é quem sempre ensina,
mas quem de repente aprende.”

(João Guimarães Rosa)

AGRADECIMENTOS

Travessia, como pode uma única palavra dizer tudo? Pois ela não define colocando fim as coisas, nem tampouco se preocupa com o começo, mas com o simples acontecer. Começo meus agradecimentos dessa forma, pois antes de ser grato a qualquer pessoa devemos ser grato ao simples acontecer das coisas.

Sou grato à minha família não só pelo incentivo material, emocional e motivacional, mas também por ter me ajudado a ser a pessoa que sou hoje. Destaco a maturidade, persistência, organização e ternura que adquiri na minha relação com Ana, Thiérri, Sérgio e Luiza.

Agradeço ao trio little birds, Carina, Wilson com quem morei esses últimos anos, e a oportunidade de poder conviver com a lara, que me encantou com seus sorrisos e composições. Agradeço a todas as pessoas com quem pude conviver na vila onde morei e a alguns amigos, amigas e companheiras que trouxe de outras jornadas e que me ajudaram muito durante essa minha travessia no mestrado: Anneli, Gabriel Sto, Éric, Jorge Galo, Deborah Gallo, Larissa, Fábio, Camila Piê, Bianca, Pedro, Cyro, Ivan e Jade.

Sou muito grato ao meu orientador Alexandre por ter me recebido no LabTrop e ter me indicado esse caminho para eu conhecer um pouco mais sobre as plantas, e a minha coorientadora Sara por ter me dado toques tão fundamentais para que esse trabalho se realizasse. Sinto-me muito grato por todo o corpo docente que ajudou na minha formação, em especial à Adriana e ao Paulo Inácio com quem tive mais convívio e momentos de inspiração.

Sinto-me muito privilegiado em ter passado aqueles dias incríveis no TajMahal (versão 2016) onde pude conhecer muitos colegas acadêmicos com quem pude conviver ao longo dos meus estudos na ecologia. A todos os LabTrooper's (Juliana Vendrami, Luísa, Mali, Luanne, Camila, Letícia, Tom, Renan del Bel, Bárbara, Juliana Figueiredo, Larissa, Marcelo, Juliano, Kiss...), colegas de departamento (Isabella, Adrian, Kiwi, Melina...) e ao grupo do café existencial, muito obrigado pela companhia.

Na execução do meu trabalho sou muito grato ao Bruno Rosado e Renato Lima por me acompanhar no comitê, ao Gabriel Colleta pelas identificações das plantas e à Leda pelo toques metodológicos. Sou imensamente grato a toda equipe do PEIC, e especialmente a Amanda, por me ajudar nas viagens e logísticas e aos meus auxiliares de campo João, Beto, Danilo e Manolo. Sinto-me muito honrado de ter passado a minha experiência de campo junto a comunidade do Marujá onde fui muito bem recebido, e a oportunidade de ter conhecido os moradores da Enseada da Baleia, a todos Caiçaras manifesto minha profunda admiração por sua cultura.

Agradeço a todos os trabalhadores e trabalhadoras da CAPES, USP e IB por terem proporcionado toda a estrutura para que eu pudesse estudar. Em especial a todos e todas trabalhadores e trabalhadoras dos bandejões, secretarias (Vera, Shirlene, Cláudio), portarias (Dedé, José, Jesus, Rose...), bibliotecas, laboratórios (Raimunda, Lenilda, Nathália, Maurício) e funcionárias de serviços gerais que mantêm essas instituições funcionando.

A todos vocês, e mais algumas dúzias de pessoas... OBRIGACIAS.

ÍNDICE

RESUMO.....	09
ABSTRACT.....	10
1. NTRODUÇÃO.....	11
1.1 Processos estruturando comunidades.....	11
1.2 Abordagem funcional em ecologia.....	13
1.3 Objetivo.....	15
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	17
2.1. Área de estudo.....	17
2.2. Coleta de Dados.....	17
2.2.1. Caracterização da comunidade.....	17
2.2.2. Caracterização das espécies.....	19
2.2.3. Caracterização do ambiente.....	19
2.3. Análise dos dados.....	20
2.3.1. Quantificando o padrão de diversidade funcional.....	20
2.3.2. Quantificando os processos de filtro e competição.....	20
2.3.3. Construindo modelos para explicar os padrões observados.....	22
3. RESULTADOS.....	24
3.1. Competitividade.....	24
3.2. Descrição do gradiente de estresse.....	24
3.3. Modelos de diversidade funcional.....	28
4. DISCUSSÃO.....	32
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	37
6. MATERIAL SUPLEMENTAR.....	42

RESUMO

Entender os processos que definem a montagem de comunidades é uma das questões centrais na ecologia. A influência de processos como o filtro ambiental e a competição pode ser observada na diversidade funcional das comunidades vegetais. A competição, através da exclusão competitiva, limita a similaridade de estratégias presentes na comunidade. O filtro ambiental, por outro lado, restringe as espécies que estão aptas a se estabelecer no local, diminuindo a diversidade funcional. É razoável pressupor que a influência desses processos varia em gradientes ambientais, onde o filtro ambiental exercerá maior influência em locais mais estressantes, e a competição, em locais menos estressantes. O objetivo deste trabalho é compreender a influência do filtro ambiental e da competição na diversidade funcional numa comunidade vegetal em um gradiente de estresse. Esperamos uma relação inversa entre diversidade funcional e estresse. O gradiente de estresse estudado ocorre na restinga do Parque Estadual da Ilha do Cardoso (Cananéia – SP). Amostramos 41 parcelas, com 104 espécies de plantas vasculares. Focamos a diversidade funcional em três dimensões: forma de vida, área foliar e atributos associados ao espectro de economia foliar (LES). Representamos o filtro ambiental utilizando variáveis edáficas associadas às restrições na restinga. Utilizamos a classificação de estratégias de Grime (CSR) para extrair o componente associado à competitividade de cada espécie, e a partir dela calculamos a média ponderada de cada parcela (CWM), para representar a competição. Construímos modelos lineares mistos (LMM) representando diferentes hipóteses relativas à diversidade funcional e selecionamos os melhores modelos pelo critério de Akaike (AIC). Avaliamos a diversidade funcional através das métricas: riqueza funcional (FRic), dispersão funcional (FDis) e CWM, que foram incluídas separadamente como respostas nos modelos. Na seleção de modelos o CWM de cada atributo, FRic das formas de vida e FRic para todos os atributos foram preditos pelo filtro ambiental. O FRic do LES, FRic da área foliar e todas FDis tiveram como modelo mais plausível o nulo, descartando a influência da competição e do filtro ambiental nesses componentes da diversidade funcional. A concentração em determinadas estratégias ao longo do gradiente explica a ausência de diferença na dispersão funcional. Inferimos que o filtro ambiental restringe certas estratégias, diminuindo a riqueza funcional ou deslocando o espaço funcional das comunidades. A ausência da competição afetando a diversidade funcional sugere que a limitação de similaridade exerce pouca influência na comunidade estudada, ou que a consequência da limitação de similaridade é compensada por outros processos.

Palavras chave: ecologia funcional, atributo funcional, hipótese do gradiente de estresse, competição, filtro ambiental.

ABSTRACT

Understanding processes underlying community assembly is one of the main questions in community ecology. The influence of processes such as environmental filtering and competition can be observed in patterns of functional diversity patterns in plant communities. Competition, through competitive exclusion, limits similarities in ecological strategies in a given community. Environmental filtering, on the other hand, constrains the species that can be established in a given community, restricting the functional diversity. One can reasonably predict that the influence of such processes changes across environmental gradients, where the environmental filtering will exert more influence in more stressful environments, whereas competition will exert more influence in less stressful places. This study aimed to understand the influence of environmental filtering and competition on functional diversity in a plant community across a stress gradient. We expected an inverse relationship between functional diversity and stress. The stress gradient studied occurs in the restinga of the Cardoso Island State Park (Cananeia, SP). We sampled 41 sites, in which we found 104 species of vascular plants. We measured three traits: life form, leaf area and leaf economic spectrum (LES). We represented the environmental filter using edaphic variables that represent restinga environmental restrictions. We used Grime's strategies classification (CSR), to extract the component related to competitiveness of each species, and therefore, calculated the competition community weighted mean (CWM) of each plot as proxy of competition. We built linear mixed models (LMM) to represent different hypothesis related to functional diversity and selected the best models by Akaike Criterion (AIC). We evaluated functional diversity through three response variables in the models: functional richness (FRic), functional dispersion (FDis) and CWM. In the model selection of CWM for each trait, FRic for life form and FRic for all traits were predicted by the environmental filtering. The FRic of LES, FRic of leaf area and all models of FDis had the null model as the most plausible, discarding the influence of competition and environmental filter in functional diversity. The fact that there is a concentration of abundance around certain strategies explains why there is no difference in functional dispersion. We infer that environmental filter restricts some strategies, reducing functional richness or displacing functional space of the communities. The absence of competition affecting functional diversity suggests that limiting similarity exerts little influence on community assembly in the studied gradient, or that the consequences of similarity limitation is compensated by other process.

Keywords: functional ecology, trait, stress gradient hypothesis, competition, environmental filtering.

1. INTRODUÇÃO

1.1 Processos estruturando comunidades

Diversas são as perguntas que motivam ecólogos ao estudar comunidades biológicas, no entanto, elas permeiam uma questão central: por que encontramos determinado conjunto de espécies numa dada comunidade? Essa questão levou ao desenvolvimento de todo um arcabouço teórico que busca entender os processos associados à montagem de comunidades, nos permitindo entender como se dá a estruturação das comunidades a partir de um *pool* regional de espécies (Weiher e Keddy, 1999). Vellend (2010), estabelecendo um paralelo com os principais processos em genética de populações (os “*big four*”), e propôs que existem quatro grupos de processos de alto nível que regem a montagem de comunidades: seleção, deriva, dispersão e especiação. A seleção está relacionada aos processos associados ao nicho das espécies, já a deriva está associada aos eventos estocásticos que regem as dinâmicas das populações que existem dentro de uma comunidade. Esses dois processos de alto nível estão no centro do intenso debate que existe na literatura sobre a montagem de comunidades, que pauta a importância relativa de processos determinísticos e estocásticos na determinação das comunidades locais. Devido às dificuldades encontradas pelas espécies em alcançar locais favoráveis ao seu estabelecimento, a dispersão é outro processo de alto nível destacado por Vellend (2010) como relevante na estruturação das comunidades. O quarto processo de alto nível descrito por Vellend (2010) é a especiação, relacionando a evolução de linhagens e processos biogeográficos à ecologia de comunidades.

Durante muito tempo, ecólogos pautaram a discussão da montagem de comunidades alicerçada, sobretudo nos processos relacionados à seleção. Esse foco está muito atrelado à conceituação de nicho (Chase e Leibold, 2003). A principal contribuição no conceito de nicho foi dada por Hutchinson (1957) que, além de criar um modelo no qual é possível tratar o nicho de uma forma mensurável, propôs a ideia de nicho fundamental e realizado. O nicho fundamental é definido como o conjunto de condições abióticas que garante a manutenção de uma espécie em determinado local, excluindo os efeitos das interações bióticas. O nicho realizado, por sua vez, é o espaço real do nicho de uma espécie presente numa comunidade e interagindo com um conjunto de espécies localmente (Hutchinson, 1957). Dessa forma, a teoria de nicho criou um modelo conceitual que permitiu abordar a montagem das comunidades analisando a influência de fatores bióticos e abióticos dentro de um mesmo arcabouço teórico (Chase e Leibold, 2003).

Existem diversos processos que selecionam as espécies em função do nicho ocupado pelas mesmas, esses processos podem estar relacionados a fatores abióticos ou

bióticos (Tilman, 1997; Lortie *et al.*, 2004^a). Dentre os fatores abióticos, o filtro ambiental é o conjunto de limitações abióticas que determina quais espécies conseguem se estabelecer em um determinado local (Kraft *et al.*, 2015). Dessa forma, o filtro ambiental impõe uma série de restrições que impossibilitam o estabelecimento de algumas espécies na comunidade, selecionando apenas determinadas espécies ou estratégias (Keddy, 1992^a). Já os fatores bióticos consistem em interações positivas e negativas entre as espécies (Brooker e Callaghan, 1998). As interações positivas, como a facilitação, possibilitam a colonização e estabelecimento de espécies em locais onde há uma grande pressão do filtro ambiental, expandindo o nicho realizado da espécie (Bruno *et al.*, 2003). Já a competição, uma interação negativa, ocorre quando há grande sobreposição de nicho entre espécies, ou seja, espécies com estratégias muito similares disputam os mesmos recursos podendo levar à exclusão competitiva de uma delas da comunidade (Gause, 1934). Logo, é possível deduzir que existe um limite de quanto os nichos de duas espécies podem se sobrepor para haver coexistência. Baseados nessa ideia é que MacArthur e Levins (1967) desenvolveram o conceito de limitação de similaridade, o qual define que a competição tende a aumentar a diferença das estratégias ecológicas entre as espécies que coexistem em uma comunidade local. Dessa forma, os diferentes processos que mediam a montagem de uma comunidade têm diferentes consequências na diversidade de estratégias das espécies. Se por um lado o filtro ambiental relacionado a uma maior severidade ambiental causa uma convergência de estratégias, por outro lado a competição, via limitação de similaridade, gera maior divergência de estratégias entre espécies coexistindo (Webb *et al.*, 2002).

Uma forma de verificar empiricamente como processos como filtro ambiental e a competição atuam na estruturação da comunidade é analisando gradientes ambientais. Ao longo de gradientes ambientais espera-se que a importância relativa dos processos associados à montagem da comunidade varie no espaço, como ocorre em gradientes de estresse ambiental (Keddy, 2007; Brooker *et al.*, 2005). Definindo o estresse nas comunidades como fatores abióticos que limitam o acúmulo de biomassa¹ pelos indivíduos (Grime, 1977; Keddy, 2007), é possível deduzir que, locais mais estressantes apresentam maior efeito do filtro ambiental na montagem da comunidade (Kraft *et al.*, 2015). A variação

1 Há uma discussão da aplicabilidade do termo estresse dentro do contexto da ecologia de comunidades, pois esse termo muito utilizado na fisiologia ou agricultura dá a ideia de uma limitação de recursos que diminui o acúmulo de biomassa. Dentro de um contexto diverso como são as comunidades biológicas, há uma variedade de espécies que têm nas suas histórias evolutivas uma série de adaptações que as fizeram conseguir se desenvolver em locais como essa limitação de recursos (Körner, 2003). No entanto, é possível pensar em ambientes que colocam restrições para a comunidade como um todo, de modo que esse ambiente apresente uma menor quantidade de biomassa acumulada quando comparado com locais com outras condições ambientais (Grime, 1977). Além do mais, é discutível afirmar que a história evolutiva de uma espécie fez com que ela se adaptasse às condições estressantes e não tivesse um menor acúmulo de biomassa com o estresse. O que se vê em alguns trabalhos empíricos é que muitas plantas quando tiradas dos locais onde ocorrem e levadas para regiões com menor estresse apresentam um melhor desempenho, o que pode indicar que sua ausência neste local se dá pela competição com outras espécies (Lortie *et al.*, 2004^b).

do estresse em gradientes ambientais gera também um balanço de interações bióticas, com a competição prevalecendo em locais menos estressantes e a facilitação, em locais mais estressantes, padrão estabelecido pela chamada hipótese do gradiente de estresse (SGH, do inglês *Stress Gradient Hypothesis*; Bertness e Callaway, 1994). Refinamentos da SGH propõem que existe um colapso da facilitação nas regiões mais estressantes do gradiente, de modo que a facilitação seria mais importante em locais onde o estresse é alto, mas não extremo (Michalet *et al.*, 2006; Brooker *et al.*, 2008). Dessa forma, ao longo do gradiente de estresse haverá um maior efeito do filtro ambiental na região com maior severidade ambiental e, em locais menos estressantes haverá a preponderância da competição como fator estruturador da comunidade. A mudança na importância de quais processos, bióticos e abióticos, estruturam as comunidades tem implicações tanto na ocorrência e abundância das espécies como também no padrão de diversidade de estratégias das espécies. Uma das maneiras de entender padrões das estratégias das espécies em comunidades - ou das funções das espécies no ambiente - é utilizando a abordagem da ecologia funcional (McGill *et al.*, 2006).

1.2 Abordagem funcional em ecologia

A ecologia funcional tem como objetivo entender a ocorrência e abundância das espécies a partir de suas estratégias ecológicas. Por meio das estratégias é possível estabelecer o grau de similaridade entre as espécies e conectar a estratégia com a maneira como as espécies interagem com o meio biótico e abiótico (Keddy, 1992^a). Dessa forma, a ecologia funcional permite inferir processos a partir dos padrões funcionais das comunidades. Outra vantagem de analisar as estratégias das espécies é o poder de generalização que ganhamos em associar as pressões ambientais às estratégias dominantes no sistema. Portanto, é possível relacionar os processos aos padrões, independente das espécies estudadas (Keddy, 1992^b; McGill *et al.*, 2006). É importante destacar que as inferências e as generalizações da abordagem funcional estão relacionadas principalmente ao processo de seleção (Violle e Jiang, 2009), como proposto por Vellend (2010).

Uma forma de acessar as estratégias das espécies é por meio de seus atributos funcionais, que são as características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas encontradas no nível dos indivíduos e que estão associadas à sua interação com o meio abiótico e biótico (Violle *et al.*, 2007). Uma vez que os atributos medidos dão a noção das estratégias das espécies, podemos entender que a medição dos atributos é uma forma de se quantificar o nicho das espécies (Violle e Jiang, 2009). Dado que a estratégia das espécies é a síntese de um conjunto de atributos que interagem, é preciso estabelecer a importância relativa dos atributos na construção das estratégias (Westoby *et al.*, 2002). Rosado e

colaboradores (2013) propõem que os atributos escolhidos devem estar acoplados aos processos fisiológicos que são afetados pela variável ecológica de interesse, dando um respaldo ecofisiológico para a abordagem funcional. A abordagem da ecologia funcional não é recente, pois a análise de comunidade vegetais a partir das características das espécies é algo presente desde os trabalhos descritivos dos historiadores naturais do século XVIII (Keddy, 2007). Um dos primeiros sistemas que buscou classificar as espécies em grupos funcionais para entender a estruturação das comunidades vegetais foi a classificação de espectro de vida de Raunkiaer (1934). Raunkiaer (1934) parte da premissa de que as gemas apicais foliares são uma das partes mais sensíveis das plantas às condições adversas, sendo assim, deduz que a exposição dessas estruturas ao ambiente nos períodos mais desfavoráveis do ano define diferentes estratégias de lidar com as pressões do meio. Dessa forma, Raunkiaer (1934) estabeleceu uma classificação das comunidades associando o espectro de formas de vida com o clima. Embora Raunkiaer (1934) tenha conseguido generalizar essa classificação para diferentes biomas no mundo com grande sucesso, as categorias propostas têm um forte viés para as formas de vida encontradas na Europa, surgindo posteriormente novas categorias contemplando formas de vida associadas a ambientes tropicais (Mera *et al.*, 1999).

Grime (1977), por sua vez, propôs que existem diferentes estratégias ecológicas baseadas nas restrições que as plantas encontram para o acúmulo de biomassa. A restrição para o acúmulo de biomassa pode se dar pela severidade das condições ambientais, que limita a produção fotossintética das plantas, ou pelo distúrbio, que ocorre quando a planta perde parte de suas estruturas, pela ação de herbívoros, fogo, vento, entre outras adversidades. Em locais onde o estresse e distúrbio atuam de forma branda, a comunidade tende a acumular mais biomassa e se desenvolver estruturalmente, de modo que os indivíduos começam a limitar os recursos uns dos outros. Nessas condições de menor severidade ambiental, a competição ganha importância na estruturação da comunidade. A partir dessas pressões seletivas, Grime (1977) propôs um contínuo de estratégias baseadas na demanda de lidar com as restrições, classificando as plantas em componentes relacionados às capacidades competitiva (C), tolerância ao estresse (S) e ruderalidade ou tolerância a distúrbios (R). A proposta do contínuo de estratégias ao longo dos eixos CSR impulsionou um amplo debate de quais atributos funcionais usar para classificar as plantas (Hodgson *et al.*, 1999) nesse espaço de estratégias ecológicas, definido como o triângulo de Grime. Recentemente, Pierce e colaboradores (2013; 2017) propuseram um modelo utilizando o espaço funcional de 14 atributos de 678 espécies vegetais que permite a predição da classificação de espécies no espaço CSR a partir de apenas três medidas de folha. Esse modelo tem se mostrado eficiente quando aplicado para espécies de todo o globo (Pierce *et al.*, 2017) ou em comunidade locais (Paula *et al.*,

2015; Rosado e de Mattos, 2017).

Uma outra forma de se avaliar as estratégias das plantas é através dos atributos das folhas. Existe uma forte pressão seletiva para uma eficiência fotossintética, de modo que a estrutura foliar deve garantir um retorno ótimo em relação aos recursos investidos na sua produção (Blonder *et al.*, 2011; Reich *et al.*, 1997). Como resultado dessa pressão seletiva é possível classificar as diferentes estratégias das espécies, a partir de alguns atributos foliares (Wright *et al.*, 2004) ao longo de uma escala denominada espectro de economia foliar (LES, do inglês *leaf economic spectrum*). Em um extremo do espectro as plantas apresentam uma estratégia denominada de aquisitiva, ou seja, possuem um rápido retorno em relação ao recurso investido na construção da folha. No outro extremo, a estratégia é denominada conservativa, na qual as espécies investem muito na estrutura foliar e com isso, possuem um retorno mais demorado. No entanto, o retorno é garantido devido ao maior tempo de vida útil das folhas e à sua resistência ao ataque de herbívoros (Blonder *et al.*, 2011).

Os métodos de classificação apresentados acima exigem que os atributos medidos estejam acoplados com os processos que afetam as comunidades (Rosado *et al.*, 2013). Uma vez determinado o conjunto de atributos a serem medidos nos indivíduos e sua conexão com o esquema de estratégia adotado, é possível entender o padrão das estratégias individuais das espécies e também, inferir os processos que atuam no nível das populações, comunidades e ecossistemas (Hooper *et al.*, 2005; Mouchet *et al.*, 2010; Albert *et al.*, 2011). No entanto, para sair do nível das estratégias individuais e expandir a análise para um nível mais abrangente é preciso reduzir a dimensionalidade dos valores dos atributos e das abundâncias das espécies (Villéger *et al.*, 2008). Para reduzir a dimensionalidade dessas informações tem se desenvolvido diversas métricas para calcular a diversidade funcional (Schleuter *et al.*, 2010). No entanto, a redução de informação dos atributos funcionais e das abundâncias relativas das espécies em um único valor escalar leva à perda de informações (Mason *et al.*, 2005). Essa perda de informação pode ser contornada, em parte, usando diferentes métricas que exploram diferentes aspectos do espaço funcional multidimensional, como por exemplo, avaliar o quanto do espaço funcional está ocupado pelas espécies ou de que forma esse espaço está ocupado (Villéger *et al.*, 2008).

3.3. Objetivo

O objetivo deste trabalho é entender a influência do filtro ambiental e da competição no padrão de diversidade de estratégias de plantas em uma comunidade ao longo de um gradiente de estresse ambiental. Utilizamos o gradiente de estresse como modelo, com o

intuito de distinguir o efeito do filtro ambiental e da competição. O filtro ambiental tem mais importância nos locais mais estressantes, e a competição, nos locais com menor severidade ambiental (Keddy, 2007; Brooker *et al.*, 2005). Dado que o filtro ambiental atua limitando a diversidade de estratégias (Keddy, 1992^a, Kraft *et al.*, 2015) e a competição atua aumentando a diversidade de estratégias pela limitação de similaridade (MacArthur e Levins, 1967, Webb *et al.*, 2002), predizemos os seguintes cenários: (i) menor diversidade de estratégias nos locais mais estressantes onde o filtro tem maior importância; (ii) maior diversidade de estratégias nos locais onde a competição tem maior importância.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

A área de estudo se localiza no litoral sul do estado de São Paulo no município de Cananeia, dentro do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, próximo à comunidade pesqueira do Marujá (25° 12' 48,07" S; 47° 59' 55,82" W). A temperatura média anual é de 22,6 °C e a precipitação média anual de 2535 mm.

O local de estudo é uma planície costeira formada por depósitos sedimentares arenosos do período quaternário (Gomes *et al.*, 2007). Os depósitos sedimentares se acumularam em formas de cordões de dunas paralelos à praia, resultando em elevações e depressões conhecidas como topos de dunas e entre cordões. As regiões entre cordões ficam alagadas no verão que é o período mais úmido do ano.

A vegetação do local é a restinga, um mosaico vegetacional associado à Mata Atlântica que se desenvolve nos depósitos arenosos costeiros. As características abióticas da restinga, como a salinidade e a pobreza de nutrientes, impõem limitações para o desenvolvimento da comunidade vegetal (Scarano, 2002). Devido à heterogeneidade ambiental, associada principalmente à proximidade com o mar e às variações edáficas, há uma diversidade de fitofisionomias associadas às restingas. Próximo à praia é encontrada a vegetação de dunas, vegetação rasteira que se desenvolve sobre solos muito pobres em nutrientes, com baixa capacidade de retenção de umidade, exposta à alta salinidade e alta temperatura. Um pouco mais distante da linha de maré ocorre o escrube, uma fitofisionomia com a predominância de plantas herbáceas e arbustivas com um estrato de aproximadamente dois metros que se aglomeram nos topos dos cordões arenosos. Na região mais distante do mar é encontrada uma formação de floresta baixa, com um dossel que varia entre quatro e 15 metros (Araujo e Pereira 2004). Essa sequência de fitofisionomias é resultado de um gradiente ambiental, onde são encontrados ambientes mais restritivos próximos à praia e menos restritivos conforme se avança para o continente, formando um gradiente de estresse. Segundo Castanho *et al.* (2015) é possível perceber um balanço de interações positivas e negativas sendo regidas por esse gradiente de estresse no local de estudo.

2.2 Coleta de Dados

2.2.1 Caracterização da comunidade

Para a representação do gradiente ambiental das restingas escolhemos as fitofisionomias

de duna, escrube e floresta que ocorrem entre a praia e o canal estuarino na área de estudo (Figura 1). Ao longo de três quilômetros dessa estreita faixa de terra distribuímos blocos de três parcelas a cada 50 metros. As parcelas de dunas foram dispostas atrás da duna frontal da praia, as de escrube, no topo dos cordões arenosos, evitando a influência das áreas alagadas dos entre cordões, e as parcelas de floresta foram alocadas a pelo menos 30 metros da trilha principal que corta a região. Dessa população amostral, sorteamos 14 blocos de parcelas para a amostragem da comunidade. Quando o sorteio selecionou áreas que apresentaram indícios de distúrbio recente, descartamos as parcelas e sorteamos um novo bloco.

Figura 1: Mapa da área de estudo mostrando a estreita faixa de areia entre o mar e o canal estuarino na porção sul da Ilha do Cardoso. Nessa porção de terra são encontradas as três fitofisionomias duna, escrube e floresta utilizadas para a disposição dos blocos (elipse vermelha) de parcelas (quadrados pretos) ao longo do gradiente de estresse. As parcelas e a distância entre elas estão fora de escala.

As parcelas de 5 m^2 foram subdivididas em quadrantes de 1 m^2 , formando um *grid*. Em cada parcela, estimamos as abundâncias usando o método de cobertura a partir da frequência de ocorrência das espécies em cada um dos 36 vértices do grid, incluindo as bordas das parcelas (Muller-Dombois e Ellenberg, 1974). Dessa forma, estimamos com a mesma métrica a abundância de espécies com diferentes formas de vida contemplando um amplo espectro de estratégias, o que é essencial para responder a pergunta do presente trabalho. Identificamos todos os indivíduos amostrados em nível de espécie quando

possível e medimos a altura em metros e classificamos conforme sua forma de vida segundo Raunkiaer (1934; Tabela 1).

Tabela 1: Classificação de formas de vida utilizadas no trabalho, baseada na classificação de Raunkiaer (1934). Incluímos a categoria liana na classificação para abranger uma forma de vida comum em ambientes tropicais e que não foi considerada por Raunkiaer (1934).

Classificação	Posição das gemas foliares	Classificação adicional
Megafanerófito	acima de 30 metros	
Mesofanerófito	entre 30 e 8 metros	
Microfanerófito	entre 8 e 2 metros	
Nanofanerófito	entre 2 e 0,25 metros	
Caméfito	até 0,25 metros	
Lianas	---	Plantas terrestres que crescem sobre outras plantas
Hemicriptófita	no nível do solo	
Criptófita	enterradas no solo	
Terófitas	---	espécies anuais

2.2.2. Caracterização das espécies

Caracterizamos todas as espécies encontradas com os seguintes atributos funcionais: massa fresca da folha, massa seca da folha, área foliar, altura máxima e forma de vida. A área foliar foi medida por meio de imagens escaneadas usando o programa ImageJ (Rasband, 2007). Para espécies que ocorrem em diferentes fitofisionomias coletamos seus atributos para cada fitofisionomia de ocorrência, uma vez que a variação intraespecífica pode ser grande em espécies que ocorrem em locais com diferentes condições abióticas (Siefert *et al.*, 2015; Albert *et al.*, 2011). A partir dos atributos foliares coletados calculamos a área foliar específica (SLA, do inglês *Specific Leaf Area*) dividindo a área foliar pela massa seca, e quantidade de matéria seca na folha (LDMC, do inglês *Leaf Dry Matter Content*) dividindo a massa seca pela massa fresca. Coletamos os atributos foliares em até cinco indivíduos por espécie com réplicas de até três folhas. Para a medida dos atributos seguimos o protocolo proposto por Pérez-Harguindeguy e colaboradores (2013).

2.2.3. Caracterização do ambiente

Para representar o gradiente ambiental associado ao estresse tomamos medidas abióticas nas parcelas amostradas utilizando as variáveis edáficas de porcentagem de matéria

orgânica, quantidade de serapilheira e capacidade de campo. Dessa forma, caracterizamos o gradiente de nutrientes e de disponibilidade hídrica no solo, dois componentes importantes das restrições ambientais no sistema (Scarano, 2002). A capacidade de campo, que é a quantidade de água que o solo consegue reter em suas partículas, e a matéria orgânica foram medidas usando amostras de solo coletada a 10 cm de profundidade. A quantidade de serapilheira foi estimada coletando toda a serapilheira dentro de uma área de 176 cm². A serapilheira coletada foi secada em estufa a 50 ° C e pesada.

2.3. Análise dos dados

2.3.1. Quantificando a diversidade funcional

Existe um amplo debate de como representar quantitativamente a diversidade funcional, pois diversas métricas se propõem a mensurar a diversidade sobre diferentes pontos de vista (Mason *et al.*, 2005). Neste trabalho utilizamos duas métricas de diversidade funcional: a riqueza funcional (FRic, do inglês *functional richness*) e a dispersão funcional (FDis do inglês *functional dispersion*). A riqueza funcional quantifica a quantidade, ou a amplitude, do espaço funcional ocupado pelas espécies (Figura 2), independente da abundância das mesmas (Villeger *et al.*, 2008). A riqueza funcional é considerada uma boa preditora da filtragem ambiental pois revela quanto do espaço funcional está preenchido pela comunidade, indicando se há um limiar imposto por alguma variável abiótica (Mouchet *et al.*, 2010). A dispersão funcional sintetiza o quanto as estratégias estão distantes de um centroide que é a estratégia média da comunidade, ou seja, avalia se as estratégias estão mais ou menos concentradas no espaço funcional (Figura 2). A FDis leva em consideração a abundância das espécies (Lalibert e Legendre, 2010). Utilizamos também a média ponderada da comunidade (CWM do inglês, *community-weighted mean*) que calcula qual a estratégia média da comunidade, equivalente ao centroide calculado na FDis (Ricotta e Moretti, 2011). Embora o CWM não represente a diversidade funcional é uma forma de entender como o espaço funcional está preenchido. A combinação de diferentes métricas nas análises se faz necessária, pois cada uma representa uma faceta de como o espaço funcional está sendo ocupado pela comunidade (Mason *et al.*, 2005; Ricotta e Moretti, 2011).

A análise da diversidade funcional pode ser aplicada num contexto multivariado integrando diversos atributos funcionais, ou, individualmente para cada atributo. Neste trabalho o espaço funcional multivariado foi construído a partir de três atributos funcionais: forma de vida, espectro de economia foliar e área foliar. A forma de vida é baseada na classificação de Raunkiaer (1934) contemplando também a altura máxima das espécies

(Tabela 1). O atributo espectro da economia foliar (LES) foi calculado a partir do primeiro eixo de uma análise de componentes principais (PCA) do SLA e LDMC (Wright *et al.*, 2004), que representou 72% da variação. A escolha desses dois atributos para representar o LES garante a representação da demanda conflitante entre a longevidade da folha e sua produtividade, pois quando usado apenas um atributo podem aparecer ruídos que não estão necessariamente relacionados a essa demanda conflitante (Hodgson *et al.*, 2011). O terceiro atributo escolhido foi a área foliar, o qual tem um forte significado biológico associado tanto à regulação hídrica quanto à captação da luz, e representa uma dimensão de estratégia das folhas independente do LES (Westoby *et al.*, 2002; Diaz *et al.*, 2016). Os três atributos foram considerados como três eixos de nicho que juntos representam a estratégia de cada espécie (Violle e Jiang, 2009; Westoby *et al.*, 2002).

Figura 2: Distribuição de abundância de um atributo funcional em diferentes comunidades hipotéticas. A abundância reflete a quantidade de indivíduos que tem determinado valor de atributo, independente da espécie. As comunidades foram montadas de forma a acentuar quais aspectos da diversidade funcional cada índice consegue captar (adaptado de Mason *et al.*, 2005 e Laliberté e Legendre, 2010)

2.3.2. Quantificando os processos de filtro e competição

Para representar a ação do filtro ambiental ao longo do gradiente amostrado as três variáveis edáficas coletadas (matéria orgânica, serapilheira e capacidade de campo) foram sintetizadas através de uma análise de componentes principais. O filtro ambiental foi então representado pelo primeiro componente do PCA.

Muitos trabalhos, quando buscam entender a ação da competição na estruturação das comunidades, se apoiam na hipótese do gradiente de estresse (Bertness e Callaway, 1994) assumindo que a competição é o inverso do estresse (Spasojevic e Suding, 2012; Costa *et al.*, 2017). No entanto, nos locais mais extremos do gradiente essa correlação não é tão direta (Michalet *et al.*, 2014), sendo assim, há a necessidade de mensurar quão intensa é a competição para entender seu real efeito nas comunidades. Uma outra ideia que coloca o contraponto da competição em relação aos filtros abióticos são as estratégias CSR propostas por Grime (1977). A proposta de Grime (1977) é que as espécies podem ser classificadas em três eixos: competitivas, estresse-tolerantes e ruderais. Dessa forma, é possível avaliar o quão competitiva é uma espécie utilizando o eixo C desse modelo. É possível então calcular o CWM do eixo de competição para as amostras e, assim, estimar o quanto a comunidade é baseada na estratégia competitiva. Dessa forma, estimamos a competição (C) nas parcelas estudadas usando o eixo C do triângulo de Grime (1977).

Os valores CSR de cada espécie foram calculados utilizando a ferramenta StrateFy, que usa os atributos foliares área foliar, SLA e LDMC como parâmetros de um modelo que representa outros 14 atributos funcionais (Pierce *et al.* 2013; Pierce *et al.* 2017). O uso de apenas três atributos foliares para representar outros 14 atributos que refletem as estratégias CSR usa como base as estratégias aquisitivas e conservativas do LES. A ideia geral é que plantas ruderais tendem a ser mais aquisitivas, porque em locais onde há constantes distúrbios não é vantajoso estratégias que invistam em folhas longevas. Em locais estressantes, as plantas tendem a ter estratégias mais conservativas porque há poucos recursos disponíveis, e, conseqüentemente, uma maior conservação dos recursos investidos nas folhas que se tornam mais longevas. Em locais onde a competição é mais predominante, é esperado uma estratégia intermediária do LES e plantas com folhas maiores dado que são mais adaptadas a captar os recursos quando competem com outras plantas (Pierce *et al.*, 2013; Diaz *et al.*, 2016; Pierce *et al.*, 2017). Neste trabalho, transcrevemos a ferramenta StrateFy de numa planilha para a linguagem R (R Core Development Team, 2018) para a análise das estratégias CSR.

2.3.3 Construindo modelos para explicar os padrões observados

Para a análise dos dados construímos modelos lineares mistos (LMM) usando as métricas FRic, FDis e CWM como variáveis resposta para representar o espaço funcional. Utilizamos o vetor C do triângulo CSR e o primeiro eixo da ordenação das variáveis ambientais (PCA1) como variáveis preditoras fixas representando a competição e o filtro ambiental, respectivamente. Uma vez que as parcelas foram estabelecidas em blocos (Figura 1), incluímos o bloco como variável aleatória nos modelos, excluindo efeitos da proximidade

entre parcelas. Usamos seleção de modelos para confrontar as diferentes hipóteses do trabalho de que: (1) apenas o filtro ambiental afeta o padrão de diversidade funcional; (2) apenas a competição afeta o padrão de diversidade funcional; (3) filtro e competição afetam o padrão de diversidade funcional, no qual o filtro tem uma relação negativa e a competição uma relação positiva (Tabela 2). Cada conjunto de modelos apresentados tiveram as variáveis resposta FDis, FRic e CWM para cada atributo isolado e, na análise multivariada integrando os três eixos de nicho (exceto para o CWM pois essa métrica não se aplica para espaços multivariados). Ao invés de calcularmos o CWM do atributo forma de vida, calculamos o CWM da altura máxima, devido a inconsistência do uso de variáveis categóricas no cálculo da métrica e na modelagem dos dados. A competição foi incluída como um termo quadrático para permitir uma resposta unimodal ao longo do gradiente de estresse, conforme o previsto pelo atual refinamento da hipótese do gradiente de estresse, no qual a facilitação colapsa em níveis mais intensos de estresse e a competição volta a ter uma maior influência em locais mais estressantes (Michalet *et al.*, 2014). O termo de interação entre filtro ambiental e competição representa a hipótese do gradiente de estresse.

Tabela 2: Conjunto de modelos construídos para testar a ação do filtro e competição na diversidade funcional e no CWM. A variável PCA representa a síntese de variáveis ambientais coletadas, e o C o CWM do eixo Competitividade (das estratégias CSR). A variável aleatória refere ao bloco de três parcelas.

Hipóteses concorrentes	Variáveis resposta	Variáveis preditoras fixas	Variáveis aleatórias
Modelo nulo	FDis, FRic ou CWM	Nenhuma	Bloco
Influência apenas do filtro	FDis, FRic ou CWM	PCA	Bloco
Influência apenas da competição	FDis, FRic ou CWM	C + C ²	Bloco
Filtro e competição sem interação	FDis, FRic ou CWM	PCA + C + C ²	Bloco
Filtro e competição com interação	FDis, FRic ou CWM	PCA + C + C ² + PCA : C + PCA : C ²	Bloco

Os modelos foram selecionados usando o critério de informação de Akaike (AIC) para avaliar quais os modelos mais plausíveis que explicam o padrão observado (Bolker, 2007). Segundo a hipótese deste trabalho, é esperado que a FRic seja afetada negativamente pelo filtro ambiental e que a FDis seja afetada pela interação entre o efeito positivo da competição e negativo do filtro ambiental. Esses dois índices de diversidade apresentados para testar as hipóteses representam determinados aspectos do espaço funcional, logo, se fez necessário algumas análises acessórias que trazem informações complementares sobre o espaço funcional (Mason *et al.*, 2005). Para complementar essas informações construímos os modelos de CWM (Ricotta e Moretti, 2011) com o intuito de fazer algumas análises exploratórias sem uma hipótese definida a priori.

3. RESULTADOS

Ao todo amostramos 14 blocos totalizando 41 parcelas, pois um dos blocos ficou sem a parcela da floresta por problemas logísticos durante o trabalho de campo. Nessas parcelas contabilizamos 4313 ocorrências, com 1307 nas dunas, 1370 no escrube e 1636 na floresta. Registramos 104 espécies de 54 famílias (Tabela S1), sendo que na duna haviam 32 espécies (24 famílias), no escrube 40 espécies (27 famílias) e na floresta 77 espécies (42 famílias). A forma de vida predominante na duna foi a hemicriptófita, no escrube a nanofanerófita e na floresta a microfanerófita, com 725, 691 e 865 ocorrências, respectivamente.

3.1. Competitividade

As espécies amostradas preenchem um amplo espectro dentro do triângulo CSR (Figura 3). No entanto, há poucas espécies com altos valores do componente ruderal (R), sendo que das 19 espécies com valores de R acima de 0,5, 10 ocorrem na duna. Essa maior representatividade da duna no componente ruderal também pode ser destacada quando considerada a abundância das espécies (Figura S1). Analisando os valores de competitividade das parcelas (CWM do componente competitividade), podemos notar que as parcelas da floresta tendem a ser mais competitivas (Figura 4). Em seguida as parcelas mais competitivas são as de duna, enquanto na região intermediária do gradiente, o escrube, há uma menor competitividade, embora apresente grande amplitude. Apesar da pequena variação de competitividade entre as fitofisionomias, houve uma menor expressão da estratégia competitiva na região intermediária do gradiente (Figura 4).

Figura 3: Dispersão das estratégias CSR (competitiva, estresse tolerante e ruderal) da comunidade de restinga estudada. A espécie relativa a cada ponto no gráfico encontra-se na Tabela S1.

Figura 4: Competitividade ao longo das fitofisionomias. A competitividade foi calculada a partir da média ponderada da comunidade do componente competição das estratégias das CSR (Grime, 1977).

3.2. Descrição do gradiente de estresse

Para as fitofisionomias duna, escrube e floresta os valores médios (e seus desvios padrões) foram, respectivamente, para a matéria orgânica 0,53 ($\pm 0,06$), 0,7 ($\pm 0,12$) e 1,21 ($\pm 0,45$) g/dm³, para a capacidade de campo 1,23 ($\pm 1,8$), 1 ($\pm 0,93$) e 4,1 ($\pm 4,6$) g/ml, e para a serapilheira 0,41 ($\pm 0,3$), 0,58 ($\pm 0,28$) e 1,41 ($\pm 0,55$) g/m². Analisando os valores médios, conjuntamente com as distribuições dos valores de cada variável ambiental (Figura 5), não é possível perceber um padrão claro de diferença entre as dunas e o escrube. No entanto, para a floresta, todas as condições edáficas analisadas individualmente foram menos estressantes. A matéria orgânica e a capacidade de campo foram mais relacionadas entre si do que quando comparadas com a serapilheira (Figura 6). O componente principal do PCA (PCA1) captou 59% da variância associada às variáveis que representam o gradiente ambiental, e foi o único retido para representar o gradiente de estresse ambiental nos modelos estatísticos. Os valores do eixo do PCA1 representam uma escala relacionada a um incremento no estresse ambiental. Não observamos uma diferença das condições ambientais medidas (quando integradas no componente PCA1) entre a duna e o escrube, no entanto, essas duas fitofisionomias apresentaram uma diferença em relação à floresta (Figura 5d). Há uma menor média e maior amplitude dos valores de estresse nas amostras de floresta, indicando uma maior heterogeneidade ambiental nesse local. Utilizamos uma variável contínua para representar o gradiente de estresse (PCA1), no entanto, em muitas figuras distinguimos as fitofisionomias para facilitar a interpretação dos resultados. Vale ressaltar que a variável categórica fitofisionomia não foi utilizada nos modelos.

Figura 5: Variáveis ambientais das parcelas (a) matéria orgânica, (b) capacidade de campo e (c) serrapilheira nas três fitofisionomias. O PCA1 (d) representa a síntese das três variáveis. Os valores de matéria orgânica (a) e capacidade de campo (b) estão em escala log.

Figura 6: Análise de Componentes Principais (PCA) das variáveis ambientais edáficas representando o gradiente de estresse. Os autovalores do primeiro e segundo eixo foram 1,8 e 0,91, respectivamente.

3.3. Modelos de diversidade funcional

Para os modelos com todos os atributos compondo a diversidade funcional como variável resposta, a única variável que explica o componente riqueza funcional (FRic) do padrão de diversidade funcional é o gradiente ambiental (Tabela 3). A FRic é associada ao gradiente ambiental tendo uma relação inversa com o estresse (Figura 7a). A dispersão funcional (FDis), por outro lado, não apresentou relação com as variáveis competitividade e o PCA1. Esse resultado reflete o fato de que os valores de riqueza funcional da floresta se diferenciam das outras fitofisionomias, enquanto para a dispersão funcional não há um padrão claro definido (Figura 7b).

No caso dos modelos para cada um dos atributos, a única variável que explica o padrão é o gradiente ambiental. Para as formas de vida há um aumento da riqueza funcional nos locais que o gradiente ambiental apresenta um menor estresse, enquanto que nos locais mais estressantes, como as dunas, as formas de vida ficam mais restritas a um menor espectro de estratégias (Figura 8a). Para a riqueza funcional do espectro de economia foliar (LES) o modelo selecionado foi o nulo (Figura 8c), no entanto é perceptível que os valores da duna estão restritos a um intervalo próximo da média (desvio padrão = 0,13), enquanto que nas outras fitofisionomias há uma maior amplitude de estratégias (desvio padrão do escube = 0,23 e da floresta = 0,31). Essa pequena variação na duna é um reflexo da baixa riqueza de espécies nesse ambiente, fazendo com que as espécies *Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub. e Poaceae sp1 limitassem o valor máximo e mínimo, respectivamente, na duna. A riqueza funcional para a área foliar mostrou a fragilidade dessa métrica a outliers, pois os pontos de duna com um alto valor de riqueza (figura 8b) são relacionados apenas com a presença da espécie *Polygala cyparissias* A. St.-Hill & Moq. A área foliar da *P. cyparissias* é de 1,5 mm², enquanto a média das áreas foliares nas dunas foi de 2703,6 mm². Essa discrepância dos valores de riqueza funcional para a área foliar fez com que não houvesse relação dessa variável com as preditoras, no entanto quando as análises são feitas retirando essa espécie, o modelo mais plausível inclui a variável PCA1 como preditora, indicando uma importância do gradiente ambiental para explicar a riqueza funcional para esse atributo.

Para a dispersão funcional (FDis) de cada atributo os modelos nulos foram os mais plausíveis nas seleções de modelos (Tabela 4). Esses resultados indicam que tanto o filtro ambiental quanto a competição não afetam o padrão de dispersão dos atributos nas comunidades analisadas. A exceção são os valores de dispersão funcional para o LES que teve dois modelos igualmente plausíveis, tanto o nulo quanto o que incorpora o estresse ambiental (PCA1; Figura 8f). É possível perceber uma diferença de valores de dispersão funcional do LES ao longo das fitofisionomias, enquanto que para os outros atributos não é

possível ver uma tendência ao longo das fitofisionomias (Figura 8d e 8e). Ou seja, no caso do LES pode haver uma maior dispersão em locais com maior estresse ambiental.

De acordo com os modelos selecionados, os valores médios dos atributos (CWM) variam ao longo do filtro ambiental, (Tabela 4). Para o atributo altura máxima há um aumento da estatura da vegetação ao longo das fitofisionomias (duna, escrube e floresta). Essa tendência ao longo do gradiente é justamente o que dá as características fisionômicas da vegetação de cada região do gradiente, indo de uma vegetação mais rasteira até uma estrutura florestal (Figura 8g). Para a área foliar há uma tendência de folhas menores quando se aumenta o estresse ambiental (Figura 8h). O LES indica uma preponderância de estratégias mais aquisitivas nas dunas e mais conservativas na floresta, com valores intermediários no escrube (figura 8i).

Tabela 3: Seleção de modelos para a diversidade funcional no seu componente de riqueza funcional (FRic) e dispersão funcional (FDis). A diversidade funcional foi obtida a partir da análise multivariada dos atributos forma de vida, área foliar e o espectro da economia foliar. São apresentados os valores do critério de Akaike (AIC), suas diferenças relativas ao menor valor (dAICc) e o peso de evidência de cada modelo. Em destaque estão os modelos mais plausíveis dentro de cada conjunto de modelos comparados.

Hipóteses concorrentes	Variáveis preditoras	Riqueza funcional todos atributos			Dispersão funcional todos atributos		
		AIC	dAICc	Peso	AIC	dAICc	Peso
Modelo nulo	Nenhuma	207,4	9,8	0,007	-195,4	0	0.99
Filtro ambiental	PCA1	197,6	0	0.93	-185,4	10	0.01
Competição	C + C ²	211	14,1	<0.001	-170,4	25	<0.001
Filtro ambiental e competição	PCA1 + C + C ²	203,1	5,5	0.06	-160,6	34,9	<0.001
Filtro ambiental e competição interagindo	PCA1 + C + C ² + PCA1 : C : C ²	207,7	10,1	0.006	-147,8	47,6	<0.001

Figura 7: Modelos de diversidade funcional (FRic – riqueza funcional, FDis – dispersão funcional) calculado para três atributos juntos (forma de vida, área foliar e espectro da economia foliar). (a) Retta representa o modelo médio que relaciona as duas variáveis.

Figura 8: Modelos de diversidade funcional (riqueza funcional - FRic e dispersão funcional - FDis) e de média ponderada da comunidade (CWM) para os atributos isolados. As retas nos gráficos representam o ajuste dos modelos estatísticos selecionados.

Tabela 4: Seleção de modelos para as variáveis resposta riqueza funcional (FRic), dispersão funcional (FDis) e média ponderada da comunidade (CWM) para cada atributo analisado. São apresentados os valores de Akaike (AIC), suas diferenças relativas ao menor valor (dAICc) e o peso de evidência de cada modelo. Em destaque (cinza) estão os modelos mais plausíveis dentro de cada conjunto de modelos selecionados.

Variável resposta	Hipóteses concorrentes	Variáveis predictoras	Forma de vida			Área foliar			Espectro da Economia Foliar (LES)		
			AIC	dAICc	peso	AIC	dAICc	peso	AIC	dAICc	peso
FRic	Modelo nulo	nenhuma	99,2	21,2	<0,001	162,6	0	0,78	8,4	0	0,98
	Filtro ambiental	PCA1	78	0	0,96	165,6	3	0,18	16	7,6	0,02
	Competição	C + C ²	99,3	21,3	<0,001	169,1	6,5	0,03	21,6	13,2	0,001
	Efeito aditivo entre filtro ambiental e competição	PCA1 + C + C ²	84,2	6,2	0,04	171,2	8,6	0,01	28,5	20,1	<0,001
	Interação entre filtro ambiental e competição	PCA1 + C + C ² + PCA1 : C : C ²	92,5	14,5	<0,001	177	14,4	<0,001	38	29,6	<0,001
FDis	Modelo nulo	nenhuma	-159,3	0	0,98	-35,3	0	0,93	0,6	0	0,73
	Filtro ambiental	PCA1	-151,4	7,9	0,2	-29,9	5,4	0,06	2,5	2	0,27
	Competição	C + C ²	-136	23,3	<0,001	-25,6	9,7	0,01	11,5	10,9	0,003
	Efeito aditivo entre filtro ambiental e competição	PCA1 + C + C ²	-128,1	31,2	<0,001	-19,7	15,6	<0,001	15,5	14,9	<0,001
	Interação entre filtro ambiental e competição	PCA1 + C + C ² + PCA1 : C : C ²	-114,9	44,4	<0,001	-8,9	26,4	<0,001	24,2	23,6	<0,001
CWM	Modelo nulo	nenhuma	117,3	30,6	<0,001	66	16,2	<0,001	-18,8	3,8	0,1
	Filtro ambiental	PCA1	91,3	0	0,99	49,9	0	0,82	-22,6	0	0,87
	Competição	C + C ²	121,9	30,6	<0,001	62,6	12,7	0,001	-7,1	15,5	<0,001
	Efeito aditivo entre filtro ambiental e competição	PCA1 + C + C ²	101,9	10,6	0,01	52,9	3,1	0,18	-2,6	15,5	<0,001
	Interação entre filtro ambiental e competição	PCA1 + C + C ² + PCA1 : C : C ²	108,8	17,5	<0,001	60,8	11	0,003	2,4	25	<0,001

6. DISCUSSÃO

Para entender como a competição e o filtro ambiental afetam a diversidade funcional nas comunidades estabelecemos um estudo observacional em um gradiente de severidade ambiental para relacionar os padrões observados com os processos que os geram. Nossos resultados indicam que a competição não está relacionada com a diversidade funcional no gradiente de estresse analisado, refutando a hipótese que a competição aumenta a diversidade funcional. O modelo representando a hipótese de que o filtro ambiental afeta a diversidade funcional ao longo do gradiente ambiental é a mais plausível para a riqueza funcional (FRic), avaliando os atributos em conjunto. Assim sendo, parece haver a seleção de determinadas regiões do espaço funcional pela ação do filtro, quando se analisa a diversidade funcional sem considerar a abundância das espécies. No entanto, para as métricas em que a diversidade funcional é afetada pela abundância, como a dispersão funcional (FDis), nem o filtro ambiental e nem a competição parecem exercer influência no padrão observado. Ainda, considerando cada atributo separadamente, o filtro ambiental é o principal processo afetando a diversidade funcional no gradiente de severidade ambiental.

A média ponderada da comunidade (CWM) de cada atributo é relacionada ao filtro ambiental, isso indica que, dependendo das condições ambientais, haverá uma estratégia ótima que se destaca na comunidade (Ricotta e Moretti, 2011; Muscarella e Uriarte, 2016). Nas dunas, onde há maior severidade ambiental associada às condições abióticas adversas como oligotrofia, amplitude térmica e baixa retenção de água, além de distúrbios provenientes da ação das ressacas do mar e do soterramento da comunidade pela areia (Araujo e Pereira, 2004), encontramos uma grande quantidade de plantas com maior investimento na estratégia ruderal (Figura S1). Desta forma, predominam a forma de vida hemicriptófitas, plantas com menor estatura, estratégia de economia foliar mais aquisitivas e áreas foliares menores. A forma de vida hemicriptófitas está associada a uma maior aptidão em sistemas onde distúrbios são frequentes e o ambiente é severo, havendo a necessidade de proteção das gemas foliares (Raunkiaer, 1934). A ação do distúrbio também está associada com plantas mais baixas, pois há uma limitação em acumular biomassa e atingir alturas maiores devido aos distúrbios. A estratégia aquisitiva do espectro da economia foliar (LES; Figura 8i) também é associada a ambientes com maior frequência de distúrbios, onde a imprevisibilidade do evento não favorece um investimento em folhas mais longevas (Pierce *et al.*, 2013). Para a área foliar há uma tendência de ocorrência de espécies com folhas menores em locais mais estressantes, a qual pode estar ligada às limitações hídricas que as plantas sofrem nesse local (Costa *et al.*, 2017). Já na floresta, em condições menos estressantes, observamos uma maior estatura da comunidade vegetal, com as formas de vida concentradas em microfanerófitas, uma estratégia de economia foliar mais

conservativa e folhas maiores. Esses resultados indicam que na floresta as estratégias mais vantajosas são aquelas que permitem um melhor forrageamento por luz (Spasojevic e Suding, 2012), com aumento da estatura e área foliar, associada a uma maior manutenção dos tecidos. Apesar de melhores condições do solo quando comparadas com a duna, as florestas que crescem sobre areias brancas são consideradas oligotróficas (Scarano, 2002), o que está em concordância com uma estratégia de manutenção dos tecidos em comparação a um sistema com maiores distúrbios (Pierce *et al.*, 2013). De modo geral, para cada posição do gradiente de estresse o meio impõe uma série de filtros que fazem algumas estratégias se sobressaírem em relação a outras, resultando em uma concentração em torno da estratégia ótima.

A existência dessas estratégias ótimas sendo selecionadas pelos diferentes filtros que existem ao longo do gradiente ambiental resulta em um mesmo padrão de distribuição de abundância das estratégias ao longo do gradiente. Esse padrão consiste na concentração de abundância de estratégias em determinada região do espaço funcional (Ricotta e Moretti, 2011; Muscarella e Uriarte, 2016), embora a região ocupada no espaço funcional seja diferente ao longo do gradiente ambiental, a forma como esse espaço é ocupado é similar. Isso explica o fato da dispersão funcional não estar associado ao filtro ambiental ou com a competição, ao mesmo tempo em que há uma variação no CWM dos atributos (Spasojevic e Suding, 2012).

Nosso estudo demonstra que a riqueza funcional de estratégias ecológicas é influenciada pelo filtro ambiental ao longo do gradiente estudado quando integramos diferentes dimensões de estratégias (forma de vida, área foliar, LES). Isso ocorre porque o filtro atua restringindo determinadas regiões do espaço funcional em virtude das pressões ambientais (Keddy, 1992^a). Essa redução do espaço funcional ocupado pelo filtro ambiental também ocorre quando analisamos somente as formas de vida. Embora a riqueza funcional do LES não ter mostrado relação com a competição ou com o filtro ambiental, notamos uma maior dispersão dos valores na floresta. Assim, embora não seja possível afirmar que há uma maior quantidade de nicho ocupado nas florestas, de forma geral, os filtros presentes na floresta permitem uma maior amplitude do LES. Isso pode ocorrer pela maior diversidade de habitat que existe nas florestas (Figura 5) em função da formação de clareiras, diferentes condições de umidade do solo, diferentes estágios de sucessão e do gradiente de radiação (Keddy, 2007). Apesar dos valores de CWM indicarem que os ambientes com maior severidade ambiental impõem uma restrição para plantas com área foliar grande, a riqueza funcional da área foliar não é afetada pelo filtro ambiental ao longo do gradiente. É importante destacar que embora a fração de espaço funcional utilizado para a área foliar não varie significativamente no gradiente, a região do espaço funcional ocupada varia, com o filtro ambiental restringindo a ocorrência de plantas com folhas grandes em locais mais

estressantes (Westoby *et al.*, 2002). Dessa forma é possível afirmar que o filtro diminui a diversidade funcional excluindo certas estratégias e diminuindo o espaço funcional ocupado pela comunidade nas regiões com maior severidade ambiental do gradiente.

De modo geral, evidenciamos o papel do filtro ambiental na estruturação das comunidades ao longo do gradiente de estresse. Trabalhos anteriores que buscaram entender o balanço entre competição e filtro ambiental em um gradiente de estresse se valeram da hipótese do gradiente de estresse (SGH) para estimar a importância de cada processo nas comunidades (Costa *et al.*, 2017; Spasojevic e Suding, 2012). No entanto, o refinamento da SGH mostrou que a relação da importância da competição e do filtro ambiental ao longo do gradiente é mais complexa, não sendo possível inferir uma pela outra (Brooker *et al.*, 2008). No presente trabalho medimos as duas forças estruturadoras de forma separada, o que possibilitou verificar como cada uma delas influencia a diversidade funcional. Com os resultados obtidos não é possível identificar a influência da competição no padrão de diversidade funcional ao longo do gradiente. Isso levanta o questionamento do quanto a competição é superestimada como força estruturadora das comunidades. Esse questionamento é trazido por autores que começaram a destacar o papel da facilitação nas comunidades (Bertness e Callaway, 1994; Brooker e Callaghan, 1998) e pela teoria neutra que destaca a importância de processos estocásticos na estruturação de comunidades onde a competição é intensa, porém equivalente para todas as espécies (Hubbell, 2001).

Uma forma de interpretar a não influência da competição na diversidade funcional é buscando entender como o filtro ambiental interage com a competição, e seus desdobramentos em processos subjacentes como a limitação de similaridade (Lalibert *et al.*, 2014). O fato do filtro ambiental selecionar uma estratégia ótima na comunidade (Muscarella e Uriarte, 2016), indica que espécies que possuem certas estratégias serão mais aptas. Essa maior aptidão de certas estratégias selecionadas pelo ambiente é um ponto chave para entendermos como espécies com nichos tão parecidos conseguem coexistir (Scheffer e Nes, 2006). Segundo a teoria moderna da coexistência, para que uma espécie exclua outra da comunidade é necessário tanto uma proximidade de nichos, como sustentado pela limitação de similaridade, como uma diferença de aptidão (Chesson, 2000; Mayfield e Levine, 2010). A seleção de certas estratégias com maior aptidão em cada região do gradiente, faz com que espécies que possuem essas mesmas estratégias tenham maior chance de coexistir (Scheffer e Nes, 2006). Assim apesar das espécies serem competidoras, há forte seleção do filtro ambiental favorecendo essas espécies de modo que a ação do filtro se sobrepõe à competição (Chesson, 2000; Mayfield e Levine, 2010). Casos em que as espécies são muito parecidas e que processos de nicho, como a competição e o filtro, atuam de forma conjunta nas espécies, as mesmas podem estar mais sujeitas a processos estocásticos atuando na dinâmica das suas populações (Chesson, 2000; Hérault,

2007).

Outra explicação para a não detecção da importância da competição na estruturação das comunidades pode ser a influência de processos como a facilitação, que apresentam maior influência nas regiões mais estressantes do gradiente (Brooker *et al.*, 2008). Bruno e colaboradores (2003) propõem que a facilitação pode atuar aumentando a diversidade funcional, permitindo a presença de plantas que, sem uma facilitadora, não conseguiriam ocorrer nas condições mais severas do gradiente ambiental (Costa *et al.*, 2017). Dessa forma, a ação da facilitação resulta num mesmo padrão que seu processo antagônico, a competição. Nesse sentido, teríamos uma compensação da diversidade funcional associada a interações antagônicas entre as espécies ao longo do gradiente de severidade ambiental. Vale ressaltar que estudos realizados nesse mesmo gradiente indicam que a facilitação ocorre preponderantemente entre indivíduos de formas de vida lenhosas em fases ontogenéticas distintas (Castanho *et al.*, 2012). O que indica que para as formas de vida a facilitação não necessariamente tende a aumentar a diversidade de estratégias, mas está relacionada à progressão da importância de formas lenhosas ao longo do gradiente (Castanho *et al.*, 2012). É possível perceber que ainda existem lacunas importantes dentro do escopo teórico de como os diferentes processos envolvendo interações bióticas afetam a diversidade funcional em gradientes ambientais. Neste sentido, este trabalho aponta que entender os mecanismos associados ao balanço entre filtro ambiental e facilitação pode ser importante para entender os padrões observados de diversidade funcional ao longo de gradientes de estresse.

Podemos concluir que o filtro ambiental impõe restrições definindo quais estratégias podem ocorrer ou não ao longo do gradiente ambiental. Sendo assim, o filtro ambiental seleciona uma fração da região do espaço funcional com o potencial de ser ocupado, no entanto o filtro não afeta a diversidade de estratégias dentro deste espaço. Em contrapartida, o filtro tem um forte efeito na convergência das abundâncias das espécies para uma estratégia ótima. Não encontramos uma relação da competição com a diversidade funcional e destacamos duas causas que explicam essa ausência de efeito no padrão observado. A primeira causa é baseada na importância da interação entre o filtro ambiental e a competição, pois a seleção de estratégias ótimas ao longo do gradiente faz as espécies serem mais parecidas entre si. Essa similaridade entre as espécies têm como consequência a equalização da aptidão entre as espécies (Chesson, 2000), de modo que, mesmo com uma intensa competição, não ocorre a exclusão competitiva. Constatamos que o filtro ambiental, selecionando as estratégias ótimas, diminui o efeito da limitação de similaridade na comunidade. A segunda causa é a possibilidade de o efeito da competição na diversidade funcional ser mascarado pela facilitação, uma interação antagônica. Ainda não há um consenso na literatura indicando qual o efeito da facilitação na diversidade funcional,

logo não é possível saber se a competição não tem efeito na diversidade funcional, ou se a facilitação possui um efeito compensatório. Essas hipóteses indicam a necessidade de estudos buscando entender a interação do filtro e da competição, incorporando o efeito da facilitação ao longo de gradientes de severidade ambiental, para entendermos melhor a diversidade funcional.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albert, C. H., Grassein, F., Schurr, F. M., Vieilledent, G., e Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13: 217-225.
- Araujo, D.S.D. e Pereira, M.C.A. (2004). Sandy Coastal Vegetation. *Encyclopedia of Life Support Systems*. URL: <http://www.eolss.net/ebooks/Sample%20Chapters/C20/E6-142-TB-08.pdf>[Developed under the Auspices of the UNESCO, EolssPublishers, Oxford, UK].
- Bertness, M. D., e Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 191-194.
- Blonder, B., Violle, C., Bentley, L. P., e Enquist, B. J. (2011). Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*, 14: 91–10.
- Bolker, B. (2007). *Ecological Models in R*. Princeton University Press. Princeton.
- Brooker, R., Kikvidze, Z., Pugnaire, F. I., Callaway, R. M., Choler, P., Lortie, C. J., e Michalet, R. (2005). The importance of importance. *Oikos*, 109: 63-70.
- Brooker, R. W., e Callaghan, T. V. (1998). The Balance between Positive and Negative Plant Interactions and Its Relationship to Environmental Gradients: A Model. *Oikos*, 81(1): 196-207.
- Brooker, R. W., Maestre, F. T., Callaway, R. M., Lortie, C. L., Cavieres, L. A., Kunstler, G., ... Michalet, R. (2008). Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 98: 18:34.
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., e Bertness, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(3): 119-125.
- Castanho, C. T., Oliveira, A. A. e Prado, P. I. de K L. de (2012) The importance of life form on spatial associations along a subtropical coastal dune gradient. *Journal of Vegetation Science*, 23: 952-961.
- Castanho, C. T., Oliveira, A. A., e Prado, P. I. K. L. (2015). Does extreme environmental severity promote plant facilitation? An experimental field test in a subtropical coastal dune. *Oecologia*, 178: 855–866.
- Chase, J. M.; Leibold, M. A.; (2003). *Ecological Niches Linking Classical and Contemporary Approaches*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst*, 31, 343–66.
- Costa, D. S., Gerschlauer, F., Pabst, H., Kühnel, A., Huwe, B., Kiese, R., ... Kleyer, M. (2017). Community-weighted means and functional dispersion of plant functional traits along environmental gradients on Mount Kilimanjaro. *Journal of Vegetation Science*, 28: 684-695.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., ... Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529: 167-171.

- Gause, G.F. (1934) *The Struggle for Existence*. Hafner Publishing Company. New York, NY.
- Gomes, F. H., Vidal-Torrado, P., e Macías, F. (2007). Solos sob vegetação de restinga na ilha do cardoso (sp). I -caracterização e classificação (1). *Revista Brasileira de Ciências do solo*, 31: 1563-1580.
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982): 1169-1194.
- Héroult, B. (2007). Reconciling niche and neutrality through the Emergent Group approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9: 71-78.
- Hodgson, J. G. Wilson, P. J. Hunt, R. J. Grime, P. Thompson, K. (1999). Allocating C-S-R Plant Functional Types: A Soft Approach to a Hard Problem. *Oikos*, 85: 282-294.
- Hodgson, J. G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., ... Royo Pla, F. (2011). Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, 108:1337-1345.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*. 75(1): 3-35.
- Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (MPB-32). Princeton University Press, Princeton.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- Keddy, P. A. (1992a). A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology*, 6(6), 621–626.
- Keddy, P. A. (1992b). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3: 157-164.
- Keddy, P. A. (2007). *Plants and Vegetation. Origins, Processes, Consequences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Körner, C. (2003). Limitation and stress – always or never ? Source: *Journal of Vegetation Science*, 14(2), 141–143.
- Kraft, N. J. B., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., e Levine, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*. 29: 592-599.
- Laliberte, E., e Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*. 9(1): 299-305.
- Laliberté, E. Zeman, G. Turner, B. L. (2014). Environmental filtering explains variation in plant diversity along resource gradients. *Science*, 345: 1602-1605.
- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I., e Callaway, R. M. (2004^a). Rethinking plant community theory. *Oikos* 107(2): 433-438.

- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Kikvidze, Z., e Callaway, R. M. (2004^b). The value of stress and limitation in an imperfect world: A reply to Körner. *Journal of Vegetation Science*, 15: 577-580.
- Mason, H. N. W., Mouillot, D., Lee, W. G., Bastow Wilson Mason, J., H Mason, N. W., Wilson, J. B., e Lee, W. G. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 16: 533-540.
- MacArthur, R., e Levins, R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, 101(921): 377-385.
- Mayfield, M. M., e Levine, J. M. (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13: 1085-1093.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., e Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4): 178-185.
- Mera, A. G., Hagen, M. A., Vicente Orellana, J. A., de Mera, G., e Orellana, V. (1999). Aerophyte, a New Life Form in Raunkiaer's Classification? Aerophyte, a new life form in Raunkiaer's classification? *Source Journal of Vegetation Science Journal of Vegetation Science*, 10(10), 65-68.
- Michalet, R., Brooker, R. W., Cavieres, L. A., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Pugnaire, F. I., ... Callaway, R. M. (2006). Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*, 9: 767-773.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., e Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*. 24: 867-876.
- Mueller-Dombois D, Ellenberg H. (1974). Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley e Sons, New York.
- Muscarella, R. Uriarte, M. (2016). Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283: 1-9.
- Paula, L. F. A., Negreiros, D., Azevedo, L. O., Fernandes, R. L., Stehmann, J. R., e Silveira, F. A. O. (2015). Functional ecology as a missing link for conservation of a resource-limited flora in the Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation*, 24: 2239-2253.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61: 167-234.
- Pierce, S., Brusa, G., Vagge, I., e Cerabolini, B. E. L. (2013). Allocating CSR plant functional types: The use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Functional Ecology*, 27: 1002-1010.
- Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B. E. L., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M., ... Tampucci, D. (2017). A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology*, 31:444-457.

- R Development Core Team (2018) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.r-project.org> [acessado 14 de março 2018]
- Rasband, W.S. (2007) ImageJ.U.S.National Institute of Health, Bethesda.
- Raunkiaer, C. (1934). Life forms of plants and statistical plant geography. Claredon Press, Oxford.
- Reich, P. B., Walters, M. B., e Ellsworth, D. S. (1997). From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94: 13730-13734.
- Ricotta, C., e Moretti, M. (2011). CWM and Rao's quadratic diversity: A unified framework for functional ecology. *Oecologia*, 167:181-188.
- Rosado, B. H. P., e de Mattos, E. A. (2017). On the relative importance of CSR ecological strategies and integrative traits to explain species dominance at local scales. *Functional Ecology*, 31: 1969-1974.
- Rosado, B. H. P., Dias, A. T. C., e de Mattos, E. A. (2013). Going back to basics: Importance of ecophysiology when choosing functional traits for studying communities and ecosystems. *Natureza e Conservação*, 11(1): 15-22.
- Scarano, F. R. (2002). Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany*, 90: 517-524.
- Scheffer, M. Nes, E. H. van (2006). Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *PNAS*, 16: 6230-6235.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., e Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80(3): 469-484.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., ... Wardle, D. A. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18:1406-1419.
- Spasojevic, M. J., e Suding, K. N. (2012). Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: The importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology*, 100, 652-661.
- Tilman, D. (1997). Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 78(1), 81-92.
- Vellend, M. (2010). Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85(2): 183-206.
- Villéger, S., Mason, N. W. H., e Moullot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8) 2290-2301.

- Violle, C., - Laure Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., ne Hummel, I., ... Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116: 882-892.
- Violle, C., e Jiang, L. (2009). Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology*, 2: 87-93.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., e Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 475-505.
- Weiher, E.; Keddy, P. (1999). *Ecological Assembly Rules: Perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press. New York.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., e Wright, I. J. (2002). Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 125-159.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 821-827.

6. MATERIAL SUPLEMENTAR

Figura S1: Distribuição das estratégias CSR ao longo das fitofisionomias, os valores de cada estratégia foram calculados a partir da média ponderada pela abundância da porcentagem de cada componente CSR das espécies.

Tabela S1 Abaixo é apresentada a lista de espécies amostradas na restinga ao longo de três fitofisionomias (duna, escrube e floresta). Legenda: LES = espectro da economia foliar, C = Competitividade, S = estresse-tolerância, R = Ruderalidade.

Nome científico	Região	Família	Forma de vida	LES	Área foliar (log)	C	S	R	Abundância
<i>Abarema brachystachya</i> (DC.) Barneby & J.W.Grimes	escrube	Fabaceae	nanofanerofita	-0.144	9.724	58.934	31.942	9.124	8
<i>Abarema brachystachya</i> (DC.) Barneby & J.W.Grimes	floresta	Fabaceae	microfanerofita	-0.077	10.062	59.591	28.371	12.039	27
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	floresta	Euphorbiaceae	microfanerofita	-0.279	8.664	41.143	48.744	10.113	3
<i>Amaioua</i> sp. Aubl.	floresta	Rubiaceae	nanofanerofita	0.517	7.454	31.135	21.091	47.774	8
<i>Andira anthelmia</i> (Vell.) Benth.	floresta	Fabaceae	microfanerofita	-0.593	9.196	43.581	52.811	3.608	8
<i>Annona glabra</i> L.	duna	Annonaceae	nanofanerofita	0.117	7.903	49.263	26.651	24.086	1
<i>Anthurium sellowianum</i> Kunth	floresta	Araceae	hemicriptofita	0.203	9.540	88.137	0.000	11.863	11
<i>Aristolochia paulistana</i> Hoehne	escrube	Aristolochiaceae	hemicriptofita	0.360	7.726	31.922	29.948	38.130	2
<i>Aristolochia paulistana</i> Hoehne	floresta	Aristolochiaceae	liana	0.360	7.726	31.922	29.948	38.130	6
<i>Asplundia rivularis</i> (Lindm.) Harling	floresta	Cyclanthaceae	nanofanerofita	-0.019	8.664	43.836	37.883	18.281	1
<i>Asteraceae</i> sp1	duna	Asteraceae	camefita	0.468	7.099	40.635	0.000	59.365	18
<i>Baccharis singularis</i> (Vell.) G.M.Barroso	escrube	Asteraceae	nanofanerofita	0.020	6.362	33.496	48.545	17.959	4
<i>Telmatoblechnum serrulatum</i> (Rich.) Perrie, D.J. Ohlsen & Brownsey	escrube	Blechnaceae	criptofata	-0.165	10.136	69.410	26.933	3.657	56
<i>Telmatoblechnum serrulatum</i> (Rich.) Perrie, D.J. Ohlsen & Brownsey	floresta	Blechnaceae	criptofata	-0.039	10.761	71.572	19.818	8.610	113
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	floresta	Myrtaceae	microfanerofita	-0.407	6.409	14.426	73.107	12.467	3
<i>Blutaparon portulacoides</i> (A.St.-Hil.) Mears	duna	Amaranthaceae	hemicriptofita	0.284	5.754	5.592	91.597	2.811	23
<i>Cakile maritima</i> Scop.	duna	Brassicaceae	camefita	0.519	7.055	37.321	0.000	62.679	2
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	floresta	Calophyllaceae	mesofanerofita	-0.369	8.716	47.388	52.612	0.000	14
<i>Calyptanthes concinna</i> DC.	floresta	Myrtaceae	microfanerofita	-0.231	6.941	21.834	63.335	14.831	14
<i>Chamaecrista flexuosa</i> (L.) Greene	duna	Fabaceae	camefita	-0.201	6.458	17.463	65.517	17.019	19
<i>Chamaecrista flexuosa</i> (L.) Greene	escrube	Fabaceae	camefita	-0.386	6.789	18.452	70.768	10.779	17
<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitchc.	escrube	Rubiaceae	nanofanerofita	0.128	7.302	43.693	27.650	28.657	3
<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitchc.	floresta	Rubiaceae	nanofanerofita	0.342	7.316	38.807	14.597	46.596	10
<i>Clusia criuva</i> Cambess.	escrube	Clusiaceae	nanofanerofita	-0.009	8.085	22.832	77.168	0.000	51

<i>Clusia criuva</i> Cambess.	floresta	Clusiaceae	microfanerofita	-0.259	8.152	49.563	50.437	0.000	77
<i>Coccocypselum P.Browne</i>	escrube	Rubiaceae	hemiscriptofita	-0.005	5.465	12.764	59.860	27.376	34
<i>Coccocypselum P.Browne</i>	floresta	Rubiaceae	hemiscriptofita	0.192	5.395	27.435	11.672	60.893	30
<i>Varronia curassavica</i> Jacq.	duna	Boraginaceae	nanofanerofita	0.020	7.114	35.317	44.059	20.625	20
<i>Cupania oblongifolia</i> Mart.	floresta	Sapindaceae	microfanerofita	-0.392	11.205	73.975	24.709	1.316	4
<i>Cyathea atrovirens</i> (Langsd. & Fisch.) Domin	floresta	Cyatheaceae	nanofanerofita	0.022	12.761	85.463	9.831	4.705	6
<i>Cyperaceae sp1</i>	floresta	Cyperaceae	criptofata	-0.175	7.591	26.391	54.715	18.894	13
<i>Kyllinga vaginata</i> Lam.	duna	Cyperaceae	criptofata	0.264	5.763	18.504	29.164	52.332	7
<i>Cyrtopodium flavum</i> Link & Otto ex Rchb.f.	duna	Orchidaceae	camefita	-0.015	6.557	10.944	89.056	0.000	2
<i>Cyrtopodium flavum</i> Link & Otto ex Rchb.f.	escrube	Orchidaceae	nanofanerofita	-0.157	7.547	19.184	80.816	0.000	52
<i>Cyrtopodium flavum</i> Link & Otto ex Rchb.f.	floresta	Orchidaceae	nanofanerofita	-0.154	7.601	19.773	80.227	0.000	2
<i>Dalbergia ecastaphyllum</i> (L.) Taub.	duna	Fabaceae	nanofanerofita	-0.400	8.372	41.658	58.342	0.000	198
<i>Dalbergia ecastaphyllum</i> (L.) Taub.	floresta	Fabaceae	nanofanerofita	-0.414	8.688	43.440	54.666	1.894	13
<i>Davilla rugosa</i> Poir.	escrube	Dilleniaceae	liana	-0.225	7.689	34.192	57.639	8.169	47
<i>Davilla rugosa</i> Poir.	floresta	Dilleniaceae	liana	-0.207	7.495	28.793	57.569	13.638	53
<i>Hexasepalum radula</i> (Willd.) Delprete & J.H. Kirkbr.	duna	Rubiaceae	camefita	0.121	6.151	37.066	27.226	35.709	21
<i>Hexasepalum radula</i> (Willd.) Delprete & J.H. Kirkbr.	escrube	Rubiaceae	nanofanerofita	0.316	5.829	27.578	1.839	70.583	32
<i>Hexasepalum radula</i> (Willd.) Delprete & J.H. Kirkbr.	floresta	Rubiaceae	nanofanerofita	0.237	5.950	26.350	19.602	54.048	5
<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq.	escrube	Sapindaceae	nanofanerofita	0.053	6.540	21.189	49.267	29.543	6
<i>Dolioscarpus glomeratus</i> Eichler	floresta	Dilleniaceae	liana	-0.192	8.744	50.284	43.759	5.957	21
<i>Dyckia encholirioides</i> (Gaudich.) Mez	escrube	Bromeliaceae	hemiscriptofita	-0.034	9.361	36.395	63.605	0.000	185
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F. Macbr.	floresta	Lauraceae	mesofanerofita	NA	NA	NA	NA	NA	3
<i>Epidendrum fulgens</i> Brongn.	duna	Orchidaceae	nanofanerofita	0.249	7.213	13.265	85.154	1.581	7
<i>Epidendrum fulgens</i> Brongn.	escrube	Orchidaceae	nanofanerofita	0.156	7.053	13.001	86.999	0.000	10
<i>Erythroxylum umbu</i> Costa-Lima	escrube	Erythroxylaceae	nanofanerofita	-0.479	6.116	12.149	78.197	9.654	36
<i>Erythroxylum umbu</i> Costa-Lima	floresta	Erythroxylaceae	microfanerofita	-0.270	6.189	14.099	69.983	15.918	48
<i>Fabaceae sp1</i>	duna	Fabaceae	camefita	0.110	4.791	18.468	37.281	44.251	2
<i>Gaylussacia brasiliensis</i> (Spreng.) Meisn.	escrube	Ericaceae	nanofanerofita	-0.072	6.053	20.093	63.156	16.751	78
<i>Gaylussacia brasiliensis</i> (Spreng.) Meisn.	floresta	Ericaceae	nanofanerofita	-0.260	6.626	21.355	70.521	8.124	7
<i>Myrcia ilheosensis</i> Kiaersk.	floresta	Myrtaceae	microfanerofita	-0.327	8.247	42.524	57.476	0.000	16

<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	duna	Nyctaginaceae	nanofanerofita	0.229	7.087	60.398	0.000	39.602	11
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	escrube	Nyctaginaceae	nanofanerofita	-0.007	7.014	56.996	43.004	0.000	71
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	floresta	Nyctaginaceae	microfanerofita	0.079	7.259	39.746	35.592	24.662	22
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	floresta	Meliaceae	microfanerofita	-0.146	10.690	71.773	22.595	5.632	1
<i>Hiraea fagifolia</i> (DC.) A.Juss.	floresta	Malpighiaceae	liana	-0.188	8.345	44.027	48.156	7.816	1
<i>Hydrocotyle bonariensis</i> Lam.	duna	Araliaceae	criptofata	0.222	8.348	79.275	0.000	20.725	185
<i>Ilex dumosa</i> Reissek	floresta	Aquifoliaceae	mesofanerofita	-0.202	7.447	30.808	58.574	10.617	34
<i>Ilex pseudobuxus</i> Reissek	floresta	Aquifoliaceae	microfanerofita	-0.380	6.817	22.414	75.972	1.614	27
<i>Ilex theezans</i> Mart. ex Reissek	escrube	Aquifoliaceae	nanofanerofita	-0.339	7.814	38.863	61.137	0.000	87
<i>Ilex theezans</i> Mart. ex Reissek	floresta	Aquifoliaceae	microfanerofita	-0.370	7.952	38.879	61.121	0.000	262
<i>indet sp3</i>	duna	Indet	camefita	1.116	5.773	15.553	0.000	84.447	1
<i>Ipomoea cairica</i> (L.) Sweet	duna	Convolvulaceae	hemicriptofita	0.514	7.133	38.496	0.000	61.504	7
<i>Ipomoea cairica</i> (L.) Sweet	escrube	Convolvulaceae	hemicriptofita	0.799	7.274	35.197	0.000	64.803	1
<i>Ipomoea imperati</i> (Vahl) Griseb.	duna	Convolvulaceae	hemicriptofita	0.272	7.849	17.815	75.388	6.797	29
<i>Ipomoea pes-carpae</i> (L.) R. Br.	duna	Convolvulaceae	hemicriptofita	0.208	8.639	25.951	69.806	4.243	8
<i>Lycopodium alopecuroides</i> L.	escrube	Lycopodiaceae	camefita	NA	NA	NA	NA	NA	6
<i>Matayba intermedia</i> Radlk.	floresta	Sapindaceae	microfanerofita	-0.336	10.750	73.439	26.561	0.000	21
<i>Maytenus gonoclada</i> Mart.	escrube	Celastraceae	nanofanerofita	-0.246	7.078	31.279	68.721	0.000	4
<i>Maytenus gonoclada</i> Mart.	floresta	Celastraceae	microfanerofita	-0.231	7.457	32.571	61.225	6.204	34
<i>Miconia pusilliflora</i> (DC.) Naudin	floresta	Melastomataceae	nanofanerofita	-0.212	8.326	39.186	49.546	11.268	32
<i>Mikania sp.</i> Willd.	floresta	Asteraceae	hemicriptofita	0.972	8.563	49.878	0.000	50.122	2
<i>Mikania involucrata</i> Hook. & Arn.	floresta	Asteraceae	liana	0.488	7.984	51.389	0.000	48.611	2
<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	floresta	Monimiaceae	microfanerofita	NA	NA	NA	NA	NA	1
<i>Myrcia amazonica</i> DC.	floresta	Myrtaceae	microfanerofita	-0.298	7.205	26.999	66.841	6.161	1
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	escrube	Myrtaceae	nanofanerofita	-0.469	6.383	17.467	82.533	0.000	26
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	floresta	Myrtaceae	microfanerofita	-0.050	6.777	35.082	54.872	10.047	17
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	duna	Primulaceae	nanofanerofita	0.045	6.677	44.411	38.462	17.126	4
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	escrube	Primulaceae	nanofanerofita	-0.169	6.572	30.368	69.632	0.000	1
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	floresta	Primulaceae	nanofanerofita	-0.172	6.843	32.803	67.197	0.000	30
<i>Nidularium innocentii</i> Lem.	floresta	Bromeliaceae	hemicriptofita	0.314	10.181	84.671	0.000	15.329	2

<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	escrube	Lauraceae	nanofanerofita	-0.320	7.557	23.722	60.021	16.257	39
<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	floresta	Lauraceae	microfanerofita	-0.517	6.908	21.095	78.905	0.000	51
<i>Orchidaceae</i> sp1	floresta	Orchidaceae	hemicriptofita	NA	NA	NA	NA	NA	4
<i>Orchidaceae</i> sp2	floresta	Orchidaceae	hemicriptofita	0.489	8.466	58.701	0.000	41.299	1
<i>Ossaea confertiflora</i> (DC.) Triana	floresta	Melastomataceae	nanofanerofita	0.281	8.933	47.415	25.450	27.135	1
<i>Panicum</i> sp. L.	escrube	Poaceae	hemicriptofita	0.064	5.806	17.712	50.664	31.623	7
<i>Panicum</i> sp. L.	floresta	Poaceae	hemicriptofita	0.069	7.873	31.963	41.915	26.122	1
<i>Panicum</i> sp. L.	floresta	Poaceae	hemicriptofita	0.379	7.380	28.855	29.375	41.769	24
<i>Passiflora haematostigma</i> Mart. ex Mast.	floresta	Passifloraceae	liana	0.070	8.488	57.006	26.080	16.915	6
<i>Peperomia obtusifolia</i> (L.) A.Dietr.	floresta	Piperaceae	hemicriptofita	1.102	6.897	8.248	70.313	21.439	9
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	floresta	Peraceae	microfanerofita	-0.340	7.995	36.691	60.490	2.820	5
<i>Philodendron bipinnatifidum</i> Schott	floresta	Araceae	hemicriptofita	0.092	11.506	62.686	37.314	0.000	1
<i>Plantago tomentosa</i> Lam.	duna	Plantaginaceae	hemicriptofita	0.430	7.106	48.454	0.000	51.546	2
<i>Poaceae</i> sp1	duna	Poaceae	hemicriptofita	0.641	6.972	32.766	0.000	67.234	172
<i>Poaceae</i> sp1	escrube	Poaceae	hemicriptofita	0.152	7.200	25.519	41.870	32.611	7
<i>Poaceae</i> sp2	floresta	Poaceae	camefita	0.029	7.845	30.628	44.285	25.087	2
<i>Poaceae</i> sp3	escrube	Poaceae	hemicriptofita	-0.105	6.624	23.172	60.024	16.804	35
<i>Poaceae</i> sp4	floresta	Poaceae	camefita	0.641	6.897	21.783	25.459	52.758	1
<i>Polygala cyparissias</i> A.St.-Hil. & Moq.	duna	Polygalaceae	camefita	0.421	0.436	0.000	0.000	100.000	8
<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	duna	Myrtaceae	nanofanerofita	-0.229	7.823	44.631	55.369	0.000	1
<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	escrube	Myrtaceae	nanofanerofita	-0.264	7.548	39.919	60.081	0.000	64
<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	floresta	Myrtaceae	microfanerofita	-0.491	7.739	32.728	67.272	0.000	120
<i>Psychotria suterella</i> Müll.Arg.	escrube	Rubiaceae	nanofanerofita	-0.079	7.376	26.857	51.980	21.163	6
<i>Psychotria suterella</i> Müll.Arg.	floresta	Rubiaceae	nanofanerofita	0.021	7.613	26.876	46.940	26.183	31
<i>Quesnelia arvensis</i> (Vell.) Mez	escrube	Bromeliaceae	hemicriptofita	0.031	9.793	79.711	14.673	5.615	137
<i>Quesnelia arvensis</i> (Vell.) Mez	floresta	Bromeliaceae	hemicriptofita	0.004	10.381	91.394	8.606	0.000	128
<i>Myrsine venosa</i> A.DC.	floresta	Primulaceae	nanofanerofita	-0.163	8.694	52.423	42.416	5.161	5
<i>Rumohra adiantiformis</i> (G.Forst.) Ching	escrube	Dryopteridaceae	criptofata	-0.381	10.686	73.936	26.064	0.000	23
<i>Rumohra adiantiformis</i> (G.Forst.) Ching	floresta	Dryopteridaceae	criptofata	0.243	11.579	86.351	4.705	8.944	29
<i>Sauvagesia erecta</i> L.	escrube	Ochnaceae	hemicriptofita	0.613	4.247	2.858	40.547	56.595	24

<i>Sauvagesia erecta</i> L.	floresta	Ochnaceae	camefitas	0.421	4.559	5.206	37.180	57.614	1
<i>Schinus terebinthifolia</i> Raddi	floresta	Anacardiaceae	microfanerofita	-0.240	9.372	55.971	38.992	5.037	2
<i>Scleria</i> sp. P.J.Bergius	escrube	Cyperaceae	hemicriptofita	-0.004	8.964	55.949	30.527	13.524	8
<i>Scleria</i> sp. P.J.Bergius	floresta	Cyperaceae	hemicriptofita	-0.106	9.202	53.712	35.184	11.104	9
<i>Microstachys corniculata</i> (Vahl) Griseb.	duna	Euphorbiaceae	hemicriptofita	0.583	5.844	20.167	0.000	79.833	151
<i>Senegalia tenuifolia</i> (L.) Britton & Rose	floresta	Fabaceae	liana	0.037	7.794	29.990	44.387	25.623	2
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	floresta	Elaeocarpaceae	microfanerofita	-0.348	9.512	49.388	41.993	8.619	3
<i>Smilax</i> sp. L.	floresta	Smilacaceae	liana	0.265	8.535	47.698	22.847	29.455	2
<i>Smilax rufescens</i> Griseb.	duna	Smilacaceae	camefitas	-0.331	7.979	40.581	59.419	0.000	38
<i>Smilax rufescens</i> Griseb.	escrube	Smilacaceae	liana	-0.452	7.565	31.074	68.926	0.000	47
<i>Smilax rufescens</i> Griseb.	floresta	Smilacaceae	liana	-0.285	7.943	40.680	59.320	0.000	21
<i>Solanum americanum</i> Mill.	duna	Solanaceae	nanofanerofita	0.254	8.005	65.835	0.000	34.165	13
<i>Sophora tomentosa</i> L.	duna	Fabaceae	nanofanerofita	-0.041	8.990	65.775	28.670	5.555	9
<i>Spartina ciliata</i> Brongn.	duna	Poaceae	hemicriptofita	-0.240	8.026	42.128	55.794	2.078	175
<i>Spartina ciliata</i> Brongn.	escrube	Poaceae	hemicriptofita	-0.298	5.596	11.237	79.050	9.713	5
<i>Spartina ciliata</i> Brongn.	floresta	Poaceae	nanofanerofita	-0.298	5.596	11.237	79.050	9.713	1
<i>Stenotaphrum secundatum</i> (Walter) Kuntze	duna	Poaceae	hemicriptofita	0.242	6.874	39.530	14.834	45.637	158
<i>Stenotaphrum secundatum</i> (Walter) Kuntze	escrube	Poaceae	hemicriptofita	0.077	6.388	27.332	43.209	29.459	7
<i>Stigmaphyllon ciliatum</i> (Lam.) A.Juss.	duna	Malpighiaceae	liana	0.458	7.593	46.626	0.000	53.374	4
<i>Stigmaphyllon ciliatum</i> (Lam.) A.Juss.	floresta	Malpighiaceae	liana	0.800	7.894	43.211	0.000	56.789	1
<i>Struthanthus concinnus</i> (Mart.) Mart.	floresta	Loranthaceae	mesofanerofita	-0.140	5.690	7.048	92.952	0.000	4
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	floresta	Arecaceae	microfanerofita	NA	NA	NA	NA	NA	45
<i>Terminalia catapa</i> L.	duna	Combretaceae	nanofanerofita	-0.145	10.261	72.264	24.529	3.207	1
<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess.	escrube	Pentaphylacaceae	nanofanerofita	-0.489	7.279	27.544	72.456	0.000	104
<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess.	floresta	Pentaphylacaceae	microfanerofita	-0.453	7.565	31.784	68.216	0.000	50
<i>Tibouchina clavata</i> (Pers.) Wurdack	duna	Melastomataceae	nanofanerofita	-0.341	7.732	37.781	62.219	0.000	10
<i>Tibouchina clavata</i> (Pers.) Wurdack	escrube	Melastomataceae	nanofanerofita	-0.293	8.016	41.886	58.114	0.000	9
<i>Tibouchina clavata</i> (Pers.) Wurdack	floresta	Melastomataceae	nanofanerofita	-0.327	7.852	35.433	61.821	2.746	1
<i>Pleroma trichopoda</i> DC.	floresta	Melastomataceae	microfanerofita	0.047	7.171	31.040	43.640	25.320	1
<i>Trimezia Salisb. ex Herb.</i>	floresta	Iridaceae	nanofanerofita	0.041	8.645	70.699	20.746	8.555	4

<i>Vanilla chamissonis</i> Klotzsch	escrube	Orchidaceae	liana	-0.650	8.776	39.586	60.414	0.000	19
<i>Vanilla chamissonis</i> Klotzsch	floresta	Orchidaceae	liana	-0.392	8.531	31.876	68.124	0.000	33
<i>Vernonanthura puberula</i> (Less.) H.Rob.	floresta	Asteraceae	microfanerofita	0.163	9.171	54.811	24.038	21.150	2
<i>Vriesea altodaserrae</i> L.B.Sm.	escrube	Bromeliaceae	hemicriptofita	0.093	10.058	78.494	11.958	9.548	12
<i>Vriesea altodaserrae</i> L.B.Sm.	floresta	Bromeliaceae	hemicriptofita	-0.042	10.328	79.609	17.168	3.224	30