Juliana Lopes Vendrami

DIVERSIDADE FUNCIONAL EM UMA FLORESTA DE RESTINGA

FUNCTIONAL DIVERSITY IN A RESTINGA FOREST

VERSÃO CORRIGIDA

Laboratório de Ecologia de Florestas Tropicais

São Paulo

2014

Juliana Lopes Vendrami

DIVERSIDADE FUNCIONAL EM UMA FLORESTA DE RESTINGA

FUNCTIONAL DIVERSITY IN A RESTINGA FOREST

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo para a obtenção do Título de Mestre em Ciências, na Área de Ecologia de Ecossistemas Terrestres e Aquáticos.
Orientador: Prof. Dr. Alexandre Adalardo de Oliveira

São Paulo

2014

FICHA CATALOGRÁFICA

Vendrami, Juliana Lopes

Diversidade funcional em uma floresta de restinga

74 páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Ecologia.

1. Variabilidade intraespecífica; 2. Estratégias ecológicas; 3. Limitação de similaridade; 4. Filtro ambiental

I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Rafael Oliveira

Dr. Renato A. F. Lima

Prof. Dr. Alexandre Adalardo de Oliveira

Orientador

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho aos meus pais e à minha irmã pelo apoio e incentivo constantes.

AGRADECIMENTOS

Ao Departamento de Ecologia (IB/USP) e ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo pelo apoio logístico durante a realização desse projeto.

À CAPES pela bolsa concedida.

À Petrobrás pelo apoio financeiro ao projeto "Recuperação e conservação dos ecossistemas de restinga do litoral sul de São Paulo", no qual este trabalho está inserido.

Ao Instituto Florestal por permitir as coletas no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

Ao Alexandre pela orientação e ensinamentos sobre ciência desde a iniciação científica.

Aos membros do Comitê de Acompanhamento: Glauco Machado, Leandro Duarte e Marielos Claros pelas valiosas discussões para enriquecer esse projeto e pelo apoio durante todo o processo.

À Leda Lorenzo pelas inúmeras discussões a respeito deste projeto e de ciência como um todo, por sempre me mostrar uma visão completamente oposta, pelo ombro amigo de sempre, pelos momentos "galeto" e pela incrível amizade.

Ao Marcel Vaz pelos ensinamentos, pela ajuda incondicional ao longo de todos esses anos labtropianos e pela amizade.

Aos amigos Gabriel Frey, Thayná Mello, Cristiane Jurinitz, Camila Castanho, Sara Mortara, Raquel Miatto, Melina Leite, Julia Astegiano e Thiago Mitonori pela incrível ajuda nas várias etapas deste projeto.

Aos amigos da turma de mestrado, em especial à Marina Xavier pela amizade e apoio constante.

Aos amigos Ana Maria Teixeira, Ana Carol de Almeida, Sheina Koffler, Renata Aoki, André Pimentel, Glauber Ventrice e M. Alexandre Oliveira pelos vários momentos de desabafo e descontração.

À Marcia Pannutti pelo apoio emocional e logístico ao ceder a casa para que pudéssemos realizar os trabalhos de campos.

À Diana Graça pela ajuda nas medições dos atributos.

Aos ajudantes de campo, em especial ao Fernando que tornou o campo mais divertido.

Aos moradores do núcleo Pereque do Parque Estadual da Ilha do Cardoso que nos auxiliaram nos trabalhos de campo.

Aos meus pais e à minha irmã por, incondicionalmente, me apoiarem em todo a minha trajetória até aqui e por acreditarem sempre em mim.

A TODOS, MUITO OBRIGADA!

ÍNDICE

RESUMO..... 1
ABSTRACT..... 3
INTRODUÇÃO..... 5
MATERIAL E MÉTODO..... 12
1. **Área de estudo**..... 12
2. **Delineamento amostral**..... 13
3. **Análise estatística**..... 16
   - **3.1. Análise da relação entre atributos/estratégias ecológicas e a condição edáfica**..... 16
     - **3.1.1. Análise dos atributos funcionais isolados**..... 16
     - **3.1.2. Análise das estratégias ecológicas**..... 17
   - **3.2. Análise da relação entre preferência de habitat e a variação dos atributos/estratégias ecológicas**..... 18
     - **3.2.1. Análise dos atributos isolados**..... 19
     - **3.2.2. Análise das estratégias ecológicas**..... 19

RESULTADOS..... 20
1. **Relação entre atributos/estratégias ecológicas e a condição edáfica**..... 20
2. **Relação entre preferência de habitat e atributos/estratégias ecológicas**..... 29

DISCUSSÃO..... 33
1. **Relação entre atributos/estratégias ecológicas e a condição edáfica**..... 33
2. **Relação entre preferência de habitat e atributos/estratégias ecológicas**..... 35

CONCLUSÕES..... 36
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... 37
APÊNDICES..... 45

RESUMO

Entender os processos responsáveis pela origem e manutenção da diversidade de espécies nas comunidades representa uma questão central em ecologia. Dos inúmeros processos aventados para explicar a diversidade de organismos, podemos destacar o filtro ambiental e a limitação de similaridade. O filtro ambiental atua restringindo a variação e a distribuição dos organismos em determinado ambiente, enquanto que a limitação de similaridade atua pressionando a diferenciação das características dos organismos, uma vez que a coexistência entre os indivíduos depende da divergência na utilização dos recursos. A abordagem funcional tem sido utilizada para testar os processos responsáveis pela coexistência de espécies e consiste na comparação da similaridade funcional entre as espécies de uma comunidade através da quantificação dos seus atributos. A combinação de diferentes atributos em um organismo define a sua estratégia ecológica e, consequentemente, a sua distribuição nos habitats. As florestas de restingas são ambientes propícios para testar as hipóteses de coexistência das espécies nas comunidades, por apresentarem gradientes ambientes bem marcados e que definem a disponibilidade de recursos. Nesse sentido, este trabalho teve como objetivo avaliar: i) o efeito da condição edáfica (alagada e não alagada) sobre atributos funcionais e estratégias ecológicas de espécies arbóreas de restinga alta e; ii) o efeito que os atributos funcionais e as estratégias ecológicas têm sobre a preferência de habitat pelas plantas. Realizamos este trabalho em uma área de restinga alta na Ilha do Cardoso (SP) que compreende duas condições edáficas: alagada e não alagada. Coletamos cinco atributos funcionais (área foliar, área foliar específica, espessura foliar, conteúdo de matéria seca foliar e densidade da madeira) de 44 espécies arbóreas. Selecionamos 30 indivíduos de cada espécie sendo 15 em cada condição edáfica. Utilizamos seleção de modelos para as análises estatísticas, sendo usados modelos lineares simples e modelos lineares mistos para avaliar o efeito da condição edáfica na variação e nos valores médios dos atributos e das estratégias ecológicas, respectivamente. Encontramos efeito da condição edáfica sobre os coeficientes de variação (CV) do conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) e da área foliar específica (AFE), sendo maiores no ambiente alagado. No caso do CV da AFE, o efeito só foi significativo quando excluímos as palmeiras das análises. Não encontramos efeito da condição edáfica sobre a variação dos demais atributos funcionais, das estratégias ecológicas e tampouco do tipo de estratégia ecológica. Os

resultados encontrados apontam que no ambiente alagado, a limitação de similaridade seja o processo preponderante na estruturação dessa comunidade. Tal resultado difere dos reportados por outros estudos em florestas tropicais. Não encontramos efeito dos atributos e das estratégias ecológicas sobre a preferência de habitat das espécies, com exceção do CV de CMSF e de AFE. No caso do CV de AFE, o efeito só foi significativo quando excluímos *Euterpe edulis* (palmito-juçara) das análises. Este resultado reforça a importância da variedade fenotípica para definir a ocorrência das espécies em diferentes habitats.

ABSTRACT

Understanding the processes underlying the origin and maintenance of species diversity in communities is a central goal in ecology. Among the numerous processes proposed to explain the organisms' diversity, we can highlight environmental filter and limiting similarity. Environmental filter operates by restricting the variation and distribution of organisms in a given environment, while the process of limiting similarity acts by pressing differentiation in the organisms' characteristics, because the coexistence of individuals depends on difference in resource utilization. The functional approach has been used to test the processes responsible for species coexistence and consists in the comparison of species functional similarities in a community through their traits. The combination of different traits in an organism defines its ecological strategy and, therefore, their distribution on habitats. Restinga forests are suitable to test species coexistence hypotheses in communities, because it presents a well marked environmental gradient, which is defined by resource availability. Thus, this study aimed to evaluate: i) the effect of edaphic condition (flooded and drained) on functional traits and on ecological strategies of restinga trees species and, ii) the effect of functional traits on plant´s habitat preference. We conducted this study in an area of high restinga at Cardoso Island (SP), which comprises two edaphic conditions: flooded and drained. We collected five functional traits (leaf area, specific leaf area, leaf thickness, leaf dry matter content and wood density) of 44 tree species. We selected 30 individuals of each species, 15 in each edaphic condition. We used model selection for statistical analyses, being linear models to assess soil type effect on trait and ecological strategies variances and linear mixed models to assess ecological strategies mean values. We found edaphic condition effect on the coefficients of variation of leaf dry matter content (LDMC) and of specific leaf area (SLA), which was higher in the flooded edaphic condition. In the case of SLA coefficient of variance, the effect was significant only when we excluded the palms from analyses. We found no edaphic effect on the other functional traits and on ecological strategies variation, neither on ecological strategy type. The results show that in the flooded condition, limiting similarity is the dominant process structuring this community. This result differs from those reported by other tropical forests researches. We found no effect of traits and ecological strategies on habitat species preference, with the exception of LDMC and

SLA coefficients of variations. For SLA coefficient of variation, the effect was only significant when we exclude *Euterpe edulis* (juçara palm) from analyses. This result reinforces the importance of phenotypic variability to define species occurrence in different habitats.

INTRODUÇÃO

Entender os processos responsáveis pela origem e manutenção da diversidade de organismos nas comunidades representa uma questão central em ecologia (Götzenberger *et al.*, 2012). Essa questão é mais desafiadora nos trópicos, onde há várias comunidades com alta riqueza de espécies e baixo tamanho populacional (Wright, 2002). Além de agregar conhecimento básico, entender os processos subjacentes aos padrões observados possibilita prever a distribuição das espécies em diferentes cenários ambientais (Swenson, 2013), o que é pertinente no contexto atual de fragmentação e degradação dos ambientes.

Os padrões de diversidade podem ser definidos como padrões de distribuição, abundância, composição e coexistência das espécies em um determinado espaço físico. Diversas hipóteses têm sido propostas para explicar os processos responsáveis pelos padrões de diversidade nas comunidades (MacArthur & Wilson, 1967; Tilman, 1982; Ricklefs, 1987; Hubbell, 2001; Holyoak *et al.*, 2005). Essas hipóteses podem ser agrupadas em quatro processos principais, em um paralelo com a genética de populações: especiação, dispersão, deriva e seleção (Vellend, 2010). É importante salientar que todos os processos supracitados são importantes para gerar e manter a diversidade das espécies nas comunidades, porém a importância de cada um pode variar no espaço e no tempo (Ricklefs, 2004).

A diversidade de espécies em uma comunidade local depende fundamentalmente da diversificação do conjunto regional de espécies que por sua vez depende do processo de especiação (Ricklefs, 2004; Vellend, 2010) ligado à dispersão, ou seja, a capacidade de movimento dos organismos através do espaço (Wang & Smith, 2002). Por exemplo, as florestas tropicais de substrato arenoso e alagáveis da Floresta Atlântica têm poucas espécies vegetais em comum com as florestas de mesma condição edáfica da Amazônia devido à presença de barreiras que impedem a chegada das espécies ou devido a limitação de dispersão intrínseca das espécies, enquanto que as florestas de encosta da Mata Atlântica apresentam grande similaridade florística com as florestas arenosas das planícies costeiras devido à extensa migração de espécies (Scarano, 2002).

Os ecólogos reconhecem há muito tempo a importância da deriva ecológica ou estocasticidade nos padrões de diversidade das espécies nas comunidades (Chesson & Warner, 1981; MacArthur & Wilson, 1967), sendo as teorias neutras, a teoria mais

proeminente (Caswell, 1976; Hubbell, 2001) nesse contexto. A teoria neutra de Hubbell assume que os indivíduos de um mesmo nível trófico são equivalentes demograficamente, ou seja, os indivíduos têm chances iguais de sobreviver, reproduzir ou crescer, apesar das diferenças nas suas características ecológicas (Hubbell, 2005). Dessa forma, a persistência de uma espécie em um local seria determinada pelas oscilações estocásticas das populações e pela sua capacidade de dispersão (Hubbell, 2001).

Já o processo de seleção é definido como o conjunto de processos determinísticos que definem a ocorrência das espécies em uma comunidade (Vellend, 2010). Tais processos estão baseados nas respostas dos indivíduos ao ambiente abiótico e às interações direta e indireta com outros organismos (*e.g.*, competição, predação, mutualismo, facilitação, parasitismo) (Chase & Leibold, 2003; HilleRisLambers *et al.*, 2012).

A resposta das espécies às condições abióticas está relacionada com as características morfofisiológicas que os indivíduos apresentam e que lhes conferem capacidade de se estabelecer, crescer e se reproduzir em determinadas condições ambientais (Keddy, 1992). Dessa forma, pode-se dizer que as condições abióticas exercem um filtro, restringindo a ocorrência de espécies nas comunidades, isto é, selecionando apenas os indivíduos do banco regional capazes de lidarem com as condições abióticas locais (Keddy, 1992). Tal processo é denominado de filtro ambiental (Keddy, 1992; Lortie *et al.*, 2004). O filtro ambiental pode tanto alterar os valores médios quanto reduzir a variação das características dos organismos nos ambientais (Weiher & Keddy, 1995). Em condições ambientais mais severas, a pressão seletiva pode ser mais forte resultando em uma redução ainda maior da variabilidade dessas características dentro da comunidade (Violle *et al.*, 2012). O filtro ambiental pode gerar uma assembleia com características muito semelhantes em uma comunidade (Keddy, 1992; Fukami *et al.*, 2005; Myers & Harms, 2009). Por exemplo, no cerrado onde o fogo exerce uma forte pressão seletiva (Cianciaruso *et al.*, 2012), foram selecionadas espécies arbóreas que apresentam um maior espessamento das raízes e caules (xilopódio) e uma cortiça bastante grossa (Gottsberger & Silberbauer–Gottsberger, 2006). Diversos estudos usando a abordagem funcional têm mostrado o papel do filtro ambiental como principal processo responsável pelos padrões de diversidade das espécies em uma comunidade (Fukami *et al.*, 2005; Kraft *et al.*, 2008;

Cornwell & Ackerly, 2009; Swenson & Enquist, 2009; Kraft & Ackerly, 2010; Baraloto *et al.*, 2012).

Em contrapartida, a resposta das espécies às interações com outros organismos pode gerar padrões de diversidade distintos aos encontrados no caso da filtragem ambiental. No caso da competição ser o fator determinante na diversidade de espécies em uma comunidade, por exemplo, observa-se o padrão de limitação de similaridade das características das espécies (Grime, 2006; Adler *et al.*, 2007), ou seja, a variabilidade fenotípica da comunidade deve aumentar (Tilman *et al.*, 1997). Segundo a teoria clássica de competição, isso ocorre porque em uma escala espacial pequena (escala de vizinhança) só coexistiriam indivíduos que adquirem recursos de fontes diferentes ou de formas diferentes espacial ou temporalmente (MacArthur & Levins, 1967). Caso contrário, haveria a exclusão competitiva do indivíduo com menor habilidade de competição (Gause, 1934; Connell, 1961; Tilman, 1982). A habilidade competitiva de um indivíduo depende fortemente das condições ambientais em que ele está localizado (Webb *et al.*, 2002). Portanto, os padrões de diversidade dependem de como os filtros ambientais e as interações bióticas competitivas atuam espacial e temporalmente (Webb *et al.*, 2002), sendo que uma vez atuando conjuntamente com mesma intensidade podem produzir um padrão semelhante ao aleatório (Swenson & Enquist, 2009).

A abordagem funcional tem sido usada para testar qual o principal processo determinando a diversidade de espécies em uma comunidade (Swenson, 2013), sendo baseada na comparação de similaridade entre as espécies de uma comunidade. A abordagem funcional mede a similaridade de atributos entre as espécies através da quantificação de suas características morfológicas ou fisiológicas que estejam associadas com o desempenho dos organismos, também denominadas de atributos ou traços funcionais (Swenson & Enquist, 2009; Swenson, 2013).

Os atributos funcionais estão relacionados com o desempenho dos indivíduos através de seus efeitos sobre a sobrevivência, o crescimento e a reprodução dos mesmos (Violle *et al.*, 2007). Os atributos funcionais representam as respostas dos organismos aos fatores ambientais, ou seja, representam a solução para os diferentes problemas de aquisição e uso dos recursos em um determinado ambiente (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). No entanto, qualquer resposta de um organismo frente a uma condição ambiental implica em um custo energético ou nutricional para o organismo, dessa forma, essa

resposta só será vantajosa para o individuo se o benefício igualar ou sobrepuser o custo. Devido a essa limitação de custo, nem sempre as respostas do organismo a um determinado ambiente são as melhores soluções para todos os problemas, podendo inclusive uma resposta para um determinado problema ser maléfica para outro problema. Por exemplo, a abertura estomática nas folhas para a entrada de gás carbônico atmosférico implica na perda de água por evaporação (Lambers *et al.*, 2008), que pode ser bastante problemática em ambientes com baixa disponibilidade de água. Assim o favorecimento de uma atividade diminui a disponibilidade de recursos para efetuar outra atividade, o que constitui a base das demandas conflitantes dos indivíduos (Chase & Leibold, 2003). O balanço entre benefício e custo (conjunto de demandas conflitantes) das respostas dos organismos depende do ambiente em que o mesmo está localizado.

O conjunto dos atributos funcionais (respostas) de um indivíduo define a estratégia ecológica do indivíduo frente a uma determinada condição ambiental (Wright *et al.*, 2004). Os indivíduos de uma mesma espécie podem ter diferentes estratégias ecológicas dependendo das condições abióticas em que se encontram (Donovan *et al.*, 2011). Essas estratégias ecológicas podem ser mais ou menos vantajosas em função da disponibilidade de recursos, podendo variar desde estratégias mais conservativas (investimento de energia com retorno em longo prazo) até mais aquisitivas (investimento de energia com retorno em curto prazo) (Donovan *et al.*, 2011). No caso das plantas, por exemplo, seria vantajosa em um ambiente com baixa disponibilidade de recursos, a seleção de uma estratégia conservativa, como folhas mais longevas, com menor concentração de nutrientes, alto investimento em defesas estruturais (para possíveis danos que ocasionariam a perda dos nutrientes), pouca capacidade fotossintética e pouca massa por área (Wright *et al*., 2004; Donovan *et al.*, 2011; Baraloto *et al.*, 2012).

Muitos dos estudos que utilizam a abordagem de diversidade funcional focam principalmente nos valores médios dos atributos, negligenciando a variação intraespecífica (Cianciaruso *et al.*, 2009). No entanto, têm-se mostrado a importância de considerar a variação intraespecífica dos atributos das espécies para a coexistência delas em uma comunidade (Albert *et al.*, 2010; Baraloto *et al.*, 2010; Jung *et al.*, 2010; de Bello *et al.*, 2011; Carlucci *et al.*, 2012; Cianciaruso *et al.*, 2012; Dantas *et al.*, 2013), uma vez que as interações bióticas e abióticas e, em última análise, a seleção natural,

ocorrem no nível do indivíduo (Violle *et al.*, 2012). A habilidade dos indivíduos de uma espécie de responderem de forma diferenciada às condições ambientais possibilita a coexistência entre os indivíduos (Bolnick *et al.*, 2003), uma vez que uma variação na aquisição ou uso dos recursos entre os indivíduos poderia reduzir a competição por um determinado recurso. Além disso, a variação intraespecífica pode influenciar a amplitude da distribuição espacial de uma espécie (Lavorel *et al.*, 2007). Por exemplo, espécies que apresentam grande variação intraespecífica podem ocupar uma maior variedade de ambientes. Ao passo que uma espécie com baixa variação intraespecífica fica restrita a poucos ambientes, ou seja, a espécie apresentaria preferência por um tipo de habitat.

As restingas são notáveis pelo desenvolvimento de vegetação em ambientes com condições abióticas definidas pela disponibilidade de recursos (*e.g.*, água, nutrientes) em escala espacial muito fina, o que permite testar os processos responsáveis pela diversidade de espécies e de atributos localmente. Restinga são depósitos arenosos recentes das originados nas regressões marinhas ao longo do litoral brasileiro, que não ultrapassam 5.100 anos (Gomes *et al.*, 2007). Sobre esses depósitos arenosos, desenvolveu-se um complexo vegetacional representado por um mosaico de fisionomias desde herbáceas até florestais, sendo que a complexidade das fisionomias aumenta conforme a distância do mar (Araújo & Lacerda, 1987). As florestas de restinga alta representam um dos extremos dessa complexidade de fisionomias. Essas florestas possuem uma alta similaridade florística com a floresta ombrófila densa de encosta e um baixo endemismo (Scarano, 2002). O baixo endemismo associado com a idade recente das restingas indica que as espécies presentes nessas florestas tiveram sua origem nas florestas de encosta (Scarano, 2002).

As florestas de restinga se desenvolvem em um solo arenoso, ácido, pobre em nutrientes e muitas vezes com considerável grau de salinidade (Hay *et al.*, 1981). Quando essas florestas estão localizadas sobre cordões arenosos, os solos são bem drenados e são denominadas de florestas de restinga alta seca (RAS). Em contrapartida, quando as florestas estão localizadas entre os cordões arenosos e sujeitas ao afloramento do lençol freático permanente ou periódico, são denominadas de floresta de restinga alta alagada (RAA) ou floresta paludosa de restinga (Mantovani, 2003).

Florestas arenosas bem drenadas apresentam acentuada perda de nutrientes por lixiviação (Britez, 2005), tornando custosa a reposição de tecidos nos vegetais no caso

de herbivoria, por exemplo (Fine *et al.*, 2006). Dessa forma, para que as plantas possam coexistir nesses ambientes onde a obtenção de recursos é limitada, é esperado que os indivíduos tenham uma maior diferenciação no nicho. Além disso, é esperado que as plantas tenham estratégias ecológicas que visem à conservação dos nutrientes, aumentando a sua capacidade de absorção e/ou diminuindo a perda de nutrientes (Aerts, 1999).

Os solos sob as florestas com alagamento permanente e/ou periódico são mais férteis, em virtude de maiores teores de matéria orgânica dissolvida (Carvalho *et al*., 2006) e possuem altas concentração de sais (Britez, 2005). No entanto, o alagamento impõe um ambiente anóxico ou hipóxico (ausência ou baixa concentração de oxigênio, respectivamente) (Crawford & Braendle, 1996), que afeta diretamente o metabolismo das raízes (Scarano, 2006). Raízes em condições de baixa disponibilidade de oxigênio no solo passam a realizar respiração anaeróbica (fermentação), o que reduz a produção de energia para a planta (Lambers *et al.*, 2008). Uma menor produção de energia implica na redução de absorção de água e de nutrientes pelas raízes que dependem, principalmente, de canais de transporte ativo na membrana plasmática das células (Lambers *et al.*, 2008). Adicionalmente, a falta de oxigênio nas raízes altera o metabolismo dos hormônios, como por exemplo, aumenta-se a produção do ácido abscísico (ABA) nas raízes (Lambers *et al.*, 2008). Esse hormônio inibe a expansão foliar (Van Volkenburgh, 1994) e promove o fechamento dos estômatos, que evitam a perda de água pela planta por evaporação (Lambers *et al.*, 2008). Com o fechamento dos estômatos, a planta também para de fixar gás carbônico atmosférico, afetando assim as taxas fotossintéticas (Pezeshki, 1994) e, consequentemente, têm seu crescimento reduzido (Vartapetian & Jackson, 1997). Dessa forma, somente plantas que tolerem essas condições podem existir nesse ambiente. Dado que o ambiente é mais fértil do que o solo drenado, é esperada a presença de plantas com estratégias aquisitivas.

Neste contexto, propomos o presente projeto, cujo objetivo foi avaliar: i) o efeito da condição edáfica sobre atributos funcionais e sobre estratégias ecológicas de espécies arbóreas de uma floresta de restinga alta e ii) o efeito que os atributos funcionais e as estratégias ecológicas têm sobre a preferência de habitat pelas plantas. Para o objetivo i, esperávamos que a condição alagada exercesse uma seleção mais forte sobre os indivíduos. Dessa forma, os indivíduos que não possuem atributos e/ou estratégias ecológicas adequados, o filtro reduziria a variação dos atributos e/ou das estratégias

ecológicas nessa condição edáfica quando comparado com a condição não alagada. Além disso, no ambiente alagado seria esperada a presença de estratégias do tipo aquisitiva. Para o objetivo ii, esperávamos maior variação nos atributos e nas estratégias ecológicas das espécies que não tivessem preferência por um habitat.

MATERIAIS E MÉTODOS

1. Área de estudo

Realizamos o presente estudo no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC), situado no município de Cananéia, no extremo sul do litoral do estado de São Paulo (25º03’05”- 25º18’18” S; 47º53’48”- 47º05’42” W, Figura 1a). O clima é tropical úmido sem estação seca (Köppen, 1948), com temperatura média anual de 21,5 ºC e precipitação média anual de 1.920 mm (CIIAGRO, 2014).

Realizamos o presente trabalho na parcela permanente de 10,24 ha instalada no ano de 2002 no núcleo Perequê, ao norte da ilha (Figura 1a). A parcela permanente é dividida em 256 sub-parcelas de 20 x 20 m (Projeto Parcelas Permanentes - BIOTA/FAPESP), e é ocupada em parte pela floresta de restinga alta alagada (RAA) e em parte pela floresta de restinga alta não alagada (RANA). A RAA e RANA ocorrem predominantemente sobre dois tipos de solo: neossolo quartzarénico hidromórfico espódico (daqui em diante denominado apenas de alagado) e espodossolo ferrocárbico hidromórfico arênico e típico (daqui em diante denominado apenas de não alagado), respectivamente (Figura 1b). O solo alagado, que ocupa 28% da área da parcela, é encontrado entre os cordões arenosos, sendo um tipo de solo arenoso mais recente, próximo da linha atual da costa, caracterizado por uma baixa altitude (cerca de 3 m do nível do mar) e é sujeito ao afloramento do lençol freático praticamente durante o ano inteiro (Gomes, 2005). Já o solo não alagado ocupa 62% da área e é um solo mais seco e profundo do que o neossolo, localizado nos cordões arenosos (cerca de 3 a 8 m do nível do mar) (Gomes, 2005). A vegetação na parcela permanente possui um dossel contínuo, em média, de 15 m de altura com algumas clareiras e compreende 130 espécies arbóreas contabilizadas no censo de 2008 com diâmetro de inclusão dos indivíduos de 1 cm (Oliveira *et al.*, 2014). Todos esses indivíduos arbóreos estão marcados, identificados e mapeados.

(a)

(b)

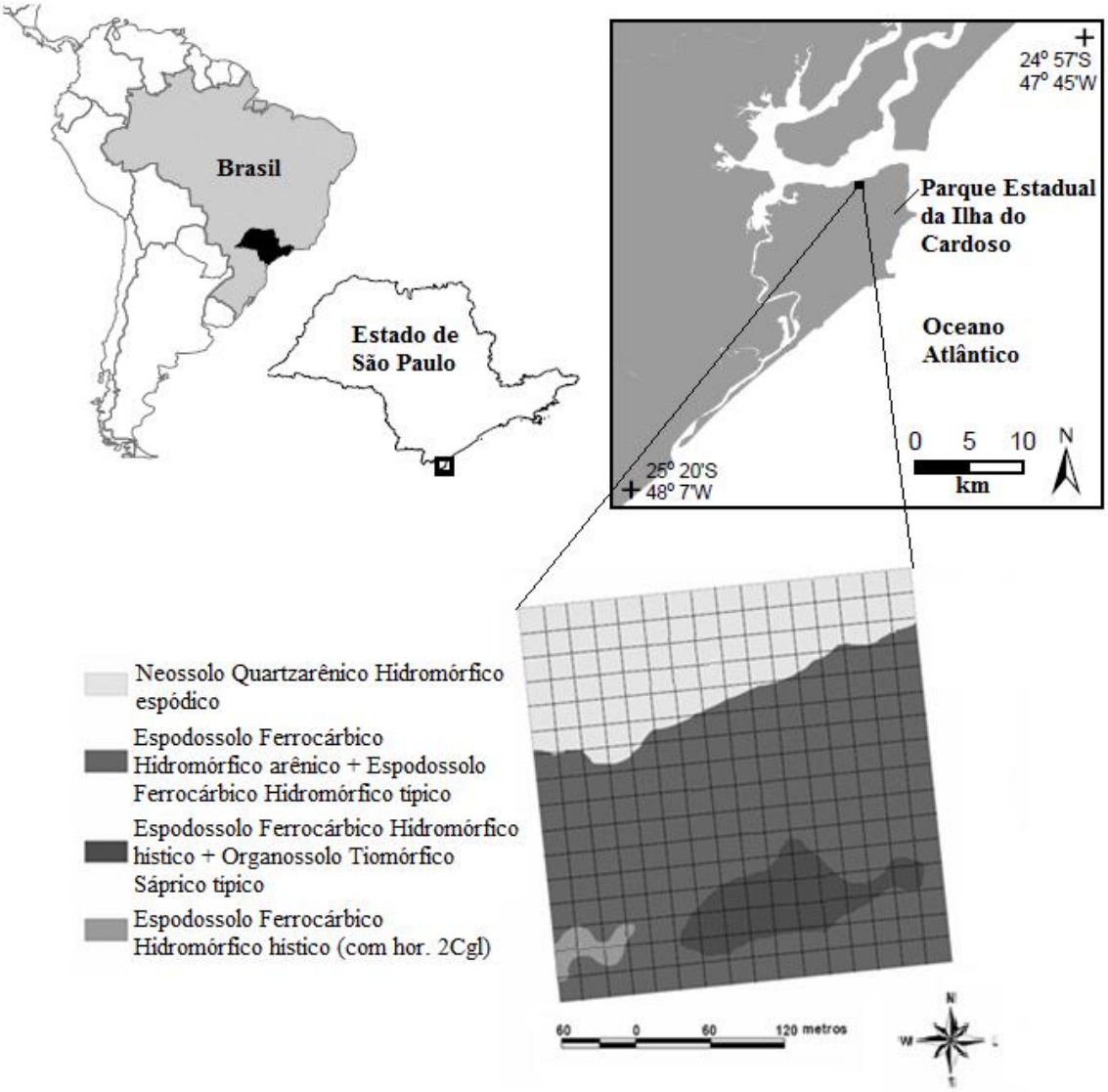


Figura 1. (a) Mapa de localização da área de estudo no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo. (b) Mapa de solos da parcela permanente de 10,24 ha. Os quadrados representam subparcelas de 20 x 20 m. Fonte: Laboratório de Ecologia de Florestas Tropicais (LabTrop/USP, http://labtrop.ib.usp.br).

2. Delineamento amostral

Selecionamos 44 espécies arbóreas na parcela que perfaziam 85% das espécies com maior abundância de indivíduos (Apêndice I). Selecionamos 30 indivíduos de cada espécie, sendo 15 indivíduos em cada condição edáfica (alagada e não alagada), com exceção das espécies *Bactris hatschbachii* e *Miconia cubatanensis*, para as quais encontramos apenas 14 e 12 indivíduos, respectivamente, no alagado. Sorteamos 50

subparcelas em cada tipo de solo. Coletamos, quando presente, pelo menos, um ramo de um indivíduo de cada espécie selecionada na subparcela sorteada. Estabelecemos o limite de coleta de, no máximo, três indivíduos da mesma espécie presentes na mesma subparcela amostrada. Para algumas espécies, não foi possível completar o número de 30 indivíduos nas 50 subparcelas sorteadas, sendo então, selecionadas subparcelas a partir do banco de dados que continha as espécies que faltavam.

Para cada indivíduo selecionado, coletamos o ramo mais alto possível que alcançávamos com um podão de, aproximadamente, 11 m de comprimento, a fim de garantir que as folhas estivessem completamente expostas à radiação solar, como proposto por Cornelissen *et al.* (2003). No entanto, nem sempre foi possível coletar as folhas mais expostas à radiação solar, pois alguns indivíduos tinham uma copa que ultrapassava o alcance do podão e cinco das espécies selecionadas são características de sub-bosque (*Bactris hatschbachii*, *Geonoma schottiana*, *Ouratea parviflora*, *Psychotria hastisepala* e *Rudgea villiflora*). Após as coletas, acondicionávamos os ramos em um recipiente com água por, no mínimo, 6 h para reidratarem. De cada ramo, escolhemos duas folhas totalmente expandidas, evitando as folhas novas ou com muita herbivoria ou aparentemente doentes. Para cada par de folhas, mensuramos cinco atributos funcionais:

i) Área foliar (AF): a área foliar (cm^2) de uma das faces de uma folha. Está relacionada ao equilíbrio hídrico, captação de luz e trocas gasosas da planta (Cornelissen *et al.*, 2003). Áreas foliares maiores implicam em maior perda de água por evaporação e maior custo energético e nutricional (Lambers *et al.*, 2008), além de serem mais sujeitas a herbivoria (Westoby *et al.*, 2002). Dessa forma, em ambientes onde a obtenção de recursos é limitante, folhas com áreas grandes pode ser prejudicial. Fotografamos com uma câmera digital a face adaxial das duas folhas de cada indivíduo e utilizamos o programa ImageJ (Rasband, 2007) para calcular a área foliar. Não incluímos os pecíolos e as raques, porém incluímos as áreas perdidas das folhas por herbivoria.

ii) Área foliar específica (AFE): área de uma das faces da folha úmida dividida por sua massa seca ($cm^2.g^{-1}$). A AFE está relacionada com o crescimento relativo da planta, ao investimento em defesa estrutural e à vida útil foliar (Cornelissen *et al.*, 2003). Valores baixos de AFE indicam que as plantas estão investindo mais em componentes estruturais, que aumenta a sua resistência contra dessecação e herbivoria (Cornelissen *et*

al., 2003), o que é vantajoso para ambientes onde a obtenção de recursos é limitante. Para o cálculo da AFE, dividimos o valor da área foliar de duas folhas pela massa seca das mesmas, incluindo os pecíolos. O cálculo da área foliar seguiu o mesmo procedimento descrito para a AF, porém incluímos pecíolos e raques e não incluímos as áreas das folhas perdidas por herbivoria. Secamos as folhas em uma estufa de campo a gás (até peso constante), sendo em seguida pesadas em uma balança digital com precisão de 0,001 g.

iii) Espessura foliar (EF): a espessura foliar (mm) está relacionada ao potencial hídrico e a assimilação de carbono das plantas (Cornelissen *et al.*, 2003). Folhas mais espessas são mais resistentes à herbivoria e à dessecação, portanto, devem ser mais vantajosas no ambiente onde os recursos são mais limitantes. Medimos as folhas com um paquímetro digital com precisão de 0,01 mm evitando as nervuras principais.

iv) Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF): razão entre a massa úmida e a massa seca da folha ($mg.g^{-1}$). O CMSF está relacionado positivamente à vida útil foliar e à resistência a danos físicos (Cornelissen *et al.*, 2003). Dessa forma, maiores valores de CMSF são mais vantajosos em ambientes de baixa disponibilidade de nutrientes. Para o cálculo, seguimos o mesmo procedimento utilizado para medir o peso seco no cálculo do AFE.

v) Densidade da madeira (DM): massa seca de uma secção de um galho dividido pelo volume do mesmo quando ainda úmido. A DM está relacionada ao transporte de água, ao suporte mecânico e ao potencial de crescimento da planta (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Plantas com alta densidade de madeira apresentam maior resistência física e resistência a patógenos (Cornelissen *et al.*, 2003), sendo vantajosa em ambientes onde o recurso é limitante. Para o cálculo da DM, selecionamos de cada indivíduo ramos com um diâmetro mínimo de 5 mm. Esses ramos foram submergidos em água por aproximadamente 4 h, para depois serem pesados. Não calculamos a densidade da madeira paras as espécies da família Arecaceae (*Bactris hatschbachii*, *Bactris setosa*, *Euterpe edulis* e *Geonoma schottiana*), pois seria necessário cortar o meristema apical já que as palmeiras não possuem ramificações nos troncos.

3. Análise estatística

Para todas as análises, utilizamos a abordagem de seleção de modelos. Essa abordagem permite comparar diferentes modelos (hipóteses) para explicar um mesmo padrão observado (Johnson & Omland, 2004). Transformamos os atributos AF, AFE e EF em logaritmo natural previamente às análises para cumprir os pressupostos de normalidade. Para os atributos AF e AFE, realizamos uma análise com todas as espécies e uma análise sem as palmeiras (*Bactris hatschbachii*, *Bactris setosa*, *Euterpe edulis* e *Geonoma schottiana*), uma vez que essas espécies apresentam peculiaridades bastante intrínsecas, como folhas bastante fibrosas e de tamanho relativamente grande (1 – 3 m de comprimento) quando comparadas com as demais espécies do sistema. Além disso, realizamos uma análise excluindo apenas a espécie *Euterpe edulis*, uma vez que essa palmeira foi a única que apresentou folhas com mais de 1,50 m de comprimento. Realizamos as análises no programa R (R Core Development Team, 2014), utilizando o pacote básico, e nos casos em que utilizamos pacotes adicionais, os mesmos serão apontados nas análises.

3.1. Análise da relação entre atributos/estratégias ecológicas e a condição edáfica

3.1.1. Análise dos atributos funcionais isolados

Para avaliar o efeito da condição edáfica sobre a variação dos atributos, utilizamos modelos lineares simples. Como variável resposta, utilizamos o coeficiente de variação (relação entre o desvio padrão e a média) de cada atributo por espécie em cada condição edáfica. Modelamos o coeficiente de variação (CV) de cada atributo em função do fator fixo (CV ~ condição edáfica) e sem o fator fixo (CV ~ 1). Para a inferência estatística, utilizamos o valor da estatística F e de probabilidade (p), sendo $\alpha = 0,05$. Realizamos a validação dos modelos selecionados com relação à normalidade e à homogeneidade da variância dos resíduos (Apêndice II). Utilizamos a função “lme” do pacote estatístico “nlme” (Pinheiro *et al.*, 2014) para a análise de modelos lineares mistos, e a função “vioplot” (Adler, 2005) para a construção dos gráficos de distribuição das variáveis.

Para avaliar o efeito da condição edáfica sobre a média dos atributos funcionais, utilizamos modelos lineares mistos, que permitem desconsiderar os efeitos aleatórios das espécies amostradas. Cada atributo funcional foi modelado em função do fator fixo (atributo ~ condição edáfica) e do fator aleatório (espécies). Para todos os atributos,

utilizamos o modelo de intercepto aleatório para o fator aleatório, ou seja, a relação entre a variável resposta e a preditora é diferente apenas para o intercepto (Zuur *et al.*, 2009). Uma vez definido o fator aleatório, avaliamos a estrutura fixa. Para isso, comparamos os modelos com o fator fixo (atributo ~ condição edáfica, aleatório = espécies) e sem o fator fixo (atributo ~ 1, aleatório = espécies). Para a inferência estatística, utilizamos o teste da razão de verossimilhança para modelos aninhados (RV) e o valor de probabilidade (p), sendo $\alpha = 0{,}05$. Após selecionarmos os modelos, realizamos a sua validação com relação aos quesitos de normalidade dos fatores fixos e aleatórios e da homogeneidade da variância dos resíduos (Apêndice II).

3.1.2. Análise das estratégias ecológicas

Avaliamos as estratégias ecológicas das espécies de duas formas: através da (a) variabilidade e da (b) média das estratégias ecológicas por espécie. Em ambas as formas, os atributos funcionais foram primeiramente padronizados, centralizados na média na escala de variância, uma vez que as análises são sensíveis à escala dos atributos.

(a) Para avaliar a variabilidade das estratégias ecológicas das espécies, medimos o espaço multifuncional que cada espécie ocupava através do volume do *convex hull* (Cornwell *et al.*, 2006; Villéger *et al.*, 2008). O *convex hull* representa uma análise multivariada que considera todos os dados de um conjunto simultaneamente, sendo que nesse caso representa o menor volume possível do polígono formado por todos os atributos dos indivíduos de uma espécie (Cornwell *et al.*, 2006) (Figura 2). Para essa análise, estávamos interessados somente na variabilidade das estratégias ecológicas, assim desconsideramos qualquer sobreposição das estratégias ecológicas entre as espécies no espaço multifuncional. Calculamos o volume do *convex hull* para cada espécie em cada condição edáfica. Utilizando um modelo linear simples, modelamos o volume do *convex hull* em função da condição edáfica (volume por espécie ~ condição edáfica). Seguimos todos os procedimentos descritos no item anterior para a seleção de modelos. O cálculo do *convex hull* não admite dados faltantes, assim realizamos uma analise com todos os atributos, mas excluindo as palmeiras e outra análise com todas as espécies, mas excluindo a densidade da madeira. Utilizamos a função “dbFD” do pacote “FD” (Laliberté & Shipley, 2011) para o cálculo do volume do *convex hull*.

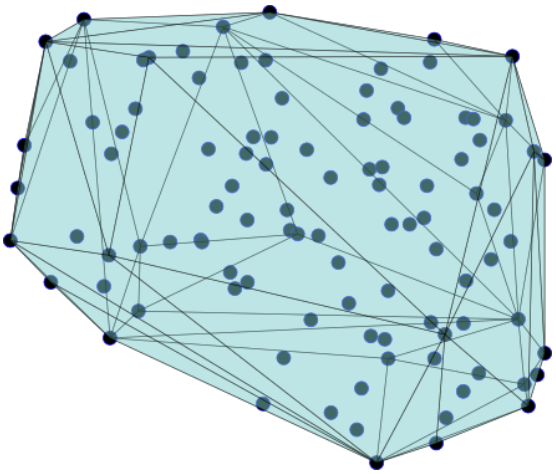


Figura 2. Imagem ilustrativa do menor polígono formado por todos os atributos dos indivíduos de uma única espécie em um espaço multidimensional. Fonte: http://scicomp.stackexchange.com.

(b) Para a análise da estratégia média por espécie, realizamos uma análise de componentes principais (PCA). Utilizamos um modelo linear misto para modelar os escores do primeiro componente principal em função da condição edáfica (fator fixo) e das espécies (fator aleatório). Comparamos modelos com o fator fixo (PCA1 ~ condição edáfica, aleatório = espécies) e sem o fator fixo (PCA1 ~ 1, aleatório = espécies). Seguimos então os procedimentos de seleção de modelo descritos no item anterior. Assim como o cálculo do *convex hull*, o PCA também não admite dados faltantes. Dessa forma, realizamos uma análise com todos os atributos, mas excluindo as palmeiras e outra análise com todas as espécies, mas excluindo a densidade da madeira.

3.2. Análise da relação entre preferência de habitat e a variação dos atributos/estratégias ecológicas

Para avaliar o efeito da variação dos atributos e das estratégias ecológicas (coeficiente de variação e volume do *convex hull*, respectivamente) sobre a preferência de habitat pelas plantas, utilizamos como variável resposta a diferença de densidade relativa de indivíduos arbóreos de cada uma das 44 espécies entre as condições edáficas alagada e não alagada. Essa variável ficou truncada entre -1 e 1, sendo que acima do valor 0, esperávamos uma reta decrescente e abaixo do 0, esperávamos uma reta crescente. Para contemplar essas duas situações em um único modelo, aplicamos o

módulo na variável resposta. Como a variável resposta em módulo apresentou uma distribuição exponencial, transformamos a variável em logaritmo natural.

3.2.1. Análise com os atributos funcionais isolados

Modelamos a variável resposta (descrita acima) em função do coeficiente de variação de cada atributo isolado (AF, AFE, EF, CMSF e DM) para cada espécie usando um modelo linear simples. Seguimos os procedimentos para seleção de modelos lineares simples descritos no item 3.1.1.

3.2.2. Análise com as estratégias ecológicas

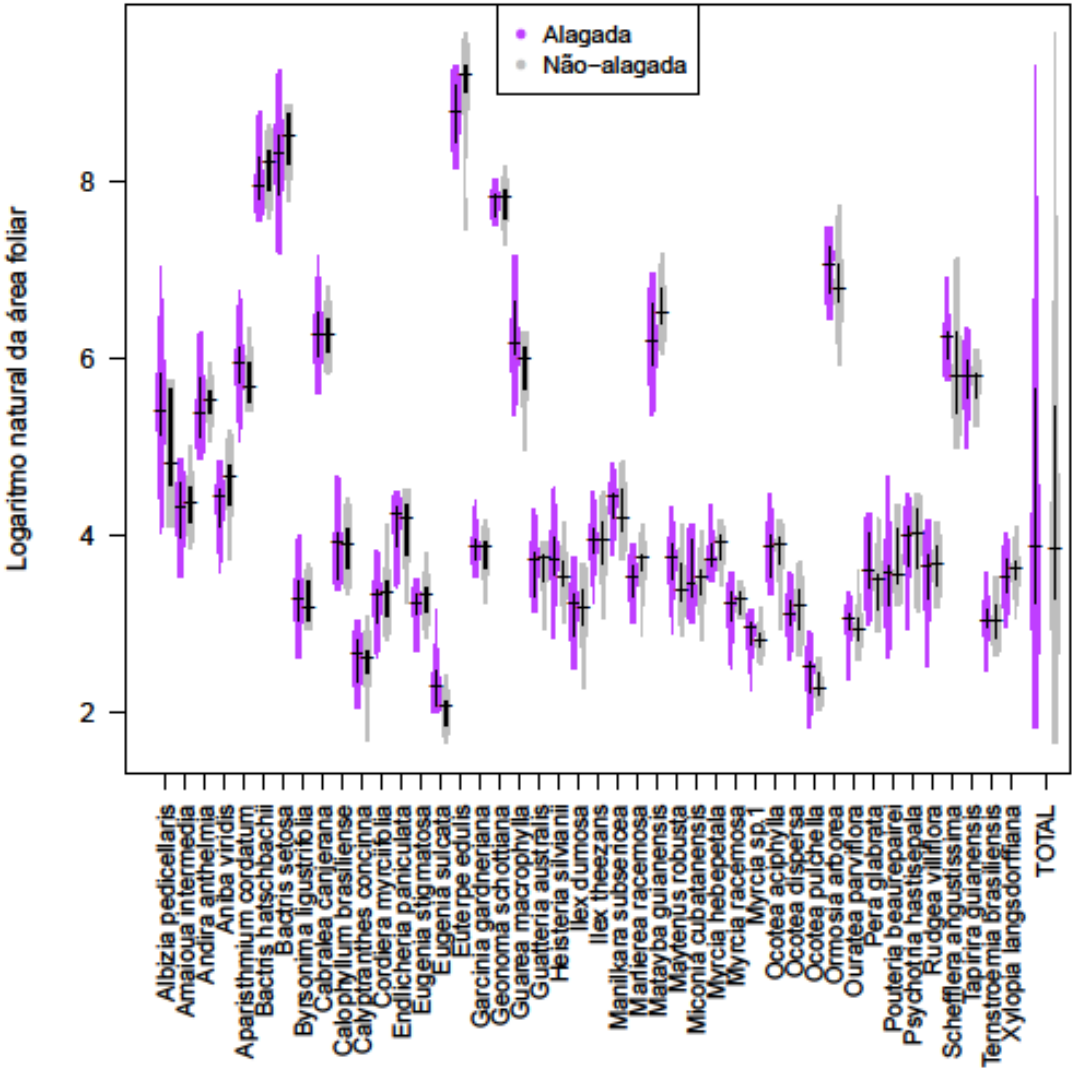
O cálculo da variabilidade das estratégias ecológicas foi descrito no item 3.1.2. Modelamos a variável resposta em função do volume do *convex hull* de cada espécie utilizando um modelo linear simples. E seguimos os procedimentos para a seleção de modelos como mencionado no item 3.1.1.

RESULTADOS

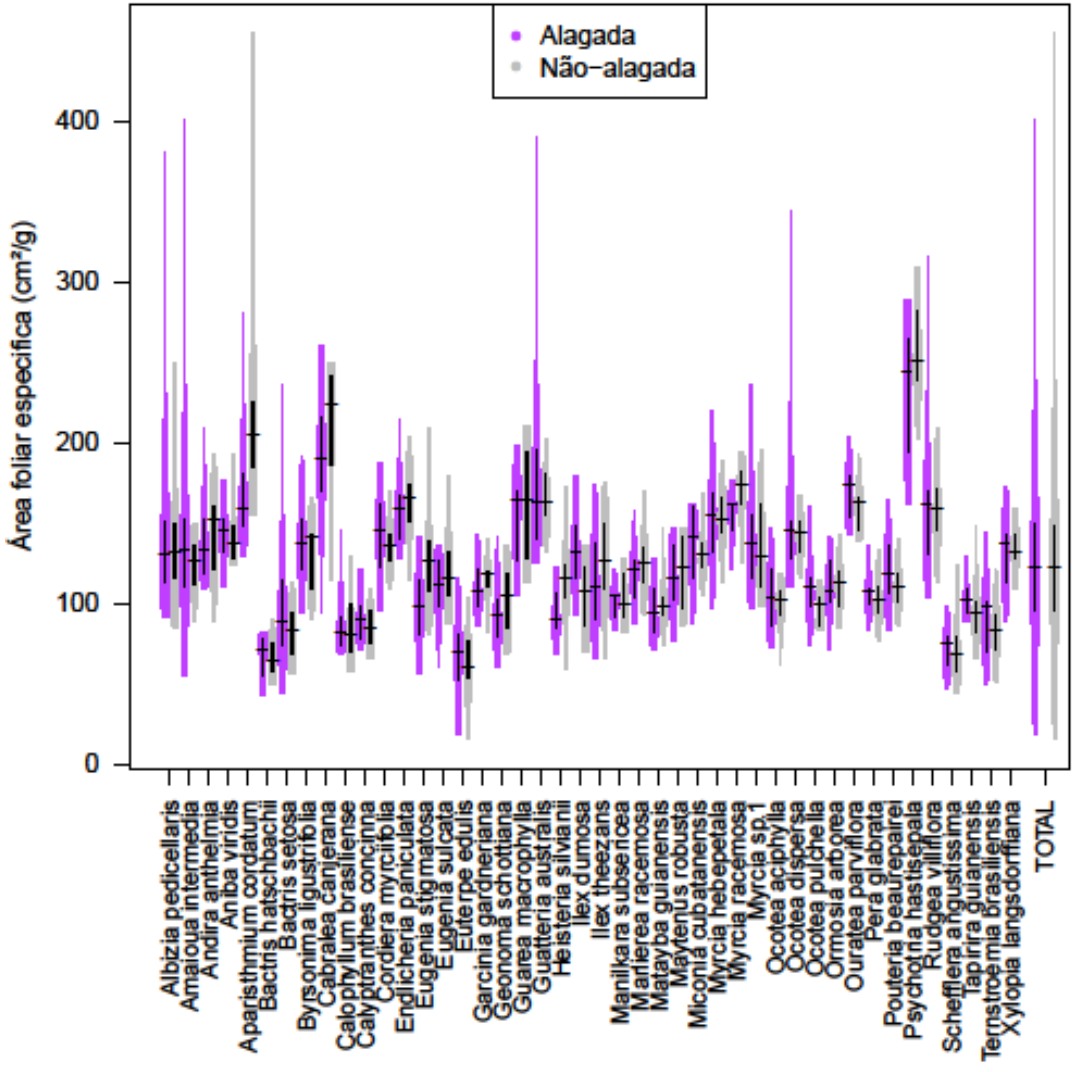
1. Relação entre atributos/estratégias ecológicas e a condição edáfica

Os resultados mostraram uma grande variação dependendo do atributo funcional e da espécie arbórea analisada (Figura 3). Para a análise com todas as espécies, encontramos que a condição edáfica afeta somente o coeficiente de variação do conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) das espécies arbóreas, sendo maior na condição edáfica alagada (Figura 4c; Tabela 1). Não encontramos efeito da condição edáfica sobre os coeficientes de variação dos demais atributos (Figura 4a,b,d,e; Tabela 1), nem sobre os valores médios dos atributos isolados (AF, AFE, EF, CMSF e DM) (Tabela 1) e tão pouco sobre as estratégias ecológicas (Tabela 1).

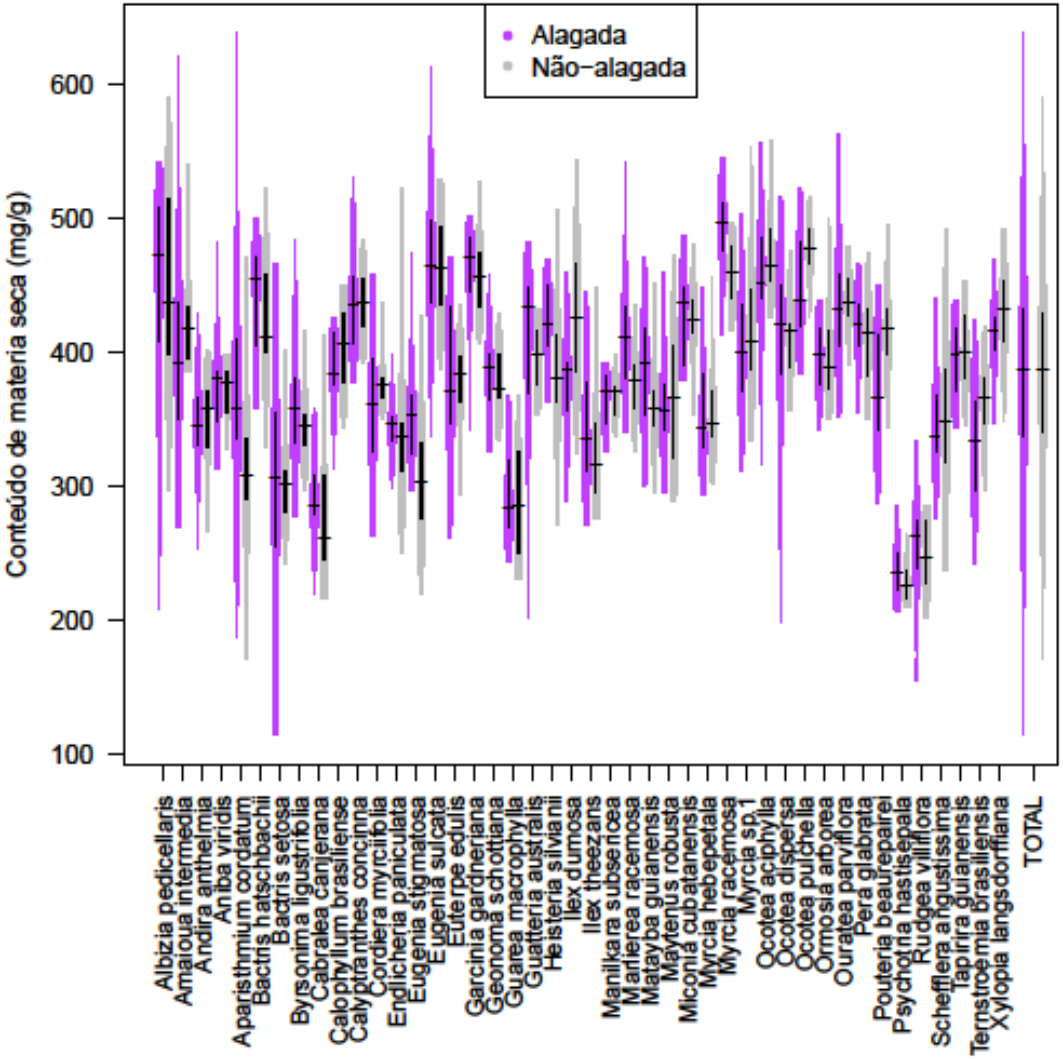
Para as análises sem as palmeiras e sem apenas *Euterpe edulis*, os modelos selecionados indicaram efeito da condição edáfica somente sobre o coeficiente de variação da área foliar específica (AFE), sendo maior para o ambiente alagado (Figura 4b; Tabela 1). Não encontramos efeitos da condição edáfica sobre os coeficientes de variação dos demais atributos funcionais, nem sobre os valores médios dos atributos isolados (Tabela 1) e nem sobre as estratégias ecológicas (Tabela 1).


Alagada
Não-alagada
Logaritmo natural da área foliar
2
4
6
8
Albizia pedicellaris
Amaioua intermedia
Andira anthelmia
Aniba viridis
Aparisthmium cordatum
Bactris hatschbachii
Bactris setosa
Byrsonima ligustrifolia
Cabralea canjerana
Calophyllum brasiliense
Calyptranthes concinna
Cordiera myrciifolia
Endlicheria paniculata
Eugenia stigmatosa
Eugenia sulcata
Euterpe edulis
Garcinia gardneriana
Geonoma schottiana
Guarea macrophylla
Guatteria australis
Heisteria silvianii
Ilex dumosa
Ilex theezans
Manilkara subsericea
Marlierea racemosa
Matayba guianensis
Maytenus robusta
Miconia cubatanensis
Myrcia hebepetala
Myrcia racemosa
Myrcia sp.1
Ocotea acyphylla
Ocotea dispersa
Ocotea pulchella
Ormosia arborea
Ouratea parviflora
Pera glabrata
Pouteria beaurepairei
Psychotria hastisepala
Rudgea villiflora
Schefflera angustissima
Tapirira guianensis
Ternstroemia brasiliensis
Xylopia langsdorffiana
TOTAL

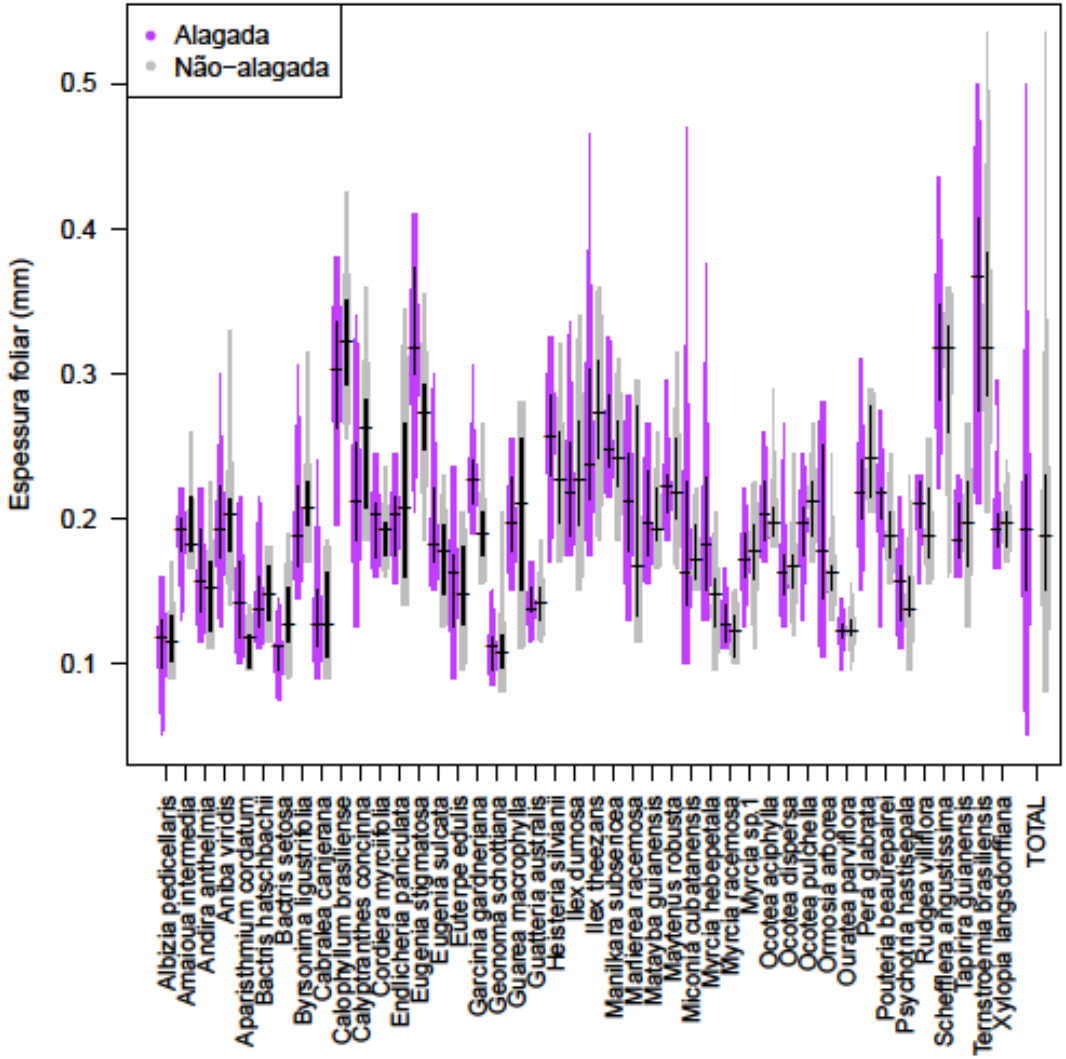
(a)


Alagada
Não-alagada
Área foliar especifica (cm²/g)
0
100
200
300
400
Albizia pedicellaris
Amaioua intermedia
Andira anthelmia
Aniba viridis
Aparisthmium cordatum
Bactris hatschbachii
Bactris setosa
Byrsonima ligustrifolia
Cabralea canjerana
Calophyllum brasiliense
Calyptranthes concinna
Cordiera myrciifolia
Endlicheria paniculata
Eugenia stigmatosa
Eugenia sulcata
Euterpe edulis
Garcinia gardneriana
Geonoma schottiana
Guarea macrophylla
Guatteria australis
Heisteria silvianii
Ilex dumosa
Ilex theezans
Manilkara subsericea
Marlierea racemosa
Matayba guianensis
Maytenus robusta
Miconia cubatanensis
Myrcia hebepetala
Myrcia racemosa
Myrcia sp.1
Ocotea acyphylla
Ocotea dispersa
Ocotea pulchella
Ormosia arborea
Ouratea parviflora
Pera glabrata
Pouteria beaurepairei
Psychotria hastisepala
Rudgea villiflora
Schefflera angustissima
Tapirira guianensis
Ternstroemia brasiliensis
Xylopia langsdorffiana
TOTAL

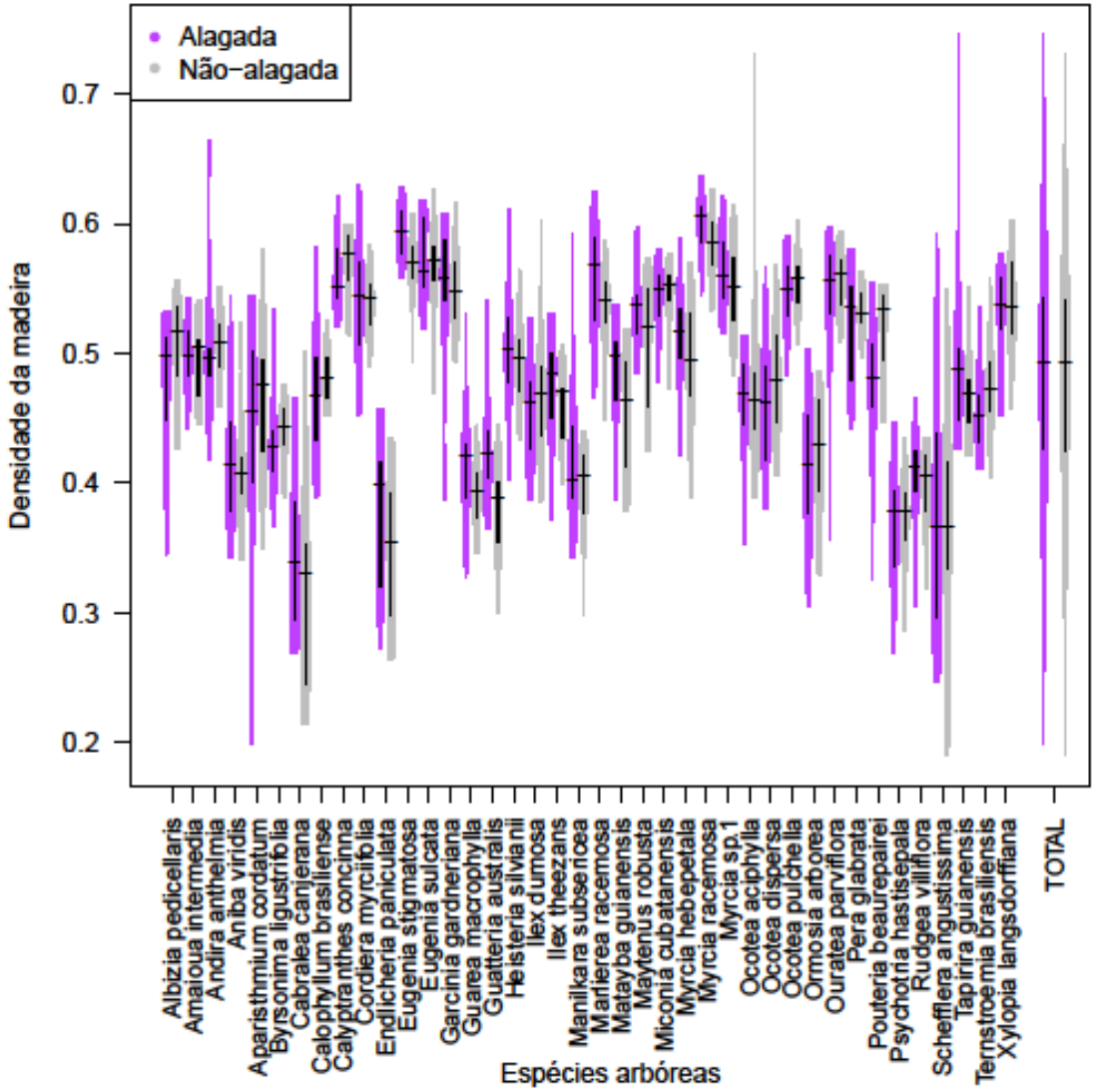
(b)


Alagada
Não-alagada
Conteúdo de materia seca (mg/g)
600
500
400
300
200
100
Albizia pedicellaris
Amaioua intermedia
Andira anthelmia
Aniba viridis
Aparisthmium cordatum
Bactris hatschbachii
Bactris setosa
Byrsonima ligustrifolia
Cabralea canjerana
Calophyllum brasiliense
Calyptranthes concinna
Cordiera myrciifolia
Endlicheria paniculata
Eugenia stigmatosa
Eugenia sulcata
Euterpe edulis
Garcinia gardneriana
Geonoma schottiana
Guarea macrophylla
Guatteria australis
Heisteria silvianii
Ilex dumosa
Ilex theezans
Manilkara subsericea
Marlierea racemosa
Matayba guianensis
Mayrenus robusta
Miconia cubatanensis
Myrcia hebepetala
Myrcia racemosa
Myrcia sp.1
Ocotea acyphylla
Ocotea dispersa
Ocotea pulchella
Ormosia arborea
Ouratea parviflora
Pera glabrata
Pouteria beaurepairei
Psychotria hastisepala
Rudgea villiflora
Schefflera angustissima
Tapirira guianensis
Ternstroemia brasiliensis
Xylopia langsdorffiana
TOTAL

(c)

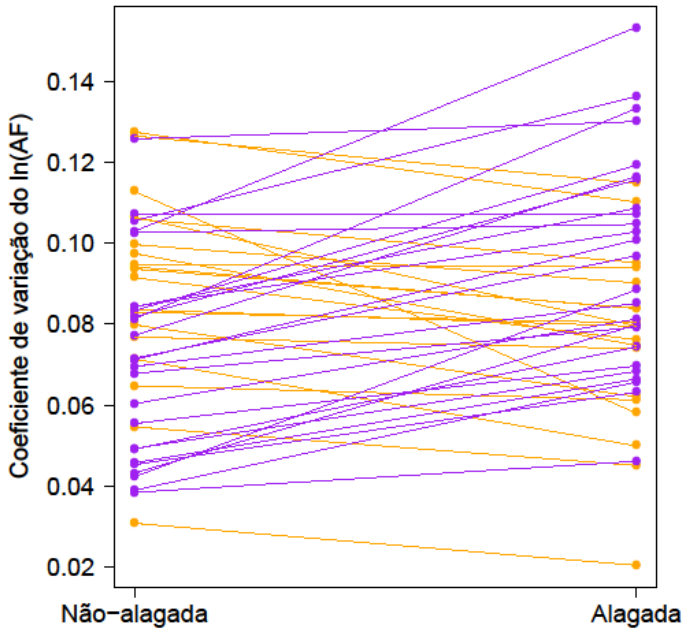

Alagada
Não-alagada
Espessura foliar (mm)
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
Albizia pedicellaris
Amaioua intermedia
Andira anthelmia
Aniba viridis
Aparisthmium cordatum
Bactris hatschbachii
Bactris setosa
Byrsonima ligustrifolia
Cabralea canjerana
Calophyllum brasiliense
Calyptranthes concinna
Cordiera myrciifolia
Endlicheria paniculata
Eugenia stigmatosa
Eugenia sulcata
Euterpe edulis
Garcinia gardneriana
Geonoma schottiana
Guarea macrophylla
Guatteria australis
Heisteria silvianii
Ilex dumosa
Ilex theezans
Manilkara subsericea
Marlierea racemosa
Matayba guianensis
Mayrenus robusta
Miconia cubatanensis
Myrcia hebepetala
Myrcia racemosa
Myrcia sp.1
Ocotea acyphylla
Ocotea dispersa
Ocotea pulchella
Ormosia arborea
Ouratea parviflora
Pera glabrata
Pouteria beaurepairei
Psychotria hastisepala
Rudgea villiflora
Schefflera angustissima
Tapirira guianensis
Ternstroemia brasiliensis
Xylopia langsdorffiana
TOTAL

(d)

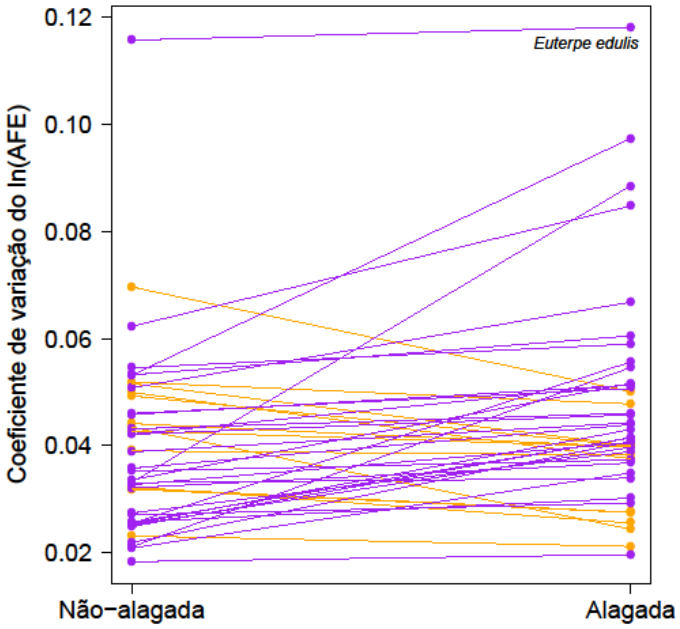

Alagada
Não−alagada
Densidade da madeira
0.2
0.3
0.4
0.5
0.6
0.7
Albizia pedicellaris
Amaioua intermedia
Andira anthelmia
Aniba viridis
Apariathmium cordatum
Byrsonima ligustrifolia
Cabralea canjerana
Calophyllum brasiliense
Calyptranthes concinna
Cordiera myrciifolia
Endlicheria paniculata
Eugenia stigmatosa
Eugenia sulcata
Garcinia gardneriana
Guarea macrophylla
Guatteria australis
Heisteria silvianii
Ilex dumosa
Ilex theezans
Manilkara subsericea
Marlierea racemosa
Matayba guianensis
Maytenus robusta
Miconia cubatanensis
Myrcia hebepetala
Myrcia racemosa
Myrcia sp.1
Ocotea aciphylla
Ocotea dispersa
Ocotea pulchella
Ormosia arborea
Ouratea parviflora
Pera glabrata
Pouteria beaurepairei
Psychotria hastisepala
Rudgea villiflora
Schefflera angustissima
Tapirira guianensis
Ternstroemia brasiliensis
Xylopia langsdorffiana
TOTAL
Espécies arbóreas

(e)

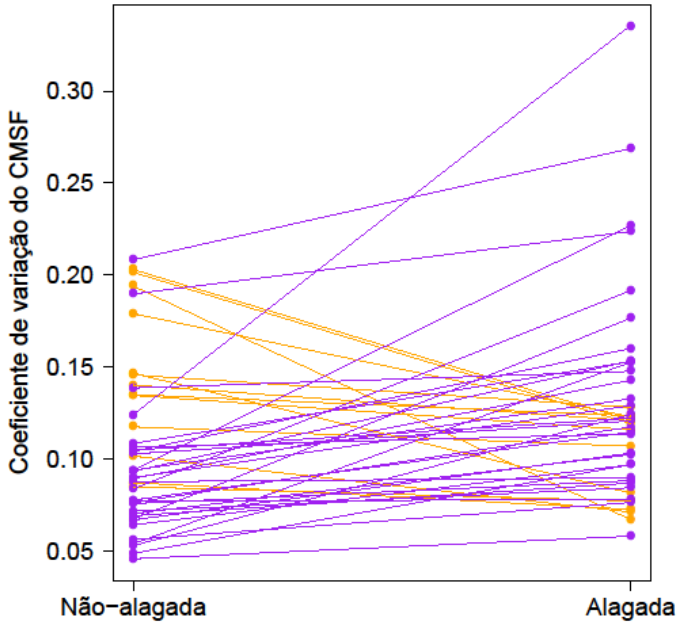
Figura 3. Variabilidade dos atributos funcionais (área foliar, área foliar específica, espessura foliar, conteúdo de matéria seca e densidade da madeira) de espécies arbóreas que perfazem 85% de abundância em uma área de restinga alta com duas condições edáficas distintas (alagada e não alagada) no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, estado de São Paulo. O gráfico violino representa uma estimativa da função de densidade de uma variável aleatória baseada no método de densidade de Kernel. Em cinza e em roxo estão apresentadas as densidades dos dados para cada espécie nas condições edáficas alagada e não alagada, respectivamente. Valores da mediana estão representados pelo segmento horizontal e, o segmento vertical representa a amplitude entre o 1º e 3º quantil. (a) Logaritmo natural da área foliar; (b) Área foliar específica; (c) Conteúdo de matéria seca foliar; (d) Espessura foliar e (e) Densidade da madeira de 40 espécies arbóreas. TOTAL = distribuição dos atributos de todas as espécies em cada condição edáfica.


Coeficiente de variação do ln(AF)
0.14
0.12
0.10
0.08
0.06
0.04
0.02
Não−alagada
Alagada

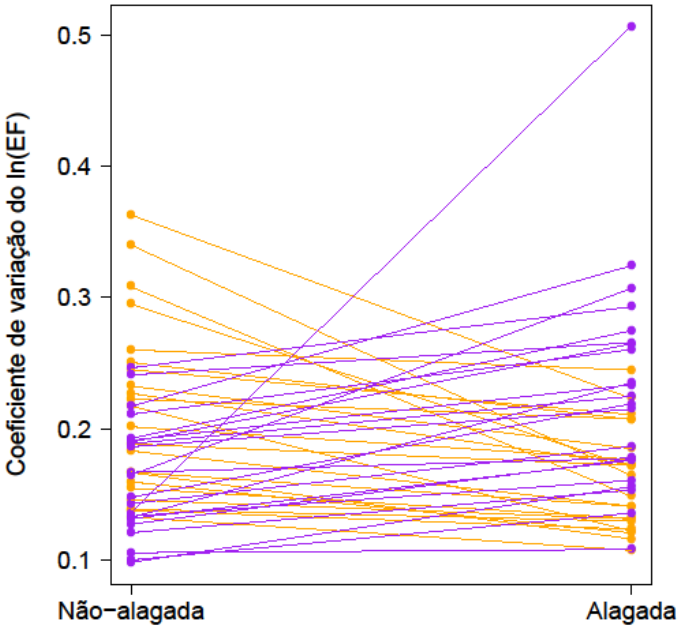
(a)


Euterpe edulis
Coeficiente de variação do ln(AFE)
0.12
0.10
0.08
0.06
0.04
0.02
Não−alagada
Alagada

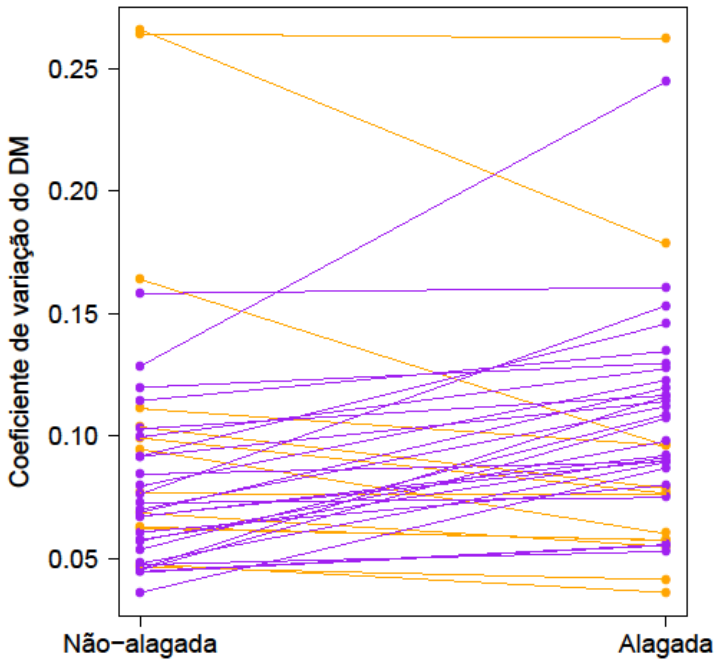
(b)


Coeficiente de variação do CMSF
0.30
0.25
0.20
0.15
0.10
0.05
Não−alagada
Alagada

(c)


Coeficiente de variação do ln(EF)
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
Não−alagada
Alagada

(d)



(e)

Figura 4. Relação entre duas condições edáficas contrastante (alagada e não alagada) e o coeficiente de variação de cinco atributos funcionais de espécies arbóreas que perfazem 85% de abundância em uma área de restinga alta no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (SP). (a) Logaritmo natural da área foliar (ln(AF)); (b) Logaritmo natural da área foliar específica (ln(AFE)); (c) Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF); (d) Logaritmo natural da espessura foliar (ln(EF)); e (e) Densidade da madeira (DM). No caso do gráfico da DM, estão excluídas as espécies da família Arecaceae. Cada ponto representa o valor do coeficiente de variação de uma espécie arbórea. As retas ligam os pontos da mesma espécie em cada condição edáfica. Retas roxas representam as espécies arbóreas que tiveram maiores valores do coeficiente de variação na condição edáfica não alagada quando comparada com a alagada. Retas laranjas representam as espécies arbóreas que tiveram menores valores do coeficiente de variação na condição edáfica não alagada quando comparada com a alagada.

Tabela 1. Resultados da seleção de modelos do efeito da condição edáfica sobre cinco atributos funcionais (área foliar, área foliar específica, espessura foliar, conteúdo de matéria seca e densidade da madeira) e sobre as estratégias ecológicas de espécies arbóreas que perfazem 85% de abundância de uma área de restinga alta no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, estado de São Paulo. CV = coeficiente de variação. Em negrito, os valores significativos.

	Razão de verossimilhança (RV) / F	**Valor p**
Atributos funcionais isolados		
Todas as species (n = 44)		
CV (Área foliar)	F = 1,99	0,16
CV (Área foliar específica)	F = 3,14	0,08
CV (Conteúdo de matéria seca foliar)	F = 3,98	**0,05**
CV (Espessura foliar)	F = 0,29	0,60
Área foliar (cm²)	RV = 0,59	0,44
Área foliar específica ($cm^2.g^{-1}$)	RV = 0,22	0,64
Conteúdo de matéria seca foliar ($mg.g^{-1}$)	RV = 0,36	0,55
Espessura foliar (mm)	RV = 2,48	0,12
Sem palmeiras (n = 40)		
CV (Área foliar)	F = 2,48	0,12
CV (Área foliar específica)	F = 4,06	**0,05**
CV (Densidade da madeira)	F = 2,07	0,15
Área foliar	RV = 2,46	0,12
Área foliar específica	RV = 0,38	0,54
Densidade da madeira	RV = 1,33	0,25
Sem *Euterpe edulis* (n = 43)		
CV (Área foliar)	F = 1,99	0,16
CV (Área foliar específica)	F = 5,07	**0,03**
Área foliar	RV = 1,36	0,24
Área foliar específica	RV = 0,28	0,60

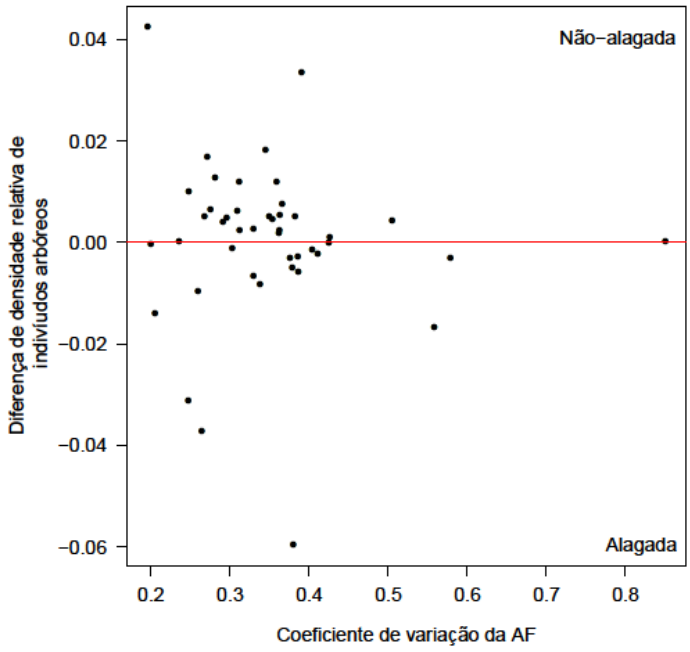
	Razão de verossimilhança (RV) / F	Valor p
Estratégias ecológicas		
Todas as species (n = 44)		
Volume multifuncional	F = 1,51	0,22
PCA (escores do 1º componente)	RV = 0,02	0,90
Sem palmeiras (n = 40)		
Volume multifuncional	F = 1,25	0,26
PCA (escores do 1º componente)	RV = $8{,}91 \times 10^{-11}$	1,00
Sem *E. edulis* (n = 43)		
Volume multifuncional	F = 1,54	0,22
PCA (escores do 1º componente)	RV = 0,02	0,90

2. Relação entre preferência de habitat e atributos/estratégias ecológicas

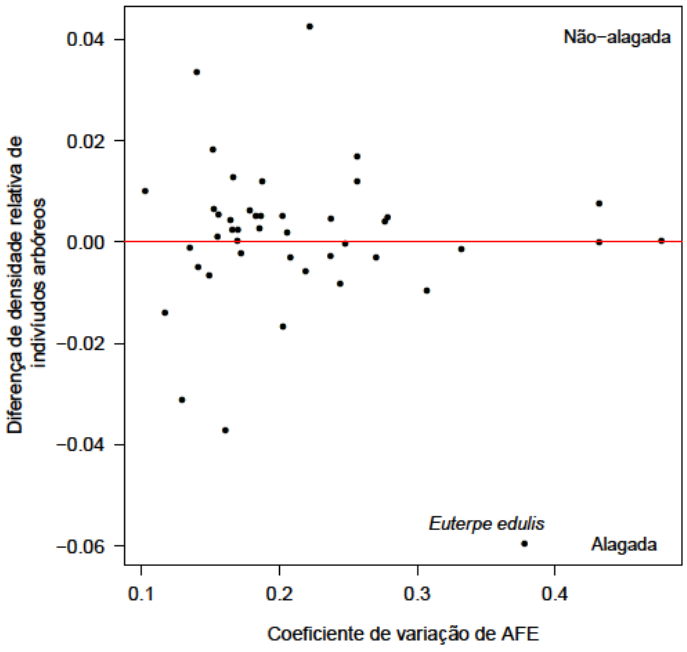
Para a análise com todas as espécies, encontramos que somente o coeficiente de variação do CMSF tem efeito significativo sobre a diferença de densidade relativa de indivíduos arbóreos entre as condições edáfica alagada e não alagada (Tabela 2, Figura 5), ou seja, quanto maior a variabilidade do atributo, menor a preferência da espécie por um único habitat. Já a análise sem as palmeiras mostrou ausência de efeitos significativos dos atributos ou das estratégias ecológicas sobre a preferência de habitat pelas plantas. Entretanto, quando excluímos *E. edulis*, o modelo selecionado indicou efeito somente do coeficiente de variação de AFE sobre a menor preferência das espécies por um único habitat (Tabela 2).

Tabela 2. Resultados da seleção de modelos do efeito de cinco atributos funcionais (área foliar, área foliar específica, espessura foliar, conteúdo de matéria seca e densidade da madeira) e das estratégias ecológicas de 44 espécies arbóreas sobre a diferença de densidade de indivíduos de uma área de restinga alta no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, estado de São Paulo. CV = coeficiente de variação. Em negrito, os valores significativos.

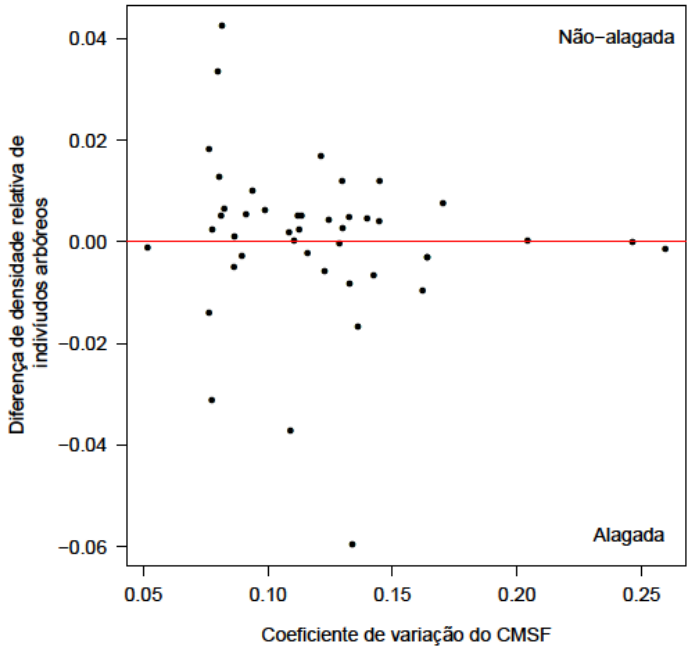
		F	**Valor p**
	Atributos funcionais isolados		
Diferença de densidade relativa de indivíduos arbóreos entre a condição edáfica alagada e não alagada	**Todas as espécies (n = 44)**		
	~ CV (Área foliar)	0,00	0,99
	~ CV (Área foliar específica)	0,20	0,66
	~ CV (Conteúdo de material seca)	7,51	**0,009**
	~ CV (Espessura foliar)	0,68	0,42
	Sem palmeiras (n = 40)		
	~ CV (Área foliar)	0,50	0,49
	~ CV (Área foliar específica)	2,52	0,12
	~ CV (Densidade de madeira)	3,57	0,07
	Sem *Euterpe edulis* (n = 43)		
	~ CV (Área foliar)	0,16	0,69
	~ CV (Área foliar específica)	5.59	**0,03**
	Estratégias ecológicas		
	~ Volume multifuncional (todas as espécies)	0,004	0,95
	~ Volume multifuncional (sem palmeiras)	0,38	0,54
	~ Volume multifuncional (sem *E. edulis*)	0,03	0,87


Não−alagada
Alagada
Diferença de densidade relativa de indivíduos arbóreos
Coeficiente de variação da AF

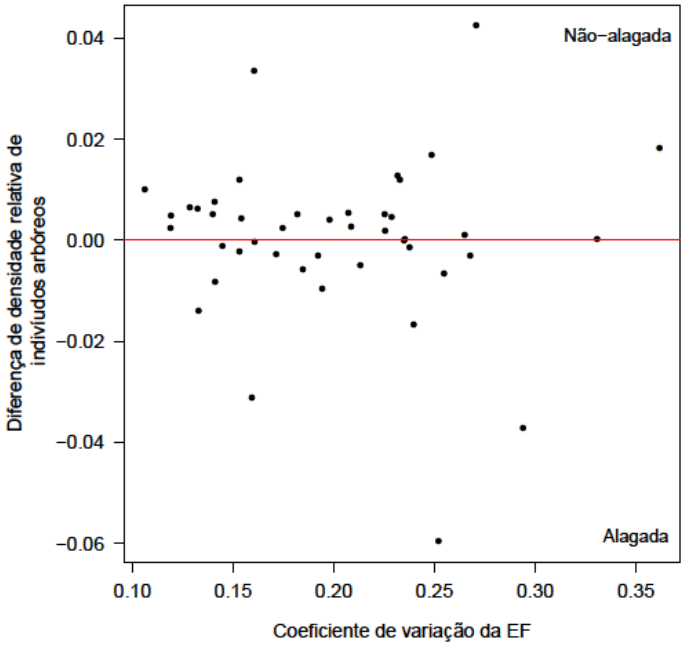
(a)


Não−alagada
Euterpe edulis
Alagada
Diferença de densidade relativa de indivíduos arbóreos
Coeficiente de variação de AFE

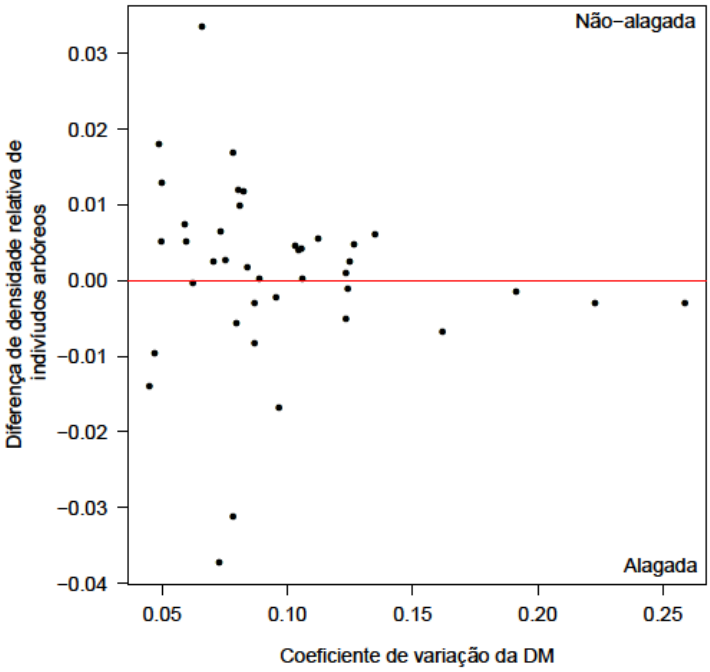
(b)


Não−alagada
Alagada
Diferença de densidade relativa de indivíduos arbóreos
Coeficiente de variação do CMSF

(c)


Não−alagada
Alagada
Diferença de densidade relativa de indivíduos arbóreos
Coeficiente de variação da EF

(d)



(e)

Figura 5. Diferença de densidade relativa de indivíduos arbóreos entre a condição edáfica não alagada e a alagada em relação ao coeficiente de variação de atributos funcionais de espécies arbóreas de uma área de restinga no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, estado de São Paulo. (a) Área foliar (AF); (b) Área foliar específica (AFE); (c) Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF); (d) Espessura foliar (EF) e; (e) Densidade da madeira (DM).

DISCUSSÃO

1. Relação entre atributos funcionais/estratégias ecológicas e a condição edáfica

O processo de limitação de similaridade é mais forte do que o filtro ambiental no ambiente alagado para os atributos de conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) e para área foliar específica (AFE). Enquanto que no ambiente não alagado, observamos o padrão oposto. Esse resultado é oposto ao esperado, em que o alagamento do solo exerceria uma maior pressão seletiva de modo a restringir a variabilidade dos atributos funcionais e das estratégias ecológicas das plantas. Apesar de o ambiente alagado ser mais fértil do que o ambiente não alagado (Carvalho *et al*., 2006), o alagamento promove mudanças drásticas na disponibilidade dos recursos (Parolin *et al.*, 2004), o que pode impor às plantas uma maior competição pelos recursos. Dessa forma, a coexistência entre os indivíduos nesse ambiente só será possível se houver a diferenciação nas características entre os indivíduos relacionadas com a aquisição e/ou uso dos recursos (MacArthur & Levins, 1967).

O padrão de limitação de similaridade no ambiente alagado é corroborado por Oliveira *et al.* (2014), que ao analisarem essa mesma floresta, encontraram sobredispersão filogenética das espécies, isto é, espécies mais próximas filogeneticamente estão mais distantes espacialmente. No entanto, o padrão de sobredispersão foi observado para a parcela permanente como um todo, enquanto que este estudo encontrou limitação de similaridade somente para o ambiente alagado, sugerindo que ao longo da sucessão dessa floresta, a importância dos processos pode ter alterado (Ricklefs, 2004). Stubbs e Wilson (2004) encontraram também limitação de similaridade para uma comunidade de dunas composta por arbustos e gramíneas da Nova Zelândia. Entretanto, outros estudos mostraram a atuação de ambos os processos (filtro ambiental e limitação de similaridade) nas comunidades tropicais, porém o filtro ambiental parece ter um efeito mais forte (Kraft *et al.*, 2008; Paine *et al.*, 2011). Tais resultados reforçam a necessidade de se aprofundar neste tipo de estudo, pois ainda não há um padrão para as florestas tropicais.

Os atributos CMSF e AFE representam demandas conflitantes dentro do espectro econômico foliar (Wright *et al.*, 2004), descrevendo o balanço entre investir em crescimento através do aumento da capacidade fotossintética (AFE alta e CMSF baixo) ou investir em tecidos foliares mais densos que conferem maior proteção (AFE

baixa e CMSF alto) (Wright *et al.*, 2004). Em virtude de a variação ter ocorrido para esses atributos, indica que as plantas do alagado apresentam maior variação tanto com relação à aquisição quanto a conservação dos recursos. A AFE é maior no ambiente alagado somente quando excluímos as palmeiras ou *E. edulis* da análise. Dado que a família Arecaceae é um grupo bastante característico pela presença de folhas com alto investimento em componentes estruturais, sendo inclusive bastante utilizado para confecção de fibras (Wallace, 1853), essas folhas são caracterizadas por baixos valores de AFE quando comparadas com as demais espécies, o que pode enviesar os dados.

Já com relação à variação dos demais atributos (área foliar, espessura foliar e densidade da madeira) e das estratégias ecológicas, não encontramos diferenças entre as condições edáficas. Tal resultado sugere que talvez o mesmo processo (filtro ambiental ou limitação de similaridade) esteja atuando sobre esses atributos e estratégias ecológicas nas duas condições edáficas ou que ambos os processos estão ocorrendo com a mesma intensidade (Pillar *et al.*, 2009) ou apenas que para esses atributos e para as estratégias ecológicas, os eventos estocásticos são mais importantes (Hubbell, 2001). Nessa mesma área, Oliveira *et al.* (2014) encontraram um padrão aleatório para aproximadamente 75% das subparcelas com base na filogenia, indicando a importância da dinâmica neutra para a estruturação dessa comunidade.

O tipo de estratégia ecológica também não divergiu entre as condições edáficas, indicando que a mesma estratégia ecológica ou estratégias similares podem estar sendo favorecidas em ambos os ambientes. Segundo Wright *et al.* (2004), diferentes estratégias ecológicas podem existem em uma mesma comunidade dada à heterogeneidade espacial. É importante salientar que o solo da área estudada é, em geral, caracterizado como arenoso extremamente pobre em nutrientes (Gomes, 2005), apesar de a condição edáfica alagada ser mais fértil do que o ambiente não alagado. Dessa forma, apenas plantas com estratégias que tolerem essas condições serão selecionadas.

De acordo com o modelo proposto por Oliveira *et al.* (2014) para as florestas de restinga, o filtro ambiental teria maior importância na escala regional, na qual somente as espécies da floresta de encosta que apresentassem características para lidarem com as condições abióticas (solo oligotrófico) poderiam colonizar e sobreviver nesse ambiente. Enquanto que na escala local, a competição e os processos neutros seriam mais

importantes. No entanto, neste presente estudo, encontramos que na escala local, os três processos são importantes dependendo do atributo analisado.

2. Relação entre preferência de habitat e atributos / estratégias ecológicas

Encontramos que quanto maior a variação do CMSF, menor a preferência dos indivíduos por um único habitat, ou seja, a densidade de indivíduos é similar entre as condições edáficas alagada e não alagada. Tal padrão foi semelhante para a AFE somente quando a espécie *E. edulis* é excluída das análises. A variabilidade intraespecífica está relacionada com a habilidade das espécies em se ajustarem às diferentes condições abióticas e bióticas (Bolnick *et al.*, 2003) e definem, portanto, a distribuição geográfica das espécies (Martin & Pfenning, 2009). Assim espécies que apresentam maior variação nos atributos de aquisição e conservação dos recursos podem ocupar uma ampla distribuição geográfica, desde que não haja limitação na dispersão (Hubbell, 2001). A plasticidade das espécies, além de ter efeitos sobre a distribuição das espécies, afeta também a dinâmica das comunidades, uma vez que possibilita que as espécies respondam de forma diferenciada aos vizinhos próximos e às condições abióticas, permitindo a coexistência entre os mesmos (Martin & Pfenning, 2009).

CONCLUSÕES

Para os atributos de conteúdo de matéria seca e área foliar específica, há indicação que os processos de limitação de similaridade e filtragem ambiental estejam atuando nas condições edáficas alagada e não alagada, respectivamente. Já para o restante dos atributos, pode estar havendo um balanço entre os processos de limitação de similaridade e filtro ambiental ou os processos estocásticos podem ser mais importantes. Diferentes tipos de estratégia ecológica podem estar sendo favorecidas em ambos os solos. A variabilidade intraespecífica nos atributos de aquisição e conservação dos recursos é importante para a distribuição dos indivíduos nos dois tipos de solo.

REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

Adler, D. 2005. vioplot: Violin plot. R package version 0.2. http://wsopuppenkiste.wiso.uni-goettingen.de/~dadler.

Aerts, R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. Journal of Experimental Botany 50: 29-37.

Albert, C.H.; Thuiller, W.; Yoccoz, N.G.; Douzet, R.; Aubert, S. & Lavorel, S. 2010. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- versus interspecific variability. Functional Ecology 24: 1192–1201.

Araújo, D.S.D. & Lacerda, L.D. 1987. A natureza da restinga. Ciência Hoje 6: 42-48.

Baraloto, C.; Paine, C.E.T.; Patiño, S.; Bonal, D.; Hérault, B. & Chave. J. 2010. Functional trait variation and sampling strategies in species-rich plant communities. Functional Ecology 24: 208-216.

Baraloto, C.; Hardy, O.J.; Paine, C.E.T.; Dexter, K.G.; Cruaud, C.; Dunning, L.T.; Gonzalez, M.A.; Molino, J.F.; Sabatier, D.; Savolainen, V. & Chave, J. 2012. Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. Journal of Ecology 100: 690-701.

Bello, F. de; Lavorel, S.; Albert, C.H.; Thuiller, W.; Grigulis, K.; Dolezal, J.; Janečk, S. & Lepš, J. 2011. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. Methods in Ecology and Evolution 2: 163–174.

Bolnick, D.I.; Svanbäck, R.; Fordyce, J.A.; Yang, L.H.; Davis, J.M.; Hulsey, C.D. & Forister, M.L. 2003. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. The American Naturalist 161: 1-28.

Britez, R.M. 2005. Solos. *In*: C.M. Marques; R.M. Britez (Org.). Natural e Conservação da Ilha do Mel. 1Ed. Curitiba: Editora UFPR, p. 35-46.

Carlucci, M.B.; Streit, H.; Duarte, L.S.; Pillar, V.P. 2012. Individual-based trait analyses reveal assembly patterns in tree sapling communities. Journal of Vegetation Science 23: 176-186.

Carvalho, F.A.; Nascimento, M.T.; Braga, J.M.A. & Rodrigues, P.J.F.P. 2006. Estrutura da comunidade arbórea da Floresta Atlântica de baixada periodicamente inundada na Reserva Biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. Rodriguésia 57: 503-518.

Caswell, H. 1976. Community structure: a neutral model analysis. Ecological Monographs 46: 327-354.

CIIAGRO, 2014. Centro integrado de informações agrometeorológicas. Disponível em http://www.ciiagro.sp.gov.br/.

Chase, J.M. & Leibold, M.A. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Chesson, P. & Warner, R. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. The American Naturalist 117: 923–943.

Cianciaruso, M.V.; Silva, I.A.; Batalha, M.A.; Gaston, K.J. & Petchey, O.L. 2012 The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: moving from species to individuals. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 14: 205-216.

Connell, J.H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle Chthamalus stellatus. Ecology 42: 710-723.

Cornelissen, J.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Díaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, D.; Reich, P.; ter Steege, H.; Morgan, H.D.; van der Heijden, M.G.A.; Pausas, J. & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany 51: 335–380.

Cornwell, W.K.; Schwilk, D.W. & Ackerly, D.D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. Ecology 87: 1465–1471.

Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. Ecological Monographs 79: 109-126.

Crawford, R.M.M. & Braendle, R. 1996. Oxygen deprivation stress in a changing environment. Journal of Experimental Botany 47: 145-159.

Dantas, V.; Pausas, J.; Batalha, M.A.; Loiola, P.P. & Cianciaruso, M . 2013. The role of fire in structuring trait variability in Neotropical savannas. Oecologia 171: 487-494.

Donovan, L.A.; Maherali, H.; Caruso, C.M.; Huber, H.; Kroon, H. 2011. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. Trends in Ecology & Evolution 26: 88–95.

Fine, P.V.A.; Miller, Z.J.; Mesones, I.; Irazuzta, S.; Appel, H.M.; Stevens, M.H.H.; Saaksjarvi, I.; Schultz, L.C. & Coley, P.D. 2006. The growth defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. Ecology 87: S150–S162.

Fortunel, C.; Paine, C.E.T.; Fine, P.V.A.; Kraft, N.J.B. & Baraloto, C. 2014. Environmental factors predict community functional composition in Amazonian forests. Journal of Ecology 102: 145–155.

Fukami, T.; Martijn-Bezemer, T.; Mortimer, S.R. & Putten, W.H. 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. Ecology Letters 8: 1283-1290.

Gause, G.F. 1934. The struggle for existence. Williams and Wilkins Co. Disponível em http://www.ggause.com/Contgau.htm .

Gomes, F.H. 2005. Gênese e classificação de solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso-SP. Tese de doutorado. Escola Superior de Agronomia "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo. Piracicaba, São Paulo. Brasil.

Gomes, F.H.; Vidal-Torrado, P.; Macías, F.; Júnior, V.S.S. & Perez, X.L.O. 2007. Solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso (SP). II - Mineralogia das frações silte e argila. Revista Brasileira de Ciência do Solo 31: 1581-1589.

Gottsberger, G. & Silberbauer–Gottsberger, I. 2006. Life in the Cerrado, a South American Tropical Seasonal Ecosystem. Vol. 1. Origin, Structure, Dynamics and Plant Use (Reta Verlag, Ulm, Germany).

Götzenberger, L.; de Bello, F.; Bråthen, K.A.; Davison, J.; Dubuis, A.; Guisan, A.; Lepš, J.; Lindborg, R.; Moora, M.; Pärtel, M.; Pellissier, L.; Pottier, J.; Vittoz, P.; Zobel, K. & Zobel, M. 2012. Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. Biological Reviews 87: 111–127.

Hay, J. D. ; Henriques, R. P. B. & Lima, D.M. 1981. Quantitative comparasions of dune and foredune vegetation in restinga ecosystems in the State of Rio de Janeiro, Brazil. Revista Brasileira de Biologia 41: 655-662.

HilleRisLambers, J.; Adler, P.B.; Harpole, W.S.; Levine, J.M. & Mayfield, M.M. 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 43: 227-248.

Holyoak, M., Leibold, M.A., Monquet, N., Holt, R.D. & Hoopes, M.E. 2005. Metacommunities: A framework for large-scale community ecology. *In*: M. Holyoak; M.A. Leibold & R.D. Holt (Eds.). Metacommunities: spatial dynamics andecological communities. Chicago,University of ChicagoPress. 520p.

Hubbell, S.P. 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Hubbell, S.P. 2005. Neutral theory and the evolution of functional equivalence. Ecology 87: 1387-1398.

Johnson, J.B. & Omland, K.S. 2004. Model selection in ecology and Evolution. Trends in Ecology and Evolution 19: 101-108.

Jung, V.; Cyrille, V.; Mondy, C.; Hoffmann, L. & Muller, S. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. Journal of Ecology 98: 1134–1140.

Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. Journal of Vegetation Science 3: 157–164.

Köppen, W. 1948. Climatología. Fondo de Cultura Económica, México.

Kraft, N.J.B.; Valencia, R. & Ackerly, D.D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. Science 322: 580-582.

Kraft, N.J.B. & Ackerly, D.D. 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. Ecological Monographs 80: 401-422.

Laliberté, E. & Shipley, B. 2011. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-11.

Lambers, H.; Chapin III, F.S. & Pons, T.L. 2008. Plant Physiological Ecology. 2nd Ed. 605p.

Lavorel, S.; Díaz, S.; Cornelissen, J.H.C.; Garnier, E.; Harrison, S.P.; McIntyre, S.; Pausas, J.; Perez-Harguindedui, N.; Roumet, C.; Urcelay, C., 2007. Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Gray? *In:* J.G. Canadell; D. Pataki; L. Pitelka. (Eds.). Terrestrial Ecosystems in a Changing World. The IGBP Series, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. Cap 13, pp. 149-164.

Lortie, C.J.; Brooker, R.W.; Choler, P.; Kikvidze, Z.; Michalet, R.; Pugnaire, F.I. & Callaway, R.M. 2004. Rethinking plant community theory. Oikos 107:433-438.

MacArthur, R.H. & Levins, R. 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. The American Naturalist 101: 377-385.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton.

Mantovani, W. 2003. A degradação dos biomas brasileiros. *In*: W.C. Ribeiro (Eds). Patrimonio Ambiental Brasileiro. Uspiana: Brasil 500 anos. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo. Imprensa Oficial do Estado de São Paulo.

Martin, R.A. & Pfennig, D.W. 2009. Disruptive selection in natural populations: the roles of ecological specialization and resource competition. The American Naturalist 174: 268–281

Myers, J.A. & Harms, K.M. 2009. Local immigration, competition from dominant guilds, and the ecological assembly of high-diversity pine savannas. Ecology 90: 2745-2754.

Oliveira, A.A.; Vicentini, A.; Chave, J.; Castanho, C.T.; Davies, S.J.; Martini, A.M.Z.; Lima, R.; Rodrigues, R.R.; Iribar, A. & Sousa, V.C. 2014. Habitat specialization and phylogenetic structure of tree species in coastal Brazilian white-sand forest. Journal of Plant Ecology 7: 134-144.

Paine, C.E.T.; Baraloto, C.; Chave, J. & Herault, B. 2011. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. Oikos 120: 720–727.

Parolin, P.; de Simone, O.; Haase, K.; Waldhoff, D.; Rottenberger, S.; Kuhn, U.; Kesselmeier, J.; Schmidt, W.; Piedade, M.T.F. & Junk, W.J. 2004. Central Amazon floodplain forests: tree survival in a pulsing system. The Botanical Review 70: 357-380.

Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Garnier, E.; Lavorel, S.; Poorter, H.; Jaureguiberry, P.; Bret-Harte, M.S.; Cornwell, W.K.; Craine, J.M.; Gurvich, D.E.; Urcelay, C.; Veneklaas, E.J.; Reich, P.B.; Poorter, L.; Wright, I.J.; Ray, P.; Enrico, L.; Pausas, J.G.; Vos, A.C. de; Buchmann, N.; Funes, G.; Quétier, F.; Hodgson, J.G.; Thompson, K.; Morgan, H.D.; ter Steege, H.; van der Heijden, M.G.A.; Sack, L.; Blonder, B.; Poschlod, P.; Vaieretti, M.V.; Conti, G.; Staver, A.C.; Aquino, S. & Cornelissen, J.H.C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany 61: 167–234.

Pezeshki, S.R. 1994. Plant response to flooding. *In*: R. Wilkinson (Ed.). Plant environment interaction. New York: Marcel Dekker, Inc., pp. 289-321.

Pillar, V.D.; Duarte, L.D.; Sosinski, E.E. & Joner, F. 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. Journal of Vegetation Science 20: 334-348.

Pinheiro, J.; Bates, D.; DebRoy, S.; Sarkar, D. & R Core Team. 2014. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-117.

Projeto Parcelas Permanentes - BIOTA/FAPESP. Projeto temático "Diversidade, Dinâmica e Conservação em Florestas do Estado de São Paulo: 40-ha de parcelas permanentes". Programa BIOTA/FAPESP, Processo 1999/09635-0. Disponível em http://www.lerf.esalq.usp.br/old/parapre.php .

R Development Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org/.

Rasband, W.S. 2007. ImageJ. Versão: 1.42q. National Institute of Health, USA.

Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. Science 235: 167–171.

Ricklefs, R.E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. Ecology Letters 7: 1–15

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: 517–24.

Scarano, F.R. 2006. Plant community structure and function in a swamp forest within the Atlantic rain forest complex: a synthesis. Rodriguesia 57: 491–502.

Swenson, N.G. 2013. The assembly of tropical tree communities – the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. Ecography 36: 264–276.

Swenson, N.G. & Enquist, B.J. 2009. Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. Ecology 90: 2161–2170.

Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton.

Tilman, D.; Knops, J.; Wedin, D.; Reich, P.; Ritchie, M. & Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. Science 277: 1300–1302.

Van Volkenburgh, R. 1994. Leaf and shoot growth. *In*: K.J. Boote, J.M. Bennet, T.R. Sinclair & G.M. Paulsen (Eds.). Physiology and determination of crop yield. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, Madison, pp. 101-120.

Vartapetian, B.B. & Jackson, M.B. 1997. Plant adaptations to anaerobic stress. Annals of Botany 79: 3-20

Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. Quarterly Review of Biology 85: 183-206.

Villéger, S.; Mason, N.W.H. & Mouillot, D. 2008 New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. Ecology 89: 2290–2301.

Violle, C.; Navas, M.L.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I. & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! Oikos 116: 882-892.

Violle, C.; Enquist, B.J.; McGill, B.J.; Jiang, L.; Albert, C.H.; Hulshof, C.; Jung, V. & Messier, J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. Trends in Ecology and Evolution 27: 244-252.

Wallace, A.R. 1853. Palm Trees of the Amazon and Their Uses. London: John Van Voorst, Coronado Press.

Wang, B.C. & Smith, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. Trends in Ecology & Evolution 17: 379–385.

Webb, C.O.; Ackerly, D.D.; McPeek, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. Annual Review of Ecology and Systematics 33: 475-505.

Weiher, E. & Keddy, P.A. 1995. Assembly rules, null models and trait dispersion -New questions from old patterns. Oikos 74: 159-164.

Westoby, M.; Falster, D.S.; Moles, A.T.; Vesk, P.A. & Wright, I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. Annual Review of Ecology and Systematics 33: 125–159.

Wright, S.J. 2002 Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. Oecologia 130: 1-14.

Wright, I.J.; Reich, P.B.; Westoby, M.; Ackerly, D.D.; Baruch, Z.; Bongers, F.; Cavender-Bares, J.; Chapin, T.; Cornelissen, J.H.C.; Diemer, M.; Flexas, J.; Garnier, E.; Groom, P. K.; Gulias, J.; Hikosaka, K.; Lamont, B.B.; Lee, T.; Lee, W.; Lusk, C.; Midgley, J.J.; Navas, M.L.; Niinemets, U.; Oleksyn, J.; Osada, N.; Poorter, H.; Poot, P.; Prior, L.; Pyankov, V.I.; Roumet, C.; Thomas, S.C.; Tjoelker, M. G.; Veneklaas, E.J. & Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. Nature 428: 821–827.

Zuur, A.F.; Ieno, E.N.; Walker, N.J.; Saveliev, A.A. & Smith, G. 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer, New York.

APÊNDICES

Apêndice I - Espécies arbórea da parcela permanente do Parque Estadual da Ilha do Cardoso que perfazem 85% em abundância com base no censo realizado em 2008 no qual todos os indivíduos com diâmetro à altura do peito a partir de 1 cm foram incluídos na amostragem. Fonte: LabTrop/USP.

Família	**Espécies**	**Abundância relativa (%)**
ANACARDIACEAE	*Tapirira guianensis* Aubl.	1,94
ANNONACEAE	*Guatteria australis* A. St.-Hil.	5,75
	Xylopia langsdorffiana A. St.-Hil. & Tul.	5,19
AQUIFOLIACEAE	*Ilex dumosa* (Vell.) Loes	0,71
	Ilex theezans Mart. ex Reissek	1,42
ARALIACEAE	*Schefflera angustissima* (Marchal) Frodin	3,49
ARECACEAE	*Bactris setosa* Mart.	0,67
	Bactris hatschbachii Noblick ex A.J. Hend.	0,78
	Euterpe edulis Mart.	10,5
	Geonoma schottiana Mart.	5,99
CELASTRACEAE	*Maytenus robusta* Reissek	1,56
CLUSIACEAE	*Calophyllum brasiliense* Cambess.	1,12
	*Garcinia gardneriana (*Planch. & Triana) Zappi	2,42
EUPHORBIACEAE	*Aparisthmium cordatum* Baill.	0,96
	Pera glabrata (Schott) Poepp. ex Baill.	5,53
FABACEAE	*Albizia pedicellaris* (DC.) L. Rico	0,70
	Andira anthelmia (Vell.) J.F.Macbr.	1,79
	Ormosia arborea (Vell.) Harms	0,81
LAURACEAE	*Aniba viridis* Mez	0,80
	Endlicheria paniculata (Spreng.) J.F. Macbr.	1,23
	Ocotea aciphylla (Nees) Mez	1,67

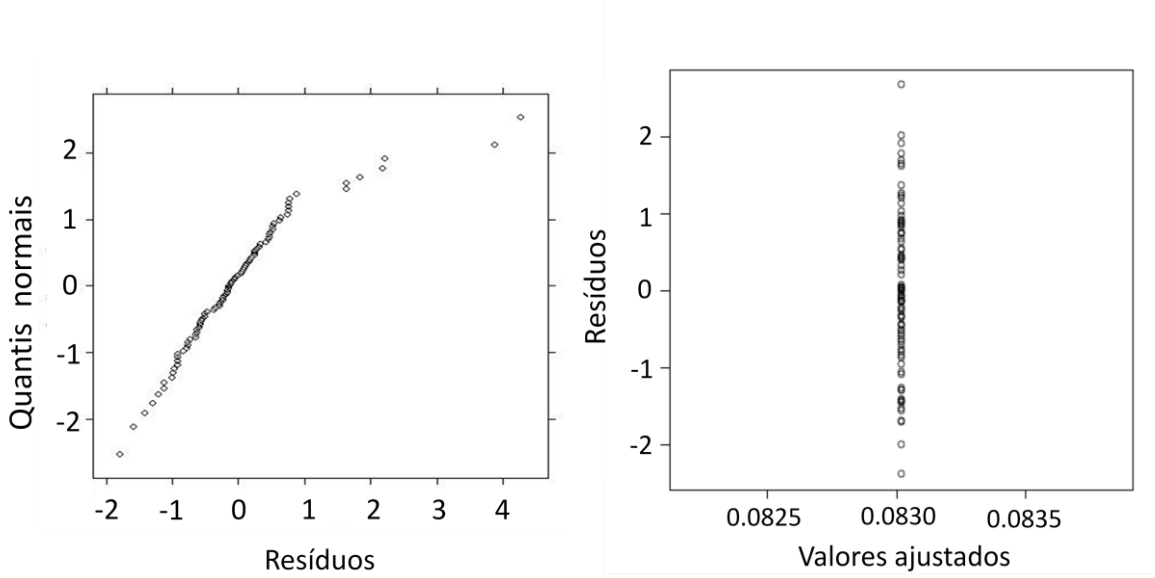
Família	Espécies	Abundância relativa (%)
	Ocotea dispersa (Nees) Mez	1,01
	Ocotea pulchella (Nees) Mez	1,35
MALPIGHIACEAE	*Byrsonima ligustrifolia* A. Juss.	1,42
MELASTOMATACEAE	*Miconia cubatanensis* Hoehne	1,57
MELIACEAE	*Cabralea canjerana* (Vell.) Mart.	1,30
	Guarea macrophylla (Vell.) T.D. Penn.	0,91
MYRTACEAE	*Calyptranthes concinna* DC.	1,72
	Eugenia stigmatosa DC.	0,96
	Eugenia sulcata Spring ex Martius	0,95
	Myrcia hebepetala DC.	0,75
	Marlierea racemosa (Vell.) Kiaersk.	1,59
	Myrcia racemosa (O. Berg) Kiaersk.	2,19
	Myrcia sp.1	0,77
OCHNACEAE	*Ouratea parviflora* Baill.	1,61
OLACACEAE	*Heisteria silvianii* Schwacke	0,66
PENTAPHYLLACACEAE	*Ternstroemia brasiliensis* Cambess.	1,31
RUBIACEAE	*Amaioua intermedia* Mart.	3,95
	Cordiera myrciifolia (K. Schum.) C.H. Perss. & Delprete	0,77
	Psychotria hastisepala Müll. Arg.	1,38
	Rudgea villiflora K. Schum. ex Standl.	0,65
SAPINDACEAE	*Matayba guianensis* Radlk.	0,87
SAPOTACEAE	*Manilkara subsericea* (Mart.) Dubard	1,45
	Pouteria beaurepairei (Glaz. & Raunk.) Baehni	0,84

Apêndice II – Diagnóstico e validação dos modelos selecionados.

i) Relação entre atributos/estratégias ecológicas e o solo

1. Área foliar (AF)

As figuras A1 e A2 mostram as validações do modelo linear simples "AF ~ 1", (Tabela 1 do texto principal) e do modelo linear misto "AF ~1 , aleatório = 1 | espécies" (Tabela 1 do texto principal) para todas as espécies, respectivamente. As validações dos modelos sem as palmeiras e sem *E. edulis* tiveram resultados similares, não sendo, portanto, mostradas.



(a) (b)

Figura A1. Gráficos de validação do modelo linear simples "coeficiente de variação AF ~ 1". (a) Gráfico quantil-quantil dos resíduos padronizados. (b) Distribuição dos resíduos pelos valores ajustados para o modelo.

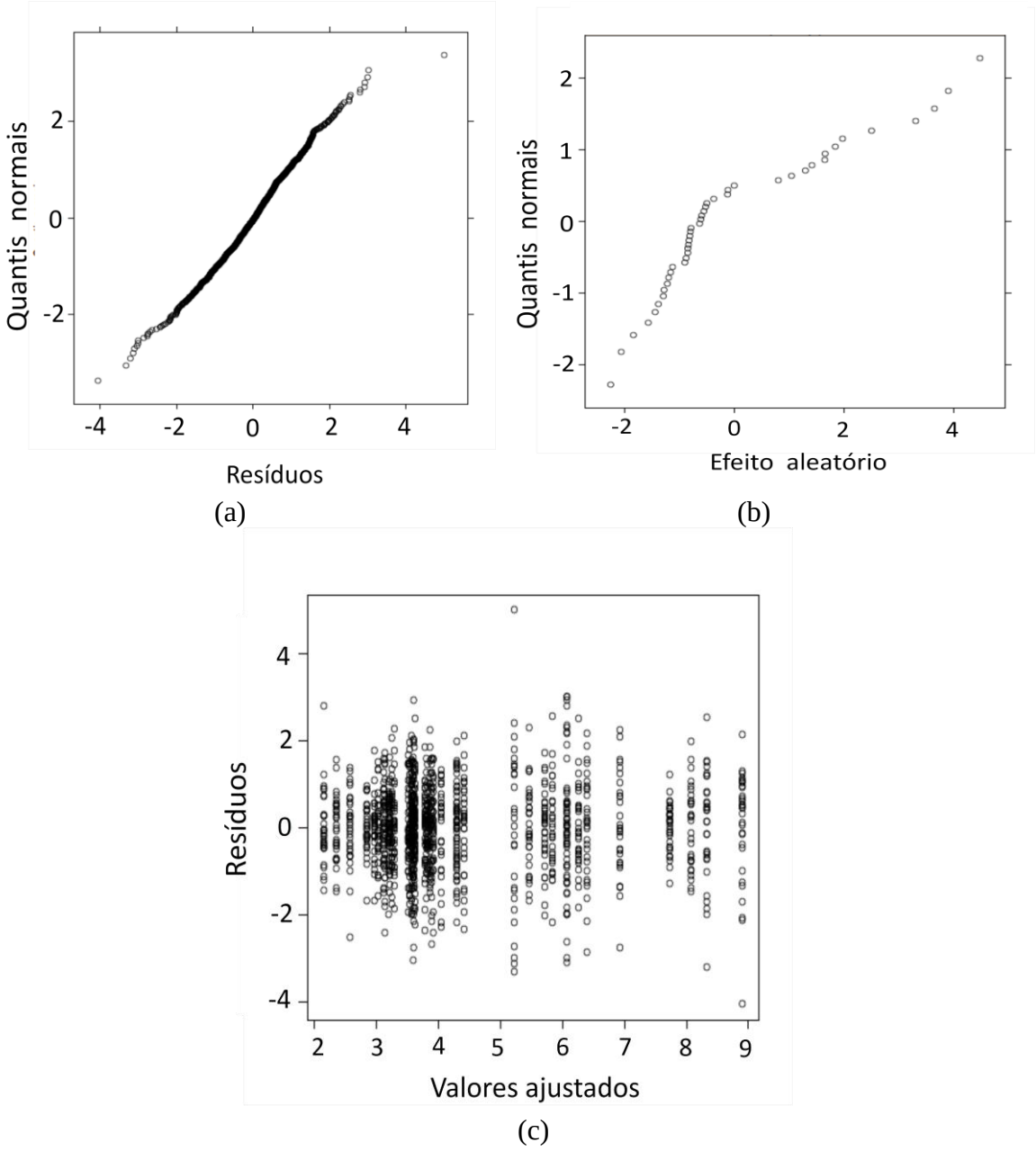


Figura A2. Gráficos de validação do modelo linear misto “AF ~ 1 , aleatório = ~1 | espécies”. (a) Gráfico quantil-quantil dos resíduos padronizados. (b) Gráfico quantil-quantil dos valores estimados do efeito aleatório das espécies (intercepto). (c) Distribuição dos resíduos pelos valores ajustados para o modelo.

2. Área foliar específica (AFE)

A figura A3 mostra as validações dos modelos lineares simples “coeficiente de variação AFE ~ 1 (todas as espécies)” e “coeficiente de variação AFE ~ solo (sem *E. edulis*)” (Tabela 1 do texto principal). A validação do modelo do coeficiente de variação sem as palmeiras e sem os valores extremos (*Albizia pedicellaris* e *Amaioua intermedia*) mostraram resultados similares aos encontrados para o modelo com todas as espécies, não sendo, portanto, mostrado. A figura A5 mostra a validação do modelo linear misto “AFE ~ 1 , aleatório = 1 | espécies” (Tabela 1 do texto principal) para todas as espécies. As validações dos modelos lineares mistos sem as palmeiras e sem *E. edulis* tiveram resultados similares ao modelo com todas as espécies, não sendo, portanto, mostradas.

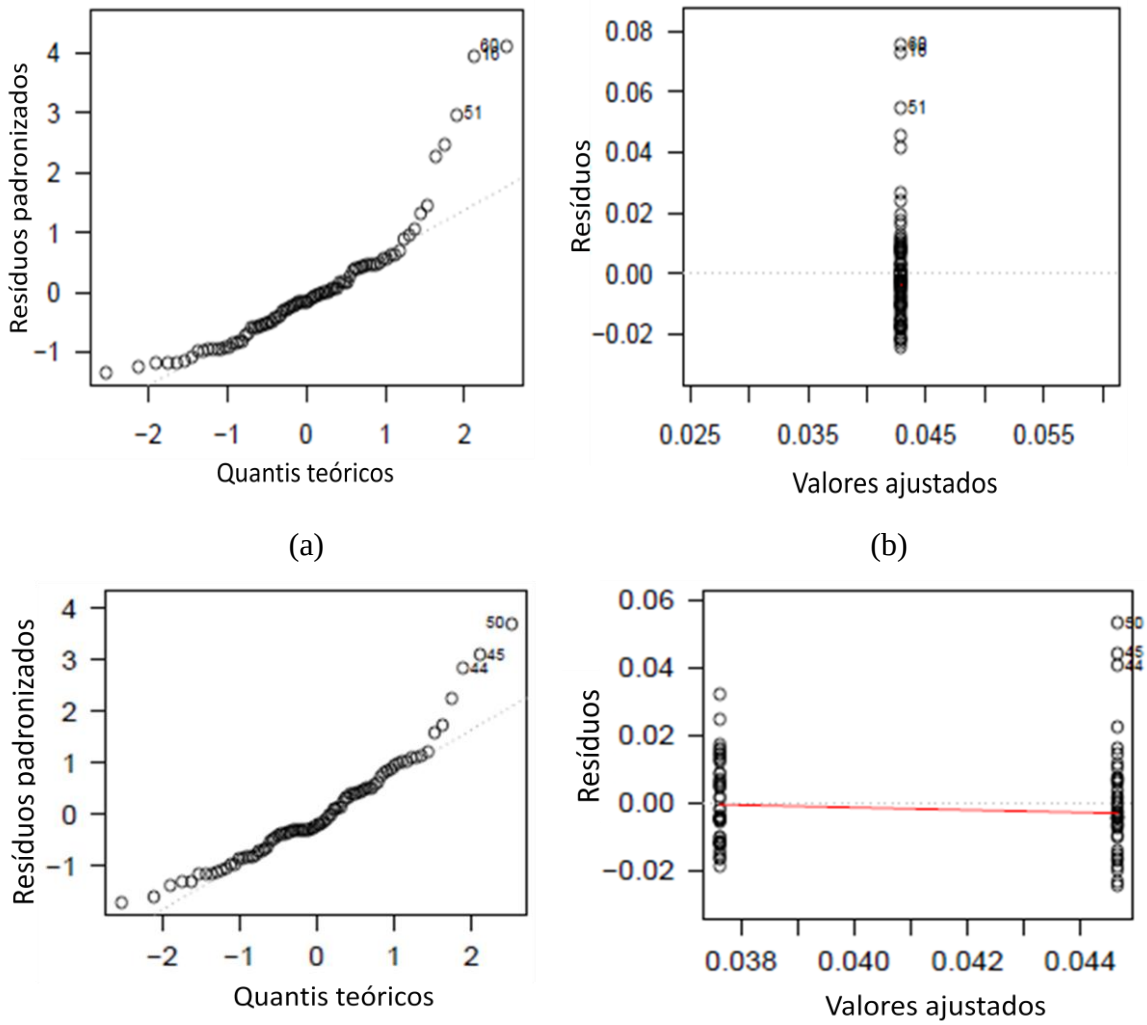


Figura A3. (a-b) Gráficos de validação do modelo linear simples "coeficiente de variação AFE ~ 1 (todas as espécies)". (c-d) Gráficos de validação do modelo linear simples "coeficiente de variação AFE ~ solo (sem *E. edulis*)". (a; c) Gráfico quantil-quantil dos resíduos padronizados. (b; d) Distribuição dos resíduos pelos valores ajustados para o modelo.

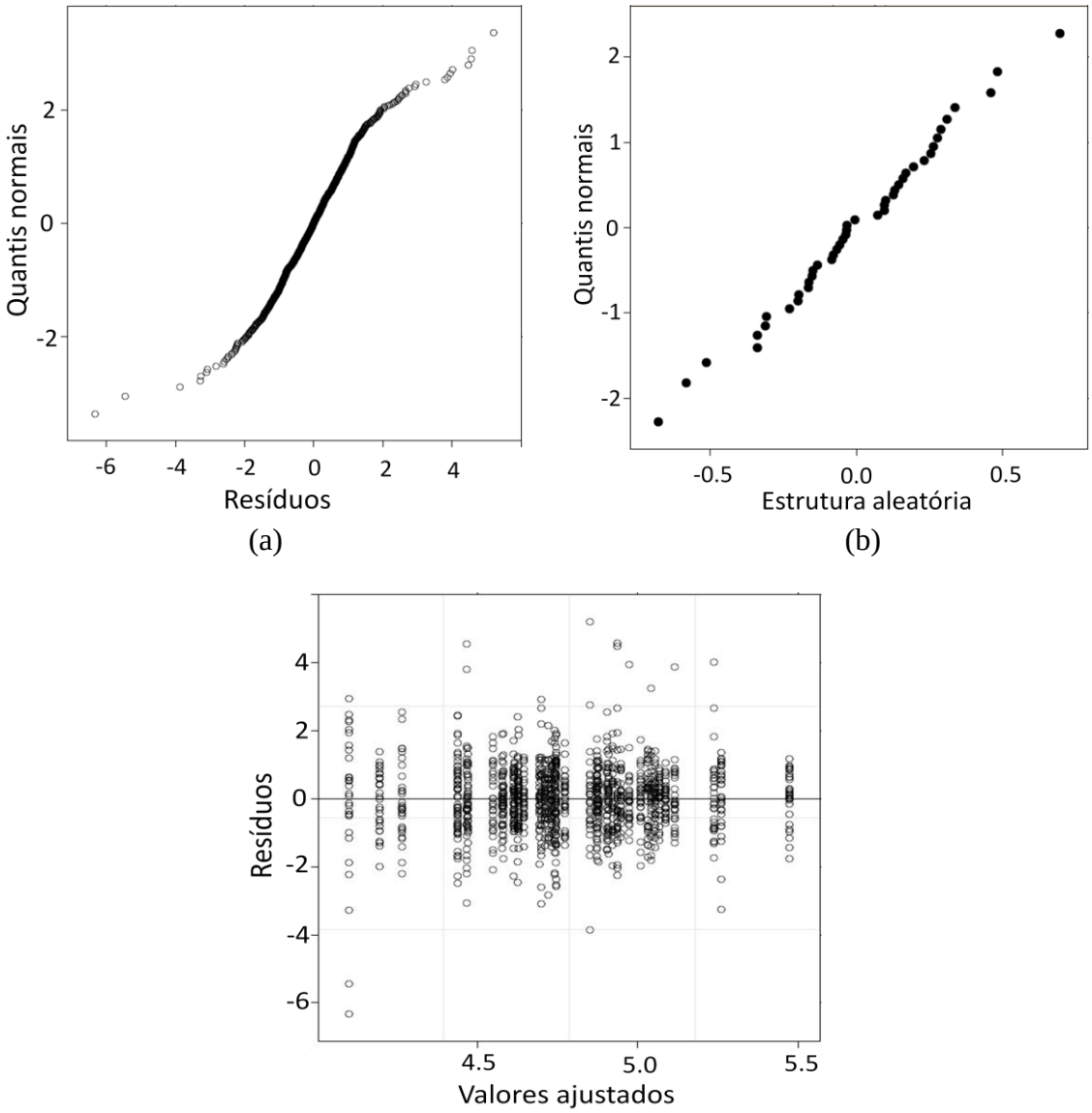
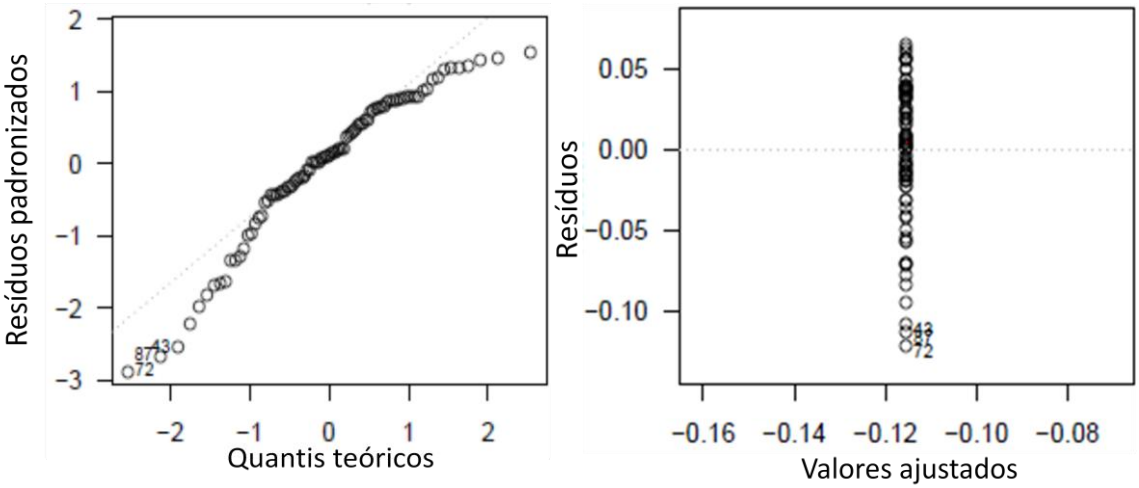


Figura A4. Gráficos de validação do modelo linear simples “AFE ~ 1 , aleatório = ~1 | espécies”. (a) Gráfico quantil-quantil dos resíduos padronizados. (b) Gráfico quantil-quantil dos valores estimados do efeito aleatório das espécies (intercepto). (c) Distribuição dos resíduos pelos valores ajustados para o modelo.

3. Espessura foliar (EF)

As figuras A5 e A6 mostram as validações do modelo linear simples “EF ~ 1 (todas as espécies)” e do modelo linear misto “EF ~ 1, aleatório = 1 | espécies (todas as espécies)”, respectivamente (Tabela 1 do texto principal).



(a) (b)

A5. Gráficos de validação do modelo linear simples “coeficiente de variação EF ~ 1 (todas as espécies)”. (a) Gráfico quantil-quantil dos resíduos padronizados. (b) Distribuição dos resíduos pelos valores ajustados para o modelo.

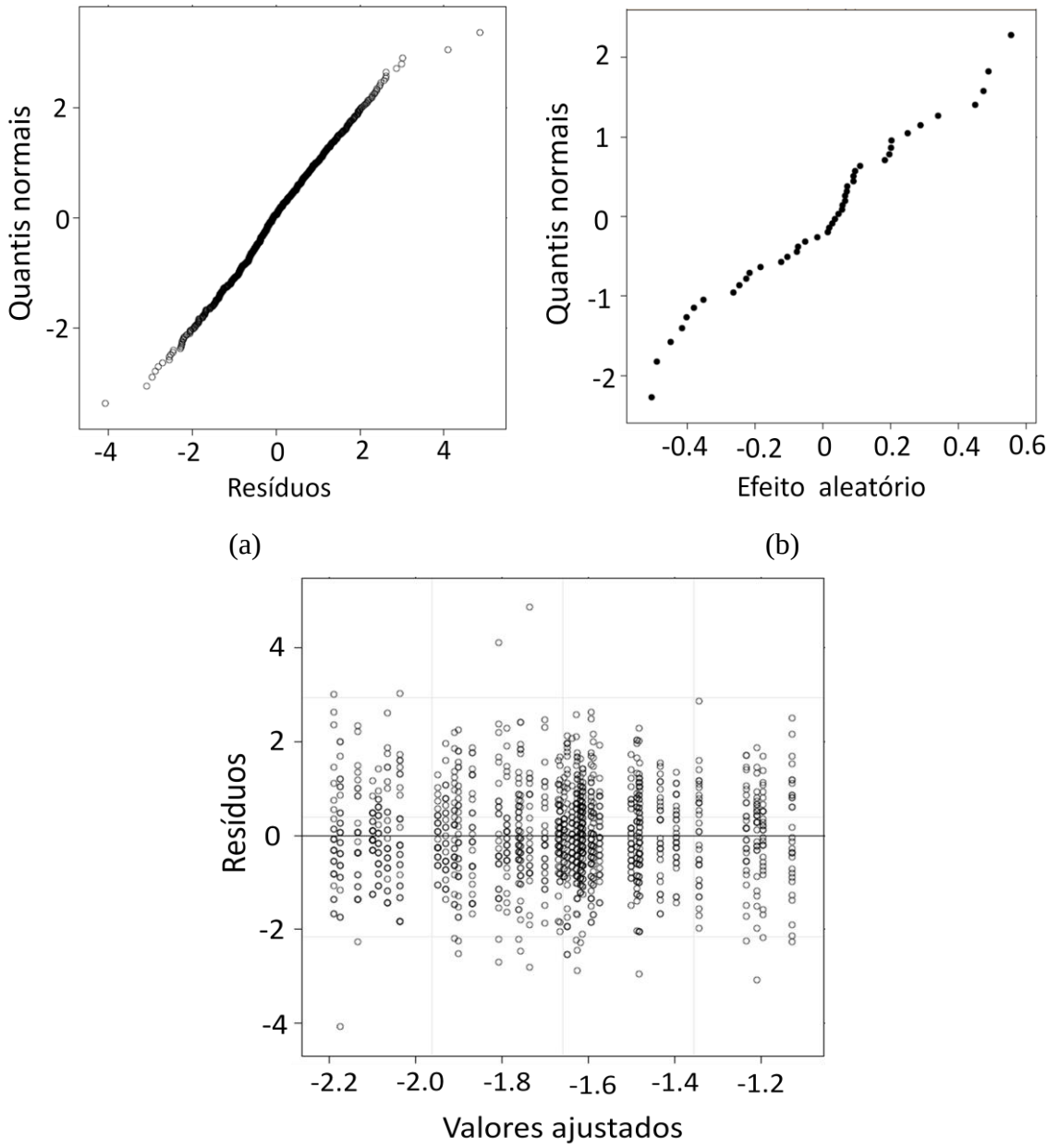
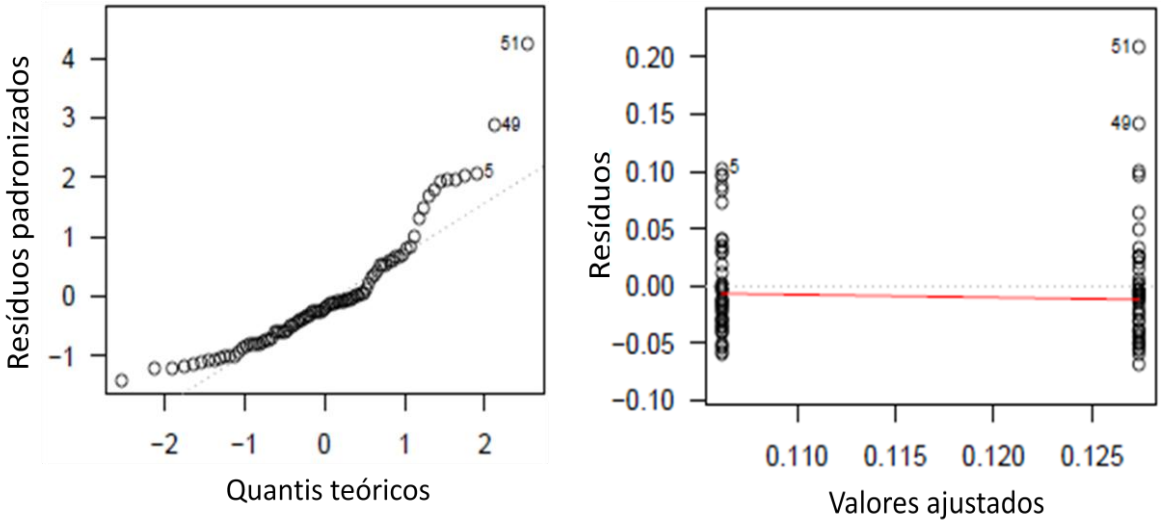


Figura A6. Gráficos de validação do modelo linear misto "EF ~ 1, aleatório = ~ 1 | espécies (todas as espécies)". (a) Gráfico quantil-quantil dos resíduos padronizados. (b) Gráfico quantil-quantil dos valores estimados do efeito aleatório das espécies (intercepto). (c) Distribuição dos resíduos pelos valores ajustados para o modelo.

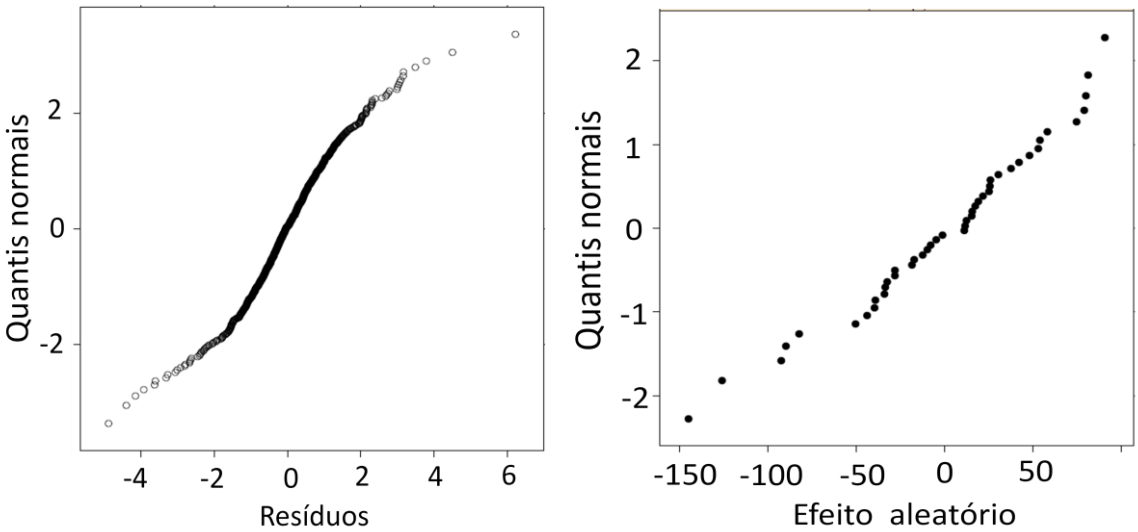
4. Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF)

A figura A7 mostra as validações dos modelos lineares simples “coeficiente de variação CMSF ~ solo (todas as espécies)” (Tabela 1 do texto principal). A figura A8 mostra a validação do modelo linear misto “CMSF ~ 1 , aleatório = 1 | espécies” (Tabela 1 do texto principal) para todas as espécies.

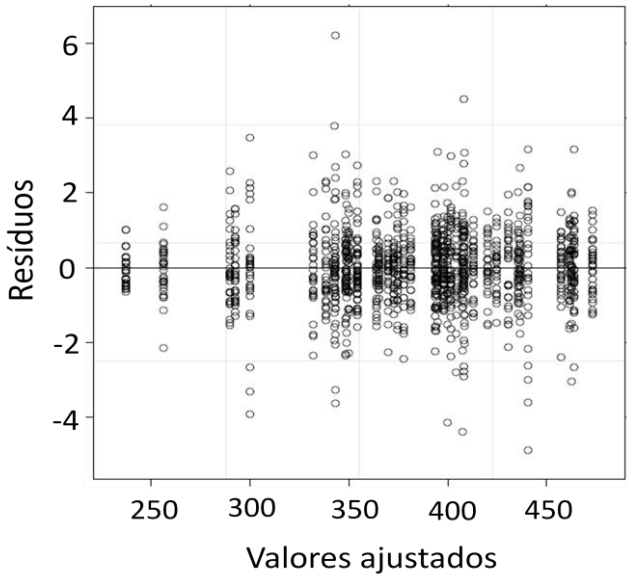


(a) (b)

A7. Gráficos de validação do modelo linear simples “coeficiente de variação CMSF ~ solo (todas as espécies)”. (a) Gráfico quantil-quantil dos resíduos padronizados. (b) Distribuição dos resíduos pelos valores ajustados para o modelo.



(a) (b)

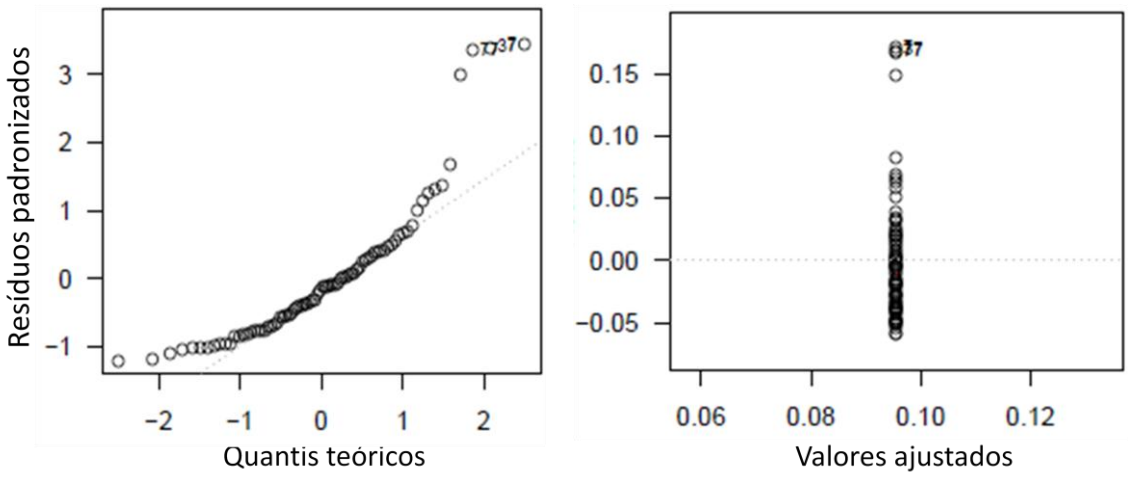


(c)

A8. Gráficos de validação do modelo linear misto "CMSF ~ 1, aleatório = ~1 | espécies". (a) Gráfico quantil-quantil dos resíduos padronizados. (b) Gráfico quantil-quantil dos valores estimados do efeito aleatório das espécies (intercepto). (c) Distribuição dos resíduos pelos valores ajustados para o modelo.

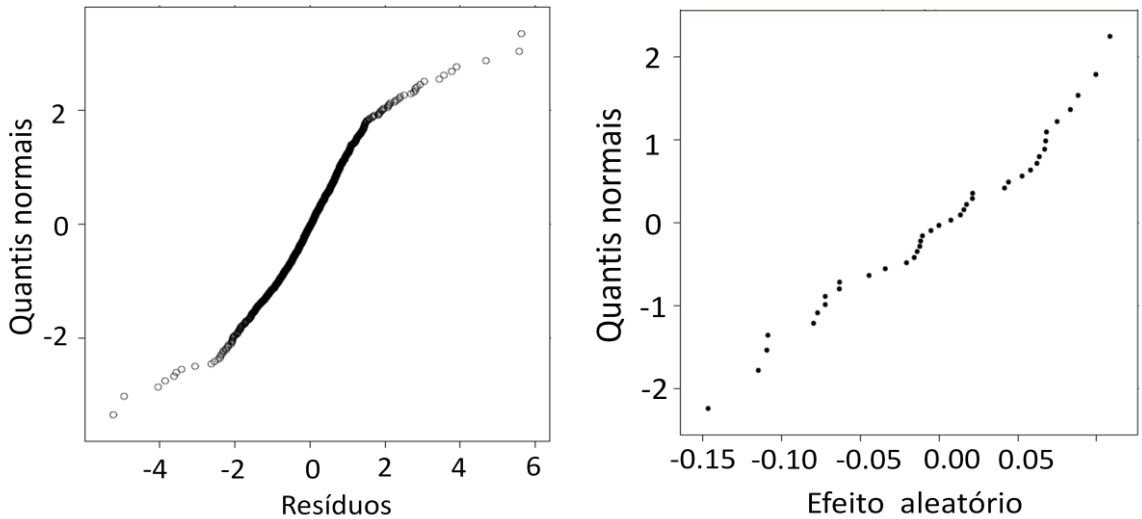
5. Densidade da madeira (DM)

As figuras A9 e A10 mostram as validações do modelo linear simples “DM ~ 1 (sem palmeiras)” e do modelo linear misto “DM ~ 1, aleatório = 1 | espécies” para todas as espécies, respectivamente.

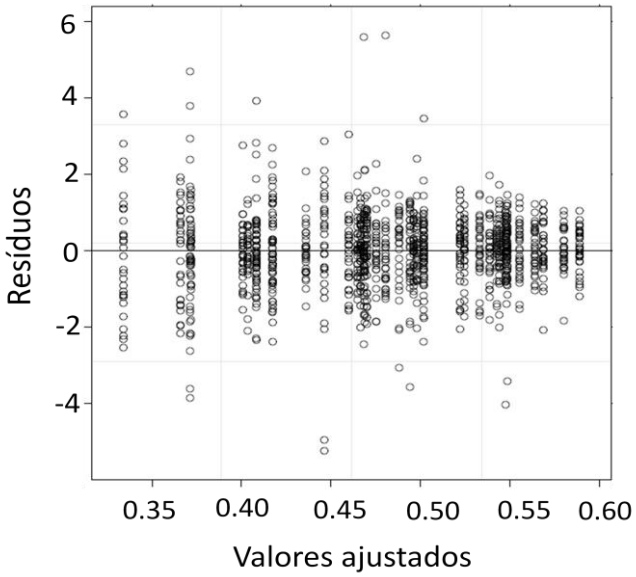


(a) (b)

A09. Gráficos de validação do modelo linear simples “coeficiente de variação DM ~ 1 (sem palmeiras)”. (a) Gráfico quantil-quantil dos resíduos padronizados. (b) Distribuição dos resíduos pelos valores ajustados para o modelo.



(a) (b)

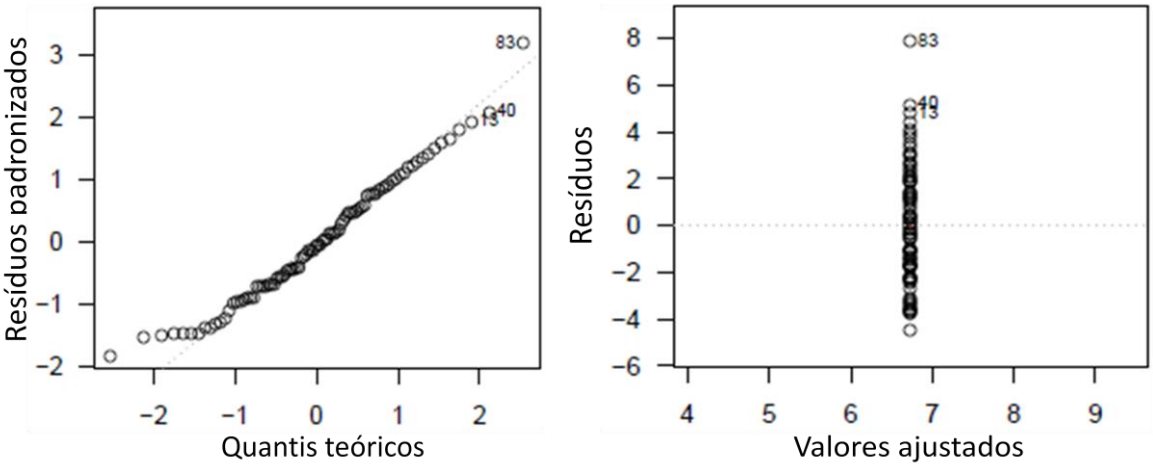


(c)

A10. Gráficos de validação do modelo linear misto "DM ~ 1, aleatório = ~1 | espécies". (a) Gráfico quantil-quantil dos resíduos padronizados. (b) Gráfico quantil-quantil dos valores estimados do efeito aleatório das espécies (intercepto). (c) Distribuição dos resíduos pelos valores ajustados para o modelo.

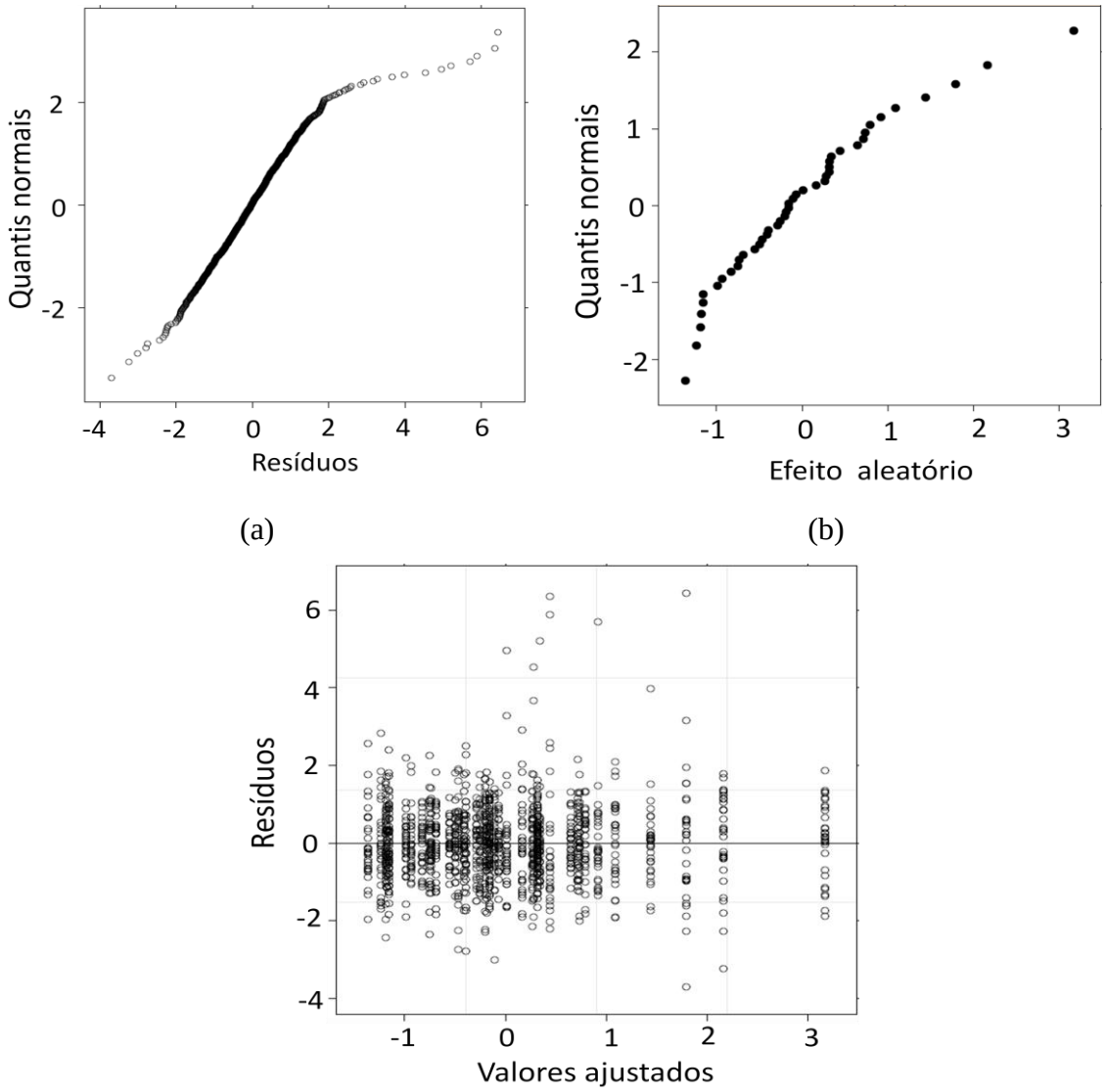
6. Relação entre estratégias ecológicas e o solo – todas as espécies

As figuras A11 e A12 mostram as validações do modelo linear simples “Volume multidimensional ~ 1 (todas as espécies)” e do modelo linear misto “PCA ~ 1, aleatório = 1 | espécies” para todas as espécies, respectivamente.



(a) (b)

A11. Gráficos de validação do modelo linear simples “Volume multifuncional ~ 1 (todas as espécies)”. (a) Gráfico quantil-quantil dos resíduos padronizados. (b) Distribuição dos resíduos pelos valores ajustados para o modelo.



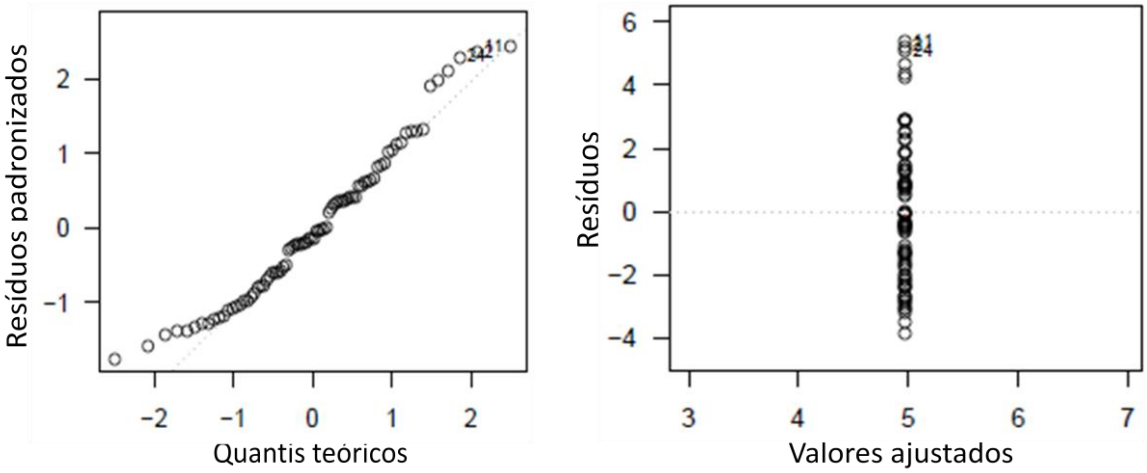
(a) (b)

(c)

A12. Gráficos de validação do modelo linear misto “PCA ~ 1 , aleatório = ~1 | espécies”. (a) Gráfico quantil-quantil dos resíduos padronizados. (b) Gráfico quantil-quantil dos valores estimados do efeito aleatório das espécies (intercepto). (c) Distribuição dos resíduos pelos valores ajustados para o modelo.

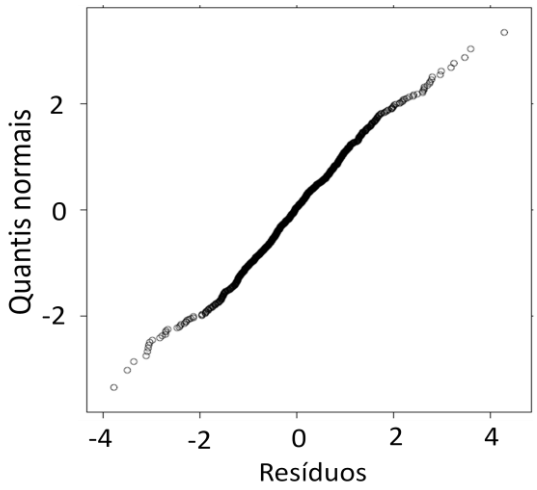
7. Relação entre estratégias ecológicas e o solo - sem palmeiras

As figuras A13 e A14 mostram as validações do modelo linear simples “Volume multifuncional ~ 1 (sem palmeiras)” e do modelo linear misto “PCA ~ 1 , aleatório = ~1 | espécies” (sem as palmeiras), respectivamente. A validação do modelo linear simples e do misto para as análises sem *E. edulis* mostraram resultados semelhantes aos encontrados para os modelos sem as palmeiras, não sendo, portanto, mostradas.

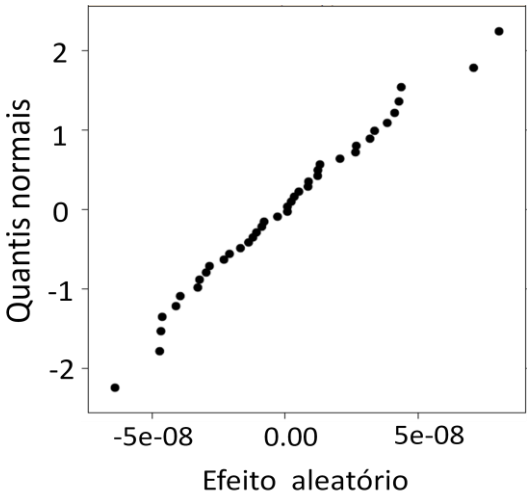


(a) (b)

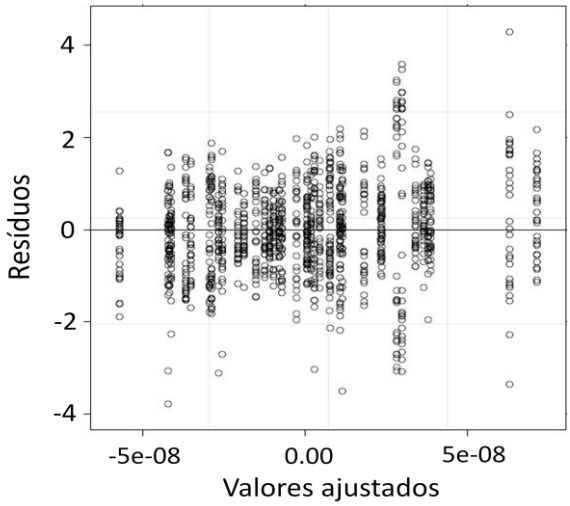
A13. Gráficos de validação do modelo linear simples “Volume multifuncional ~ 1 (sem palmeiras)”. (a) Gráfico quantil-quantil dos resíduos padronizados. (b) Distribuição dos resíduos pelos valores ajustados para o modelo.



(a)



(b)



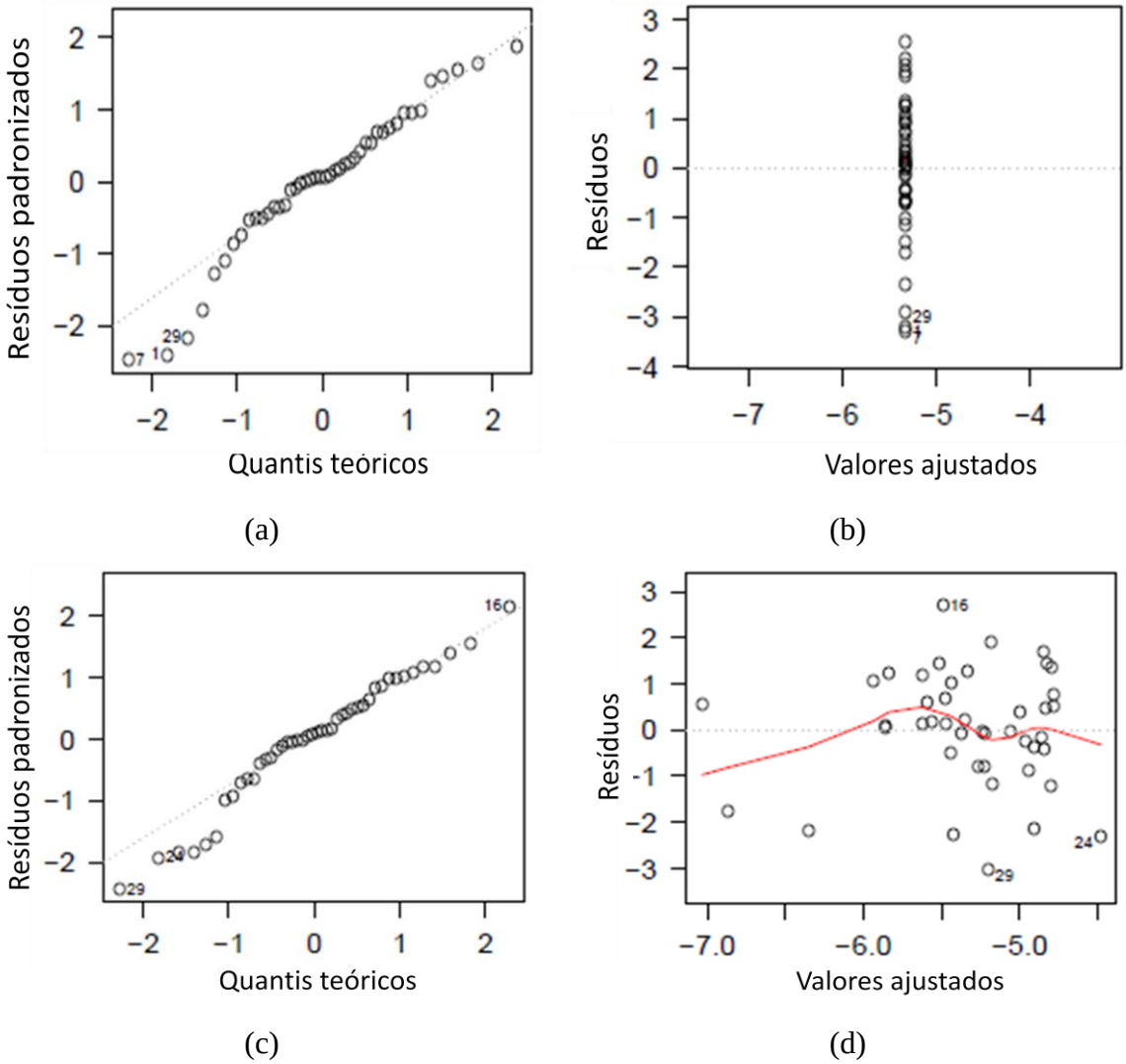
(c)

A14. Gráficos de validação do modelo linear misto "PCA ~ 1 , aleatório = ~1 | espécies". (a) Gráfico quantil-quantil dos resíduos padronizados. (b) Gráfico quantil-quantil dos valores estimados do efeito aleatório das espécies (intercepto). (c) Distribuição dos resíduos pelos valores ajustados para o modelo.

ii) Relação entre diferença de densidade relativa de indivíduos e atributos/estratégias ecológicas

1. Todas as espécies

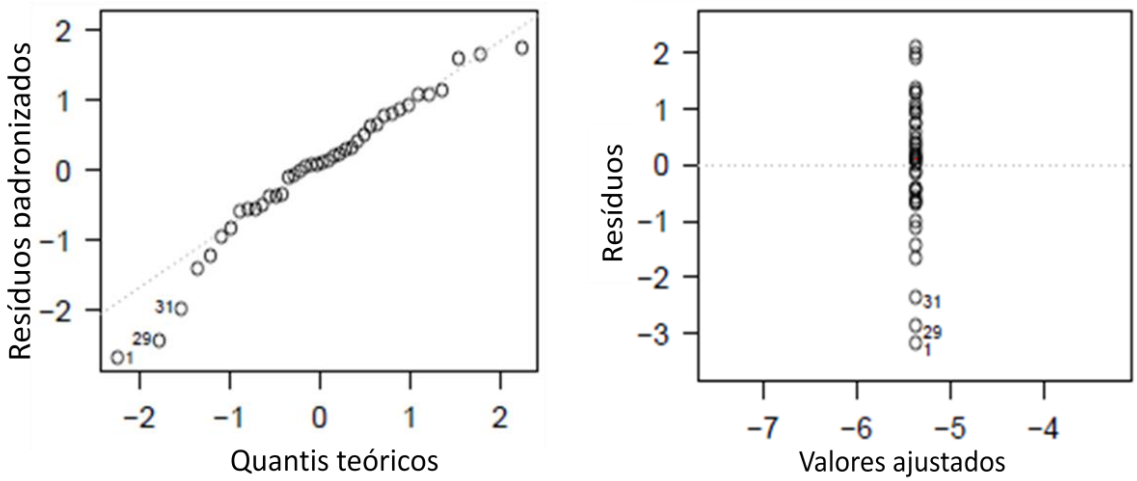
A figura A15 mostra as validações do modelo linear simples "Diferença densidade relativa de indivíduos ~ 1" e do modelo linear simples "Diferença densidade relativa de indivíduos ~ coeficiente de variação do conteúdo de matéria seca foliar (CMSF)".



A15. (a-b) Gráficos de validação do modelo linear simples "Diferença densidade relativa de indivíduos ~ 1" para todas as espécies. (c-d) Gráficos de validação do modelo linear simples "Diferença densidade relativa de indivíduos ~ coeficiente de variação CMSF". (a ; c) Gráfico quantil-quantil dos resíduos padronizados. (b ; d) Distribuição dos resíduos pelos valores ajustados para o modelo.

2. Sem palmeiras

A figura A16 mostra as validações do modelo linear misto “Diferença densidade relativa de indivíduos ~ 1”.

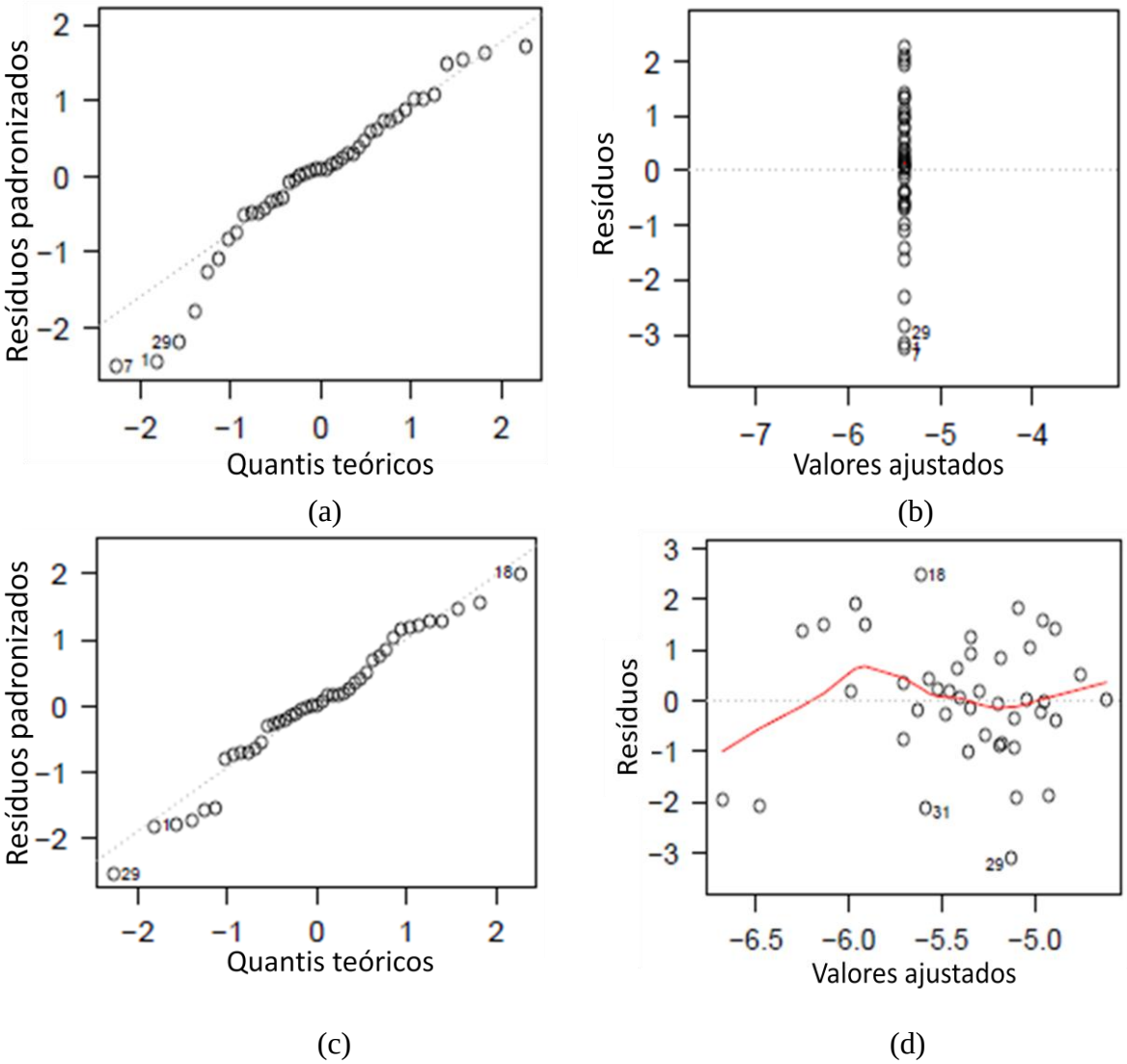


(a) (b)

A16. Gráficos de validação do modelo linear misto “Diferença densidade relativa de indivíduos ~ 1 (sem palmeiras)”. Gráfico quantil-quantil dos resíduos padronizados. (b) Distribuição dos resíduos pelos valores ajustados para o modelo.

3. Sem *E. edulis*

A figura A17 mostra as validações do modelo linear simples "Diferença densidade relativa de indivíduos ~ 1" e do modelo linear simples "Diferença densidade relativa de indivíduos ~ coeficiente de variação da área foliar específica (AFE)".



A17. (a-b) Gráficos de validação do modelo linear simples "Diferença densidade relativa de indivíduos ~ 1 (sem *E. edulis*)". (c-d) Gráficos de validação do modelo linear simples "Diferença densidade relativa de indivíduos ~ coeficiente de variação AFE (sem *E. edulis*)". (a ; c) Gráfico quantil-quantil dos resíduos padronizados. (b ; d) Distribuição dos resíduos pelos valores ajustados para o modelo.