**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”
Centro de Energia Nuclear na Agricultura**

**Variação na dinâmica do nitrogênio e nos atributos foliares em
fisionomias de restinga da região Sudeste do Brasil**

Sílvia Fernanda Mardegan

Tese apresentada para obtenção do título de
Doutora em Ciências. Área de concentração:
Ecologia Aplicada

**Piracicaba
2013**

Sílvia Fernanda Mardegan
Bióloga

**Variação na dinâmica do nitrogênio e nos atributos foliares
em fisionomias de restinga da região Sudeste do Brasil**

versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011

Orientador:
PROF. DR. **LUIZ ANTONIO MARTINELLI**

Co-orientador:
PROF. DR. **EDUARDO ARCOVERDE DE
MATTOS**

Tese apresentada para obtenção do título de
Doutora em Ciências. Área de concentração:
Ecologia Aplicada

Piracicaba
2013

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - ESALQ/USP**

Mardegan, Sílvia Fernanda

Variação na dinâmica do nitrogênio e nos atributos foliares em fisionomias de restinga da região Sudeste do Brasil / Sílvia Fernanda Mardegan. - - versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011. - - Piracicaba, 2013.
177 p. : il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz". Centro de Energia Nuclear na Agricultura, 2013.

1. Ecossistema 2. Filogenia 3. Isótopos estáveis 4. Mata Atlântica 5. Nitrogênio
6. Planícies costeiras 7. Precipitação 8. Solo arenoso I. Título

CDD 631.4
M322v

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor"

OFEREÇO

À minha querida avó, *Dona Idalina*,
E toda a saudade que ficou.

Aos meus queridos pais e irmão,
Pela união e perseverança, sempre.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A meus pais, Silvianete e José Umberto Mardegan, por toda dedicação, carinho e compreensão que sempre me deram durante esta caminhada. E a meu irmão, Fabrício Umberto Mardegan, que, mesmo longe, esteve sempre comigo, incentivando e alegrando-me.

A Rafael B. S. Valadares, por seu amor e companheirismo, além de todo apoio e força oferecidos cada vez (e não foram poucas) que o medo sobressaiu-se à confiança em mim e em meu trabalho.

Aos meus familiares que sempre manifestaram seu incentivo e demonstraram seu orgulho em me ver realizando esta etapa tão importante em minha carreira profissional.

À Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” e ao Centro de Energia Nuclear na Agricultura, pela formação.

À Coordenação de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada – Interunidades ESALQ/CENA – USP, em especial à Mara Casarin, por toda a ajuda ao longo destes quatro anos.

À Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo – FAPESP, pela concessão da bolsa de doutorado (processo no 2008/ 58234-9) e do auxílio financeiro (processo no 2010/ 50954-2), os quais permitiram minha manutenção em Piracicaba e o desenvolvimento deste projeto durante este período.

Ao prof. Dr. Luiz Antonio Martinelli (Zebu), por acreditar em mim há alguns anos, primeiramente por aceitar me orientar, mesmo que à distância, durante o Mestrado, e depois me recebendo como aluna de doutorado em seu laboratório. Agradeço toda a amizade e confiança depositada, assim como os incontáveis ensinamentos transmitidos ao longo destes anos de convívio.

Ao prof. Dr. Eduardo Arcoverde de Mattos (UFRJ), por aceitar prontamente a co-orientação deste projeto, além de despendar parte de seu tempo nas atividades de campo. E também pela oportunidade que tive de frequentar seu laboratório, o que representou um passo muito importante para minha formação.

Ao Dr. Fernando Valladares (Museo de Ciencias Naturales, Madrid, Espanha), por estar sempre pronto a ajudar-me e por ter aceitado me acolher em seu laboratório, onde aprendi muito no curto espaço de tempo em que estive junto à sua equipe.

Aos profs. Drs. Plínio Barbosa de Camargo e Takashi Muraoka, avaliadores do Exame de Qualificação, pelas valiosas contribuições no refinamento do trabalho.

Aos profs. Drs. Marcelo Z. Moreira, pelas análises isotópicas realizadas no laboratório de Ecologia Isotópica e pela ajuda sempre pronta, quando necessária, e Marisa Piccolo, pelas sugestões oferecidas no decorrer do projeto.

Ao prof. Dr. Paulo Sentelhas (Departamento de Engenharia de Biosistemas ESALQ/ USP), pela atenção em me explicar o funcionamento e como executar os cálculos para a determinação do balanço hídrico das localidades onde se inserem as restingas estudadas.

Ao prof. Dr. Antonio Figueira (Laboratório de Melhoramento de Plantas-CENA/USP), por disponibilizar sua infraestrutura para a execução das análises de espectrofotometria, e a seus colaboradores, Renato e Verusca, pela ajuda no desenvolvimento das mesmas.

Ao Núcleo em Ecologia e Desenvolvimento Socioambiental de Macaé (NUPEM/ UFRJ), pela hospedagem e disponibilização de sua estrutura para o desenvolvimento das atividades de laboratório. E também ao pessoal das pousadas *O Timoneiro* (Arraial do Cabo, RJ) e *Cavalo-Marinho* (Ubatuba, SP), pela hospitalidade e paciência com nossa “pequena bagunça” espalhada pela área social de suas instalações.

Ao Instituto Estadual do Ambiente (RJ), Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) e Instituto Florestal (SP), pela presteza em emitir as autorizações para o desenvolvimento das atividades de campo nas restingas.

Ao INPE-CPTEC, em nome do Sr. Décio F. dos Reis, por me fornecer ao longo de dois anos os dados mensais de precipitação acumulada e temperatura média da estação automática de Picinguaba (Ubatuba, SP). E ao INMET – RJ, em nome do Sr. Paulo Brito, por gentilmente fornecer os dados mensais de precipitação acumulada e temperatura média das estações automáticas de Arraial do Cabo e Macaé (RJ), no período de 2011.

À Silvia Maria Zinsly, pela prestabilidade e compreensão durante a fase de revisão e submissão da tese.

À Seção de Convênios CENA/USP, em nome de Eliete Gimenes e Maria de Lourdes Victoriano, pela imprescindível ajuda com o manuseio dos recursos financeiros utilizados no desenvolvimento das atividades deste projeto.

À Denise Mescolloti, do Laboratório de Microbiologia do Solo (ESALQ/ USP), por determinar as taxas de colonização por fungos micorrízicos das raízes finas das plantas de Ubatuba.

À Regina Peçanha (Laboratório de Nutrição Animal – CENA/USP), por realizar a determinação das concentrações de fibras foliares.

A Paulo José Duarte Neto, pela paciência e dedicação em ajudar-me não apenas a analisar meus dados, mas também a interpretá-los.

A Toninha e Geraldo, pelo apoio com as análises isotópicas.

A Edmar Mazzi, pelo apoio oferecido durante as atividade de campo, seja para nos levar até as áreas de trabalho, nas coletas ou mesmo achando aquela Senna que sempre faltava.

À Fabiana Fracass, pela ajuda sempre presente no preparo e análise de amostras e por me ajudar com várias questões relacionadas ao andamento de projetos e funcionamento dos laboratórios. E também pela paciência por agüentar as minhas incontáveis perguntas ao longo desses anos.

A Luis Otávio (Lulu), por toda a ajuda com as análises para determinação das concentrações de nitrato e amônio, no FIA. Agradeço também ao Duzão, Isadora, Jú Antonio, Piro, Leonardo Martinelli, e Renan, tanto pela ajuda nas atividades de campo, como no processamento e análise do material coletado. E também aos demais estagiários do Laboratório de Ecologia Isotópica (CENA/USP), que, de alguma forma, ajudaram-me durante a realização deste projeto.

À Gabriela Nardoto, pelo incentivo sempre presente e por me ajudar a amadurecer as idéias deste projeto.

A todos os amigos do laboratório de Ecologia Isotópica CENA/USP, incluindo desde os que seguiram seu caminho há algum tempo, assim como aqueles que passaram por aqui há pouco (ou muito pouco). Agradeço em especial aos amigos com quem convivo diariamente, compartilhando não apenas dúvidas, problemas, risadas e lições, mas também o abraço amigo, sempre que necessário: Adelino, Alexssandra, Bethe, Luciana, Melissa, Natássia, Rafaela, Robson, Tati, Thaís e Urso.

Aos meus amigos da Ecologia Aplicada, especialmente Cynthia, Denise e Fábio, cujo convívio durante estes quatro anos não só me trouxeram momentos felizes, mas também ensinamentos que carregarei para sempre em meu coração.

Aos amigos e minha “família” na Espanha (em especial à *señora* Ruth e Marlene), por deixarem meus dias mais ricos com o convívio de vocês.

A todos os queridos amigos que, mesmo encontrando-se próximos ou distantes, estão sempre a me apoiar e tornar minha vida mais completa e especial.

A Deus, sobre todas as coisas.

O meu *muito* obrigada a todos vocês!

SUMÁRIO

RESUMO.....	11
ABSTRACT	13
1 INTRODUÇÃO	15
Referências	21
2 VARIAÇÃO NA DISPONIBILIDADE E NA COMPOSIÇÃO ISOTÓPICA DE NITROGÊNIO ($\delta^{15}\text{N}$) EM TRÊS FORMAÇÕES DE RESTINGA QUE OCORREM SOB REGIMES HÍDRICOS DISTINTOS.....	31
Resumo	31
Abstract	32
2.1 Introdução	33
2.2 Desenvolvimento	36
2.2.1 Materiais e métodos	36
2.2.2 Resultados	58
2.2.3 Discussão.....	73
2.3 Conclusões.....	90
Referências	91
3 VARIAÇÃO NAS RELAÇÕES ENTRE ATRIBUTOS FOLIARES EM PARES CONGENÉRICOS DE FISIONOMIAS DE RESTINGA DA REGIÃO SUDESTE DO BRASIL.....	109
Resumo	109
Abstract	110
3.1 Introdução	110
3.2 Desenvolvimento	115
3.2.1 Materiais e métodos	115
3.2.2 Resultados	121
3.2.3 Discussão.....	126
3.3 Conclusões.....	134
Referências	134

APÊNDICES	149
-----------------	-----

ANEXOS.....	157
-------------	-----

RESUMO

Variação na dinâmica do nitrogênio e nos atributos foliares em fisionomias de restinga da região Sudeste do Brasil

As restingas constituem um complexo de tipos vegetacionais que ocorrem sobre cordões arenosos ao longo da costa brasileira. Sua diversidade fisionômica, florística e estrutural contrasta com grande número de fatores ambientais limitantes, incluindo a disponibilidade de água e nutrientes. O objetivo deste trabalho foi comparar a dinâmica do nitrogênio, bem como os atributos foliares relacionados ao uso do nitrogênio e da água, em três formações vegetais inseridas no “complexo vegetacional da restinga”, as quais ocorrem ao longo de um gradiente de precipitação que varia de cerca de 800 a 2.600 mm anuais. Para tanto, foram avaliados parâmetros relacionados à ciclagem do nitrogênio e alguns atributos foliares funcionais relacionados às estratégias de uso de água e nutrientes nas principais espécies botânicas que nelas se desenvolvem. O primeiro capítulo compara a variação na disponibilidade e na composição isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) nestas três formações de restinga que ocorrem sob regimes hídricos distintos. Foram analisados e comparados parâmetros relacionados à disponibilidade e às taxas de transformação do nitrogênio nos solos e sua assimilação e uso pelas plantas. Os solos das três áreas, arenosos e ácidos, apresentam deficiência nutricional, sendo o nitrogênio amoniacal (N-NH_4^+) a principal forma disponível. Suas taxas líquidas de transformação foram baixas e variáveis, com prevalência de imobilização, sobretudo nas restingas sob menor precipitação média anual (PMA). Na vegetação, o aumento na PMA refletiu em maiores concentrações foliares de nitrogênio e fósforo, juntamente com menores razões C/N e massas foliares por unidade de área (MFA). Os valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar foram baixos e variáveis, ocorrendo enriquecimento gradual em ^{15}N com o aumento na PMA. As concentrações foliares de nitrogênio e fósforo, bem como a MFA e a razão C/N mostraram-se diretamente relacionadas; já a MFA relacionou-se inversamente à concentração foliar de nitrogênio. O aumento da PMA ao longo do gradiente, juntamente com variações nas condições edáficas e nas comunidades bióticas, pareceu contribuir para o aumento da disponibilidade de nitrogênio, refletindo na redução gradual da conservação do mesmo. O segundo capítulo compara as restingas quanto aos atributos foliares de gêneros por elas compartilhados. As maiores diferenças foram observadas entre os gêneros das restingas seca e úmida, com a última apresentando maiores concentrações de nitrogênio e fósforo foliares e menor razão C/N. Seus gêneros ainda apresentaram menores MFA e composição isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$), além de maior $\delta^{15}\text{N}$ que aqueles das restingas seca e intermediária. As relações entre os atributos foliares dos pares congenéricos das restingas seca e úmida, assim como dos contrastes filogeneticamente independentes (CFIs), mostraram que a concentração de nitrogênio relaciona-se diretamente à concentração de fósforo e inversamente ao $\delta^{15}\text{N}$, enquanto que a concentração de fósforo relaciona-se diretamente com o $\delta^{15}\text{N}$ e inversamente com a razão C/N. A grande diferença entre as restingas e a similaridade nas correlações – utilizando-se tanto os pares congenéricos e os CFIs – fortalece a distinção quanto à economia foliar da restinga úmida e as demais, enfatizando a importância das condições ambientais no ajuste dos atributos analisados, independente do grau de parentesco filogenético das espécies.

Palavras-chave: Atributos foliares; Contrastes filogeneticamente independentes; $\delta^{15}\text{N}$; Economia foliar; Floresta Tropical Atlântica; Gradiente ambiental; Nutrientes foliares; Precipitação; Solos arenosos; Transformação do nitrogênio

ABSTRACT

Variation in nitrogen dynamics and leaf traits at *restinga* physiognomies from Southeastern Brazil

Restingas are consisted of a complex of vegetation types that occur on sand ridges along the Brazilian coast. Their physiognomic, floristic and structural diversity contrasts with a large number of environmental limiting factors, including the availability of water and nutrients. The aim of this study was to compare the dynamics of nitrogen, as well as leaf traits related to the use of nitrogen and water at three vegetation types inserted in the "*restinga* vegetation complex", and occur along a precipitation gradient ranging from about 800 to 2600 mm annually. Accordingly, parameters related to nitrogen cycling were assessed, as well as some functional leaf traits related to strategies for use of water and nutrients from the main plant species that occur therein. The first chapter compares the variation in nitrogen availability and its isotopic composition ($\delta^{15}\text{N}$) at these three *restinga* formations that occur under different water regimes. It was analyzed and compared parameters regarding nitrogen availability and transformation rates in soils, and also its uptake and use by plants. The sandy and acidic soils of the three areas have high nutritional deficiency, and ammoniacal nitrogen (N-NH_4^+) is the major available form. Its net rates of transformation were low and variable, with the prevalence of immobilization, especially at the *restingas* under lower mean annual precipitation (MAP). At the vegetation, MAP increase reflected in higher leaf nitrogen and phosphorus concentrations, along with lower C/N ratios and leaf mass per area (LMA). Leaf $\delta^{15}\text{N}$ values were low and variable, observing gradual ^{15}N -enrichment with MAP increase. Nitrogen and phosphorus leaf concentrations, as well as LMA and C/N ratio were directly related, whereas LMA was inversely related to leaf nitrogen concentration. The increase in MAP along the gradient, jointly to variations in soil conditions and biota, seemed to contribute to an increment on nitrogen availability, reflecting in the gradual reduction of its conservation. The second chapter compares the *restingas* in relation to leaf traits of genera shared by them. The largest differences were observed between genera from dry and wet *restingas*, with the latter having higher leaf nitrogen and phosphorus concentrations and lower C/N ratio. Their genera also had lower LMA and carbon isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$), as well as greater $\delta^{15}\text{N}$ than those from dry and intermediate *restingas*. Relationships between leaf traits of the congeneric pairs from dry and wet *restingas*, and also of the phylogenetically independent contrasts (PICs), showed that nitrogen concentration is directly related to phosphorus and inversely to $\delta^{15}\text{N}$, whilst phosphorus concentration is directly related to $\delta^{15}\text{N}$ and inversely to C/N ratio. The bulky difference amongst *restingas*, and the similarity in correlations – using both congeneric pairs and PICs – reinforces the distinction regarding leaf economy between wet *restinga* and the others, emphasizing the importance of environmental conditions on the adjustment of the analyzed leaf traits, apart from of the degree of species phylogenetic relatedness.

Keywords: Leaf traits; Phylogenetically independent contrasts; $\delta^{15}\text{N}$; Leaf economy; Atlantic Tropical Forest; Environmental gradient; Leaf nutrients; Precipitation; Sandy soils; Nitrogen transformation

1 INTRODUÇÃO

A Floresta Tropical Atlântica, cuja distribuição original abrangia cerca de 1,5 milhões de km² (RIBEIRO; LIMA, 2009), desenvolve-se sob uma série de condições microclimáticas e edáficas, as quais refletiram em níveis de diversidade e endemismo algumas vezes comparáveis aos observados na Floresta Amazônica (MORELLATO; HADDAD, 2000; TALORA; MORELLATO, 2000). Além de compreender diversos tipos florestais, tais como a Floresta Ombrófila Densa e a Floresta Estacional Semidecidual (MORELLATO; HADDAD, 2000), esta formação vegetal também possui uma série de ecossistemas a ela associados, atuando como fonte de espécies para a colonização dos mesmos (ARAUJO et al., 2009; SCARANO et al., 2009). Dentre estes, incluem-se as restingas, conjunto de tipos vegetacionais que cobrem cerca de 8.000 km da costa litorânea brasileira (ARAUJO et al., 1998; CORREIA; DIAS; SCARANO, 2010; SCARANO et al., 2009; TESSLER; CAZZOLI Y GOYA, 2005).

O termo restinga engloba uma série de definições (IBGE, 2012), sendo comumente utilizado para definir as comunidades vegetais associadas a depósitos arenosos costeiros oriundos de deposições marinhas, procedentes de regressões e transgressões do oceano no período do Quaternário (HENRIQUES, 1986; TESSLER; CAZZOLI Y GOYA, 2005). Muitos autores, incluindo Rizzini (1979) e Veloso e Góes-Filho (1982), ainda utilizam-se dos termos “complexo da restinga” ou “complexo vegetacional da restinga” para agregar os diversos tipos vegetacionais costeiros, cujas variações florísticas e fisionômicas manifestam-se em uma escala espacial relativamente pequena (IBGE, 2012).

Em razão da história geológica das localidades em que ocorrem (MANTUANO, 2008) e das variações nas condições edáficas e nos níveis dos lençóis freáticos (ARAUJO, 2000; SCARANO, 2002), as restingas são caracterizadas como um verdadeiro mosaico de diversidade fisionômica, florística e estrutural (ARAUJO, 2009; GOMES, 2005; GUEDES; BARBOSA; MARTINS, 2006; SCARANO, 2002; SCARANO et al., 2004). Em contrapartida, costuma-se observar um baixo grau de endemismo e a ocorrência de monodominância ou oligarquia – características típicas de ambientes que enfrentam condições ambientais extremas (SCARANO, 2002; SCARANO et al., 2009).

Tais fatos atribuem-se a uma série de condições ambientais limitantes ao estabelecimento e à manutenção de seus organismos (DE MATTOS et al., 2004; DUARTE et al., 2005; MANTOVANI; IGLESIAS, 2010; SCARANO et al., 2009), merecendo destaque, conforme apontado por Crawford et al. (2008), a salinidade, as elevadas temperatura e radiação, assim como a variação dos níveis dos lençóis freáticos. Adicionalmente, em função das características intrínsecas de seus solos arenosos (ARAUJO et al., 1998; GOMES et al., 2007), observa-se uma tendência de baixa disponibilidade de água e de nutrientes para as plantas (ARAUJO; LACERDA, 1987; DUARTE et al., 2005; SCARANO et al., 2001).

Nesse contexto, a comunidade vegetal exerce papel-chave no funcionamento desses ecossistemas (DIAS, 2005; LÜTTGE, 2008), sendo importante não apenas na estabilização do substrato altamente arenoso onde se desenvolvem. A vegetação também contribui com a regulação do regime hídrico, prolongando o tempo de residência da água nos solos (ESTEVES, 1988; BRASIL, 1996), assim como com a manutenção da fertilidade dos solos (VITOUSEK; SANDFORD, 1986) – seja pela redução das perdas de nutrientes, via lixiviação (HERRERA et al., 1978), seja pela transferência de minerais e de matéria orgânica para a superfície dos mesmos (BONADIMAN, 2007; DIAS et al., 2006; MORAES; DELITTI; STRUFFALDI-DE VUONO, 1999).

Em relação à disponibilidade de nutrientes, o nitrogênio é normalmente considerado um dos elementos mais limitantes para o crescimento e a produtividade das plantas em ecossistemas naturais (AERTS; CHAPIN, 2000). Ao contrário de outros elementos, cuja entrada nos sistemas depende em grande parte de processos abióticos, o nitrogênio apresenta um caráter único na natureza. Com uma fonte majoritária inacessível para a maioria dos organismos (N_2 atmosférico), a conversão do nitrogênio para formas disponíveis é realizada por meio de processos relativamente escassos e quase que totalmente mediados por organismos especializados (GALLOWAY et al., 2004; SMIL, 1997; VITOUSEK et al., 1997). Consequentemente, o suprimento de nitrogênio na forma biologicamente reativa torna-se fator ecologicamente determinante tanto do desempenho quanto da distribuição ecológica e geográfica de indivíduos de uma mesma espécie, bem como de grupos proximamente relacionados, em um ambiente (PETIT et al., 1996; RYSER et al., 1997; AIDAR et al., 2003).

Já o fósforo, mesmo diferindo quanto às fontes e à sua dinâmica, mostra-se intimamente relacionado ao nitrogênio em função da demanda metabólica dos seres vivos (REICH et al., 1999; VITOUSEK et al., 2010). Esses dois macronutrientes, além de serem componentes estruturais da membrana celular, fazem parte de uma série de moléculas orgânicas – incluindo a clorofila, enzimas do aparato fotossintético, ácidos nucleicos e moléculas bioenergéticas (REICH et al., 1999; WRIGHT; WESTOBY, 2004).

Os ecossistemas tropicais são constituídos, de um modo geral, por solos antigos e altamente lixiviados (JORDAN, 1985; VITOUSEK; SANDFORD, 1986), verificando-se uma maior riqueza de nitrogênio em relação ao fósforo, quando comparados aos ecossistemas temperados (MARTINELLI et al., 1999). Por outro lado, a produtividade das plantas tropicais tende a ser mais limitada pela disponibilidade de fósforo do que de nitrogênio (HEDIN, 2004; REICH; OLEKSYN, 2004).

A determinação das concentrações foliares destes dois elementos – bem como de suas razões com o carbono – pode prover informações preciosas acerca do funcionamento ecossistêmico, mesmo com a grande heterogeneidade observada nas condições edafoclimáticas e na composição de espécies nos ecossistemas tropicais (TOWNSEND et al., 2007). Isto se deve ao fato de que a disponibilidade desses nutrientes nos solos e sua limitação dos mesmos às plantas são influenciadas por processos relacionados à produtividade primária, decomposição e mineralização da matéria orgânica, bem como às perdas por vias gasosas e lixiviação (AERTS; CHAPIN, 2000; GÜSEWELL, 2004).

Variações na disponibilidade de recursos, como a água e os nutrientes, podem refletir em alterações substanciais nas taxas de fixação do carbono e no uso dos mesmos (SANTIAGO et al., 2004). Assim sendo, para que as espécies garantam seu sucesso ecológico, é muitas vezes necessário que atributos relacionados ao seu desenvolvimento e manutenção – por mais que estejam relacionados a vias fisiológicas distintas (LARCHER, 2006; LAMBERS; CHAPIN; PONS, 2008; TAIZ; ZIEGER, 2009) – ajustem-se de modo convergente a tais condições ambientais (CHAPIN; AUTUMN; PUGNAIRE, 1993; FONSECA et al., 2000; GRIME, 1977; NIINEMETS, 2001; REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997; WESTOBY et al., 2002).

Como importantes ajustes nas plantas em resposta à heterogeneidade ambiental ocorrem nas folhas (BUSSOTTI et al., 2000; VALLADARES et al., 2000), o uso de atributos foliares relacionados ao desenvolvimento vegetal, à assimilação de nutrientes e às taxas fotossintéticas (ACKERLY et al., 2000; REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997; WRIGHT; CANNON, 2001) têm-se mostrado bons descritores de processos em vários níveis de organização biológica (DÍAZ; CABIDO; CASANOVES, 1998; REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997; WRIGHT; WESTOBY, 2003). Isto porque a magnitude destas alterações é capaz de afetar desde a composição e o desempenho ecofisiológico de diferentes indivíduos/espécies vegetais (AERTS; CHAPIN, 2000), mas também as propriedades e o funcionamento do ecossistema (CHAPIN et al., 2000; DÍAZ et al., 2004; LAMONT; GROOM; COWLING, 2002; LAVOREL; GARNIER, 2002; REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997).

Muitos autores têm observado a generalização de estratégias em relação à disponibilidade nutricional e hídrica (NIINEMETS, 2001; ORDOÑEZ et al., 2009; REICH et al., 1999; WRIGHT; REICH; WESTOBY, 2001; WRIGHT et al., 2004). De um lado, plantas de ambientes secos e distróficos tendem a apresentar características associadas a uma maior conservação destes recursos, investindo em folhas mais longevas, com mais acúmulo de matéria seca do que nutrientes, assim como na redução da capacidade fotossintética (DÍAZ; CABIDO; CASANOVES, 1998; REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997; REICH; WRIGHT; LUSK, 2007; ROSADO; MATTOS, 2010; WRIGHT et al., 2004). Por sua vez, plantas que se desenvolvem em condições opostas normalmente mostram-se mais produtivas – resultado de suas taxas fotossintéticas elevadas e das maiores concentrações foliares de nutrientes, associadas ao menor investimento em matéria seca e à redução da longevidade foliar (REICH et al., 2003; WESTOBY; WRIGHT, 2006; WRIGHT et al., 2005, 2007).

A quantificação dos atributos foliares ao longo de múltiplas espécies e ambientes pode gerar informações sobre suas principais dimensões de variação, a relação e evolução dos mesmos, além do modo como estes são moldados por fatores ambientais (DÍAZ et al., 1999; LAMONT; GROOM; COWLING, 2002; REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997; REICH et al., 1999; SCHULZE et al., 1994; WRIGHT; CANNON, 2001; WRIGHT; WESTOBY, 2002). Isto posto, a análise de tais atributos em gradientes ambientais permite investigações acerca da adaptação das

plantas às variações nas condições ambientais em longo prazo (MEIER; LEUSCHNER, 2008; SANTIAGO; MULKEY, 2004), mostrando-se uma ferramenta potencialmente eficaz na predição do funcionamento dos ecossistemas (OYARZABAL et al., 2008).

Baseado no exposto acima, o objetivo deste trabalho foi comparar a dinâmica do nitrogênio, bem como os atributos foliares relacionados ao uso do nitrogênio e da água em três formações vegetais inseridas no “complexo vegetacional de restinga” (RIZZINI, 1979), as quais, além de diferirem quanto à fisionomia e estrutura, ocorrem ao longo de um gradiente de precipitação que varia de cerca de 800 a 2.600 mm anuais. Para tanto, foram avaliados parâmetros relacionados à ciclagem do nitrogênio e alguns atributos foliares funcionais relacionados às estratégias de uso de água e de nutrientes nas principais espécies botânicas que se desenvolvem nestas três localidades que ocorrem sob diferentes condições de limitação nutricional e hídrica.

Ao longo deste trabalho, as seguintes hipóteses foram levantadas: I) o aumento na precipitação anual reflete na redução na disponibilidade do nitrogênio, requerendo uma ciclagem mais eficiente e com menores perdas, resultando em composições isotópicas mais empobrecidas em ^{15}N , tanto dos solos como da vegetação, no extremo mais úmido do gradiente; II) espécies que apresentam uma ancestralidade em comum podem apresentar variações semelhantes no seu desempenho ecofisiológico em função da variação na disponibilidade de nutrientes (no caso, disponibilidade do nitrogênio e a inter-relação entre este, o carbono e o fósforo); e III) espécies que apresentam uma ancestralidade em comum podem apresentar variações semelhantes no seu desempenho ecofisiológico em função da variação na intensidade do stress hídrico, observando-se que as plantas que ocorrem em áreas de menor limitação hídrica diferem daquelas que ocorrem em áreas com maior disponibilidade hídrica.

A determinação das dimensões de variação entre plantas em relação à sua distribuição, seu modo de vida e maneira pela qual suas características ecofisiológicas se moldam às propriedades do ambiente é de fundamental importância para a conservação da diversidade e o manejo dos ecossistemas (WRIGHT et al., 2004).

A compreensão da relação entre as variáveis ambientais e as respostas das comunidades vegetais vem ganhando cada vez mais destaque nos estudos de

ecologia. Ao fornecer informações úteis acerca da suscetibilidade de uma comunidade vegetal à disponibilidade de recursos, estes estudos geram conhecimentos importantes para a modelagem dos processos ecossistêmicos sob condição de alterações ambientais (BERTILLER et al., 2006; ROSADO; MATTOS, 2007; WRIGHT et al., 2004), além de contribuir para a mitigação dos efeitos negativos de tais alterações sobre a biodiversidade (GARGANO; VECCHIO; BERNARDO, 2010).

Tais conhecimentos tornam-se ainda mais relevantes ao se tratar das formações de restinga. Por sua localização em áreas privilegiadas ao longo do litoral, este ecossistema reconhecidamente frágil e sensível a perturbações é alvo de grande valorização imobiliária (ARAUJO; LACERDA, 1987; PIRES et al., 2006). Dentre os processos responsáveis pela intensa modificação de sua paisagem e perda da cobertura vegetal original, encontram-se a ocupação desordenada de suas áreas (SCHERER et al., 2005) para a construção civil, fins agropecuários e extração de areia e madeira e, inclusive, o turismo predatório (ARAUJO; LACERDA, 1987; BONADIMAN, 2007; PIRES et al., 2006; TESSLER; CAZZOLI Y GOYA, 2005).

Em adição aos impactos antropogênicos diretos, os ecossistemas costeiros ainda estão prontamente sujeitos a alterações profundas e duradouras em função das alterações nas condições climáticas (IPCC, 2007). Além de projeções de aumento de temperatura e alterações no regime de ondas e no volume, intensidade e frequência da precipitação (SOLOMON et al., 2007), espera-se também a elevação dos níveis dos oceanos, resultado da expansão térmica dos mesmos (MARENGO, 2007; MEEHL et al 2007).

Apesar das evidências de plasticidade morfo-fisiológicas observadas nas plantas de restinga (ROSADO; MATTOS, 2007; SCARANO et al., 2009), deve-se ressaltar o efeito do aumento da temperatura sobre a tolerância, o desempenho fisiológico e a sobrevivência dos organismos ao stress; sobre a estrutura e dinâmica das comunidades; e também sobre a distribuição de espécies, com o possível aumento da prevalência de espécies invasoras (SCHLACHER et al., 2008). Já alterações no nível do mar e nos regimes de ondas e precipitação aceleram o processo de erosão e a retração da costa, resultando na perda de habitats e na redução da estabilidade das dunas, o que potencializa o quadro de fragmentação e perda da vegetação costeira (SLOTT et al., 2006), além de favorecer a ocorrência de

inundações nas cidades que ocupam as zonas costeiras (MARENGO et al., 2007; MUEHE, 2010).

As diferentes abordagens dadas aos resultados obtidos ao longo deste trabalho apresentam-se distribuídas em dois capítulos. No primeiro deles, o qual trata dos padrões da ciclagem de nitrogênio ao longo de um gradiente natural de precipitação, são apresentadas as caracterizações da fisionomia, do clima e do solo de cada restinga, além da descrição da amostragem e da análise dos dados – itens que serão apenas brevemente apresentados e comentados no capítulo seguinte. Neste, também são apresentados os resultados referentes ao efeito da precipitação na dinâmica e nos padrões de alocação do nitrogênio pelas plantas.

Já no segundo capítulo, o qual versa sobre a variação entre restingas quanto aos atributos foliares (e suas relações) de gêneros por elas compartilhados, são empregadas ferramentas estatísticas que corroborem que as diferenças observadas e as relações entre os atributos são mantidas independentemente da filogenia (FELSENSTEIN, 1985).

Além disso, para facilitar a distinção entre as formações de restinga estudadas, as três fisionomias serão tratadas, deste ponto em diante, como:

- A) Formação arbustiva aberta não-inundável: restinga seca;
- B) Formação de restinga arbustiva aberta com dominância de *Clusia hilariana* Schltdl. (Clusiaceae): restinga intermediária;
- C) Floresta de restinga: restinga úmida.

Referências

ACKERLY, D.D.; DUDLEY, S.A.; SULTAN, S.E.; SCHIMITT, J.; COLEMAN, J.S.; LINDER, C.R.; SANDQUIST, D.R.; GEBER, M.A.; EVANS, A.S.; DAWSON, T.E.; LECHOWICZ, M.J. The Evolution of Plant Ecophysiological Traits: Recent Advances and Future Directions. **BioScience**, Washington, v. 50, n. 11, p. 979-995, 2000.

AERTS, R.; CHAPIN, F.S. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. In: FITTER, A. H.; RAFFAELLI, D. G. (Eds.). **Advances in Ecological Research**, v. 30. London: Elsevier Ltd, 2000, v. 30, p. 1-67.

AIDAR, M.P.M.; SCHIMIDT, S.; MOSS, G.; STEWART, G.R.; JOLY, C.A. Nitrogen use strategies of neotropical rainforest trees in threatened Atlantic Forest. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 26, p. 389–399, 2003.

ARAUJO, D.S.D. **Análise florística e fitogeográfica das restingas do Estado do Rio de Janeiro**. 2000. 176p. Tese (Doutorado em Ecologia). Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2000.

ARAUJO, D.S.D.; LACERDA, L.D. A natureza das restingas. **Ciência Hoje**, São Paulo, v. 6, n. 33, p. 42-48, 1987.

ARAUJO, D.S.D.; SÁ, C.F.C.; FONTELLA-PEREIRA, J.; GARCIA, D.S.; FERREIRA, M.V.; PAIXÃO, R.J.; SCHNEIDER, S.M.; FONSECA-KRUEL, V.S. Área de Proteção Ambiental de Massambaba, Rio De Janeiro: caracterização fitofisionômica e florística. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 60, n. 1, p. 067-069, 2009.

ARAUJO, D.S.D.; SCARANO, F.R.; KURTZ, B.C.; ZALUAR, H.L.T., MONTEZUMA, R.C.M.; OLIVEIRA, R.C. Comunidades vegetais do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. In: ESTEVES, F.A. (Ed.). **Ecologia das lagoas costeiras do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e do Município de Macaé**. Rio de Janeiro: Ed. NUPEM-UFRJ, 1998. p. 37-62.

BERTILLER, M.B.; MAZZARINO, M.J.; CARRERA, A.L.; DIEHL, P.; SATTI, P.; GOBBI, M.; SAIN, C.L. Leaf strategies and soil N across a regional humidity gradient in Patagonia. **Oecologia**, Berlin, v. 148, n. 4, p. 612-24, jul. 2006.

BONADIMAN, G.S.L. **Decomposição e liberação de nutrientes de folhas de *Clusia hilariana* Schltch (Clusiaceae) em moitas da formação Arbustiva Aberta de *Clusia* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ**. 2007. 109 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, 2007.

BRASIL. Ministério do meio ambiente. **Resolução CONAMA n. 417, de 23 de novembro de 2009**. Dispõe sobre parâmetros básicos para definição de vegetação primária e dos estágios sucessionais secundários da vegetação de Restinga na Mata Atlântica e dá outras providências. Diário Oficial da União. Brasília, 23 nov 2009.

BRASIL. Ministério do meio ambiente. **Resolução CONAMA n. 7, de 23 de julho de 1996**. Aprova os parâmetros básicos para análise da vegetação de restinga no Estado de São Paulo. Diário Oficial da União. Brasília, 26 ago 1996.

BUSSOTTI, F.; BORGHINI, F.; CELESTI, C.; LEONZIO, C; BRUSCHI, P. Leaf morphology and macronutrients in broadleaved trees in central Italy. **Trees**, Berlin, v. 14, n. 7, p. 361-368, 12 jul. 2000.

CHAPIN, F.S.; ZAVALA, E.S.; EVINER, V.T.; NAYLOR, R.L.; VITOUSEK, P.M.; REYNOLDS, H.L.; HOOPER, D.U.; LAVOREL, S.; SALA, O.E.; HOBBIE, S.E.; MACK, M.C.; DÍAZ, S. Consequences of changing biodiversity. **Nature**, London, v. 405, n. 6783, p. 234-42, 11 mai. 2000.

CHAPIN, F. S.; AUTUMN, K.; PUGNAIRE, F. Evolution of Suites of Traits in Response to Environmental Stress. **American Naturalist**, Chicago, v. 142, p. S78-S92, 1993.

CORREIA, C.M.B.; DIAS, A.T.C.; SCARANO, F.R. Plant-plant associations and population structure of four woody plant species in a patchy coastal vegetation of

Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 33, n. 4, p. 607-613, 2010.

CRAWFORD, R.M.M. **Plants at the margin: ecological limits and climate change**. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. 478p.

DE MATTOS, E.A.; BRAZ, M.I.G.; CAVALIN, P.O.; ROSADO, B.H.P.; GOMES, J.M.; MARTINS, L.S.T.; ARRUDA, R.C.O. Variação espacial e temporal em parâmetros fisiocológicos de plantas. In: Rocha, C. F. D.; Esteves, F. A.; Scarano, F. R. (Eds.). **Pesquisas de longa duração na restinga de Jurubatiba. Ecologia, história natural e conservação**. São Carlos: Editora RiMa, 2004. p. 99-116.

DIAS, A.T.C.; DE MATTOS, E.A.; VIEIRA, S.A.; AZEREDO, J.V.; SCARANO, F.R. Aboveground biomass stock of native woodland on a Brazilian sandy coastal plain: Estimates based on the dominant tree species. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 226, n. 1-3, p. 364-367, mai. 2006.

DIAS, H. **Estrutura do estrato lenhoso de uma comunidade arbustiva fechada sobre cordão arenoso na Restinga da Marambaia, RJ**. 2005. 42 p. Dissertação (Mestrado em Botânica). Escola Nacional de Botânica Tropical, Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2005.

DÍAZ, S.; CABIDO, M.; ZAK, M.; MARTÍNEZ, E.C.; ARANÍBAR, J. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in Central-Western Argentina. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 10, n. 5, p. 651-660, 24 out. 1999.

DÍAZ, S.; HODGSON, J.G.; THOMPSON, K.; CABIDO, M.; CORNELISSEN, J.H.C.; JALILI, A.; MONTSERRAT-MARTÍ, G.; GRIME, J.P.; ZARRINKAMAR, F.; ASRI, Y.; BAND, S.R.; BASCONCELO, S.; CASTRO-DÍEZ, P.; FUNES, G.; HAMZEHEE, B.; KHOSHNEVI, M.; PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; PÉREZ-RONTOMÉ, M.C.; SHIRVANY, A.; VENDRAMINI, F.; YAZDANI, S.; ABBAS-AZIMI, R.; BOGAARD, A.; BOUSTANI, S.; CHARLES, M.; DEGHAN, M.; TORRES-ESPUNY, L.; FALCZUK, V.; GUERRERO-CAMPO, J.; HYND, A.; JONES, G.; KOWSARY, E.; KAZEMI-SAEED, F.; MAESTRO-MARTÍNEZ, M.; ROMO-DÍEZ, A.; SHAW, S.; SIAVASH, B.; VILLAR-SALVADOR, P.; ZAK, M.R. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 15, n. 3, p. 295, 2004.

DÍAZ, S.; CABIDO, M.; CASANOVES, F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 9, p. 113-122, 1998.

DUARTE, H.M.; GEßLER, A.; SCARANO, F.R.; FRANCO, A.C.; DE MATTOS, E.A.; NAHM, M.; RENNENBERG, H.; RODRIGUES, P.J.F.P.; ZALUAR, H.L.T.; LÜTTGE, U. Ecophysiology of six selected shrub species in different plant communities at the periphery of the Atlantic Forest of SE-Brazil. **Flora**, Jena, v. 200, p. 456-476, set. 2005.

ESTEVEES, F.A. Lagoas costeiras: origem, funcionamento e possibilidade de manejo. In: _____. **Ecologia das Lagoas Costeiras do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e do Município de Macaé, RJ**. Rio de Janeiro: Ed. NUPEM-UFRJ, 1998. p. 63-90.

FELSENSTEIN, J. Phylogenies and the Comparative Method. **American Naturalist**, Chicago, v. 125, p. 1-15, 1985.

FONSECA, C.R.; OVERTON, J.M.C.; COLLINS, B.; WESTOBY, M. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 88, n. 6, p. 964-977, dez. 2000.

GALLOWAY, J.N.; DENTENER, F.J.; CAPONE, D.G.; BOYER, E.W.; HOWARTH, R.W.; SEITZINGER, S.P.; ASNER, G.P.; CLEVELAND, C.C.; GREEN, P.A.; HOLLAND, E.A.; KARL, D.M.; MICHAELS, A.F.; PORTER, J.H.; TOWNSEND, A.R.; VÖRÖSMARTY, C.J. Nitrogen cycles: past, present, and future. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 70, p. 153-226, 2004.

GARGANO, D.; VECCHIO, G.; BERNARDO, L. Plant–soil relationships in fragments of Mediterranean snow-beds: ecological and conservation implications. **Plant Ecology**, Chicago, v. 207, p. 175-189, 2010.

GOMES, F.H. **Gênese e classificação de solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso-SP**. 2005. 108 p. Tese (Doutorado em Agronomia). Escola Superior de Agronomia "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2005.

GOMES, F.H.; VIDAL-TORRADO, P.; MACÍAS, F.; GHERARDI B.; PEREZ, X.L.O. Solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso (SP). I - caracterização e classificação. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Campinas, v. 31, p. 1563-1580, 2007.

GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **American Naturalist**, Chicago, v. 111, n. 982, p. 1169-1194, 1977.

GUEDES, D.; BARBOSA, L.M.; MARTINS, S.E. Composição florística e estrutura fitossociológica de dois fragmentos de floresta de restinga no Município de Bertioga, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 20, n. 2, p. 299-311, jun. 2006.

GÜSEWELL, S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. **New Phytologist**, Cambridge, v. 164, p. 243-266, 2004.

HEDIN, L. O. Global organization of terrestrial plant– nutrient interactions. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 101, p. 10849-10850, 2004.

HENRIQUES, R.P.B.; ARAUJO, D.S.D.; HAY J.D. Descrição e classificação dos tipos de vegetação da restinga de Carapebus, Rio de Janeiro. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo v. 9, p. 173–189, 1986.

HERRERA, R.; JORDAN, C.F.; KLINGE, H.; MEDINA, E. Amazon ecosystems. Their structure and functioning with particular emphasis on nutrients. **Interciencia**, Caracas, v. 3, n. 4, p. 223-232, 1978.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA – IBGE. **Manual técnico da vegetação brasileira (Manuais Técnicos em Geociências, n. 1)**. 2ª Ed. Rio de Janeiro: IBGE. 2012. 271p.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE – IPCC. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. In Parry, M.L.; Canziani, O.F.; Palutikof, J.P.; van der Linden, P.J.; Hanson, C.E. (Eds.). **Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. 976p.

JORDAN, C.F. **Nutrient cycling in Tropical Forests**. Chichester: John Wiley and Sons. 1985. 190 p.

LAMBERS, H.; CHAPIN, F.S.; PONS, T.L. **Plant Physiological Ecology**. 2nd Ed. New York: Springer–Verlag, 2008. 540 p.

LAMONT, B. B.; GROOM, P. K.; COWLING, R. M. High leaf mass per area of related species assemblages may reflect low rainfall and carbon isotope discrimination rather than low phosphorus and nitrogen concentrations. **Functional Ecology**, Oxford, v. 16, p. 403-412, 2002.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: RiMa, 2006. 550 p.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, Oxford, v. 16, p. 545-556, 2002.

LÜTTGE, U. **Clusia. A woody Neotropical genus of remarkable plasticity and diversity**. Berlin: Springer-Verlag, 2008. p. 235-241.

MANTOVANI, A.; IGLESIAS, R.R. Factors limiting seed germination of terrestrial bromeliads in the sandy coastal plains (restinga) of Maricá, Rio de Janeiro, Brazil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 59, n. 1, p. 135-150, 2008.

MANTUANO, D.G. **Crescimento clonal em *Neoregelia cruenta* na Restinga de Jurubatiba: estrutura populacional, plasticidade morfo-anatômica e integração fisiológica**. 2008. 104 p. Tese (Doutorado em Botânica). Escola de Botânica Tropical, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2008.

MARENGO, J. A. **Mudanças climáticas globais e seus efeitos sobre a biodiversidade: caracterização do clima atual e definição das alterações climáticas para o território brasileiro ao longo do século XXI**. 2ª Ed. Brasília: Ministério do Meio Ambiente - MMA, 2007. 212 p.

MARTINELLI, L.A.; PICCOLO, M.C.; TOWNSEND, A.R.; VITOUSEK, P.M.; CUEVAS, E.; MCDOWELL, W.; ROBERTSON, G.P.; SANTOS, O.C.; TRESEDER, K. Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: Tropical versus temperate forests. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 46, p. 45-65, 1999.

MEEHL, G.A.; STOCKER, T.F.; COLLINS, W.D.; FRIEDLINGSTEIN, P.; GAYE, A.T.; GREGORY, J.M.; KITO, A.; KNUTTI, R.; MURPHY, J.M.; NODA, A.; RAPER, S.C.B.; WATTERSON, I.G.; WEAVER, A.J.; ZHAO, Z.-C. Global Climate Projections. In: : Solomon, S.; Qin, D.; Manning, M.; Chen, Z.; Marquis, M.; Averyt, K.B.; Tignor, M.; Miller, H.L. (Eds). **Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. p. 747-846.

MEIER, I. C.; LEUSCHNER, C. Leaf Size and Leaf Area Index in *Fagus sylvatica* Forests: Competing Effects of Precipitation, Temperature, and Nitrogen Availability. **Ecosystems**, New York, v. 11, n. 5, p. 655-669, 31 mai. 2008.

MORAES, R.M.; DELITTI, W.B.C.; STRUFFALDI-DE VUONO, Y. Litterfall and litter nutrient content in two Brazilian Tropical Forests. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 22, n. 1, p. 09-16, abr. 1999.

MORELLATO, L.P.C.; HADDAD, C.F.B. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest Introduction. **Biotropica**, Washington, v. 32, n. 4b, p. 786-792, 2000.

MUEHE, D. Brazilian coastal vulnerability to climate change. **Pan-American Journal of Aquatic Sciences**, Brasil, v. 5, n. 2, p. 173-183, 2010.

NIINEMETS, Ü. Global-scale climatic controls of leaf mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. **Ecology**, Tempe, v. 82, n. 2, p. 453-469, 2001.

ORDÓÑEZ, J.C.; VAN BODEGOM, P.M.; WITTE, J.-P.M.; WRIGHT, I.J.; REICH, P.B.; AERTS, R. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 18, p. 137-149, 2009.

OYARZABAL, M.; PARUELO, J.M.; PINO, F.; OESTERHELD, M.; LAUENROTH, W.K. Trait differences between grass species along a climatic gradient in South and North America. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 19, n. 2, p. 183-192, 29 abr. 2008.

PETIT, C.; THOMPSON, J.D.; BRETAGNOLLE, F.. Phenotypic plasticity in relation to ploidy level and corn production in the perennial grass *Arrhenatherum elatius*. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 74, p. 1964-1973, 1996.

PIRES, L.A.; DE BRITZ, R.M.; MARTEL, G.; PAGANO, S.N. Produção, acúmulo e decomposição da serapilheira em uma restinga da Ilha do Mel, Paranaguá, PR, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 20, n. 1, p. 173-184, 2006.

REICH, P.B.; ELLSWORTH, D.S.; WALTERS, M.B.; VOSE, J.M.; GRESHAM, C.; VOLIN, J.C.; BOWMAN, W.D. Generality of leaf trait relationships : a test across six biomes. **Ecology**, Tempe, v. 80, n. 6, p. 1955-1969, 1999.

REICH, P.B.; WRIGHT, I.J.; CRAINE, J.M.; OLEKSYN, J.; WESTOBY, M.; WALTERS, M.B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, Knivsta, v. 164, p. S143-S164, 2003.

REICH, P.B.; OLEKSYN, J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 101, n. 30, p. 11001-11006, 2004.

REICH, P.B.; WALTERS, M.B.; ELLSWORTH, D.S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 94, p. 13730-13734, 1997.

REICH, P.B.; WRIGHT, I.J.; LUSK, C.H. Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: a global GLOPNET analysis. **Ecological Applications**, Tempe, v. 17, n. 7, p. 1982-1988, out. 2007.

RIBEIRO, R.D.; LIMA, H.C. Riqueza e distribuição geográfica de espécies arbóreas da família Leguminosae e implicações para conservação no Centro de diversidade vegetal de Cabo Frio, Rio de Janeiro, Brasil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 60, n. 1, p. 111-127, 2009.

RIZZINI, C.T. 1979. **Tratado de Fitogeografia do Brasil - aspectos sociológicos e florísticos. v. 2.** São Paulo: HUCITEC, EDUSP. 1979. 374 p.

ROSADO, B. H. P.; MATTOS, E. A. DE. Variação temporal de características morfológicas de folhas em dez espécies do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 21, n. 3, p. 741-752, set. 2007.

ROSADO, B.H.P.; DE MATTOS, E.A. Interspecific variation of functional traits in a CAM-tree dominated sandy coastal plain. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 21, p. 43-54, 2010.

RYSER, P.; VERDUYN, B.; LAMBERS, H. Phosphorus allocation and utilization in three grass species with contrasting response to N and P supply. **New Phytologist**, Cambridge, v. 137, p. 293-302, 1997.

SANTIAGO, L.S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; FISHER, J.B.; MACHADO, K.; WOODRUFF, D.; JONES, T. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. **Oecologia**, Berlin, v. 140, p. 543-550, 2004.

SANTIAGO, L.S.; MULKEY, S.S. Leaf productivity along a precipitation gradient in lowland Panama: patterns from leaf to ecosystem. **Trees**, Berlin, v. 19, n. 3, p. 349-356, 9 dez. 2004.

SCARANO, F.R.; DUARTE, H.M.; RIBEIRO, K.T.; RODRIGUES, P.J.F.P.; BARCELLOS, E.M.B. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographic distribution to ecophysiological parameters. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 136, p. 345-364, 2001.

SCARANO, F.R. Structure, Function and Floristic Relationships of Plant Communities in Stressful Habitats Marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. **Annals of Botany**, London, v. 90, n. 4, p. 517-524, 4 set. 2002.

SCARANO, F.R.; DUARTE, H.M.; FRANCO, A.C.; GEßLER, A.; DE MATTOS, E.A.; RENNENBERG, H.; LÜTTGE, U. Physiological synecology of tree species in relation to geographic distribution and ecophysiological parameters at the Atlantic forest periphery in Brazil: an overview. **Trees**, Berlin, v. 19, n. 5, p. 493-496, 31 mar. 2004.

SCARANO, F.R.; BARROS, C.F.; LOH, R.K.T.; DE MATTOS, E.A.; WENDT, T. Plant morpho-physiological variation under distinct environmental extremes in restinga vegetation. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 60, n. 1, p. 221-235, 2009.

SCHLACHER, T. A. et al. Sandy beach ecosystems: key features, sampling issues, management challenges and climate change impacts. **Marine Ecology**, Berlin, v. 29, n. s1, p. 70-90, jul. 2008.

SCHERER, A.; MARASCHIN-SILVA, F.; BAPTISTA, L.R.D.M. Florística e estrutura do componente arbóreo de matas de Restinga arenosa no Parque Estadual de Itapuã, RS, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 19, n. 4, p. 717-726, dez. 2005.

SCHULZE, E.-D. KELLIHER, F.M.; KORNER, C.; LLOYD, J.; LEUNING, R. Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition: a global ecology scaling exercise. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 25, p. 629-660, 1994.

SLOTT, J.M.; MURRAY, A.B.; ASHTON, A.D.; CROWLEY, T.J. Coastline responses to changing storm patterns. **Geophysical Research Letters**, Washington, v. 33, L18404, 2006.

SMIL, V. Global Population and the Nitrogen Cycle. **Scientific American**, New York, n. July, p. 76-81, 1997.

SOLOMON, S.; QIN, D.; MANNING, M.; ALLEY, R.B.; BERNTSEN, T.; BINDOFF, N.L.; CHEN, Z.; CHIDTHAISONG, A.; GREGORY, J.M.; HEGERL, G.C.; HEIMANN, M.; HEWITSON, B.; HOSKINS, B.J.; JOOS, F.; JOUZEL, J.; KATTISOV, V.; LOHMANN, U.; MATSUNO, T.; MOLINA, M.; NICHOLLS, N.; OVERPACK, J.; RAGA, G.; RAMASWAMY, V.; REN, J.; RUSTICUCCI, M.; SOMERVILLE, R.; STOCKER, T.F.; WHETTON, P.; WOOD, R.A.; WRATT, D. Technical Summary. In: Solomon, S.; Qin, D.; Manning, M.; Chen, Z.; Marquis, M.; Averyt, K.B.; Tignor, M.; Miler, H.L. (Eds). **Climate Changes 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the**

Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. p.19-91.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant Physiology.** 5th Ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2009. 690 p.

TALORA, D.C.; MORELLATO, P.C. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 3, n. 1966, p. 13-26, 2000.

TESSLER, M.G.; CAZZOLI Y GOYA, S. Processos Costeiros Condicionantes do Litoral Brasileiro. **Revista do Departamento de Geografia, Universidade de São Paulo**, São Paulo, v. 17, p. 11-23, 2005.

TOWNSEND, A.R.; CLEVELAND, C.C.; ASNER, G.P.; BUSTAMANTE, M.M.C. Controls over Foliar N:P Ratios in Tropical Rain Forests. **Ecology**, Tempe, v. 88, n. 1, p. 107-118, 2007.

VALLADARES, F.; MARTINEZ-FERRI, E.; BALAGUER, L.; PEREZ-CORONA, E.; MANRIQUE, E. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks : a conservative resource-use strategy? **New Phytologist**, Cambridge, v. 148, p. 79-91, 2000.

VELOSO, H.P.; GÓES-FILHO, L. **Fitogeografia brasileira: classificação fisionômico- ecológica da vegetação neotropical (Boletim técnico, vegetação, n. 1).** Salvador: Projeto Radambrasil. 1982. 86 p.

VITOUSEK, P.M.; ABER, J.D.; HOWARTH, R.W.; LIKENS, G.E.; PAMELA, A.; SCHINDLER, D.W.; SCHLESINGER, W.H.; TILMAN, D.G. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. **Ecological applications**, Washington, v. 7, n. 3, p. 737-750, 1997.

VITOUSEK, P.M.; PORDER, S.; HOULTON, B.Z.; CHADWICK, O.A. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. **Ecological applications**, Washington, v. 20, n. 1, p. 5-15, jan. 2010.

VITOUSEK, P.M.; MATSON, P.A. Nitrogen transformations in a range of tropical forest soils. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 20, n. 3, p. 361-367, 1988.

VITOUSEK, P.M.; SANDFORD, R.L. Nutrient cycling in moist tropical forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 17, p. 137-167, 1986.

WESTOBY, M.; FALSTER, D.S.; MOLES, A.T.; VESK, P.A.; WRIGHT, I.J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 33, n. 1, p. 125-159, nov. 2002.

WESTOBY, M.; WRIGHT, I. J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 21, n. 5, p. 261-268, 2006.

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.; ROUMET, C.; THOMAS, S.C.; TJOELKER, M.G.; VENEKLAAS, E.J.; VILLAR, R. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, London, v. 428, n. 6985, p. 821-827, 22 abr. 2004.

WRIGHT, I.J.; REICH, P.B.; CORNELISSEN, J.H.C.; FALSTER, D.S.; GARNIER, E.; HIKOSAKA, K.; LAMONT, B.B.; LEE, W.; OLEKSYN, J.; OSADA, N.; POORTER, H.; VILLAR, R.; WARTON, D.I.; WESTOBY, M. Assessing the generality of global leaf trait relationships. **New Phytologist**, Cambridge, v. 166, n. 2, p. 485-96, mai. 2005.

WRIGHT, I.J.; ACKERLY, D.D.; BONGERS, F.; HARMS, K.E.; IBARRA-MANRIQUEZ, G.; MARTINEZ-RAMOS, M.; MAZER, S.J.; MULLER-LANDAU, H.C.; PAZ, H.; PITMAN, N.C.A.; POORTER, L.; SILMAN, M.R.; VRIESENDORP, C.F.; WEBB, C.O.; WESTOBY, M.; WRIGHT, S.J. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. **Annals of Botany**, London, v. 99, n. 5, p. 1003-15, mai. 2007.

WRIGHT, I.J.; CANNON, K. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. **Functional Ecology**, Oxford, v. 15, n. 3, p. 351-359, jun. 2001.

WRIGHT, I. J.; REICH, P. B.; WESTOBY, M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. **Functional Ecology**, Oxford, v. 15, n. 4, p. 423-434, ago. 2001.

WRIGHT, I. J.; WESTOBY, M. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. **New Phytologist**, Cambridge, v. 155, n. 3, p. 403-416, set. 2002

WRIGHT, I. J.; WESTOBY, M. Nutrient concentration , resorption and lifespan : leaf traits of Australian sclerophyll species. **Functional Ecology**, Oxford, v. 17, p. 10-19, 2003.

WRIGHT, I.; WESTOBY, M. The economics of leaves. **Australian Science**, Victoria, n. August, p. 34-37, 2004.

2 VARIAÇÃO NA DISPONIBILIDADE E NA COMPOSIÇÃO ISOTÓPICA DE NITROGÊNIO ($\delta^{15}\text{N}$) EM TRÊS FORMAÇÕES DE RESTINGA QUE OCORREM SOB REGIMES HÍDRICOS DISTINTOS

Resumo

As restingas são formações vegetais sob a influência marinha e flúvio-marinha que ocorrem ao longo das planícies arenosas costeiras do Brasil. São conhecidas por sua diversidade conspícua, mesmo desenvolvendo-se sob uma série de fatores ambientais limitantes, incluindo a disponibilidade de água e nutrientes. O objetivo deste trabalho foi avaliar a variação na disponibilidade do nitrogênio e sua composição isotópica ($\delta^{15}\text{N}$) em três formações de restinga que ocorrem na região Sudeste do Brasil. Tais formações diferem quanto à sua fisionomia e ocorrem sob condições climáticas e regimes hídricos distintos. Foram analisados e comparados parâmetros relacionados à disponibilidade e às taxas de transformação do nitrogênio nos solos, bem como sua assimilação e uso pelas plantas. Os três solos são arenosos e ácidos, apresentando elevada deficiência nutricional. A camada mineral (0-50 cm) dos solos da restinga úmida apresentou maiores teores de nitrogênio e abundância natural de ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$), sendo a única a apresentar variação significativa destes dois parâmetros ao longo do perfil de profundidade. O aumento da precipitação média anual (PMA) e, conseqüentemente, da disponibilidade hídrica dos solos, refletiu em maiores teores de nitrogênio e do $\delta^{15}\text{N}$ nos solos superficiais (0-10 cm), enquanto que a razão C/N decresceu. O teor de amônio (N-NH_4^+) sobressaiu-se ao de nitrato (N-NO_3^-) nos solos das três restingas, sendo os menores teores de ambas as formas inorgânicas observadas na restinga intermediária. As taxas líquidas de transformação do nitrogênio foram baixas e variáveis, com prevalência de imobilização, sobretudo nas restingas sob menor PMA. O aumento da PMA também influenciou os atributos foliares: maiores concentrações foliares de nitrogênio e fósforo, juntamente com menores razão C/N foliar e massa foliar por unidade de área (MFA), foram observadas na restinga úmida. A razão N/P foliar foi elevada e não variou entre restingas, sugerindo limitação por fósforo. Não foram identificadas variações na concentração de lignina e sua razão com o nitrogênio. Foi observado um enriquecimento gradual em ^{15}N nas composições isotópicas foliares com o aumento da PMA. Ao comparar os grupos funcionais quanto ao uso do nitrogênio (leguminosas potenciais fixadoras *versus* leguminosas não fixadoras *vs.* não leguminosas), as espécies não leguminosas apresentaram menores concentrações foliares de nitrogênio e fósforo e maiores razão C/N e MFA que os dois grupos de leguminosas. A composição isotópica das leguminosas potenciais fixadoras foi superior à das não leguminosas, sendo ambas superiores à das não fixadoras. Ao relacionar os atributos foliares das três restingas e comparar os resultados obtidos, observaram-se relações diretas entre as concentrações de nitrogênio e fósforo, bem como entre a MFA e a razão C/N; por outro lado, a MFA mostrou-se inversamente relacionada à concentração de nitrogênio. Tais relações bivariadas apresentaram mesma proporcionalidade, variando apenas quanto à sua intensidade. Há indícios de que o aumento da PMA, juntamente com variações nas condições edáficas e nos fatores bióticos (tais como o adensamento da vegetação e

maior deposição de matéria orgânica), favoreçam a atividade microbiana e aumentem a disponibilidade de nitrogênio para as comunidades vegetais de restinga, refletindo em uma redução gradativa na conservação de nutrientes.

Palavras-chave: Atributos foliares; Ciclagem de nutrientes; $\delta^{15}\text{N}$; Disponibilidade hídrica; Ecossistemas oligotróficos; Floresta Tropical Atlântica; Gradiente ambiental; Limitação nutricional; Transformações do nitrogênio

Abstract

Restingas are vegetations under marine and tidal-marine influence occurring along the sandy coastal plains of Brazil. They are known for their conspicuous diversity, even growing under a series of environmental limiting factors, including the availability of water and nutrients. The aim of this study was to assess the variation in nitrogen availability and its isotopic composition ($\delta^{15}\text{N}$) in three *restinga* formations that occur at Southeastern Brazil. Such formations differ in their physiognomy and occur under distinct climatic conditions and water regimes. It was analyzed and compared parameters regarding nitrogen availability and transformation rates in soil, as well as its uptake and use by plants. The three soils are sandy and acidic, having high nutritional deficiency. Soil mineral layer (0-50 cm) from wet *restinga* had higher nitrogen content and natural ^{15}N abundance ($\delta^{15}\text{N}$), being the only one to show a significant variation of these two parameters along the depth profile. The increase of mean annual precipitation (MAP), and hence in soil water availability, reflected in higher nitrogen content and $\delta^{15}\text{N}$ in topsoils (0-10 cm), while C/N ratio decreased. Ammonium (N-NH_4^+) exceeded nitrate (N-NO_3^-) content in the soils of the three *restingas*, with the lowest content of both inorganic forms being observed at the intermediate *restinga*. Nitrogen net rates of transformation were low and variable, with the prevalence of immobilization, especially at *restingas* under lower MAP. Increased MAP also influenced leaf traits: higher nitrogen and phosphorus foliar concentrations, along with lower leaf C/N ratio and leaf mass per area (LMA), were observed at the wet *restinga*. Leaf N/P ratio was high and did not vary amongst *restingas*, suggesting phosphorus limitation. No variations were identified amongst *restingas* for lignin and its ratio with nitrogen. A gradual ^{15}N -enrichment was observed in leaf isotopic compositions with increasing MAP. When comparing functional groups regarding nitrogen use (potential fixing legumes *versus* non-fixing legumes vs. non legumes), non-legume species had lower foliar nitrogen and phosphorus concentrations, and higher C/N ratio and LMA than the two legume groups. The isotopic composition of potential fixing legumes was higher than from non legumes', with both compositions being higher than that from non-fixing legumes. When relating leaf trait relationships from the three *restingas* and comparing the obtained results, direct relationships were observed between nitrogen and phosphorus concentrations, as well as between LMA and C/N ratio; conversely, LMA was inversely related to nitrogen concentration. These bivariate relationships showed the same proportionality, varying only in its intensity. There is evidence that increasing MAP, along with variations in soil conditions and biotic factors (such as vegetation canopy density and increase in organic matter decay) favor microbial

activity and increase the availability of nitrogen for *restinga* plant communities, reflecting in a gradual reduction of nutrient retention.

Keywords: Leaf traits; Nutrient cycling; $\delta^{15}\text{N}$; Water availability; Oligotrophic ecosystems; Atlantic Rainforest; Environmental gradient; Nutrient limitation; Nitrogen transformations

2.1 Introdução

As restingas são um complexo de tipos vegetacionais que se desenvolve sob a influência marinha e flúvio-marinha (BRASIL, 1996; 2009). Ocorrem ao longo de cerca de 8.000 km da costa litorânea brasileira (CORREIA; DIAS; SCARANO, 2010; SCARANO et al., 2009; TESSLER; CAZZOLI Y GOYA, 2005), estando associadas a depósitos arenosos costeiros oriundos de deposições marinhas procedentes de regressões e de transgressões do oceano, no período do Quaternário (ARAUJO et al., 1998; ASSIS et al., 2011; HENRIQUES et al., 1986).

As restingas são caracterizadas como um verdadeiro mosaico de diversidade em fisionomia, florística e estrutura (ARAUJO et al., 2009; GOMES, 2005; GUEDES; BARBOSA; MARTINS, 2006; SCARANO, 2002; SCARANO et al., 2004). No entanto, sua diversidade contrasta com um baixo grau de endemismo, observando-se a ocorrência de monodominância ou oligarquia – características típicas de ecossistemas que enfrentam condições ambientais extremas (SCARANO, 2002).

Tal característica se deve a uma série de fatores limitantes ao estabelecimento e à manutenção dos organismos (DE MATTOS et al., 2004; DUARTE et al., 2005; SCARANO et al., 2009; MANTOVANI; IGLESIAS, 2010), merecendo-se destaque a salinidade, as elevadas temperatura e a radiação, bem como a variação dos níveis dos lençóis freáticos (CRAWFORD, 2008). Além disso, em função da característica de seus solos arenosos (ARAUJO et al., 1998; GOMES et al., 2007), observa-se, inclusive, uma tendência à baixa disponibilidade de água e nutrientes para as plantas (ARAUJO; LACERDA, 1987; SCARANO et al., 2001, 2004).

Dentre estes nutrientes, inclui-se o nitrogênio, fator determinante na composição de espécies, na dinâmica e no funcionamento dos ecossistemas (VITOUSEK et al., 1997). Sua ciclagem por entre os diversos compartimentos é

regida por cinco processos principais: fixação, assimilação, mineralização, nitrificação e desnitrificação (PURVAJA et al., 2008) – cujos mecanismos são regulados pela interação entre processos que ocorrem nas comunidades vegetal e microbiana, e por fatores geológicos e climáticos (CHAPIN; MATSON; VITOUSEK, 2011; PASTOR; POST, 1986)

O uso de gradientes ambientais naturais, os quais variam sistematicamente em relação ao clima ou a outras variáveis ambientais – tais como topografia, fertilidade e textura dos solos – mostra-se uma ferramenta útil para auxiliar a compreender os mecanismos de controle abiótico sobre os processos dos ecossistemas (JENNY, 1994). Nesse âmbito, um grande número de estudos tem analisado os efeitos das variáveis climáticas, notadamente precipitação e temperatura, sobre os ciclos biogeoquímicos, tanto em escalas locais (ARANIBAR et al., 2004; AUSTIN; SALA, 2002; AUSTIN; VITOUSEK, 1998; NARDOTO et al., 2008; SANTIAGO; SCHUUR; SILVERA, 2005; SCHUUR; MATSON, 2001; SCHUUR, 2003), como globais (AMUNDSON et al., 2003; CLEVELAND et al., 1999; CRAINE et al., 2009).

De um modo geral, estes estudos apontam que o maior suprimento de água nos solos em função do aumento da precipitação acarreta o aumento na produtividade primária líquida e favorece a ciclagem e, conseqüentemente, a disponibilidade de nitrogênio (SCHUUR, 2001, 2003). A partir do momento em que os níveis de precipitação tornam-se excessivos, o incremento da disponibilidade hídrica começa a exceder a demanda biológica e a água deixa de se comportar como recurso para agir, direta e indiretamente, como fator inibidor das transformações do nitrogênio no solo e nas trocas com a atmosfera (SANTIAGO; SCHUUR; SILVERA, 2005; SCHUUR, 2003), levando a uma estabilização, ou até mesmo redução, dos níveis de produtividade do ecossistema (SCHUUR; MATSON, 2001; SCHUUR, 2001).

Diretamente, o aumento da precipitação pode acarretar o aumento no intemperismo dos solos e a remoção de nutrientes, via lixiviação (SANTIAGO; MULKEY, 2004; SCHUUR; MATSON, 2001), e a redução nas taxas de mineralização em função do aumento da condição de anaerobiose nos solos (SCHUUR; MATSON, 2001; SCHUUR, 2003). Já indiretamente, o aumento na disponibilidade de água, além de aumentar as perdas de nitrogênio, via desnitrificação (HOULTON; SIGMAN; HEDIN, 2006a), também influencia a

composição de espécies, afetando a ciclagem devido a variações na qualidade e na decomponibilidade da serapilheira depositada (SANTIAGO; SCHUUR; SILVERA, 2005).

Para evitar que as perdas sobressaiam-se às entradas e ao reservatório de nitrogênio, é necessário que haja uma ciclagem mais conservativa deste nutriente entre plantas, matéria orgânica e a comunidade microbiana do solo (MCCULLEY; BURKE; LAUENROTH, 2009).

A abundância natural do ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$) tem sido utilizada como um indicador da disponibilidade de nitrogênio no meio (AUSTIN; VITOUSEK, 1998; HANDLEY et al., 1999; KITAYAMA; IWAMOTO, 2001; MARTINELLI et al., 1999). Isso se deve ao fato de que, em ambientes onde ocorrem grandes perdas de nitrogênio, haverá perda preferencial de átomos de ^{14}N em relação aos átomos de ^{15}N , levando a maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ (HÖGBERG, 1997). Pelo contrário, em ambientes onde a disponibilidade de nitrogênio é baixa, as perdas desse elemento tendem a ser menores, ocorrendo também perdas de átomos de ^{14}N , diminuindo-se, consequentemente os valores de $\delta^{15}\text{N}$. Consequentemente, o uso da ferramenta isotópica, juntamente com a análise das concentrações elementares de compartimentos-chave dos ecossistemas (como folhas e solo), pode fornecer medidas integradas sobre a dinâmica de nitrogênio, permitindo fazer um balanço de suas entradas e saídas no ambiente (HÖGBERG, 1997; NARDOTO, 2005).

Baseado no exposto acima, o objetivo deste trabalho foi avaliar a variação na disponibilidade e na composição isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) em três formações de restinga que ocorrem na região Sudeste do Brasil. Tais formações, além de diferirem quanto à sua fisionomia, desenvolvem-se sob condições climáticas e regimes hídricos diferenciados, ao longo de um gradiente natural de precipitação que varia de cerca de 800 a 2.600 mm anuais. Para tanto, foram analisados e comparados parâmetros relacionados à disponibilidade e taxas de transformação do nitrogênio nos solos e sua assimilação e uso pelas plantas de cada restinga.

É esperado que, com o aumento da precipitação, a disponibilidade do nitrogênio diminua, sendo requerida uma ciclagem mais fechada e eficiente, levando a menores valores de $\delta^{15}\text{N}$, tanto dos solos como da vegetação, no extremo mais úmido do gradiente (MCCULLEY; BURKE; LAUENROTH, 2009; NARDOTO et al., 2008; SCHUUR; MATSON, 2001). Inversamente, nos ambientes mais secos, onde a disponibilidade de nitrogênio é maior, uma ciclagem mais aberta resultaria em

valores mais elevados de $\delta^{15}\text{N}$ (ARANIBAR et al., 2004; AUSTIN; SALA, 2002; MARTINELLI et al., 1999; MURPHY; BOWMAN, 2009).

2.2 Desenvolvimento

2.2.1 Materiais e métodos

Descrição das áreas de estudo

As amostragens foram realizadas em três restingas localizadas na região Sudeste do Brasil, duas delas localizadas no Estado do Rio de Janeiro (restingas seca e intermediária) e a outra, no Estado de São Paulo (restinga úmida) (Figura 2.1).

Figura 2.1 – Localidades onde estão inseridas as restingas intermediária (A), seca (B) e úmida (C)

A restinga seca encontra-se situada na Área de Proteção Ambiental (APA) de *Massambaba*, a qual abrange os municípios de Arraial do Cabo, Saquarema e

Araruama, RJ ($22^{\circ} 30' - 23^{\circ} 0' S$; $41^{\circ} 52' - 42^{\circ} 42' W$). A APA compreende $76,3 \text{ km}^2$ de planícies costeiras arenosas, lagoas e morros, estando inserida dentro dos limites do Centro de Diversidade Vegetal (CDV) de Cabo Frio (ARAUJO et al., 2009).

A cobertura vegetal da APA, influenciada por fatores como topografia, distância do mar e grau de interferência humana, apresenta, até o momento, dez tipos de fisionomias vegetais identificados: psamófila reptante; arbustiva fechada pós-praia; arbustiva aberta não inundável (fácies baixa); herbácea aberta inundável; arbustiva aberta não inundável (fácies alta); arbustiva aberta inundável; florestal não inundável; florestal inundada; florestal inundável; e herbácea-arbustiva salina (Araujo et al., 2009).

A fisionomia de restinga escolhida para o presente estudo foi a formação arbustiva aberta não inundável (fácies alta), situada na porção mais oriental da APA, sobre um extenso campo de dunas (Figura 2.2).

Figura 2.2 – Esquema da vegetação potencial do Centro de Diversidade Vegetal (CDV) de Cabo Frio, onde a APA de *Massambaba* contendo a restinga seca estudada encontra-se inserida (local da amostragem, na Praia Grande, em destaque)
Fonte: BOHRER et al. (2009) (adaptado)

Essa formação ocorre em moitas de tamanhos diferenciados (Figura 2.3), constituídas por arbustos e por árvores com cerca de 3 – 4 m de altura, que

recobrem apenas cerca de 30 % dos solos (ARAUJO et al., 2009; SCARANO et al., 2001, 2009).

Figura 2.3 – Local onde as amostragens foram realizadas (A) e imagem ilustrando as moitas da formação de restinga arbustiva aberta não inundável (fácies alta) (B)

Sobre as moitas, é comum observar a ocorrência de trepadeiras e orquídeas, enquanto que, no estrato herbáceo, aráceas encontram-se presentes. As moitas são

intercaladas por vegetação esparsa, composta por plantas herbáceas ou subarbustivas, incluindo gramíneas e cactos, e até mesmo por solo exposto (ARAUJO et al., 2009; BOHRER et al., 2009).

A restinga intermediária insere-se no Parque Nacional (PARNA) da Restinga de *Jurubatiba*, localizado entre os municípios de Macaé, Quissamã e Carapebus, RJ ($22^{\circ} 08' 53'' - 22^{\circ} 09' S$; $41^{\circ} 17' 58'' - 41^{\circ} 22' W$). O parque, considerado a primeira unidade de conservação destinada exclusivamente à proteção do ecossistema de restinga, possui uma área de 14.922 ha, distribuídos ao longo de 44 km de extensão por 2 km de largura (ICMBIO, 2007).

A área também é composta por um mosaico de formações vegetais (Figura 2.4), abrangendo dez fisionomias, a saber: halófilas e psamófilas reptantes (próximas às praias); formação arbustiva fechada de pós-praia; formação arbustiva de *Clusia*; formação arbustiva de *Ericaceae*; mata periodicamente inundada; mata permanentemente inundada; mata de cordão arenoso; formação arbustiva aberta de *Palmae*; formação herbácea brejosa; e formação aquática, juntamente às lagoas (HENRIQUES; ARAUJO; HAY, 1986; ARAUJO et al., 1998).

Figura 2.4 – Esquema apresentando algumas formações vegetais presentes no local onde foram realizadas as amostragens, entre as lagoas Cabiúnas e Comprida, no Parque Nacional da restinga de *Jurubatiba*

Fonte: de Mattos et al. (2004) (adaptado)

A fisionomia de restinga estudada foi a formação arbustiva aberta com dominância de *Clusia hilariana* Schltdl. (Clusiaceae) (Figura 2.5), as quais se distribuem amplamente sobre os cordões arenosos internos (HENRIQUES; ARAUJO; HAY, 1986; FRANCO et al., 1996; ARAUJO et al., 1998; SCARANO, 2002). Essa fisionomia é constituída por moitas densas, as quais apresentam formatos e tamanhos irregulares, cobrindo cerca de 50 % da superfície do solo arenoso (COGLIATTI-CARVALHO et al., 2001; SCARANO, 2002).

As moitas apresentam árvores com altura média variando entre 5 e 6 m, sendo que *C. hilariana* destaca-se das demais espécies na paisagem em função de seu porte, forma e abundância, comumente dominando o dossel (MANTUANO, 2008; MONTEZUMA; ARAUJO, 2007). São intercaladas por espaços arenosos onde a cobertura vegetal é esparsa e composta principalmente por herbáceas, bromélias e a palmeira geófita *Allagoptera arenaria* (Gomes) Kuntze (Arecaceae) (PIMENTEL et al., 2007), sendo que as duas últimas atuam como espécies pioneiras e facilitadoras na sucessão ecológica das moitas (ARAUJO, PEREIRA, PIMENTEL, 2004).

Figura 2.5 – Local onde as amostragens foram realizadas (A) e imagem ilustrando as formações arbustivas abertas com dominância de *Clusia hilariana* Schltdl. (B)

A restinga úmida encontra-se inserida no Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), no núcleo operacional localizado no distrito de *Picinguaba*, Ubatuba, SP (23° 22' S; 44° 46' – 44° 51' W) (Figura 2.6). O núcleo abrange uma área de cerca de 47.000 ha – mais de 14 % da área total do Parque, sendo a única porção do

PESM ir desde a orla marítima até os costões rochosos da Serra do Mar (PESM - NÚCLEO *PICINGUABA*, 2010).

Nele, também é possível se observar uma série de fisionomias vegetais, incluindo: formações pioneiras com influência marinha (dunas); formações pioneiras com influência fluvial (caxetal); formações pioneiras com influência flúvio-marinha (mangue), floresta de restinga, floresta ombrófila densa de terras baixas, floresta ombrófila densa submontana e floresta ombrófila densa montana (ASSIS, 1999).

O estudo foi conduzido em uma área de planície arenosa, localizada a 500 m da praia da Fazenda (TALORA; MORELLATO, 2000), e que é uma parcela permanente inserida no projeto temático do programa BIOTA/FAPESP “Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos *Picinguaba* e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar” (FAPESP 2003/12595-7). Essa parcela possui 1 ha de extensão e é considerada uma área bem preservada e representativa da vegetação estudada (TALORA; MORELLATO, 2000).

A formação vegetal estudada é classificada como floresta úmida de planície litorânea ou floresta de restinga (MONTEIRO; CESAR, 1995). Essa formação, que apresenta árvores com altura média entre 10 e 15 m, é caracterizada pela ausência de estratificação definida (Figura 2.6), bem como pela ocorrência de um dossel não muito fechado e elevada abundância de epífitas (Bromeliaceae, Araceae e Orchidaceae) (TALORA; MORELLATO, 2000).

Figura 2.6 – Local onde as amostragens foram realizadas (A) e imagem ilustrando o interior da floresta de restinga (B)

As três restingas desenvolvem-se sobre neossolos quartzarênicos e espodossolos hidromórficos distróficos (BOHRER et al., 2009; ICMBIO, 2007; MARTINS, 2010). São solos oriundos da deposição de sedimentos, resultado de transgressões e regressões oceânicas durante o período Quaternário (Pleistoceno e

Holoceno) (HENRIQUES; ARAUJO; HAY, 1986). Os Espodossolos são constituídos por material mineral com horizonte B espódico, onde se acumulam misturas de material amorfo com matéria orgânica e alumínio, acompanhado, ou não, de ferro (EMBRAPA, 2009). Já os Neossolos são compostos por material mineral (ou orgânico) pouco espesso, com menos de 20 cm de espessura, não apresentando horizonte B definido (EMBRAPA, 2009). Os dois tipos de solos, além de altamente arenosos, são caracterizados por apresentar baixa fertilidade, elevada acidez e saturação por bases reduzida, além de poderem apresentar teores de alumínio elevados (EMBRAPA, 2009; GOMES, 2005).

Em relação à sua cobertura, uma pequena deposição de matéria orgânica se restringe aos solos sob as moitas de vegetação das restingas seca e intermediária (HENRIQUES; ARAUJO; HAY, 1986; observações pessoais), ao passo que, na restinga úmida, ocorre uma densa cobertura de serapilheira por toda a parcela (TALORA; MORELLATO, 2000).

Sobre o lençol freático, este se encontra a uma profundidade de 2 – 3 m, na restinga intermediária (SCARANO et al., 2004), e entre 0,9 – 1,2 m, na formação da restinga seca, onde é parcialmente salino (SCARANO et al., 2004). O lençol freático da restinga úmida também é superficial, havendo forte saturação hídrica dos solos e o alagamento destes durante períodos de maior precipitação (ASSIS et al., 2011; TALORA; MORELLATO, 2000).

As três restingas desenvolvem-se sob as condições climáticas diferenciadas, observando-se a formação de um gradiente de precipitação entre as três áreas (Figura 2.7).

Figura 2.7 – Precipitação média (obtidas por meio de séries históricas, período entre 1961-2010) nas localidades onde se encontram inseridas as restingas seca, intermediária e úmida
Fontes: INMET; PARNA da restinga de *Jurubatiba* (com. pessoal); INPE (com. pessoal)

As plantas da restinga seca são fortemente influenciadas por um elevado déficit hídrico em função do tipo climático da região, considerado uma variação do clima semiárido quente (ARAUJO et al., 2009). O clima, classificado como tropical com estação seca (Aw, segundo a classificação de Köppen), é caracterizado como sendo do tipo sub-úmido seco, mesotérmico e com moderado excesso hídrico no verão (THORNTHWAITE, 1948; OMETO, 1981). A temperatura média varia entre 18° – 23° C e a precipitação média fica em torno de 800 mm anuais. Observa-se que a precipitação mensal média é inferior a 100 mm ao longo do ano, havendo uma redução durante a estação seca (inverno), com médias mensais próximas a 40 mm (BOHRER et al., 2009).

A restinga intermediária também se desenvolve sob clima classificado como tropical com estação seca (Aw, de acordo com a classificação de Köppen), também caracterizado como sub-úmido seco, megatérmico, havendo moderado excesso hídrico no verão (THORNTHWAITE, 1948; OMETO, 1981). A temperatura média fica em torno de 22° C e a precipitação anual média é 1.164 mm, com as mínimas mensais durante o período de junho a setembro (cerca de 40 mm) e as máximas no

verão, quando ficam em torno de 190 mm (BOHRER et al., 2009; PIMENTEL et al., 2007; SCARANO, 2002).

O clima da região em que se localiza a restinga úmida é classificado como tropical úmido (Af, conforme a classificação de Köppen), sendo caracterizado como superúmido, mesotérmico, com deficiência hídrica pequena ou ausente (THORNTHWAITE, 1948; OMETO, 1981). A temperatura média anual é em torno de 21° C e pluviosidade média é de 2.600 mm anuais. Observa-se uma discreta redução da precipitação (para cerca de 80 e 160 mm) no período compreendido entre os meses de maio a setembro (TALORA; MORELLATO, 2000).

Períodos amostrados e suas caracterizações climáticas

As amostragens foram realizadas em dois períodos: entre os meses de abril e maio de 2010 (final do período mais chuvoso) e entre os meses de setembro e outubro de 2011 (final do período mais seco). Seguindo a tendência observada nas séries históricas (Figura 2.8), na região da restinga úmida foram registrados os maiores níveis de precipitação média anual acumulada (denominada ao longo do texto como PMA). Na região onde se insere a restinga intermediária, foram registradas PMAs inferiores à média registrada (cerca de 1.200 mm, em 2010, e abaixo de 1.000 mm, em 2011), enquanto que, na região onde está inserida a restinga seca, foram registradas PMAs superiores à média registrada (mais de 1.000 mm, nos dois anos amostrados).

Neste período, as maiores temperaturas foram registradas na região da restinga intermediária e as menores, na região da restinga úmida (Tabela 2.1). Os dados de precipitação e de temperatura (por decêndios) foram utilizados para estimar a evapotranspiração potencial (ETP), a qual representa o processo de perda de água para a atmosfera (CAMARGO; CAMARGO, 2000). Com essa variável e os dados estimados da capacidade de água no solo, foi possível elaborar os balanços hídricos climatológicos para os anos de 2010 e 2011 (ANEXO A; Figura 2.9), seguindo-se método proposto por Thornthwaite e Mather (1955), o qual foi simplificado por Camargo (1962).

Tabela 2.1 – Valores médios das variáveis climáticas nos dois anos em que as amostragens foram realizadas

Restinga	Temperatura ¹ (° C)		PMA ¹		ETP ² (mm)		ETR ³	
	2010	2011	2010	2011	2010	2011	2010	2011
Seca	23,7	22,5	1.227,6	1.009,6	1.223,9	1.030,7	842,4	730,0
Intermediária	24,6	23,3	1.251,8	952,4	1.387,6	1.141,4	932,3	826,9
Úmida	22,4	21,5	2.874,2	2.697,9	1.095,4	948,6	1.074,7	922,1

¹ Precipitação média anual, obtida por meio dos dados mensais de precipitação acumulada disponibilizados pelo INPE (restinga úmida) e INMET (restingas seca e intermediária);

² ETP = evapotranspiração potencial, processo de perda de água para a atmosfera, em condição de ausência de restrição hídrica. Estimada por meio do método proposto por Thornthwaite e Mather (1955), simplificado por Camargo (1962);

³ ETR = evapotranspiração real (ou efetiva), processo de perda de água para a atmosfera, havendo condição de restrição hídrica ou não. Estimada por meio do método proposto por Thornthwaite e Mather (1955), simplificado por Camargo (1962).

Figura 2.8 – Precipitação acumulada e temperatura média mensal em 2010 e 2011 nas localidades onde se encontram inseridas as restingas seca (Arraial do Cabo, RJ), intermediária (Macaé, RJ) e úmida (Ubatuba, SP)
Fontes: INMET; INPE (com. pessoal)

O balanço hídrico permite determinar, além dos valores relacionados à evapotranspiração real e ao armazenamento de água, a deficiência e o excedente

hídrico nos solos (PEREIRA; ANGELOCCI; SENTELHAS, 2002). Assim, torna-se possível à caracterização do regime hídrico de uma dada localidade, mostrando as variações sazonais na disponibilidade de água no solo ao longo de um período específico (PEREIRA, 2005).

Com ele, verificou-se que os solos das restingas seca e intermediária encontraram-se em condição de déficit hídrico a maior parte dos dois anos em que as amostragens foram realizadas, contrastando com os solos da restinga úmida, os quais se encontraram em condição de excedente hídrico ao longo de quase todo os dois anos amostrados.

Ao analisar os períodos em que as amostragens foram realizadas, verificou-se que, no final do período mais chuvoso, enquanto os solos das restingas seca e úmida encontravam-se em condição de saturação, os solos da restinga intermediária encontravam-se sob condição de limitação hídrica. Já no final do período mais seco, observou-se uma maior limitação hídrica nos solos das três localidades, principalmente naqueles onde as restingas seca e intermediária se desenvolvem (Figura 2.9).

Figura 2.9 – Balanço hídrico climatológico dos anos de 2010 e 2011, para as localidades onde se encontram inseridas as restingas seca (Arraial do Cabo, RJ), intermediária (Macaé, RJ) e úmida (Ubatuba, SP), de acordo com método proposto por Thornthwaite e Mather (1955), simplificado por Camargo (1962). Maiores informações sobre o balanço encontram-se disponíveis no Anexo A

Coleta de solos e folhas

Nas três localidades, foram realizadas cinco amostragens ao longo de diferentes intervalos de profundidade (0-5, 5-10, 10-20, 20-30, 30-40 e 40-50 cm).

Nas restingas seca e intermediária, os solos foram amostrados próximos às moitas onde o material botânico foi coletado, buscando-se manter uma distância aproximada de 10 m entre cada amostragem. Já na restinga úmida, por se tratar de uma área de extensão pré-delimitada (1 ha), os solos foram aleatoriamente amostrados nas subparcelas (com extensão de 10 x 10 m) pré-existent ao longo de toda a parcela permanente, respeitando-se, assim, uma distância aproximada àquela determinada para as demais restingas.

Em cada intervalo, foram coletados aproximadamente 250 g de solo, os quais foram utilizados para a caracterização físico-química e a determinação da concentração de nitrogênio orgânico, razão C/N e abundância natural dos isótopos estáveis de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$).

Além disso, foram coletadas 20 amostras de aproximadamente 50,00 g de solo, pertencentes ao intervalo superficial 0-10 cm, para determinação das formas inorgânicas de nitrogênio nele disponíveis (amônio e nitrato, os quais serão denominados ao longo do texto como N-NH_4^+ e N-NO_3^- , respectivamente) e das taxas líquidas de transformação do nitrogênio (mineralização e nitrificação). Apesar de subestimarem as taxas de transformação do nitrogênio reais (BOOTH; STARK; RASTETTER, 2005; DAVIDSON; HART; FIRESTONE, 1992), a determinação das taxas de transformação líquidas podem fornecer estimativas acerca do status da dinâmica de nitrogênio nos solos (KNOEPP; SWANK, 2002).

Quanto às amostragens da vegetação, foram selecionadas as principais espécies perenifólias (Apêndice A), tomando-se como base seu índice de valor de importância (IVI) em cada localidade (GRIME, 1998), bem como por pertencerem à família Fabaceae, dada a maior demanda por nitrogênio observada nessa família, sejam as espécies potenciais fixadoras ou não (MCKEY, 1994; NARDOTO, 2005). Na restinga úmida, também foram amostrados indivíduos de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae), em virtude de sua elevada abundância na área.

Em cada período amostrado, foram escolhidos, de modo aleatório ao longo das áreas, cinco indivíduos por espécie, totalizando 10 indivíduos nas restingas seca e intermediária. Enquanto isso, na restinga úmida, este número nem sempre foi alcançado, devido à reduzida abundância de indivíduos de algumas espécies na área pré-delimitada.

A partir das folhas coletadas de cada indivíduo, foram determinados os seguintes atributos: concentração de nitrogênio e fósforo totais (expressas

em g kg^{-1}); razões elementares C/N e N/P; determinação da abundância natural do isótopo estável de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$); e massa foliar por unidade de área (aqui denominada MFA, sendo expressa em g m^{-2}).

Para a determinação das composições nutricional e isotópica das plantas estudadas, foram coletadas cerca de 10 – 15 folhas adultas, totalmente expandidas e que recebessem incidência luminosa direta, formando, assim, uma amostra com cerca de 150,00 – 200,00 mg. Para o cálculo da MFA, foram coletadas 10 folhas maduras e totalmente expandidas, as quais não apresentassem sinais de patógenos ou herbivoria (CORNELISSEN et al., 2003).

Adicionalmente, foram determinadas as concentrações foliares de lignina (expressas em g kg^{-1}), constituinte principal das paredes celulares e de feixes vasculares (WESTOBY et al., 2002) e que está amplamente relacionada à defesa foliar contra predadores e contra agentes ambientais externos (MELILLO; ABER; MURATORE, 1982; OSUNKOYA; DAUD; WIMMER, 2008). Seu uso mostra-se interessante não apenas por consolidar informações acerca da qualidade nutricional do material foliar (por meio da razão entre a concentração desta com os nutrientes), mas também pelo fato de se mostrar relacionado a outros parâmetros estruturais importantes na compreensão do investimento nutricional das plantas (CORNELISSEN et al., 2003; FORTUNEL et al., 2009).

Para tais determinações, o remanescente de todo o material foliar processado (material utilizado na determinação das composições nutricional e isotópica, juntamente com aquele utilizado na determinação da MFA) foi reunido, formando-se amostras compostas com cerca de 15,00 g por espécie.

Por fim, para auxiliar na interpretação dos resultados obtidos para o $\delta^{15}\text{N}$ da vegetação, foi realizada a verificação e quantificação da ocorrência de simbiose com fungos micorrízicos arbusculares nas espécies-alvo do presente estudo. Para tanto, foram coletados aproximadamente 5,00 g de raízes finas superficiais (0-5 cm de profundidade) de cada indivíduo amostrado, as quais foram reunidas em uma amostra composta por espécie.

Tal amostragem, porém, foi realizada somente na restinga úmida, em função da estrutura da vegetação. Já nas demais restingas, cujas moitas são constituídas por vegetação intrincada, tanto acima quanto abaixo do solo, a coleta das raízes finas específicas a uma dada espécie tornou-se impossibilitada. Ainda sim, foram

buscadas, em trabalhos relacionados, referências quanto ao registro da ocorrência desta simbiose nas demais restingas estudadas.

Análise das amostras

As amostras dos diferentes intervalos de profundidade de solos foram secas ao ar, peneiradas em peneira com malha de 2,00 mm e homogeneizadas com quarteador Jones. Sub-amostras contendo 120,00 g deste material foram encaminhadas ao Laboratório de Análise dos Solos, Departamento de Ciência do Solo – ESALQ/ USP, para caracterização físico-química das mesmas.

O restante do material foi moído a fino pó, assim como o material foliar, o qual foi previamente seco a uma temperatura entre 50 e 60° C, até que mantivesse peso constante. O mesmo procedimento foi realizado com as folhas utilizadas para a determinação da MFA, assim que estas tiveram seu peso seco determinado.

Para determinação dos teores das formas inorgânicas (N-NH_4^+ e N-NO_3^-), bem como das taxas líquidas de transformação do nitrogênio, as amostras de solos do intervalo superficial 0-10 cm foram destorroadas e peneiradas em malha de 2,00 mm, para a remoção de possíveis restos vegetais, fauna e pedras.

Após este procedimento, 10,00 g foram utilizados na extrações realizadas no período inicial e 10,00 g foram utilizados nas extrações realizadas no período final, após um período de incubação. Ainda foram utilizados outros 10 g para a determinação da umidade gravimétrica dos solos amostrados.

Para as extrações de N-NH_4^+ e N-NO_3^- , as quais foram realizadas conforme Picollo; Neill e Cerri (1994), aos 10 g de solo foram adicionados 50 mL de solução de KCl 1 mol L⁻¹. Este material ficou em repouso por um período de 24 h, sendo então filtrado em filtros de papel Whatman n° 42 (GE Healthcare, Buckinghamshire, Reino Unido).

Como o intervalo de tempo entre a amostragem e as análises das taxas líquidas de transformação pode superestimar os resultados, não refletindo as reais condições dos solos (ARNOLD; CORRE; VELDKAMP, 2008; BOOTH; STARK; RASTETTER, 2005), a extração inicial foi conduzida ainda nas localidades onde as coletas foram realizadas, utilizando-se o material fresco, no mesmo dia da amostragem. Após esta primeira extração, o solo remanescente foi incubado à

temperatura ambiente, por um período de sete dias, sendo a extração final realizada no Laboratório de Ecologia Isotópica CENA/USP.

Em cada extração realizada, foram também preparados dois brancos, os quais continham apenas a solução extratora de KCl. A solução extraída foi preservada com 300,00 µL de fenil acetato de mercúrio (PMA) 0,06 g L⁻¹ e acondicionada em geladeira até o momento das análises.

Os teores de N-NH₄⁺ e N-NO₃⁻ foram determinados utilizando-se um sistema automático de injeção de fluxo contínuo (FIA) (RUZICKA; HANSEN, 1981). O teor de N-NH₄⁺ foi determinado por condutivimetria (SOLÓRZANO, 1969), enquanto o teor de N-NO₃⁻ foi determinado colorimetricamente, após a redução com o catalisador cádmio (PICCOLO; NEILL; CERRI, 1994). Os limites de detecção foram 0,1 mg L⁻¹, para o N-NH₄⁺, e 0,01 mg L⁻¹, para o N-NO₃⁻.

As concentrações foram corrigidas para base seca, utilizando-se os resultados de umidade gravimétrica, os quais foram obtidos após a secagem das amostras a 105° C por 24 h, sendo expressas em porcentagem de peso seco de solo.

As taxas líquidas de mineralização do nitrogênio do solo foram calculadas pela diferença entre o somatório das concentrações de nitrogênio inorgânico (N-NH₄⁺ + N-NO₃⁻) obtidos nas extrações inicial e final (Equação 2.1):

$$\text{Mineralização} = \frac{\sum (N - NH_4^+ + N - NO_3^-)}{\text{período de incubação}} \quad (2.1),$$

onde $\sum (N - NH_4^+ + N - NO_3^-)$ se refere ao somatório dos teores das duas formas inorgânicas obtidos nas extrações inicial e final, a qual foi conduzida após período de incubação de sete dias.

As taxas líquidas de nitrificação foram calculadas por meio da diferença entre os teores de N-NO₃⁻ obtidos nas extrações inicial e final (Equação 2.2):

$$\text{Nitrificação} = \frac{(N - NO_3^-)_{\text{final}} - (N - NO_3^-)_{\text{inicial}}}{\text{período de incubação}} \quad (2.2),$$

onde N-NO_3^- final refere-se ao teor de N-NO_3^- obtido na extração final, realizada após período de incubação de sete dias, e N-NO_3^- inicial se refere ao teor de N-NO_3^- obtido na extração inicial, realizada no mesmo dia da amostragem.

Também no Laboratório de Ecologia Isotópica – CENA/USP, amostras de solo (cerca de 50,00 – 90,00 mg) e folhas (cerca de 2,20 – 2,50 mg) foram acondicionadas em cápsulas de alumínio e introduzidas em um analisador elementar (EA CHN Carlo Erba – modelo E-1110, Milão, Itália), para determinação das concentrações de nitrogênio e de carbono totais (dados expressos em g kg^{-1}).

Os gases gerados pela combustão foram purificados e, então, introduzidos diretamente num espectrômetro de massas, para a determinação das razões isotópicas (IRMS Delta Plus, Thermo Scientific, Bremen, Alemanha), sendo que as abundâncias naturais de ^{15}N , as quais são expressas em desvio (δ) por mil (‰), são determinadas por meio da equação 2.3:

$$\delta^{15}\text{N} = \left(\frac{R_{\text{amostra}}}{R_{\text{padrão}}} - 1 \right) * 1000 \quad (2.3),$$

onde R_{amostra} e $R_{\text{padrão}}$ são as razões molares $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ da amostra e do padrão utilizado, que é o ar atmosférico.

Em cada rodada de análise, foram utilizados materiais de referência com concentração de nitrogênio e $\delta^{15}\text{N}$ conhecidos, tanto para as amostras de solo (“solo tropical”, $\delta^{15}\text{N} = 12,1$ ‰; %N = 0,15 %) como para as amostras foliares (folhas de cana-de-açúcar, $\delta^{15}\text{N} = 15,4$ ‰; %N = 0,88 %). O erro analítico aceitável para as concentrações de carbono e nitrogênio são 0,3 e 0,1 %, respectivamente, enquanto que para o $\delta^{15}\text{N}$ é 0,5 ‰.

A determinação do fósforo total foliar (expresso em g kg^{-1}) foi realizada no Laboratório de Fertilidade dos Solos – CENA/USP, por meio do método colorimétrico de molibdato – ácido ascórbico. Neste procedimento, o material foliar (0,5 g) é, primeiramente, digerido em 6 mL de uma mistura de ácidos nítrico e perclórico, na proporção 5:1 (JOHNSON; ULRICH, 1959). Após a digestão, o material é diluído em 50 mL de água deionizada e a determinação da concentração de fósforo se dá por meio de espectrofotometria, utilizando-se como reativos metavanadato de amônio

combinado com molibdato de amônio (JACKSON, 1964; LOTT et al., 1956). O limite de detecção do equipamento foi $0,01 \text{ g kg}^{-1}$.

A MFA foi determinada por meio da razão entre a massa seca e a área das 10 folhas coletadas. Para tanto, no mesmo dia em que as amostragens foram realizadas, as folhas foram dispostas sobre uma superfície iluminada e fotografadas, sempre no mesmo tamanho (1600 x 1200) e resolução (8 bits por pixel). As imagens foram processadas (convertidas em preto-e-branco) e a área foi calculada utilizando-se o programa *Image J* (RASBAND, 2010). Após este procedimento, as folhas foram secas em estufa a $50\text{-}60^\circ \text{C}$, até peso constante, e a massa foi determinada em uma balança digital semianalítica (0,01 g).

A concentração de lignina foliar foi determinada por meio do método proposto por Robertson e van Soest (1981), procedimento realizado no laboratório de Nutrição Animal – CENA/USP. Para tanto, cerca de 0,50 g de material foliar, o qual foi previamente submetido aos procedimentos para determinação de fibras em detergente neutro (MERTENS, 2002) e ácido (ASSOCIATION OF OFFICIAL AGRICULTURAL CHEMISTS, 2005); foi acondicionado em béquer contendo solução de ácido sulfúrico 72 %, por um período de 3 horas. O material é lavado em água destilada diversas vezes, sendo, então, imergido em solução de acetona, por 5 minutos.

Após a retirada do excesso de umidade, o material é seco em estufa a 105°C e pesado. Em seguida, o material é calcinado em mufla, a 500°C , sendo novamente pesado, para obter-se, por diferença entre as massas inicial e final, a concentração de lignina por quilograma de matéria seca.

Para a determinação das taxas de colonização radiculares por fungos micorrízicos, cerca de 1 g de raízes finas de cada amostra foram lavadas em água corrente e coradas, de acordo com o método proposto por Philips e Hayman (1970). A colonização radicular foi quantificada por meio do método de interseção em placa quadriculada (GIOVANNETTI; MOSSE, 1980), procedimento este realizado no Laboratório de Microbiologia do Solo ESALQ/USP.

Análises estatísticas

Os dados de solo foram agrupados primeiramente por intervalo de profundidade, onde cada restinga foi analisada separadamente. Depois os intervalos superficiais 0-5 e 5-10 cm de cada localidade foram agrupados em um só (0-10 cm), sendo as comparações realizadas entre as restingas a que pertenciam. Os dados referentes às formas inorgânicas disponíveis e às taxas de transformação líquida do nitrogênio foram agrupados, desconsiderando-se o período amostrado, para comparação dos resultados por localidade.

Como os dados de vegetação não apresentaram diferenças significativas entre períodos em que as amostragens foram realizadas, estes foram agrupados de acordo com a restinga a que pertenciam. Para comparações entre grupos funcionais em relação ao uso do nitrogênio, os dados foram então agrupados como pertencentes a não leguminosas, leguminosas potenciais fixadoras de nitrogênio atmosférico (quando a simbiose com bactérias nodulantes é presente) e leguminosas não fixadoras (quando tal simbiose é inexistente). Apesar da não visualização *in situ* da ocorrência de nodulação nas raízes das leguminosas estudadas, o potencial para a fixação do nitrogênio atmosférico foi verificado em registros existentes em banco de dados especializado (NATIONAL GENETIC RESOURCES PROGRAM, USDA, ARS, 2012).

A normalidade dos dados e a homogeneidade das variâncias foram avaliadas por meio dos testes de Shapiro-Wilk e Levene. Alguns dados referentes às características dos solos (soma de bases; carga de troca catiônica; saturação por bases; teores de nitrogênio e fósforo; razão C/N), às taxas de transformação do nitrogênio (teores de N-NH_4^+ e N-NO_3^- ; mineralização; nitrificação) e aos atributos foliares (concentrações foliares de nitrogênio e fósforo; razão C/N; MFA; razão lignina/N) não seguiram tais pressupostos. Assim, os mesmos foram transformados (base logarítmica ou método do Box Cox, que fornece o valor λ para transformação dos dados), para que suas distribuições ficassem o mais próximo possível da normalidade.

Após as transformações, foram realizadas análises de variância (ANOVA), seguidas do teste *post hoc* de Tukey, para comparar os diferentes intervalos de profundidade dos solos amostrados, bem como para detectar diferenças significativas entre as restingas para os parâmetros do intervalo de solos superficial

0-10 cm. O mesmo procedimento foi realizado para comparar as três restingas em relação às formas inorgânicas disponíveis e às taxas de transformação do nitrogênio.

Os parâmetros de vegetação de cada restinga foram comparados por meio de análises de variância (ANOVA), seguidas do teste *post hoc* de Tukey, visando detectar as diferenças significativas entre as localidades, bem como entre os grupos funcionais quanto ao uso do nitrogênio. No caso desta última comparação, como o número de espécies de cada grupo era desbalanceado; foi realizada uma ANOVA com soma dos quadrados do tipo II, a qual é preferivelmente utilizada na comparação de dados com tais características (LANGSRUD, 2003).

Por fim, para estimar e comparar as relações entre os atributos foliares analisados foram realizadas relações bivariadas por meio do método do “eixo principal padronizado” (“standadized major axis” – cuja sigla, SMA, será utilizada ao longo do capítulo) (WARTON et al., 2006). Tal análise leva em consideração que as variáveis preditora e resposta do modelo foram amostradas aleatoriamente, sendo esperado que tenha havido erro na medição das mesmas (LEGENDRE; LEGENDRE, 2000). O método minimiza a soma das áreas dos triângulos formados pelas linhas traçadas de cada ponto aos eixos X e Y, tornando as variáveis dimensionalmente homogêneas antes de realizar a análise de regressão (WARTON et al., 2006). Desta forma, é obtida a relação proporcional entre variáveis (WRIGHT; REICH; WESTOBY, 2001), sendo possível testar se há diferenças significativas entre as inclinações e as interseções das retas obtidas para cada conjunto de dados, podendo-se ajustá-las para melhor descrever as relações obtidas entre as variáveis (FALSTER; WESTOBY, 2005).

As análises foram realizadas nos pacotes estatísticos STATISTICA, versão 10 para Windows (STATSOFT, INC., 2011), SAS versão 9.0 (SAS INSTITUTE INC., 2002) e (S) MATR, versão 2.0 (FALSTER; WARTON; WRIGHT, 2006). Um nível de probabilidade de 0,05 foi utilizado como valor crítico de significância em todas as análises.

2.2.2 Resultados

Solos

A camada superficial dos solos (intervalo 0-10 cm) onde as três formações se desenvolvem, além de ser altamente arenosa (com teores superiores a $850,00 \text{ g kg}^{-1}$), apresenta teores similares de silte e argila (Tabela 2.2). Contudo, uma variação na constituição da fração arenosa nesta camada foi observada: a maior parte dos solos da restinga intermediária (75 %) mostrou ser constituída por grãos de areia de diâmetro entre a 0,50 e 2,00 mm, enquanto que os solos das outras duas restingas apresentam a maior parte dos grãos de areia (cerca de 80 %) com diâmetro variando entre 0,05 e 0,50 mm.

Tabela 2.2 – Composição granulométrica dos intervalos superficiais (0-10 cm) dos solos das restingas estudadas

Restinga	Areias [§]						Silte	Argila	Textura
	AMG	AG	AM	AF	AMF	AT			
	(g kg ⁻¹)								
Seca	3	25	610	218	30	885	27	88	Arenoso
Intermediária	293	447	111	24	16	891	34	75	Arenoso
Úmida	9	5	55	476	316	862	13	125	Arenoso

* Análises realizadas no laboratório de Análises de Solos, Departamento de Ciências do Solo – ESALQ/USP;

§ Frações de areia analisadas: AMG – areia muito grossa (2 a 1 mm); AG – areia grossa (1 a 0,5 mm); AM – areia média (0,5 a 0,25 mm); AF – areia fina (0,25 a 0,1 mm); AMF – areia muito fina (0,1 a 0,05 mm).

Os solos das três restingas apresentaram acidez similares, com pH médio em torno de 3,85, variando de $3,45 \pm 0,10$, na restinga úmida, a $4,66 \pm 0,46$, na restinga seca (Tabela 2.3).

Em relação à sua composição química (Tabela 2.3), os solos da restinga úmida apresentaram teores de fósforo mais elevados ($13,50 \pm 1,38 \text{ mg dm}^{-3}$) que os solos das restingas seca e intermediária, os quais foram em torno de 5,00 e $50,00 \text{ mg dm}^{-3}$, respectivamente ($P < 0,05$). A

restinga úmida ainda apresentou maiores teores de potássio ($1,32 \pm 0,14 \text{ mmolc dm}^{-3}$) em relação às demais, que apresentaram em torno de $0,50 \text{ mmolc dm}^{-3}$ ($P < 0,05$).

Os solos da restinga seca apresentaram maiores teores de cálcio ($19,40 \pm 5,68 \text{ mmolc dm}^{-3}$) que os das demais, cujos teores foram em torno de $4,00$ e $3,00 \text{ mmolc dm}^{-3}$, respectivamente ($P < 0,05$). Esta restinga também apresentou maiores teores de magnésio (em torno de $9,00 \text{ mmolc dm}^{-3}$) que a restinga úmida (próximos a $2,00 \text{ mmolc dm}^{-3}$), sendo que os teores observados na restinga intermediária ($3,00 \pm 1,26 \text{ mmolc dm}^{-3}$) foram comuns às outras duas ($P < 0,05$).

A acidez potencial dos solos das três restingas variou entre as amostras coletadas, sendo os maiores valores médios observados na restinga úmida (em torno de $180,00 \text{ mmolc dm}^{-3}$) e os menores, na restinga seca (em torno de 30 mmolc dm^{-3}), ao passo que os solos da restinga intermediária apresentaram valores interpostos às demais, com $112,25 \pm 78,79 \text{ mmolc dm}^{-3}$ ($P < 0,05$).

Por fim, maiores valores de carga de troca catiônica foram observados nos solos da restinga úmida ($188,18 \pm 43,22 \text{ mmolc dm}^{-3}$) que os solos da restinga seca ($60,04 \pm 15,01 \text{ mmolc dm}^{-3}$). Novamente, os valores dos solos da restinga intermediária ($97,34 \pm 66,35 \text{ mmolc dm}^{-3}$) foram comuns às outras duas restingas ($P < 0,05$) (Tabela 2.3).

Tabela 2.3 – Caracterização química (valores médios $\pm$ erro-padrão) dos intervalos superficiais (0-10 cm) dos solos das restingas estudadas

Restinga	pH	C [§]	N [§]	C/N [§]	P ¹	K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	H ⁺ +Al ³⁺	CTC ²
	(CaCl ₂)	(g kg ⁻¹)			(mg dm ⁻³)			(mmolc dm ⁻³)		
Seca	4,66 ^a	12,17 ^a	0,48 ^a	27,02 ^a	4,80 ^a	0,58 ^a	19,40 ^a	9,20 ^a	30,80 ^a	60,04 ^a
	(0,46)	(2,47)	(0,11)	(1,08)	(1,07)	(0,20)	(5,68)	(2,89)	(12,55)	(15,01)
Intermediária	3,48 ^a	44,70 ^a	1,12 ^a	37,04 ^b	3,40 ^a	0,50 ^a	4,00 ^b	3,00 ^{ab}	112,25 ^{ab}	97,34 ^a
	(0,25)	(17,93)	(0,42)	(1,97)	(0,40)	(0,18)	(1,76)	(1,26)	(78,79)	(66,35)
Úmida	3,45 ^a	31,68 ^b	1,77 ^b	17,95 ^c	13,50 ^b	1,32 ^b	2,83 ^b	1,83 ^b	182,17 ^b	188,18 ^a
	(0,10)	(2,43)	(0,11)	(0,95)	(1,38)	(0,14)	(0,31)	(0,31)	(42,96)	(43,22)

[§] Análises realizadas no laboratório de Ecologia Isotópica; as demais análises foram realizadas no laboratório de Análises de Solos, Departamento de Ciências do Solo – ESALQ/USP;

¹ Teores de fósforo determinados por meio do método de resina de troca iônica;

² CTC = capacidade de troca de cátions [SB + acidez potencial (H⁺ + Al³⁺) em pH 7];

* Letras sobrescritas indicam diferenças estatísticas significantes entre os intervalos superficiais (0-10 cm) de cada restinga (ANOVA seguida de teste *post hoc* de Tukey; $P < 0,05$).

A camada mineral (0-50 cm) dos solos das três restingas foi então comparada quanto aos teores de nitrogênio total, razão C/N e sua composição isotópica média (Anexo B). Verificou-se um maior teor médio de nitrogênio nos solos da restinga úmida (em torno de $1,00 \text{ g kg}^{-1}$) do que nos solos das restingas seca (em torno de $0,30 \text{ g kg}^{-1}$) e intermediária (em torno de $0,75 \text{ g kg}^{-1}$) ($P < 0,05$). Uma variação significativa ao longo do perfil ocorreu apenas nos solos restinga úmida ($P < 0,05$), observando-se uma redução no teor de nitrogênio nas camadas mais profundas do perfil (Figura 2.10).

Nela, o maior valor médio de razão C/N foi observado nos solos da restinga intermediária (em torno de 40,00), sendo seguido pelos valores observados nos solos das restingas seca (em torno de 30,00) e intermediária (em torno de 20,00), os quais não diferiram entre si ($P < 0,05$). Houve variação significativa ao longo dos perfis apenas nos solos da restinga seca, verificando-se uma menor razão nas camadas mais superficiais ($P < 0,05$).

O valor médio de $\delta^{15}\text{N}$ do solo da restinga úmida ($4,2 \pm 0,2 \text{ ‰}$) foi superior aos valores encontrado nos solos das restingas intermediária e seca, cujas composições isotópicas médias foram $2,9 \pm 0,2$ e $-0,5 \pm 0,3 \text{ ‰}$, respectivamente ($P < 0,05$). Novamente, foi possível verificar variação significativa ao longo do perfil apenas nos solos da restinga úmida, observando-se o enriquecimento em ^{15}N com o aumento da profundidade (Figura 2.10).

Figura 2.10 – Variação (valores médios $\pm$ erro-padrão) nos teores de nitrogênio (A) e nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ (B) ao longo dos perfis de profundidade dos solos das restingas seca (▲), intermediária (○) e úmida (■).

Ao comparar apenas o intervalo superficial (0-10 cm) das três restingas, observou-se o aumento significativo do teor de nitrogênio com o aumento da PMA ($P < 0,05$). Menores teores de nitrogênio foram observados nos solos da restinga seca (em torno de $0,50 \text{ g kg}^{-1}$) do que na restinga úmida (em torno de $1,80 \text{ g kg}^{-1}$), enquanto os solos da restinga intermediária apresentaram valores situados entre esses dois extremos (em torno de $1,10 \text{ g kg}^{-1}$).

A razão C/N dos solos decresceu de acordo com o aumento da PMA ($P < 0,05$), observando-se os maiores valores na restinga seca (em torno de 27,00), sendo seguida pelas restingas intermediária (em torno de 37,00) e úmida (em torno de 18,00).

Em relação aos valores de $\delta^{15}\text{N}$, os solos da restinga seca apresentaram valores mais empobrecidos em ^{15}N ($-1,4 \pm 0,6 \text{ ‰}$) que os solos das restingas intermediária e seca, cujos valores médios aproximaram-se de $2,5 \text{ ‰}$ ($P < 0,05$).

Formas inorgânicas disponíveis e determinação das taxas líquidas de mineralização e nitrificação do nitrogênio

Ao comparar os dados médios das formas inorgânicas disponíveis e das taxas líquidas de mineralização e nitrificação do nitrogênio nos dois períodos amostrados em cada restinga (Anexo C; Tabela 2.4), verificou-se que a principal forma inorgânica disponível nos solos superficiais das três restingas é o N-NH_4^+ . Os solos das restingas seca e úmida apresentaram maiores teores (cerca de $3,50$ e $2,90 \text{ } \mu\text{g g}^{-1}$, respectivamente) que os solos da restinga intermediária, que ficaram em torno de $1,80 \text{ } \mu\text{g g}^{-1}$ ($P < 0,05$). O N-NO_3^- , a forma menos disponível, foi mais abundante na restinga úmida ($0,80 \pm 0,12 \text{ } \mu\text{g g}^{-1}$) do que nas outras duas restingas, que apresentaram teores em torno de $0,15$ e $0,10 \text{ } \mu\text{g g}^{-1}$, respectivamente ($P < 0,05$).

Ainda com estes dados, foi possível verificar que as taxas líquidas de mineralização foram maiores na restinga úmida (em torno de $0,25 \text{ } \mu\text{g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$), quando comparadas àquelas observadas nas restingas intermediária ($0,10 \pm 0,07 \text{ } \mu\text{g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$) e seca ($-0,02 \pm 0,05 \text{ } \mu\text{g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$) ($P < 0,05$). O valor médio negativo observado nesta última restinga indica que a imobilização do nitrogênio é o processo preponderante em seus solos (Tabela 2.4).

Quanto às taxas líquidas de nitrificação, estas variaram entre 0,05 e 0,10 $\mu\text{g g}^{-1} \text{dia}^{-1}$, não sendo detectada diferença significativa entre as três restingas (Tabela 2.4).

Tabela 2.4 – Valores médios ($\pm$ erro-padrão) das formas inorgânicas disponíveis e taxas líquidas de mineralização e nitrificação do nitrogênio (média $\pm$ erro-padrão) no intervalo superficial (0-10 cm) dos solos das restingas amostradas

Restinga	<i>n</i>	N-NH ₄ ⁺ ($\mu\text{g g}^{-1}$)	N-NO ₃ ⁻ ($\mu\text{g g}^{-1}$)	Mineralização ($\mu\text{g g}^{-1} \text{dia}^{-1}$)	Nitrificação ($\mu\text{g g}^{-1} \text{dia}^{-1}$)
Seca	37	3,60 ^a (0,75)	0,16 ^a (0,04)	-0,02 ^a (0,05)	0,05 ^a (0,02)
Intermediária	37	1,79 ^b (0,45)	0,08 ^a (0,02)	0,10 ^a (0,07)	0,06 ^a (0,04)
Úmida	40	2,87 ^a (0,25)	0,80 ^b (0,12)	0,25 ^b (0,07)	0,10 ^a (0,04)

* Letras sobrescritas indicam diferenças estatísticas significantes entre as restingas (ANOVA fatorial seguida de teste *post hoc* de Tukey; $P < 0,05$).

Vegetação

As comparações entre as três fisionomias de restinga (Anexo D) mostraram que as plantas da restinga úmida apresentaram maior concentração de nitrogênio em suas folhas (em torno de 22,00 g kg^{-1}) que as plantas das demais restingas (em torno de 16,00 g kg^{-1}) ($P < 0,05$). Um aumento na concentração de fósforo também foi observado, sendo que as plantas da restinga úmida, cujos valores médios foram em torno de 0,90 g kg^{-1} , apresentaram maiores concentrações foliares que as plantas das restingas seca – cujos valores foram em torno de 0,70 g kg^{-1} , e intermediária – cujos valores ficaram em torno de 0,80 g kg^{-1} ($P < 0,05$) (Figura 2.11; Tabela 2.5).

Tabela 2.5 – Valores médios ($\pm$ erro-padrão) das concentrações foliares de N e P, razões C/N e N/P, massa foliar por unidade de área (MFA), concentração foliar de lignina, razão lignina/N e $\delta^{15}\text{N}$ das plantas pertencentes às restingas estudadas

Restinga	<i>n</i>	N (g kg ⁻¹)	P (g kg ⁻¹)	C/N	N/P	Lignina [§] (g kg ⁻¹)	Lignina/N	MFA (g m ⁻²)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Seca	175	16,46 ^a (0,57)	0,70 ^a (0,03)	34,16 ^a (0,99)	24,92 ^a (0,59)	266,20 ^a (17,76)	19,56 ^a (2,49)	190,54 ^a (8,24)	-3,5 ^a (0,1)
Intermediária	187	16,06 ^a (0,48)	0,79 ^b (0,03)	34,52 ^a (0,96)	22,60 ^b (0,93)	283,17 ^a (23,90)	20,66 ^a (2,60)	170,63 ^b (7,70)	-1,8 ^b (0,1)
Úmida	138	22,29 ^b (0,61)	0,90 ^c (0,02)	23,16 ^b (0,65)	26,42 ^a (0,86)	306,20 ^a (21,59)	15,25 ^a (1,88)	108,52 ^c (6,60)	0,0 ^c (0,1)

* Letras sobrescritas indicam diferenças estatísticas significantes entre as restingas (ANOVA seguida de teste *post hoc* de Tukey; $P < 0,05$);

§ Valores obtidos por meio da análise de amostra composta por espécie.

Figura 2.11 – Valores médios ($\pm$ erro-padrão) das concentrações de nitrogênio (A) e fósforo (B) foliares das espécies pertencentes às restingas amostradas. As linhas tracejadas indicam os valores médios observados em cada localidade

Em relação às razões elementares, a razão C/N foliar foi similar nas restingas seca e intermediária (em torno de 34,00), valores estes significativamente maiores que os observados para as plantas da restinga úmida, os quais ficaram em torno de 23,00 ($P < 0,05$). A razão N/P não variou entre restingas, observando-se valores médios em torno de 25,00 nas três localidades (Figura 2.12; Tabela 2.5).

Figura 2.12 – Valores médios ($\pm$ erro-padrão) das razões C/N (A) e N/P (B) foliares das espécies pertencentes às restingas amostradas. As linhas tracejadas indicam os valores médios observados em cada localidade, enquanto a linha contínua indica o valor acima do qual se sugere limitação por fósforo (GÜSEWELL, 2004)

A concentração foliar de lignina média foi cerca de $250,00 \text{ g kg}^{-1}$, observando-se valores entre cerca de $100,00$ e $500,00 \text{ g kg}^{-1}$. Apesar dos menores valores terem sido observados na restinga seca ($266,20 \pm 17,76$) e os maiores, na úmida ($306,20 \pm 21,56$), não se verificou uma relação significativa entre a concentração de lignina e a PMA, e sim, apenas uma tendência (Figura 2.13; Tabela 2.5). A ausência de variação entre restingas também foi verificada para a razão lignina/N, cujo valor

médio foi $18,59 \pm 1,38$, variando de cerca de 15,00, na restinga úmida, a 20,00, nas restingas seca e intermediária (Figura 2.13; Tabela 2.5).

Figura 2.13 – Valores médios da concentração foliar de lignina (A) e razão lignina/N (B) das espécies pertencentes às restingas amostradas. As linhas tracejadas indicam os valores médios observados em cada localidade

O aumento na PMA levou a uma redução na MFA, observando-se os menores valores nas plantas da restinga úmida ($108,52 \pm 6,60 \text{ g m}^{-2}$), sendo seguidas pelas plantas das restingas intermediária ($170,63 \pm 7,70 \text{ g m}^{-2}$) e seca ($190,54 \pm 8,24 \text{ g m}^{-2}$) ($P < 0,05$) (Figura 2.14; Tabela 2.5).

Houve um aumento nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ com o aumento da PMA no gradiente ($P < 0,05$). As plantas da restinga seca apresentaram valores de $\delta^{15}\text{N}$ médios de $-3,5 \pm 0,1 \text{ ‰}$ (variando de $-6,3$ a $-1,1 \text{ ‰}$), inferiores àqueles observados nas plantas da restinga intermediária, cujos valores médios foram $-1,8 \pm 0,1 \text{ ‰}$ (variando de $-4,0$ a $0,3 \text{ ‰}$). Estes, por sua vez, foram inferiores aos valores médios de $\delta^{15}\text{N}$ observados nas plantas da restinga úmida, cujos valores foram iguais $0,0 \pm 0,1 \text{ ‰}$ (variando de $-1,5$ a $2,0 \text{ ‰}$) (Figura 2.14; Tabela 2.5).

Figura 2.14 – Valores médios ($\pm$ erro-padrão) da MFA (A) e $\delta^{15}\text{N}$ foliar (B) das espécies pertencentes às restingas amostradas. As linhas tracejadas indicam os valores médios observados em cada localidade

As comparações entre os grupos funcionais quanto ao uso do nitrogênio (Tabela 2.6) permitiram verificar que as leguminosas, apresentando potencial para fixação do nitrogênio atmosférico ou não, apresentaram concentrações foliares de nitrogênio cerca de 70 % maiores (em torno de $27,00 \text{ g kg}^{-1}$) que as espécies não leguminosas, cuja concentração média foi $16,37 \pm 0,32 \text{ g kg}^{-1}$ ($P < 0,05$). O mesmo padrão foi observado para o fósforo, observando-se um que os dois grupos de leguminosas apresentaram cerca de 35 % mais fósforo em suas folhas (em torno de $1,00 \text{ g kg}^{-1}$) que as espécies não leguminosas ($0,75 \pm 0,02 \text{ g kg}^{-1}$) ($P < 0,05$).

Tabela 2.6 – Valores médios ($\pm$ erro-padrão) das concentrações foliares de N e P (média $\pm$ erro-padrão), razão C/N, $\delta^{15}\text{N}$ e MFA dos grupos funcionais quanto ao uso do nitrogênio nas restingas seca, intermediária e úmida

Grupo funcional	n	N (g kg^{-1})	P (g kg^{-1})	C/N	N/P	MFA (g m^{-2})	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Não leguminosas [*]	430	$16,37^a$ (0,32)	$0,75^a$ (0,02)	$33,44^a$ (0,60)	$23,66^a$ (0,49)	$168,91^a$ (5,23)	$-2,0^a$ (0,1)
Leguminosas com potencial de fixação do N_2 atmosférico [‡]	50	$27,56^b$ (0,79)	$0,96^b$ (0,04)	$18,63^b$ (0,65)	$30,49^b$ (1,32)	$124,33^b$ (9,08)	$-1,0^b$ (0,1)
Leguminosas não fixadoras do N_2 atmosférico [§]	20	$27,15^b$ (1,44)	$1,18^b$ (0,10)	$15,88^b$ (0,88)	$26,67^a$ (3,55)	$69,10^c$ (3,13)	$-3,8^c$ (0,5)

^{*} Espécies, que não aquelas pertencentes à família Fabaceae, analisadas no presente estudo;

[§] Espécies pertencentes à família Fabaceae que apresentam registros positivos de simbiose com bactérias nodulantes. Fonte: National Genetic Resources Program, USDA, ARS (2012);

[‡] Espécies pertencentes à família Fabaceae que apresentam registros negativos de simbiose com bactérias nodulantes. Fonte: National Genetic Resources Program, USDA, ARS (2012);

^{*} Letras sobrescritas indicam diferenças estatísticas significantes entre grupos funcionais (ANOVA seguida de teste *post hoc* de Tukey; $P < 0,05$).

A razão C/N das não leguminosas ($33,44 \pm 0,60$) foi quase duas vezes maior que as das leguminosas, cujos valores variaram de cerca de 16,00, nas não fixadoras, a 19, nas potenciais fixadoras do nitrogênio atmosférico ($P < 0,05$). Já para a razão N/P foliar, as não leguminosas e as leguminosas não fixadoras apresentaram valores similares (em torno de 25,00), os quais foram inferiores ao valor observado nas leguminosas com potencial para nodulação ($30,49 \pm 1,32$) ($P < 0,05$).

As espécies não leguminosas apresentaram maior MFA ($168,91 \pm 5,23 \text{ g m}^{-2}$) que as leguminosas com potencial para fixação (em torno de $125,00 \text{ g m}^{-2}$), enquanto os valores destes dois grupos foram superiores àqueles observados para as leguminosas não fixadoras do nitrogênio atmosférico ($69,10 \pm 3,13 \text{ g m}^{-2}$) ($P < 0,05$).

As leguminosas com potencial para fixação do nitrogênio atmosférico apresentaram composições isotópicas mais enriquecidas em ^{15}N (em torno de $-1,0 \text{ ‰}$) que as não leguminosas (em torno de $-2,0 \text{ ‰}$) e as leguminosas não fixadoras, cujo $\delta^{15}\text{N}$ médio foi $-3,8 \pm 0,5 \text{ ‰}$ ($P < 0,05$).

Ao calcular as relações entre os atributos foliares analisados, foram verificadas relações significativas ($P < 0,05$) ocorrendo nas três restingas apenas entre: a) concentrações de nitrogênio e fósforo; b) concentração de nitrogênio e MFA (ambos em escala logarítmica); c) razão C/N foliar e MFA (também em escala logarítmica). Estas três relações bivariadas foram então utilizadas na análise de SMA, para a determinação dos coeficientes das retas ajustadas (Tabela 2.7).

Verificou-se uma relação direta entre a concentração de nitrogênio e de fósforo ($P < 0,05$) e que a MFA mostrou-se inversamente relacionada à concentração de nitrogênio ($P < 0,05$) e diretamente relacionada à razão C/N ($P < 0,05$).

Tabela 2.7 – Valores obtidos para as regressões do tipo eixo principal reduzido (EPR), interseção, inclinação e coeficientes de determinação (r^2) para as relações significativas entre as variáveis analisadas para cada restinga amostrada

Relação	Restinga	<i>n</i>	Interseção	Inclinação	r^2
N vs P	Seca	18	-0,91	25,05	0,80
	Intermediária	19	-6,04	27,91	0,71
	Úmida	17	-12,44	38,57	0,35
log N vs log MFA	Seca	18	3,53	-1,09	0,62
	Intermediária	19	3,49	-1,10	0,52
	Úmida	17	3,98	-1,51	0,39
log C/N vs log MFA	Seca	18	0,63	1,06	0,64
	Intermediária	19	0,62	1,04	0,52
	Úmida	17	-0,08	1,51	0,34

* Para determinação dos parâmetros de cada localidade, foram utilizados os valores médios dos atributos foliares de cada espécie estudada;

* Valor crítico: $P < 0,05$.

Ao comparar o comportamento (a inclinação e a interseção das retas ajustadas) de cada relação bivariada, não foi verificada variação na proporcionalidade (inclinação), observando-se variação apenas na intensidade (interseção) destas relações ($P < 0,05$).

Esta variação no posicionamento das retas mostrou que, em uma dada concentração de fósforo, as plantas da restinga úmida apresentam uma concentração de nitrogênio cerca de 10 e 20 % maior que aquela observada nas plantas das restingas seca e intermediária, respectivamente ($P < 0,05$) (Figura 2.15A). Em relação à MFA, as plantas da restinga úmida apresentaram valores médios cerca de 5 % maiores que aqueles observados para as duas restingas mais secas ($P < 0,05$), seja em relação a um mesmo valor de nitrogênio (Figura 2.15B), seja em relação a um mesmo valor de razão C/N (Figura 2.15C). As retas ajustadas

das restingas seca e intermediária responderam de modo semelhante nas três relações avaliadas.

Figura 2.15 – Curvas ajustadas para as regressões do tipo eixo principal reduzido (EPR) para as relações entre a concentração de nitrogênio e fósforo foliares (A), entre a concentração de nitrogênio foliar e a MFA (B) e entre a razão C/N e a MFA (C) observadas nas restingas seca (▲), intermediária (○) e úmida (■)

2.2.3 Discussão

A limitação nutricional dos solos de restinga

A estrutura e o funcionamento dos ecossistemas terrestres são regidos por, ao menos, cinco fatores fundamentais – biota em potencial, clima, material parental, topografia e tempo (AMUNDSON; JENNY, 1997; JENNY, 1994), os quais, em conjunto, governam os processos dos ecossistemas terrestres, incluindo a ciclagem de nutrientes (CHAPIN; MATSON; VITOUSEK, 2011; HOOK; BURKE, 2000).

Como visto em outros espodosolos e neossolos tropicais, os solos arenosos das restingas apresentam elevadas acidez e pobreza nutricional (GOMES et al., 1998; GOMES, 2005, 2007). A elevada acidez é consequência não apenas dos sedimentos arenosos, naturalmente pobres em bases, em que estas vegetações se desenvolvem (GOMES, 2005; MARTINS, 2010), mas ainda decorrente da liberação de ácidos orgânicos, oriundos da decomposição da serapilheira ou raízes, e também de exsudatos dos fungos decompositores (DIJKSTRA et al., 2001). O aumento da acidez resulta em uma maior solubilidade do alumínio e do ferro, os quais passam a ocorrer em elevadas concentrações, competindo com as bases catiônicas pelos sítios de troca (DIJKSTRA; SMITS, 2002; PAVINATO; ROSOLEM, 2008) e reduzindo a saturação por bases e fósforo na fração mineral dos solos (AREVALO et al., 2009).

Adicionalmente, os elevados teores de óxido de ferro e de alumínio presentes nos solos altamente intemperizado das restingas, faz com que a maior parte do fósforo fique adsorvido, de modo irreversível (adsorção específica) a estas partículas (NOVAIS; SMYTH; BARROS, 1998; TOWNSEND et al., 2007), formando complexos insolúveis e pouco disponíveis às plantas (CHAPIN; MATSON; MOONEY, 2002; VITOUSEK; SANDFORD, 1986; VITOUSEK et al., 2010).

Os elevados valores da razão N/P na grande maioria das espécies (GÜSEWELL, 2004) indica que, como em outros ecossistemas tropicais (TOWNSEND et al., 2007), a produtividade primária das plantas de restinga é significativamente limitada por fósforo (AERTS; CHAPIN, 2000; GÜSEWELL, 2004; REICH; OLEKSYN, 2004; VITOUSEK et al., 2010).

Efeitos da precipitação na dinâmica de nutrientes

Os solos superficiais das três restingas estudadas apresentaram reduzidas taxas de transformação e teores das formas inorgânicas, indicando que a disponibilidade de nitrogênio também é fator limitante à atividade biológica nesses ecossistemas (CUEVAS; MEDINA, 1988; TIESSEN; CHACON; CUEVAS, 1994; VITOUSEK; MATSON, 1988). Isso se deve ao fato de que os processos de mineralização e nitrificação são regidos pela atividade da biomassa microbiana, a qual é influenciada pelas características relacionadas às condições edafoclimáticas (LIU et al., 2010; PAVEI, 2005).

Os teores de N-NH_4^+ encontrados para as três restingas mostram-se próximos àqueles observados em solos de algumas fisionomias igualmente pertencentes ao domínio Mata Atlântica (Tabela 2.8), mas que se desenvolvem sobre material parental diferenciado (inceptssolos) e onde há um maior aporte de matéria orgânica (GOMES, 2005; MARTINS, 2010 SOUSA-NETO, 2008). Em compensação, os teores de N-NO_3^- , cujos maiores valores foram observados nos solos da restinga úmida, foram cerca de 90 % inferiores aos presentes nestas localidades.

Tabela 2.8 – Valores (média $\pm$ desvio-padrão ou intervalo de variação) das formas inorgânicas disponíveis e taxas líquidas de mineralização e nitrificação do nitrogênio no intervalo superficial (0-10 cm) em solos de outras formações vegetais já estudadas no Brasil

(continua)

Formação vegetal		N-NH_4^+ ($\mu\text{g g}^{-1}$)	N-NO_3^- ($\mu\text{g g}^{-1}$)	Mineralização ($\mu\text{g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$)	Nitrificação ($\mu\text{g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$)
Floresta densa de terra-firme ¹	Platô	1,4 – 20,3	2,1 – 22,2	-18,6 – 29,7	-13,7 – 36,5
	Vertente	1,4 – 25,0	4,0 – 21,2	-14,1 – 24,1	-11,5 – 18,5
	Baixio	0,0 – 11,5	1,3 – 11,5	-19,5 – 6,3	-21,5 – 7,8
Floresta densa de terra-firme ²		1,8 – 17,5	1,0 – 11,8	-0,8 – 5,4	0,7 – 4,7
Campina ³		6,7 (3,0)	0,8 (1,2)	0,02 – 0,16	-0,001 – 0,001
Campinarana ³		10,4 (2,6)	0,5 (0,2)	-0,05 – 12,0	-0,5 – 2,5

Tabela 2.8 – Valores (média $\pm$ desvio-padrão ou intervalo de variação) das formas inorgânicas disponíveis e taxas líquidas de mineralização e nitrificação do nitrogênio no intervalo superficial (0-10 cm) em solos de outras formações vegetais já estudadas no Brasil

					(conclusão)
Formação vegetal		N-NH ₄ ⁺ ($\mu\text{g g}^{-1}$)	N-NO ₃ ⁻ ($\mu\text{g g}^{-1}$)	Mineralização ($\mu\text{g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$)	Nitrificação
Cerrado ⁴		3,0 – 22,0	1,5 – 3,0	-5,0 – 12,0	-0,5 – 2,5
Floresta Tropical Atlântica ⁵	100 m	4,0 (0,2)	8,7 (0,2)	0,6 (0,2)	2,2 (0,1)
	400 m	4,0 (0,1)	7,0 (0,2)	1,6 (0,1)	1,7 (0,1)
	1000 m	9,7 (0,2)	12,2 (0,3)	1,7 (0,1)	4,4 (0,2)
	Seca	3,6 (0,7)	0,2 (0,04)	-1,4 – 0,4	-0,04 – 0,5
Restinga ⁶	Intermediária	1,8 (0,4)	0,08 (0,02)	-1,4 – 1,5	-0,01 – 1,3
	Úmida	2,8 (0,2)	0,8 (0,12)	-0,3 – 2,0	-0,2 – 0,9

¹ Luizão et al. (2004); variação das taxas líquidas de transformação do nitrogênio observada entre os períodos de maior e menor precipitação;

² Neill; Piccolo; Cerri (1997); variação das taxas líquidas de transformação do nitrogênio observada entre os períodos de maior e menor precipitação;

³ Luizão (1994);

⁴ Nardoto e Bustamante (2003); cerrado *stricto sensu*;

⁵ Sousa-Neto (2008);

⁶ Presente estudo.

Maiores teores de ambas as formas foram observados em florestas não inundáveis amazônicas (*florestas densas de terra-firme*) (LUIZÃO et al., 2004; NEILL; PICCOLO; CERRI, 1997), notando-se um aumento nos teores de N-NH₄⁺ e N-NO₃⁻ quando os teores de argila se sobressaem aos de areia, como no caso de gradientes topográficos (LUIZÃO et al., 2004). Tanto as taxas líquidas de mineralização quanto as de nitrificação mostraram ser altamente variáveis na maioria destas localidades, observando-se, afora a ocorrência de imobilização da matéria orgânica, taxas de transformação do nitrogênio geralmente superiores às aquelas observadas nas restingas.

Teores e taxas similares ao do presente estudo foram observados nos solos de formações vegetais que ocorrem sob a reconhecida limitação por nitrogênio

(BUSTAMANTE et al., 2004; MARDEGAN et al., 2009; MARTINELLI et al., 1999), tais como nos solos das formações amazônicas que se desenvolvem sobre areia branca (*campinas* e *campinaranas*) (LUIZÃO, 1994) e das formações de cerrado (NARDOTO; BUSTAMANTE, 2003). Apesar da grande variação em função da heterogeneidade dos solos – tanto em termos de complexidade química e estrutural, como em diversidade microbiana (BARDGETT, 2005), foram verificados os baixos teores de N-NH_4^+ e N-NO_3^- , os quais, inclusive, estiveram associados a reduzidas taxas de transformação e de elevada imobilização da matéria orgânica prontamente mineralizada.

Tendo em vista que os solos estudados apresentam condições semelhantes de deficiência nutricional e que normalmente não há uma variação rigorosa na temperatura ao longo do ano, o clima, na forma da precipitação e da disponibilidade hídrica a ela associada parecem ser fatores-chave nestes processos de entrada, transformação e conservação dos nutrientes oriundos da decomposição da matéria orgânica (POSADA; SCHUUR, 2011; SANTIAGO; SCHUUR; SILVERA, 2005).

Diretamente, o aumento na disponibilidade hídrica nos solos favorece a atividade e a sobrevivência dos microrganismos (BARDGETT, 2005; ORCHARD; COOK, 1983), uma vez que, além de agir como solvente e de fazer parte dos processos bioquímicos de transformação da matéria orgânica (BARDGETT, 2005; PAPENDICK; CAMPBELL, 1981), a água também favorece a difusão de gases (CO_2 ; O_2) e nutrientes no solo (SKOPP; JAWSON; DORAN, 1990).

Apesar do baixo esforço amostral (uma vez que as amostragens foram realizadas apenas em dois períodos), os resultados obtidos para a comparação entre as três localidades sugerem que, como em outros ecossistemas, o aumento do nível de precipitação e o maior aporte de água observado na restinga úmida refletiram em maiores concentrações de nutrientes disponíveis e na consequente redução da razão C/N na fração mineral dos solos (AUSTIN; VITOUSEK, 2000; SCHIMEL; PARTON, 1986; SINGH; KASHYAP, 2007; ZHANG et al., 2008), bem como em maiores taxas de mineralização, disponibilizando mais N-NH_4^+ para a assimilação pelas plantas.

Contrariamente, os solos das restingas seca e intermediária, os quais enfrentam condições de menor disponibilidade hídrica, apresentaram taxas de mineralização mais reduzidas, observando-se maior tendência à imobilização do nitrogênio pela biomassa microbiana. Como a nitrificação é diretamente influenciada

pela mineralização (BOOTH; STARK; RASTETTER, 2005), as menores taxas observadas nos solos destas restingas podem explicar a nitrificação incipiente observada, havendo uma maior competição entre a biomassa microbiana e as plantas pela assimilação do nitrogênio recém mineralizado (NARDOTO; BUSTAMANTE, 2003).

Especula-se que as taxas de transformação do nitrogênio nos solos da restinga úmida provavelmente só não foram superiores em virtude do alagamento periódico a que estes solos são submetidos durante os períodos de precipitação mais intensa (ASSIS et al., 2011; MARTINS, 2010). O aumento excessivo da água nos solos, além de elevar a lixiviação de nutrientes e a acidez dos solos (HEDIN; ARMESTO; JOHNSON, 1995), também reduz a porcentagem de poros preenchidos por ar. Com a restrição da difusão de O₂, a indução da condição de anaerobiose inibe a atividade da biomassa microbiana (PAPENDICK; CAMPBELL, 1981; SKOPP; JAWSON; DORAN, 1990; SOMMERS et al., 1981), possivelmente refletindo na redução das taxas de mineralização e, conseqüentemente, nitrificação (FRANZLUEBBERS, 1999), além de contribuir para as perdas de nitrogênio por desnitrificação (AUSTIN; VITOUSEK, 2000; HOULTON; SIGMAN; HEDIN, 2006).

Variações nos atributos foliares

A inibição da mineralização da matéria orgânica também pode ser resultado da qualidade nutricional – isto é, a composição química do material depositado a ser decomposto (MELILLO; ABER; MURATORE, 1982), cuja variação é indiretamente influenciada pela precipitação (AUSTIN; VITOUSEK, 1998; BERTILLER et al., 2006; REICH; OLEKSYN; WRIGHT, 2009; ZHANG et al., 2008).

Os valores da razão C/N foliar acima de 30 observados nas plantas das restingas seca e intermediária indicam que, nessas localidades, há o predomínio da imobilização do nitrogênio disponível pela comunidade microbiana (CHAPIN; MATSON; MOONEY, 2002). Esse comportamento provavelmente ocorre em função da presença de grandes concentrações de compostos recalcitrantes, os quais, por possuírem estrutura complexa, caráter hidrofóbico e elevado peso molecular, requerem uma elevada demanda energética e uma complexidade enzimática para serem processados, tornando os microrganismos potenciais competidores das

plantas pelo nitrogênio e outros nutrientes disponíveis na solução do solo (HODGE; ROBINSON; FITTER, 2000).

Tais compostos são representados por produtos resultantes dos processos de reabsorção de nutrientes e do metabolismo secundário das plantas, incluindo-se aqui os compostos estruturais (LAMBERS; CHAPIN; PONS, 2008). Apesar da redução na razão C/N nas plantas da restinga úmida para cerca de 20, foi verificada a ausência de variação entre as restingas em relação às concentrações foliares de lignina. As elevadas concentrações observadas, com grande parte das espécies apresentando valores ultrapassando os 250 g por quilo de matéria seca, mostram a importância deste composto secundário tanto na proteção contra predadores como contra fatores físicos externos, sendo fundamentais para a adaptação destas plantas às condições ambientais onde vivem (MAKKAR; SIDDHURAJU; BECKER, 2007; NIINEMETS, 2001; ROSADO; MATTOS, 2010; WRIGHT et al., 2004).

Além da redução na razão C/N, os resultados apresentados dão fortes indícios de que o aumento da PMA pareceu favorecer o aumento na disponibilidade de nutrientes no sistema (VITOUSEK, 1982; VITOUSEK; SANDFORD, 1986), como se pôde observar no aumento gradativo das concentrações foliares de nitrogênio e fósforo nas restingas intermediária e úmida. Muitos autores têm apontado a convergência de uma série de atributos metabólicos, químicos e físicos relacionados à economia foliar – o balanço entre as taxas de aquisição e de conservação de nutrientes e água (WRIGHT et al., 2004; WRIGHT; WESTOBY, 2004) – observando-se as relações consistentes entre eles e a formação de um espectro de acordo com o modo como esses recursos são adquiridos e utilizados (REICH et al., 1999, 2010; WRIGHT; REICH; WESTOBY, 2001).

De um modo geral, as espécies que ocorrem em condições de maior limitação nutricional e/ou hídrica desenvolvem estratégias que favoreçam a redução na perda de água durante a fotossíntese (NIINEMETS, 2001; REICH et al., 1999; WRIGHT; CANNON, 2001; WRIGHT; WESTOBY, 2002; WRIGHT et al., 2004), além de conferir uma maior resistência ao colapso por murchamento durante períodos de maior limitação hídrica (MAXIMOV, 1929; ROSADO; MATTOS, 2007). Dentre elas, observa-se um aumento no investimento em espessura da folha, no espessamento das paredes celulares e no acúmulo de cera, o que resulta em folhas mais rígidas, espessas e com maior densidade (BERTILLER et al., 2006; WRIGHT; WESTOBY; REICH, 2002).

Esse maior acúmulo de compostos estruturais resulta em uma maior MFA, produto da densidade pela espessura (NIINEMETS, 2001; POORTER et al., 2009) e que está associada à manutenção do funcionamento e prolongamento da longevidade foliar (WRIGHT et al., 2004). Contudo, conforme mais matéria seca é alocada na folha, ocorre uma relação inversa entre MFA e os nutrientes foliares, como o nitrogênio e o fósforo (NIINEMETS; KULL, 2003; NIINEMETS, 2001; REICH; ELLSWORTH; WALTERS, 1998; REICH et al., 1999; WRIGHT; CANNON, 2001; WRIGHT et al., 2004; WRIGHT; WESTOBY, 2004).

O menor investimento em nutrientes para as folhas, como foi observado nas plantas das restingas seca e intermediária, resulta na menor alocação destes para o aparato fotossintético, possivelmente reduzindo a capacidade fotossintética e a produtividade das plantas (LAMBERS et al., 2010; REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997; REICH; WRIGHT; LUSK, 2007; REICH et al., 1999; SCHULZE; BECK; MÜLLER-HOHENSTEIN, 2002; WRIGHT; WESTOBY, 2002; WRIGHT et al., 2005), o que pode afetar o desempenho ecofisiológico destas espécies, quando comparadas àquelas da restinga úmida (GARNIER et al., 2001; SCHULZE; BECK; MÜLLER-HOHENSTEIN, 2002; WRIGHT; WESTOBY, 2002).

Em diversos grupos funcionais de plantas, é possível observar que, mesmo havendo diferenças significativas em determinados atributos foliares ao longo de gradientes globais de clima e de tipos vegetacionais, algumas relações entre eles mantêm-se similares. Por exemplo, as relações inversas entre as concentrações de nitrogênio e fósforo (ACKERLY; REICH, 1999; REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997; REICH et al., 1999; WRIGHT; REICH; WESTOBY, 2001) e a relação entre a concentração de nitrogênio e a MFA (REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997; REICH et al., 1999).

Comprovando essa hipótese, os resultados aqui obtidos são similares aos apresentados nos trabalhos de Reich; Walters e Ellsworth (1997) e Reich et al. (1999), em que as relações inversas significativas entre a concentração de nitrogênio e a MFA foram observadas em biomas que apresentam condições climáticas e tipos vegetacionais distintos. Padrão ainda mais semelhante foi observado por Wright, Reich e Westoby (2001), ao estudar plantas distribuídas em habitats que apresentam variadas condições de disponibilidades de fósforo e de água. Nele, os autores, ao observarem a mesma relação inversa entre a concentração de nitrogênio e a MFA, verificaram relações diretas entre as

concentrações de nitrogênio e fósforo, as quais sempre foram menos significativas nas localidades sob o maior regime de precipitação. Esses trabalhos mostraram que tais relações significativas para as diferentes áreas foram acompanhadas pela ausência de variação na elevação das retas de SMA geradas, indicando a proporcionalidade entre os atributos, o indício de uma evolução convergente em relação à economia foliar (AERTS; CHAPIN, 2000; GRIME, 1977; WESTOBY et al., 2002; WRIGHT et al., 2004).

Em conformidade com os resultados aqui apresentados, os trabalhos de Reich; Walters e Ellsworth (1997) e Reich et al. (1999) também identificaram variações nas elevações destas relações, mostrando que, mesmo variando entre as áreas, a relação entre estes atributos mantém-se a mesma (WARTON et al., 2006). Assim, apesar de se ocorrerem sob condições ambientais menos limitantes ao seu desenvolvimento, as pressões seletivas em relação à disponibilidade de nutrientes ainda fazem com que as plantas da restinga úmida mantenham estratégias de alocação e de uso dos recursos assimilados semelhantes às das restingas seca e intermediária (WRIGHT et al., 2005).

Ecossistemas oligotróficos e os valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar

As questões previamente levantadas acerca da deficiência nutricional em solos arenosos, bem como das baixas taxas de mineralização da matéria orgânica e dos padrões de alocação do nitrogênio assimilado sugerem que, mesmo sob diferentes intensidades, a disponibilidade de nitrogênio é também fator limitante ao desenvolvimento e manutenção das espécies das três restingas estudadas. Sob tais condições, uma ciclagem que minimize as perdas para o sistema e aumente a eficiência no uso do nitrogênio pouco disponível é considerada primordial para a manutenção da produtividade dos mesmos (HERRERA et al., 1978; JORDAN; HERRERA, 1981; VITOUSEK, 1982; VITOUSEK; SANDFORD, 1986).

Segundo Vitousek (1982) a eficiência do uso do nitrogênio em ambientes nutricionalmente limitados poderia ser aumentada pela redução no uso de nitrogênio por carbono fixado, refletindo em menores concentrações foliares, conforme aqui observado. Vitousek e Sandford (1986) ainda propõem uma ciclagem mais eficiente em formações que se desenvolvem sobre espodossolos por meio da ciclagem em

pequenas quantidades de nutrientes, como o nitrogênio e fósforo, da serapilheira para os solos. Ainda tratando de ecossistemas oligotróficos que se desenvolvem sob condições similares às das restingas, muitos autores também enfatizam o investimento em biomassa de raízes, aumentando a capacidade de assimilação e retenção de nutrientes pelas plantas, bem como a grande deposição de serapilheira sobre os solos, no intuito aumentar sua retenção e reduzir suas perdas por lixiviação (CUEVAS; MEDINA, 1988; HERRERA et al., 1978; JORDAN; HERRERA, 1981; LUIZÃO; LUIZÃO; PROCTOR, 2007).

Este aumento na conservação dos nutrientes afeta significativamente a composição isotópica de solos e folhas, observando-se o empobrecimento em ^{15}N quando as entradas e saídas não se sobressaem à demanda dos sistemas (AMUNDSON et al., 2003; AUSTIN; VITOUSEK, 1998; CRAINE et al., 2009; HÖGBERG, 1997; MARTINELLI et al., 1999; MCCULLEY; BURKE; LAUENROTH, 2009; OMETTO et al., 2006; PARDO et al., 2006). Dando suporte a tal hipótese, de um modo geral, as três restingas apresentaram, assim como outros ecossistemas tropicais oligotróficos (Tabela 2.9), além das baixas concentrações de nitrogênio foliar, valores de $\delta^{15}\text{N}$ baixos e altamente variáveis, tanto intra- como interespecificamente (BUSTAMANTE et al., 2004; CRAINE et al., 2009; HÖGBERG, 1997; MARDEGAN et al., 2009; NARDOTO et al., 2008).

Isso porque também se incluem como estratégias de conservação dos nutrientes alterações internas na fisiologia das plantas que favorecem o prolongamento da longevidade foliar (BERENDSE; DE KROON; BRAAKHEKKE, 2007) – tais como o investimento em compostos metabólicos secundários, reduzindo a herbivoria (HERRERA et al., 1978) e em processos de reabsorção e retranslocação de nutrientes anteriormente à abscisão foliar – e, portanto, a permanência do nitrogênio nas plantas (BERENDSE; DE KROON; BRAAKHEKKE, 2007; KOLB; EVANS, 2002; VITOUSEK, 1982; WRIGHT; WESTOBY, 2004), permitindo seu re-investimento em novas folhas e/ou estruturas (HERRERA et al., 1978). Esses processos, todavia, são altamente fracionantes, tornando o nitrogênio residual dos compartimentos empobrecido em ^{15}N (EVANS, 2001; HÖGBERG, 1997).

Tabela 2.9 - Concentração de nitrogênio e $\delta^{15}\text{N}$ foliares (médias ou variação) em formações vegetais estudadas no Brasil

(continua)

Formação vegetal	Localização	Coordenadas	N foliar ^s (g kg ⁻¹)	$\delta^{15}\text{N}$ foliar ^s (‰)	Fonte
<i>Caatinga</i>	Remígio, PB	06° 52' S; 35° 47' W	3,9 ± 0,5 (LF); 2,8 ± 0,3 (LNF); 2,2 ± 0,3 (NL)	3,2 ± 0,5 (LF); 9,8 ± 0,6 (REF)	FREITAS et al. (2010)
<i>Caatinga</i>	Santa Teresinha, PB	07° 03'S; 37° 29'W	2,9 ± 0,5 (LF); 2,2 ± 0,5 (LNF); 1,8 ± 0,2 (NL)	4,3 ± 0,07 (LF); 6,7 ± 1,1 (REF)	FREITAS et al. (2010)
<i>Caatinga</i>	Caruraru, PE	08° 15'S; 35° 57'W	2,8 ± 0,7 (LF); 2,2 ± 0,4 (LNF); 1,7 ± 0,2 (NL)	3,2 ± 0,5 (LF); 9,0 ± 1,8 (REF)	FREITAS et al. (2010)
<i>Caatinga</i>	Serra Talhada, PE	07° 59'S; 38° 18'W	2,1 ± 0,3 (LF); 1,8 ± 0,3 (LNF); 1,6 ± 0,1 (NL)	2,1 ± 0,1 (LF); 6,5 ± 1,4 (REF);	FREITAS et al. (2010)

Tabela 2.9 - Concentração de nitrogênio e $\delta^{15}\text{N}$ foliares (médias ou variação) em formações vegetais estudadas no Brasil

(continuação)

Formação vegetal	Localização	Coordenadas	N foliar ^s (g kg ⁻¹)	$\delta^{15}\text{N}$ foliar ^s (‰)	Fonte
<i>Campina</i>	Manaus, AM	02° 35' S; 60° 02' W	13,0	-5,4	MARDEGAN et al. (2009)
<i>Campinarana</i>	Manaus, AM	02° 37' S; 60° 09' W	26,1 (L); 16,5 (NL)	2,2 (L); 0,7 (NL)	NARDOTO et al. (2008)
<i>Campinarana</i>	Manaus, AM	02° 35' S; 60° 02' W	13,0	-3,6	MARDEGAN et al. (2009)
Campos de altitude [✱]	Itamonte, MG	20" 25'S; 44" 50' W	16,0	-0,5	SCARANO et al. (2001)
Cerrado [‡]	Brasília, DF	15° 56' 41" S; 7° 53' 07" W	16,0	-5,0 – 7,9	BUSTAMANTE et al. (2004)

Tabela 2.9 - Concentração de nitrogênio e $\delta^{15}\text{N}$ foliares (médias ou variação) em formações vegetais estudadas no Brasil

(continuação)					
Formação vegetal	Localização	Coordenadas	N foliar ^s (g kg ⁻¹)	$\delta^{15}\text{N}$ foliar ^s (‰)	Fonte
Cerrado [†]	Santa Rita do Passa Quatro, SP	21° 36 – 38' S; 47° 36 – 39' W	13,0 – 31,0	-2,5 – 4,5	COLETTA et al. (2009)
Floresta Amazônica de terra firme – <i>baixio</i>	Manaus, AM	02° 37' S;	18,9 (L);	0,2 (L);	NARDOTO et al. (2008)
		60° 09' W	14,9 (NL)	0,6 (NL)	
Floresta Amazônica de terra firme – <i>platô</i>	Manaus, AM	02° 37' S;	23,3 (L);	4,5 (L);	NARDOTO et al. (2008)
		60° 09' W	20,3 (NL)	4,3 (NL)	
Floresta Amazônica de terra firme – platô	São Gabriel da	0° 14' N;	27 (L);	3,6 (L);	NARDOTO et al. (2008)
	Cachoeira, AM	66° 46' W	21,9 (NL)	3,4 (NL)	
Floresta de Restinga	Ubatuba, SP	23° 22' S;	22,3	-0,1 ± 0,1	Presente estudo
		44° 46' – 44° 51' W			

Tabela 2.9 - Concentração de nitrogênio e $\delta^{15}\text{N}$ foliares (médias ou variação) em formações vegetais estudadas no Brasil

(continuação)

Formação vegetal	Localização	Coordenadas	N foliar ^s (g kg ⁻¹)	$\delta^{15}\text{N}$ foliar ^s (‰)	Fonte
Floresta seca	Armação de Búzios, RJ	22" 49 S; 41" 59 W	26,0	3,5	SCARANO et al. (2001)
Floresta Tropical Atlântica	São Luis do Paraitinga, SP	23° 17' – 23° 24' S; 45° 03' – 45° 11' W	17 – 26	0,3 – 3,1	MARTINELLI (com. pessoal)
Floresta Tropical Atlântica	São Luis do Paraitinga, SP	23°17' - 23°24'S; 45°03' – 45°11'W	27,9 (NL); 33,2 (L)	1,9 (NL); 1,8 (L)	COLETTA (com. pessoal)
Floresta Tropical Atlântica	Ubatuba, SP	23°31'-23°34'S; 45°02'-45°05'W	27,5 (NL); 34,1 (L)	2,5 (NL); 5,2 (L)	COLETTA (com. pessoal)

Tabela 2.9 - Concentração de nitrogênio e $\delta^{15}\text{N}$ foliares (médias ou variação) em formações vegetais estudadas no Brasil

Formação vegetal	Localização	Coordenadas	N foliar [§] (g kg ⁻¹)	$\delta^{15}\text{N}$ foliar [§] (‰)	(conclusão)
					Fonte
Restinga aberta	Arraial do Cabo, RJ	22°30' - 23° S; 41° 52' - 42° 42' W	16,9	-3,5 ± 0,1	Presente estudo
Restinga aberta de <i>Clusia</i>	Macaé, RJ	22° 00' – 22° 23' S; 41° 15' – 41° 45' W	16,3	-1,8 ± 0,1	Presente estudo
Restinga úmida [¥]	Saquarema, RJ	22° 47' - 22° 57' S; 42° 20 - 42° 43 W	14,0	-0,2	SCARANO et al. (2001)

[§] L: leguminosa; LF: leguminosa fixadora de nitrogênio atmosférico (N₂); LNF: leguminosa não fixadora de N₂; NL: não leguminosa; REF: espécies-referência (leguminosa não fixadora de N₂ + não leguminosa);

[‡] Incluindo as fisionomias “campo sujo”, “cerrado denso” e “cerrado *sensu strictu*”;

[†] Fisionomia “*sensu stricto*”;

[¥] Excluindo-se plantas com ciclo fotossintético CAM.

A coexistência das espécies nestas condições também é facilitada graças à heterogeneidade (temporal ou local) do ambiente em relação às fontes de nitrogênio disponíveis (FILELLA; PEÑUELAS, 2003). Nessas condições, o grau de discriminação do ^{15}N foliar pode ser decorrente da composição isotópica da forma nitrogenada oriunda dos diferentes reservatórios (NH_4^+ , NO_3^- e até formas orgânicas solúveis), da profundidade do solo em que a fonte se encontrava (HANDLEY; RAVEN, 1992; KOBAYASHI et al., 2003; NADELHOFFER; FRY, 1994) ou, ainda, da dependência da associação com microrganismos (BUSTAMANTE et al., 2004; CRAINE et al., 2009; HÖGBERG, 1997; MARDEGAN et al., 2009; NARDOTO et al., 2008).

A fixação biológica do nitrogênio em leguminosas tende a ser mais comum em ambientes onde a produtividade vegetal encontra-se sob maior limitação de nitrogênio (NARDOTO et al., 2008). Como durante o processo de fixação do nitrogênio atmosférico (N_2) ocorre pouco ou nenhum fracionamento isotópico, o uso da abundância natural de ^{15}N , em associação às medições de concentração foliar de nitrogênio total, pode ser indicador da simbiose entre as leguminosas e as bactérias diazotróficas (ROGGY et al., 1999a), observando-se que potenciais fixadoras apresentam valores de $\delta^{15}\text{N}$ próximos a 0 ‰ (HÖGBERG, 1997; OMETTO et al., 2006), variando em cerca de 2 a 5 ‰ em relação às não fixadoras (HÖGBERG, 1997; ROGGY et al., 1999a).

Foi possível verificar que, de todas as espécies estudadas, as leguminosas com potencial de fixação do N_2 atmosférico – gêneros *Andira* (Leguminosae: Papilionoideae) e *Inga* (Leguminosae: Mimosoideae) – apresentaram valores de $\delta^{15}\text{N}$ mais enriquecidos do que aqueles observados nas espécies não leguminosas (HÖGBERG, 1997; OMETTO et al., 2006) e leguminosas não fixadoras do N_2 atmosférico – gênero *Senna* (Leguminosae: Caesalpinoideae). Contudo, a pequena diferença entre os valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre as leguminosas com potencial de fixação do N_2 atmosférico e as não leguminosas (em torno de 1,0 ‰) impede a confirmação do uso desta fonte nitrogenada exclusivamente por meio da metodologia isotópica (BUSTAMANTE et al., 2004; HÖGBERG, 1997; ROGGY et al., 1999b).

Cabe aqui ressaltar que, mesmo havendo uma diferença de cerca de 3,0 ‰ nas composições isotópicas foliares de leguminosas com potencial de fixação e não fixadoras, estes dois grupos apresentaram valores similares de concentrações foliares de nitrogênio (em torno de 27 g kg⁻¹).

As leguminosas possuem grande relevância ao longo da costa brasileira (ASSIS; THOMAZ; PEREIRA, 2004; MAGNAGO; MARTINS; PEREIRA, 2011), sendo uma das famílias com maior abundância nas três restingas estudadas (ARAUJO; SÁ; GARCIA; SCHNEIDER; et al., 2009; ASSIS et al., 2011; PEREIRA; CORDEIRO; ARAUJO, 2004). É possível que parte deste sucesso adaptativo seja devido à amplificação do acesso a fontes nitrogenadas disponíveis (JENNY, 1950), comumente resultando em maiores concentrações foliares de nitrogênio, bem como menores razões C/N em relação à maioria das demais espécies não leguminosas (HÖGBERG, 1997; MARDEGAN et al., 2009; NARDOTO, 2005; OMETTO et al., 2006; ROGGY et al., 1999). No caso das leguminosas não fixadoras, tal padrão semelhante atribui-se, de acordo com McKey (1994), à manutenção de elevadas taxas fotossintéticas observada nesta família, independentemente da capacidade de nodulação, as quais são possíveis graças às elevadas concentrações de nitrogênio foliar. Tais características, além de contribuírem positivamente para a ciclagem de nutrientes, por meio da deposição de uma matéria orgânica de melhor qualidade nutricional, também podem ser de grande valia no estabelecimento destas plantas nestes ecossistemas com elevada irradiação luminosa (MCKEY, 1994).

Um último fator que poderia favorecer a conservação de nutrientes e também afetar as composições isotópicas das plantas de restingas seria, como enfatizado por Herrera et al. (1978) para os ecossistemas oligotróficos amazônicos, a ciclagem direta dos nutrientes da serapilheira para as plantas, por meio da simbiose destas com fungos micorrízicos arbusculares. Nesta relação, a qual é induzida em condições de baixa concentração de fósforo (LAMBAIS, 1993; GARCÍA-GARRIDO; OCAMPO, 2002; SMITH; READ, 2008), os fungos assimilam moléculas orgânicas, tais como fitatos, fosfolipídeos e ácidos nucleicos, translocando estes compostos a seus hospedeiros em troca de carboidratos, vitaminas e outros minerais (SMITH; READ, 2008). Os FMAs também beneficiam seus hospedeiros por elevar a área de absorção do sistema radicular e a capacidade de assimilação de água e nutrientes (HE et al., 2009; HOBBIIE; JUMPPONEN; TRAPPE, 2005).

A verificação *in situ* de estruturas características dos fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) – hifas, vesículas e arbúsculos (SMITH; READ, 2008) – no interior do córtex das raízes das espécies estudadas na restinga úmida (Apêndices B e C), além de registros da ocorrência deste tipo de fungo nas demais restingas estudadas (KREUZER et al., 2006; SILVA, 1999), sugere que a simbiose entre

plantas e fungos micorrízicos (FMAs) também merece destaque na nutrição destas plantas.

Além do fósforo e outros nutrientes de baixa mobilidade (incluindo zinco, cobre e níquel), há evidências crescentes na contribuição dos FMAs na assimilação de nitrogênio (HE et al., 2003; SMITH; READ, 2008). Igualmente às plantas e outros microrganismos, estes fungos possuem a capacidade de assimilar as variadas formas de nitrogênio presentes no solo. Assim, apesar de imobilizar parte do nitrogênio disponível, esta associação também é benéfica para a manutenção dos teores necessários às plantas, ganhando ainda mais destaque em ambientes limitados (BUSTAMANTE et al., 2004; HOBBIE; COLPAERT, 2003; MICHELSEN et al., 1998).

A colonização das raízes por fungos micorrízicos altera significativamente os valores de $\delta^{15}\text{N}$ das plantas hospedeiras (EVANS, 2001; HOBBIE; COLPAERT, 2003). No interior no micélio fúngico, reações de redução e de transaminação durante o processo assimilativo do nitrogênio (CRAINE et al., 2009), somadas a alterações na cinética e no movimento da amônia e aminoácidos a serem translocados para as plantas (HOBBIE; HÖGBERG, 2012), resultam na discriminação contra ^{15}N . Este fracionamento resulta na entrega de produtos cerca de 8 a 10 ‰ mais leves em relação à composição isotópica do seu simbiote às plantas hospedeiras, diminuindo a composição isotópica das mesmas (CRAINE et al., 2009; HOBBIE; HÖGBERG, 2012; HÖGBERG, 1997; HOBBIE; JUMPPONEN; TRAPPE, 2005).

Por mais que os fatores acima descritos influenciem a composição isotópica de solos e folhas, sugere-se que o aumento no $\delta^{15}\text{N}$ foliar observado nas restingas intermediária e úmida, também seja reflexo da redução gradativa na conservação de nutrientes em decorrência do aumento da PMA.

Dada a similaridade das condições edáficas das três localidades, é provável que o aumento da PMA seja o principal fator a propiciar melhores condições para a atividade microbiana, aumentando a disponibilidade de nutrientes nos solos. Com o maior aporte destes, torna-se possível o maior investimento na produção de folhas, observando-se um adensamento na vegetação e a maior deposição de matéria orgânica, favorecendo-se a reciclagem dos mesmos.

Deste modo, como em outros estudos conduzidos em ambientes sob as condições similares (CUEVAS; MEDINA, 1988; HERRERA et al., 1978; JORDAN;

HERRERA, 1981; LUIZÃO, 1994; LUIZÃO; LUIZÃO; PROCTOR, 2007; TIESSEN; CHACON; CUEVAS, 1994), parece que a intrincada relação entre as características dos solos e os processos bióticos atue como principal fator no aumento da concentração e dos fluxos de nutrientes. O aumento destes fluxos permite uma redução tanto na dependência de processos conservativos, como no uso de fontes nitrogenadas mais empobrecidas em átomos de ^{15}N (DAWSON et al., 2002), levando ao enriquecimento isotópico ao longo do gradiente de precipitação observado.

2.3 Conclusões

Em virtude das características físico-químicas de seus solos altamente arenosos e lixiviados, a manutenção das comunidades bióticas e da produtividade dos ecossistemas de restinga parece estar amplamente ligada à conservação dos nutrientes disponibilizados, com a matéria orgânica e, particularmente, a serapilheira depositada pela vegetação sendo os principais colaboradores para a manutenção destes no sistema.

Nesse contexto, o aumento da precipitação seria um dos primeiros fatores a favorecer a produtividade desses ecossistemas. O aumento na disponibilidade hídrica dos solos mostrou estimular a ação dos microrganismos decompositores, elevando as taxas de transformação da matéria orgânica e as concentrações de nitrogênio mineral nos solos. Essa maior disponibilidade de nitrogênio para as plantas pôde ser confirmada com o aumento na assimilação de nutrientes e no investimento destes nas folhas, aumentando a produtividade e a qualidade do material foliar, resultando no aumento nas concentrações foliares de nitrogênio e do fósforo, bem como na redução da razão C/N foliar e do investimento em matéria seca por massa de folha ao longo do gradiente. Esta maior disponibilidade de nutrientes, principalmente de N, refletiu-se no $\delta^{15}\text{N}$ foliar das espécies, observando-se a redução no fracionamento isotópico ao longo do gradiente.

Ainda sim, a não diferenciação entre restingas em relação aos padrões observados para algumas relações entre atributos foliares indicam que, apesar das variações observadas, as comunidades vegetais das três restingas estudadas respondem de modo similar, mas com diferentes intensidades, às condições

ambientais em que se desenvolvem. Por mais que o aumento da precipitação média anual tenha resultado em aumento na disponibilidade de nitrogênio para as plantas, ainda se mostra clara a necessidade da comunidade vegetal em otimizar a aquisição e o uso do nitrogênio pouco disponível.

Parece que, como em outros ambientes oligotróficos, características estruturais da própria vegetação, o uso de fontes diferenciadas de nitrogênio e a simbiose com microrganismos, aumentam as entradas e minimizam as perdas de nitrogênio no sistema, resultando em valores de $\delta^{15}\text{N}$ reduzidos. As alterações nestes padrões, juntamente com o enriquecimento isotópico observado ao longo do gradiente de precipitação, sugerem que, ainda que restringida nas três localidades estudadas, a disponibilidade de nitrogênio tende a ser maior na restinga intermediária e, sobretudo, úmida.

Referências

- ABOUHEIF, E. A method for testing the assumption of phylogenetic independence in comparative data. **Evolutionary Ecology Research**, Tucson, v. 1, p. 895-909, 1999.
- ACKERLY, D. D. ; REICH, P. B. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 86, n. 9, p. 1272-1281, 1999.
- AERTS, R.; CHAPIN, F. S. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. In: FITTER, A. H.; RAFFAELLI, D. G. (Eds.). **Advances in Ecological Research**, v. 30. London: Elsevier Ltd, 2000, v. 30, p. 1-67.
- AMUNDSON, R.; AUSTIN, A.T.; SCHUUR, E.A.G.; YOO, K.; MATZEK, V.; KENDALL, C.; UEBERSAX, A.; BRENNER, D.; BAISDEN, W.T. Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. **Global Biogeochemical Cycles**, Washington, v. 17, n. 1, p. 1-5, 2003.
- AMUNDSON, R.; JENNY, H. On a state factor model of ecosystems. **BioScience**, Washington, v. 47, n. 8, p. 536-543, 1997.
- ARANIBAR, J.N.; OTTER, L.; MACKO, S.A.; FERAL, C.J.W.; EPSTEIN, H.E.; DOWTY, P.R.; ECKARDT, F.; SHUGART, H.H.; SWAP, R.J. Nitrogen cycling in the soil – plant system along a precipitation gradient in the Kalahari sands. **Global Change Biology**, Oxford, v. 10, p. 359-373, 2004.
- ARAÚJO, D.S.D.; LACERDA, L.D. A natureza das restingas. **Ciência Hoje**, São Paulo, v. 6, n. 33, p. 42-48, 1987.

ARAUJO, D.S.D.; PEREIRA, M.C.A; PIMENTEL, M.C.P. Flora e estrutura de comunidades na restinga de Jurubatiba – Síntese dos conhecimentos com enfoque especial para a formação aberta de *Clusia*. In: ROCHA, C. F. D.; ESTEVES, F. A.; SCARANO, F. R. (Eds.). **Pesquisas de longa duração na restinga de Jurubatiba. Ecologia, história natural e conservação**. São Carlos: Editora RiMa, 2004. p. 59-76.

ARAUJO, D.S.D.; SÁ, C.F.C.; FONTELLA-PEREIRA, J.; GARCIA, D.S.; FERREIRA, M.V.; PAIXÃO, R.J.; SCHNEIDER, S.M.; FONSECA-KRUEL, V.S. Área de Proteção Ambiental de Massambaba, Rio De Janeiro: caracterização fitofisionômica e florística. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 60, n. 1, p. 067-069, 2009.

ARAUJO, D.S.D.; SCARANO, F.R.; KURTZ, B.C.; ZALUAR, H.L.T., MONTEZUMA, R.C.M.; OLIVEIRA, R.C. Comunidades vegetais do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. In: ESTEVES, F.A. (Ed.). **Ecologia das lagoas costeiras do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e do Município de Macaé**. Rio de Janeiro: Ed. NUPEM-UFRJ, 1998. p. 37-62.

AREVALO, C.B.M.; BHATTI, J.S.; CHANG, S.X.; SIDDER, D. Ecosystem carbon stocks and distribution under different land-uses in North Central Alberta, Canada. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 257, p. 1776-1785, 2009.

ARNOLD, J.; CORRE, M.D.; VELDKAMP, E. Cold storage and laboratory incubation of intact soil cores do not reflect in-situ nitrogen cycling rates of tropical forest soils. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 40, n. 9, p. 2480-2483, set. 2008.

ASSIS, M.A. **Florística e caracterização das comunidades vegetais da Planície Costeira de Picinguaba, Ubatuba/SP**. 1999. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas). Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1999.

ASSIS, M.A.; THOMAZ, L.D.; PEREIRA, O.J. Florística de um trecho de floresta de restinga no município de Guarapari, Espírito Santo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 18, n. 1, p. 191-201, 2004.

ASSIS, M.A.; PRATA, E.M.B.; PEDRONI, F.; SANCHEZ, M.; EISENLOHR, P.V.; MARTINS, F.R.; SANTOS, F.A.M.; TAMASHIRO, J.Y.; ALVES, L.F.; VIEIRA, S.A.; PICCOLO, M.C.; MARTINS, S.C.; CAMARGO, P.B.; CARMO, J.B.; SIMÕES, E.; MARTINELLI, L.A.; JOLY, C.A. Florestas de restinga e de terras baixas na planície costeira do sudeste do Brasil : vegetação e heterogeneidade ambiental do sudeste do Brasil : vegetação e heterogeneidade ambiental. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 11, n. 2, p. 103-121, 2011.

ASSOCIATION OF OFFICIAL AGRICULTURAL CHEMISTS. **Official methods of analysis**. 18th Ed. Horwitz, W.; Latimer, G. W. (Eds.). Gaithersburg: AOAC International, 2005. P. 44-54.

AUSTIN, A.T.; SALA, O.E. Carbon and nitrogen dynamics across a natural precipitation gradient in Patagonia, Argentina. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 13, n. 3, p. 351-360, 2002.

AUSTIN, A.T.; VITOUSEK, P.M. Nutrient dynamics on a precipitation gradient in Hawai'i. **Oecologia**, Berlin, v. 113, p. 519-529, 1998.

AUSTIN, A.T.; VITOUSEK, P.M. Precipitation, decomposition and litter decomposability of *Metrosideros polymorpha* in native forests on Hawai'i. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 88, n. 1, p. 129-138, 2000.

BARDGETT, R.D. **The Biology of Soil. A Community and Ecosystem Approach**. New York: Oxford University Press, 2005. 255 p.

BERENDSE, F.; DE KROON, H.; BRAAKHEKKE, W.G. Adaptation of plants to nutrient-poor and nutrient-rich environments. In: Valladares, F.; Pugnaire, F. I. (Eds.) **Functional Plant Ecology**. 2nd Ed. Boca Raton: CRC Press, 2007. 724 p.

BERTILLER, M.B.; MAZZARINO, M.J.; CARRERA, A.L.; DIEHL, P.; SATTI, P.; GOBBI, M.; SAIN, C.L. Leaf strategies and soil N across a regional humidity gradient in Patagonia. **Oecologia**, Berlin, v. 148, n. 4, p. 612-24, jul. 2006.

BOHRER, C.B.A.; DANTAS, H.G.R.; CRONEMBERGER, F.M.; VICENS, R.S.; ANDRADE, S.F. MAPEAMENTO DA VEGETAÇÃO E DO USO DO SOLO NO CENTRO DE DIVERSIDADE VEGETAL DE CABO FRIO, RIO DE JANEIRO, BRASIL. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 60, n. 1, p. 1-23, 2009.

BOOTH, M.S.; STARK, J.M.; RASTETTER, E. Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: a synthetic analysis of literature data. **Ecological Monographs**, Lawrence, v. 75, n. 2, p. 139-157, 2005.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Resolução CONAMA n. 417, de 23 de novembro de 2009**. Dispõe sobre parâmetros básicos para definição de vegetação primária e dos estágios sucessionais secundários da vegetação de Restinga na Mata Atlântica e dá outras providências. Diário Oficial da União. Brasília, 23 nov 2009.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Resolução CONAMA n. 7, de 23 de julho de 1996**. Aprova os parâmetros básicos para análise da vegetação de restinga no Estado de São Paulo. Diário Oficial da União. Brasília, 26 ago 1996.

BUSTAMANTE, M.M.C.; MARTINELLI, L.A.; SILVA, D.A.; CAMARGO, P.B.; KLINK, C.A.; DOMINGUES, T.F.; SANTOS, R.V. ¹⁵N Natural Abundance in Woody Plants and Soils of Central Brazilian Savannas (Cerrado). **Ecological applications**, Washington, v. 14, n. 4, p. S200-S213, 2004.

CAMARGO, A.P.; CAMARGO, M.B.P. Uma revisão analítica da evapotranspiração potencial. **Bragantia**, Campinas, v. 59, n. 2, p. 125-137, 2000.

CAMARGO, A.P. Contribuição para a determinação da evapotranspiração potencial no Estado de São Paulo. **Bragantia**, Campinas, v. 21, p. 163-203, 1962.

CHAPIN, F.S.; MATSON, P.A.; MOONEY, H.A. **Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology**. New York: Springer-Verlag, 2002. 440p.

CLEVELAND, C.C.; TOWNSEND, A.R.; SCHIMEL, D.S.; FISHER, H.; ROBERT, W.; HEDIN, L.O.; PERAKIS, S.; LATTY, E.F.; VON FISCHER, J.C.; ELSEROAD, A.; WASSON, M.F. Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N_2) fixation in natural ecosystems. **Global Biogeochemical Cycles**, Washington, v. 13, n. 2, p. 623-645, 1999.

COGLIATTI-CARVALHO, L.; FREITAS, A.F.N.; ROCHA, C.F.D.; VAN SLUYS, M. Variação na estrutura e na composição de Bromeliaceae em cinco zonas de restinga no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 24, n. 1, p. 1-9, mar. 2001.

COLETTA, L.D.; NARDOTO, G.B.; LATANSIO-AIDAR, S.R.; RIBEIRO, H.; AIDAR, M.P.M.; OMETTO, J.P.B.H. Isotopic view of vegetation and carbon and nitrogen cycles in a cerrado ecosystem, Southeastern Brazil. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 66, n. 4, p. 467-475, 2009.

CORNELISSEN, J.H.C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMANN, N.; GURVICH, D.E.; REICH, P.B.; STEEGE, H.; MORGAN, H.D.; VAN DER HEIJDEN, M.G.A.; PAUSAS, J.G.; POORTER, H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 51, p. 335-380, 2003.

CORREIA, C.M.B.; DIAS, A.T.C.; SCARANO, F.R. Plant-plant associations and population structure of four woody plant species in a patchy coastal vegetation of Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 33, n. 4, p. 607-613, 2010.

CRAINE, J.M.; ELMORE, A.J.; AIDAR, P.M.; BUSTAMANTE, M.; DAWSON, T.E.; HOBBI, E.A.; KAHMEN, A.; MACK, M.C.; MCLAUCHLAN, K.K.; MICHELSEN, A.; NARDOTO, G.B.; PARDO, L.H.; PEÑUELAS, J.; REICH, P.B.; SCHUUR, E.A.G.; STOCK, W.D.; TEMPLER, P.H.; VIRGINIA, R.A.; WELKER, J.M.; WRIGHT, I.J. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. **New Phytologist**, Cambridge, v. 183, n. 4, p. 980-92, jan. 2009.

CRAWFORD, R.M.M. **Plants at the margin: ecological limits and climate change**. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. 478p.

DAVIDSON, E.A.; HART, S.C.; FIRESTONE, M.K. Internal cycling of Nitrate in soils of a mature coniferous forest. **Ecology**, Tempe, v. 73, n. 4, p. 1148-1156, 1992.

DAWSON, T.E.; MAMBELLI, S.; PLAMBOECK, A.H.; TEMPLER, P.H.; TU, K.P. Stable Isotopes in Plant Ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 33, n. 1, p. 507-559, nov. 2002.

DE BOER, W.; KOWALCHUK, G.A. Nitrification in acid soils: micro-organisms and mechanisms. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 33, p. 853-866, 2001.

DE MATTOS, E.A.; BRAZ, M.I.G.; CAVALIN, P.O.; ROSADO, B.H.P.; GOMES, J.M.; MARTINS, L.S.T.; ARRUDA, R.C.O. Variação espacial e temporal em parâmetros fisiocológicos de plantas. In: ROCHA, C. F. D.; ESTEVES, F. A.; SCARANO, F. R.

(Eds.). **Pesquisas de longa duração na restinga de Jurubatiba. Ecologia, história natural e conservação.** São Carlos: Editora RiMa, 2004. p. 99-116.

DIJKSTRA, F.A.; GEIBE, C.; HOLMSTRÖM, S.; LUNDSTRÖM, U.S.; VAN BREEMEN, N. The effect of organic acids on base cation leaching from the forest floor under six North American tree species. **European Journal of Soil Science**, Oxford, v. 52, p. 205-214, 2001.

DIJKSTRA, F.A.; SMITS, M.M. Tree Species Effects on Calcium Cycling: The Role of Calcium Uptake in Deep Soils. **Ecosystems**, New York, v. 5, p. 385–398, 2002.

DUARTE, H.M.; GEßLER, A.; SCARANO, F.R.; FRANCO, A.C.; DE MATTOS, E.A.; NAHM, M.; RENNENBERG, H.; RODRIGUES, P.J.F.P.; ZALUAR, H.L.T.; LÜTTGE, U. Ecophysiology of six selected shrub species in different plant communities at the periphery of the Atlantic Forest of SE-Brazil. **Flora**, Jena, v. 200, p. 456-476, set. 2005.

EMBRAPA, Centro Nacional de Pesquisa de Solos. **Sistema brasileiro de classificação dos solos.** 2a Ed. Rio de Janeiro: EMBRAPA-SPI, 2009. 412 p.

EVANS, R.D. Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 6, n. 3, p. 121-6, mar. 2001.

FALSTER, D.S.; WESTOBY, M. Alternative height strategies among 45 dicot rain forest species from tropical Queensland, Australia. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 93, p. 521-535, 2005.

FALSTER, D.S.; WARTON, D.I.; WRIGHT, I.J. SMATR: **Standardised major axis tests and routines, version 2.0.** Sydney, 2011. Disponível em: <<http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR>>. Acesso em: 25 de outubro de 2011.

FILELLA, I.; PEÑUELAS, J. Partitioning of water and nitrogen in co-occurring Mediterranean woody shrub species of different evolutionary history. **Oecologia**, Berlin, v. 137, p. 51-61, 2003.

FORTUNEL, C.; GARNIER, E.; JOFFRE, R.; KAZAKOU, E.; QUESTED, H.; GRIGULIS, K.; LAVOREL, S.; ANSQUER, P.; CASTRO, H.; CRUZ, P.; DOLEZAL, J.; ERIKSSON, O.; FREITAS, H. GOLODETS, C.; JOUANY, C.; KIGEL, J.; KLEYER, M.; LEHSTEN, V.; LEPS, J.; MEIER, T.; PAKEMAN, R.; PAPADIMITRIOU, M.; PAPANASTASIS, V. P.; QUÉTIER, F.; ROBSON, M.; STERNBERG, M.; THEAU, J.-P.; THÉBAULT, A.; ZAROVALI, M. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. **Ecology**, Tempe, v. 90, n. 3, p. 598-611, mar. 2009.

FRANCO, A.C.; HAAG-KERWER, A.; HERZOG, B.; GRAMS, T.E.E.; BALL, E., DE MATTOS, E.A.; SCARANO, F.R.; BARRETO, S.; GARCIA, M.A.; MANTOVANI, A.; LÜTTGE, U. The effect of light levels on daily patterns of chlorophyll fluorescence and organic acid accumulation in the tropical CAM tree *Clusia hilariana*. **Trees**, Berlin, v. 10, p. 359–365, 1996.

FRANZLUEBBERS, A.J. Microbial activity in response to water-filled pore space of variably eroded southern Piedmont soils. **Applied Soil Ecology**, Amsterdam, v. 11, p. 91-101, 1999.

FREITAS, A.D.S.; SAMPAIO, E.V.S.B.; SANTOS, C.E.R.S.; Fernandes, A.R. Biological nitrogen fixation in tree legumes of the Brazilian semi-arid caatinga. **Journal of Arid Environments**, London, v. 74, p. 344-349, 2010.

GARCÍA-GARRIDO J.M.; OCAMPO J.A. Regulation of the plant defence response in arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 53, p. 1377-1386, 2002.

GARGANO, D.; VECCHIO, G.; BERNARDO, L. Plant-soil relationships in fragments of Mediterranean snow-beds: ecological and conservation implications. **Plant Ecology**, Chicago, v. 207, p. 175-189, 2010.

GARNIER, E.; LAURENT, G.; BELLMAN, A.; DEBAIN, S.; BERTHELIER, P.; DUCOUT, B.; ROUMET, C.; NAVAS, M.L. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. **New Phytologist**, Cambridge, v. 152, p. 69-83, 2001.

GIOVANNETTI, M.; MOSSE, B. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. **New Phytologist**, Cambridge, v. 84, p. 489-500, 1980.

GOMES, F. H. **Gênese e classificação de solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso-SP**. 2005. 108 p. Tese (Doutorado em Agronomia). Escola Superior de Agronomia "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2005.

GOMES, F.H.; VIDAL-TORRADO, P.; MACÍAS, F.; GHERARDI B.; PEREZ, X.L.O. Solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso (SP). I - caracterização e classificação. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Campinas, v. 31, p. 1563-1580, 2007.

GOMES, J.B.V.; RESENDE, M.; REZENDE, S.B.; MENDONÇA, E.S. Solos de tres áreas de restinga. 1. Morfologia, caracterização e classificação. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Rio de Janeiro, v. 33, n. 11, p. 1907-1919, 1998.

GRIME, J.P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 86, p. 902-910, 1998.

GRIME, J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **American Naturalist**, Chicago, v. 111, n. 982, p. 1169-1194, 1977.

GUEDES, D.; BARBOSA, L.M.; MARTINS, S.E. Composição florística e estrutura fitossociológica de dois fragmentos de floresta de restinga no Município de Bertioga, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 20, n. 2, p. 299-311, jun. 2006.

GÜSEWELL, S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. **New Phytologist**, Cambridge, v. 164, p. 243-266, 2004.

HANDLEY, L.L.; AUSTIN, A.T.; ROBINSON, D.; SCRIMGEOUR, C.M.; RAVEN, J.A.; HEATON, T.H.E.; SCHIMIDT, S.; STEWART, G.R. The ^{15}N natural abundance ($\delta^{15}\text{N}$) of ecosystem samples reflects measures of water availability. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 26, p. 185-199, 1999.

HE, X.; XU, M.; QIU, G. Y.; ZHOU, J. Use of ^{15}N stable isotope to quantify nitrogen transfer between mycorrhizal plants. **Journal of Plant Ecology**, Oxford, v. 2, n. 3, p. 107-118, 18 ago. 2009.

HEDIN, L.O.; ARMESTO, J.J.; JOHNSON, A.H. Patterns of Nutrient Loss from Unpolluted , Old-Growth Temperate Forests: Evaluation of Biogeochemical Theory. **Ecology**, Tempe, v. 76, n. 2, p. 493-509, 1995.

HENRIQUES, R.P.B.; ARAUJO, D.S.D.; HAY J.D. Descrição e classificação dos tipos de vegetação da restinga de Carapebus, Rio de Janeiro. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo v. 9, p. 173–189, 1986.

HERRERA, R.; JORDAN, C. F.; KLINGE, H.; MEDINA, E. Amazon ecosystems. Their structure and functioning with particular emphasis on nutrients. **Interciencia**, Caracas, v. 3, n. 4, p. 223-232, 1978.

HOBBIE, E.A.; JUMPPONEN, A.; TRAPPE, J. Foliar and fungal ^{15}N : ^{14}N ratios reflect development of micorrizae and nitrogen supply during primary succession: testing analytical models. **Oecologia**, Berlin, v. 146, p. 258-268, 2005.

HOBBIE, E.A; HÖGBERG, P. Nitrogen isotopes link mycorrhizal fungi and plants to nitrogen dynamics. **New Phytologist**, Cambridge, v. 196, n. 2, p. 367-82, out. 2012.

HODGE, A.; ROBINSON, D.; FITTER, A. Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen? **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 5, n. 7, p. 304-308, 2000.

HÖGBERG, P. ^{15}N natural abundance in soil-plant systems. **New Phytologist**, Cambridge, v. 137, p. 179-203, 1997.

HOOK, P.B.; BURKE, I.C. Biogeochemistry in a shortgrass landscape: control by topography, soil texture, and microclimate. **Ecology**, Tempe, v. 81, p. 2686-2703, 2000.

HOULTON, B.Z.; SIGMAN, D.M.; HEDIN, L.O. Isotopic evidence for large gaseous nitrogen losses from tropical rainforests. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 103, n. 23, p. 8745-8750, 2006.

ICMBIO, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. **Plano de manejo do Parque Nacional da restinga de Jurubatiba**. 670 p. 2007.

INMET, Instituto Nacional de Metereologia. **Informações mensais sobre temperatura média e precipitação acumulada**. Disponível em: <<http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=estacoes/estacoesAutomaticas>>.

JACKSON, M.L. **Análisis químico de suelos**. Englehood Cliffs: Prentice Hall, 1964. 662 p.

JENNY, H. Causes of the high nitrogen and organic matter content of certain tropical forest soils. **Soil Science**, New Brunswick, v. 69, n. 1, p. 63–69, 1950.

JENNY, H. **Factors of soil formation. A system of quantitative Pedology**. New York: Dover Publications, Inc., 1994. 191 p.

JOHNSON, C.M.; ULRICH, A. **Analytical methods**. Riverside: California Agricultural Experiment Station, 1959. Bulletin. 766 p.

JORDAN, C.F.; HERRERA, R. Tropical Rain Forests : are nutrients really critical ? **American Naturalist**, Chicago, v. 117, n. 2, p. 167-180, 1981.

KITAYAMA, K.; IWAMOTO, K. Patterns of natural ¹⁵N abundance in the leaf-to-soil continuum of tropical rain forests differing in N availability on Mount Kinabalu , Borneo. **Plant and Soil**, Den Haag, v. 229, p. 203-212, 2001.

KNOEPP, J.; SWANK, W. Using soil temperature and moisture to predict forest soil nitrogen mineralization. **Biology and Fertility of Soils**, Berlin, v. 36, n. 3, p. 177-182, 1 out. 2002.

KOBA, K.; HIROBE, M.; KOYAMA, L.; KOHZU, A.; TOKUCHI, N.; NADELHOFFER, K.J.; WADA, E.; TAKEDA, H. Natural ¹⁵N abundance of plants and soil N in a temperate coniferous forest. **Ecosystems**, New York, v. 6, n. 5, p. 457-469, 1 out. 2003.

KOLB, K.J.; EVANS, E. Implications of leaf nitrogen recycling on the nitrogen isotope composition of deciduous plant tissues. **New Phytologist**, Cambridge, v. 156, p. 57-64, 2002.

KREUZER, M.; VAASEN, A.; SCARANO, F.R.; HAMPP, R. Mycorrhiza of *Clusia* species: types, abundance, responses to environmental conditions. In: LÜTTGE, U. (Ed). **Clusia. A woody Neotropical genus of remarkable plasticity and diversity**. Berlin: Springer-Verlag, 2007. p. 235-241.

LAMBAIS, M.R.; MEHDY, M.C. Suppression of endochitinase, β -1,3-endoglucanase and chalcone isomerase expression in bean vesicular-arbuscular mycorrhizal roots under different soil phosphate conditions. **Molecular Plant–Microbe Interactions**, Saint Paul, v. 6, p. 75–83, 1993.

LAMBERS, H.; CHAPIN, F.S.; PONS, T.L. **Plant Physiological Ecology**. New York: Springer–Verlag, 2008. 540p.

LAMBERS, H.; BRUNDRETT, M.C.; RAVEN, J.A.; HOPPER, S.D. Plant mineral nutrition in ancient landscapes : high plant species diversity on infertile soils is linked to functional diversity for nutritional strategies. **Plant and Soil**, Den Haag, v. 334, p. 11-31, 2010.

LANGSRUD, O. ANOVA for unbalanced data: Use Type II instead of Type III sums of squares. **Statistics and Computing**, London, v. 13, p. 163-167, 2003.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. 2nd Ed. Amsterdam: Elsevier, 2000. 870 p.

LOTT, W.L.; NERY, J.P.; GALLO, J.R.; MEDCALF, J.C.L Leaf analysis technique in coffee research. **IBEC Research Institute Bulletin**, Barcelona, v. 2, n. 9, p. 21-24, 1956.

LIU, X.-R.; DONG, Y.-S.; REN, J.-Q.; LI, S.-G. Drivers of soil net nitrogen mineralization in the temperate grasslands in Inner Mongolia, China. **Nutrient Cycling in Agroecosystems**, Dordrecht, v. 87, p. 59-69, 2010.

LÜTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. 2nd Ed. Berlin: Springer-Verlag, 2008. 458 p.

LUIZÃO, R.C.C. **Soil biological studies in contrasting types of vegetation in Central Amazonian rain forests**. 1994. 204 p. Tese (Doutorado em Forest Ecology). University of Stirling, Scotland, 1994.

LUIZÃO, R.C.C.; LUIZÃO, F.J.; PAIVA, R.Q.; MONTEIRO, T.F.; SOUSA, L.S.; KRUIJT, B. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. **Global Biogeochemical Cycles**, Washington, v. 10, p. 592-600, 2004.

MAGNAGO, L.F.S.; MARTINS, S.V.; PEREIRA, O.J. Heterogeneidade florística das fitocenoses de restingas nos estados do Rio de Janeiro e Espírito Santo, Brasil. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 35, n. 2, p. 245-254, 2011.

MANTOVANI, A.; IGLESIAS, R.R. Factors limiting seed germination of terrestrial bromeliads in the sandy coastal plains (restinga) of Maricá, Rio de Janeiro, Brazil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 59, n. 1, p. 135-150, 2008.

MARDEGAN, S.F.; NARDOTO, G.B.; HIGUCHI, N.; MOREIRA, M.Z.; MARTINELLI, L.A. Nitrogen availability patterns in white-sand vegetations of Central Brazilian Amazon. **Trees**, Berlin, v. 23, n. 3, p. 479-488, 13 dez. 2009.

MARTINELLI, L.A.; PICCOLO, M.C.; TOWNSEND, A.R.; VITOUSEK, P.M.; CUEVAS, E.; MCDOWELL, W.; ROBERTSON, G.P.; SANTOS, O.C.; TRESEDER, K. Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: Tropical versus temperate forests. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 46, p. 45-65, 1999.

MARTINS, S.C. **Caracterização dos solos e serapilheira ao longo do gradiente altitudinal da Mata Atlântica, estado de São Paulo**. 2010. 155p. Tese (Doutorado em Ciências, Área de concentração: Química na Agricultura e no Meio Ambiente). Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2010.

MAXIMOV, N.A. **The Plant in Relation to Water. A Study of the Physiological Basis of Drought Resistance**. 451 p. London: Allen & Unwin Ltd., 1929.

MCCULLEY, R.L.; BURKE, I.C.; LAUENROTH, W.K. Conservation of nitrogen increases with precipitation across a major grassland gradient in the Central Great Plains of North America. **Oecologia**, Berlin, v. 159, n. 3, p. 571-81, mar. 2009.

- MCKEY, D. Legumes and nitrogen: The evolutionary ecology of a nitrogen-demanding lifestyle. In: **Advances in Legume Systematics 5: The Nitrogen Factor**. London: Kew Royal Botanical Gardens, 1994. p. 211-228.
- MEDINA, E.; CUEVAS, E. Eficiencia de utilización de nutrientes por las plantas leñosas: eco-fisiología de bosques de San Carlos de Río Negro. **Scientia Guianae**, Ciudad Guayana, v. 11, p. 51–70, 2000.
- MELILLO, J.M. .; ABER, J.D. .; MURATORE, J.F. Nitrogen and Lignin Control of Hardwood Leaf Litter Decomposition Dynamics. **Ecology**, Tempe, v. 63, n. 3, p. 621-626, 1982.
- MERTENS, D.R. Gravimetric determination of amylase-treated neutral detergent fiber in feeds with refluxing in beaker or crucibles: collaborative study. **Journal of AOAC International**, Arlington, v. 85, p. 1217-1240, 2002.
- MONTEIRO, R.; CÉSAR, O. Padrões espaciais em espécies arbóreas na planície litorânea de Picinguaba. Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba - SP. **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, Curitiba, v. 38, p. 533-540, 1995.
- MONTEZUMA, R.C.M.; ARAUJO, D.S D. **Estrutura da vegetação de uma restinga arbustiva inundável no Parque Nacional da restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro. Pesquisas, Botânica**. São Leopoldo: Instituto Anchietano de Pesquisas, 2007. v. 58, p. 157-176
- MURPHY, B.P.; BOWMAN, D.M.J.S. The carbon and nitrogen isotope composition of Australian grasses in relation to climate. **Functional Ecology**, Oxford, v. 23, n. 6, p. 1040-1049, dez. 2009.
- NARDOTO, G.B. **Abundância natural de ^{15}N na Amazônia e Cerrado – implicações para a ciclagem de nitrogênio**. 2005. 100 p. Tese (Doutorado em Ecologia de Agroecossistemas). Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2005.
- NARDOTO, G.B.; OMETTO, J.P.H.B.; EHLERINGER, J.R.; HIGUCHI, N.; BUSTAMANTE, M.M.C.; MARTINELLI, L.A. Understanding the Influences of Spatial Patterns on N Availability Within the Brazilian Amazon Forest. **Ecosystems**, New York, v. 11, p. 1234-1246, 2008.
- NARDOTO, G.B.; BUSTAMANTE, M.M.D.C. Effects of fire on soil nitrogen dynamics and microbial biomass in savannas of Central Brazil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 38, n. 8, p. 955-962, ago. 2003.
- NATIONAL GENETIC RESOURCES PROGRAM, USDA, ARS. **Germplasm Resources Information Network – (GRIN) [Online Database]**. National Germplasm Resources Laboratory, Beltsville, Maryland. Disponível em: <<http://www.ars-grin.gov/~sbmljw/cgi-bin/nodlit.pl?100042>>. Acesso em: 08 de novembro de 2012.
- NEILL, C.; PICCOLO, M.C.; CERRI, C.C. Net nitrogen mineralization and net nitrification rates in soils following deforestation for pasture across the Southwestern Brazilian Amazon Basin landscape. **Oecologia**, Berlin, v. 110, p. 243-252, 1997.

NIINEMETS, Ü. Global-scale climatic controls of leaf mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. **Ecology**, Tempe, v. 82, n. 2, p. 453-469, 2001.

NIINEMETS, Ü.; KULL, K. Leaf structure vs. nutrient relationships vary with soil conditions in temperate shrubs and trees. **Acta Oecologica**, Paris, v. 24, p. 209-219, 2003.

NOVAIS, R.F.; SMYTH, T.J.; BARROS, N.F. A natureza não tem palito de fósforo! Queima rápida ou mineralização lenta (nem sempre tão lenta) de resíduos florestais. **Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Ciência do Solo**, Campinas, v. 23, p. 22-29, 1998.

OMETO, J.C. Classificação Climática. In: _____. **Bioclimatologia Vegetal**. São Paulo: Ed. Agronômica Ceres, 1981. p.389-404.

OMETTO, J.P.H.B.; EHLERINGER, J.R.; DOMINGUES, T.F.; BERRY, J.A.; ISHIDA, F.Y.; MAZZI, E.; HIGUCHI, N.; FLANAGAN, L.B.; NARDOTO, G.B.; MARTINELLI, L.A. The stable carbon and nitrogen isotopic composition of vegetation in tropical forests of the Amazon Basin, Brazil. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 79, n. 1-2, p. 251-274, 21 abr. 2006.

ORCHARD, V.A.; COOK, F.J. Relationship between soil respiration and soil moisture. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 15, n. 4, p. 447-453, 1983.

OSUNKOYA, O.O.; DAUD, S.D.; WIMMER, F.L. Longevity, lignin content and construction cost of the assimilatory organs of *Nepenthes* species. **Annals of Botany**, London, v. 102, n. 5, p. 845-53, nov. 2008.

PARDO, L.H.; TEMPLER, P.H.; GOODLAE, C.L.; DUKE, S.; GROFFMAN, P.M.; ADAMS, M.B.; BOECKX, P.; BOGGS, J.; CAMPBELL, J.; COLMAN, B.; COMPTON, J.; EMMETT, B.; GUNDERSEN, P.; KJØNAAS, J.; LOVETT, G.; MACK, M.; MAGILL, A.; MBILA, M.; MITCHELL, M.J.; MCGEE, G.; MCNULTY, S.; NADELHOFFER, K.; OLLINGER, S.; ROSS, D.; RUETH, H.; RUSTAD, L.; SCHABERG, P.; SCHIFF, S.; SCHILEPPI, P.; SPOLESTRA, J.; WESSEL, W. Regional assessment of N saturation using foliar and root $\delta^{15}\text{N}$. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 80, p. 143-171, 2006.

PASTOR, J.; POST, W.M. Influence of Climate , Soil Moisture , and Succession on Forest Carbon and Nitrogen Cycles. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 2, n. 1, p. 3-27, 1986.

PAPENDICK, R.I.; CAMPBELL, G.S. Theory and measurement of water potential. In: PARR, J. F.; GARDNER, W. R.; ELLIOT, L. F. (Eds). **Water Potential Relations in Soil Microbiology**. Madison: Soil Science Society of America, 1981. p. 1-21.

PAVEI, M.A. **Decomposição de resíduos culturais e emissão de gases do efeito estufa em sistemas de manejo do solo em Ponta Grossa (PR)**. 2005. 114 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Agroecossistemas). Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2005.

PAVINATO, P.S.; ROSOLEM, C.A. Disponibilidade de nutrientes no solo - decomposição e liberação de compostos orgânicos de resíduos vegetais. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Campinas, v. 32, n. 3, p. 911-920. 2008.

PEREIRA, A.R.; ANGELOCCI, L.R.; SENTELHAS, P.C. Agrometeorologia: fundamentos e aplicações práticas. Guaíba: Agropecuária, 2002. 478 p.

PEREIRA, A.R. Simplificando o balanço hídrico de Thornthwaite-Mather. **Bragantia**, Campinas, v. 64, n. 2, p. 311-313, 2005.

PEREIRA, M.C.A.; CORDEIRO, S.Z.; ARAUJO, D.S.D. Estrutura do estrato herbáceo na formação aberta de *Clusia* do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 18, n. 3, p. 677-687, 2004.

PESM - NÚCLEO PICINGUABA, 2010. **Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar**. Disponível em: <<http://www.ubatubatrip.com.br/nucleo-picinguaba/>>. Acesso em: 05 de fevereiro de 2010.

PHILLIPS, J.M.; HAYMAN, D.S. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesiculararbuscular mycorrhizal fungi for rapid assesment of infection. **Transactions of the British Mycology Society**, v. 55, p.158-161, 1970.

PICCOLO, M.C.; NEILL, C.; CERRI, C.C. Net nitrogen mineralization and net nitrification along a tropical forest-to-pasture chronosequence. **Plant and Soil**, Amsterdam, v. 162, p. 61-70, 1994.

PIMENTEL, M.C.P.; BARROS, M.J.; CIRNE, P.; DE MATTOS, E.A.; OLIVEIRA, R.C.; PEREIRA, M.C.A.; SCARANO, F.R.; ZALUAR, H.L.T.; ARAÚJO, D.S.D. Spatial variation in the structure and floristic composition of “restinga” vegetation in Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 30, n. 3, p. 543-551, set. 2007.

PIRES, L.A.; DE BRITZ, R.M.; MARTEL, G.; PAGANO, S.N. Produção, acúmulo e decomposição da serapilheira em uma restinga da Ilha do Mel, Paranaguá, PR, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 20, n. 1, p. 173-184, 2006.

POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; POORTER, L.; WRIGHT, I.J.; VILLAR, R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, Cambridge, v. 182, p. 565-588, 2009.

POSADA, J.M.; SCHUUR, E.A.G. Relationships among precipitation regime, nutrient availability, and carbon turnover in tropical rain forests. **Oecologia**, Berlin, v. 165, n. 3, p. 783-95, mar. 2011.

PURVAJA, R.; RAMESH, R.; RAY, A.K.; RIXEN, T. Nitrogen cycling: a review of processes, transformations and fluxes in coastal ecosystems. **Current Science**, Bangalore, v. 94, n. 11, p. 1419-1439, 2008.

RASBAND, W.S. **ImageJ**. National Institutes of Health, Bethesda, 2010. Disponível em: <<http://rsbweb.nih.gov/ij/index.html>>. Acesso em: 07 de outubro de 2010.

REICH, P.B.; ELLSWORTH, D.S.; WALTERS, M.B.; VOSE, J.M.; GRESHAM, C.; VOLIN, J.C.; BOWMAN, W.D. Generality of leaf trait relationships : a test across six biomes. **Ecology**, Tempe, v. 80, n. 6, p. 1955-1969, 1999.

REICH, P.B.; OLEKSYN, J.; WRIGHT, I.J.; NIKLAS, K.J.; HEDIN, L.; ELSER, J.J. Evidence of a general 2/3-power law of scaling leaf nitrogen to phosphorus among major plant groups and biomes. **Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biological Sciences**, Edinburgh, v. 277, p. 877-883, 2010.

REICH, P.B.; ELLSWORTH, D.S.; WALTERS, M.B. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. **Functional Ecology**, Oxford, v. 12, n. 6, p. 948-958, dez. 1998.

REICH, P.B.; OLEKSYN, J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 101, n. 30, p. 11001-11006, 2004.

REICH, P.B.; OLEKSYN, J.; WRIGHT, I.J. Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. **Oecologia**, Berlin, v. 160, p. 207-212, 2009.

REICH, P.B.; WALTERS, M.B.; ELLSWORTH, D.S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States**, Washington, v. 94, p. 13730-13734, 1997.

REICH, P.B.; WRIGHT, I.J.; LUSK, C.H. Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: a global GLOPNET analysis. **Ecological applications**, Tempe, v. 17, n. 7, p. 1982-8, out. 2007.

ROGGY, J.C.; PRÉVOST, M.F.; GOUBIERE, F.; CASABIANCA, H.; GARBAYE, J.; DOMENACJ, A.M. Leaf natural ^{15}N abundance and total N concentration as potential indicators of plant N nutrition in legumes and pioneer species in a rain forest of French Guiana. **Oecologia**, Berlin, v. 120, p. 171-182, 1999a.

ROGGY, J. C.; PRÉVOST, M. F.; GARBAYE, DOMENACH, A.M. Nitrogen cycling in the tropical rain forest of French Guiana: comparison of two sites with contrasting soil types using $\delta^{15}\text{N}$. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 15, n. 1, p. 1-22, 1999b.

ROBERTSON, J.B.; VAN SOEST, P.J. The detergent system of analysis. In: JAMES, W.P.T.; THEANDER, O. (Eds). **The analysis of dietary fibre in food**. New York: Marcel Dekker, 1981. p. 123-158.

ROLIM, G.S.; SENTELHAS, P.C.; BARBIERI, V. Planilhas no ambiente EXCEL para os cálculos de balanços hídricos: normal, seqüencial, de cultura e de produtividade real e potencial. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Santa Maria, v.6, p.133-137, 1998.

ROSADO, B.H.P.; DE MATTOS, E. A. Variação temporal de características morfológicas de folhas em dez espécies do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 21, n. 3, p. 741-752, set. 2007.

ROSADO, B.H.P.; DE MATTOS, E.A. Interspecific variation of functional traits in a CAM-tree dominated sandy coastal plain. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta , v. 21, p. 43-54, 2010.

RUZICKA, J.; HANSEN, E.H. **Flow injection analysis**. New York: Wiley Interscience, 1981. 395p.

SANTIAGO, L.S.; MULKEY, S.S. Leaf productivity along a precipitation gradient in lowland Panama: patterns from leaf to ecosystem. **Trees**, Berlin, v. 19, n. 3, p. 349-356, 9 dez. 2004.

SANTIAGO, L.S.; SCHUUR, E.A.G.; SILVERA, K. Nutrient cycling and plant – soil feedbacks along a precipitation gradient in lowland Panama. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 21, p. 461-470, 2005.

SAS INSTITUTE INC. **SAS, version 9.0**. Cary, 2002. Disponível em: <<http://www.sas.com>>. Acesso em: 07 de agosto de 2011.

SCARANO, F.R.; DUARTE, H.M.; RIBEIRO, K.T.; RODRIGUES, P.J.F.P.; BARCELLOS, E.M.B. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographic distribution to ecophysiological parameters. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 136, p. 345-364, 2001.

SCARANO, F.R. Structure, Function and Floristic Relationships of Plant Communities in Stressful Habitats Marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. **Annals of Botany**, London, v. 90, n. 4, p. 517-524, 4 set. 2002.

SCARANO, F.R.; DUARTE, H.M.; FRANCO, A.C.; GEßLER, A.; DE MATTOS, E.A.; RENNENBERG, H.; LÜTTGE, U. Physiological synecology of tree species in relation to geographic distribution and ecophysiological parameters at the Atlantic forest periphery in Brazil: an overview. **Trees**, Berlin, v. 19, n. 5, p. 493-496, 31 mar. 2004.

SCARANO, F.R.; BARROS, C.F.; LOH, R.K.T.; DE MATTOS, E.A.; WENDT, T. Plant morpho-physiological variation under distinct environmental extremes in restinga vegetation. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 60, n. 1, p. 221-235, 2009.

SCHIMMEL, D.S.; PARTON, W.J. Microclimatic controls of nitrogen mineralization and nitrification in shortgrass steppe soils. **Plant and Soil**, Den Haag, v. 93, p. 347-357, 1986.

SCHULZE, E.-D.; BECK, E.; MÜLLER-HOHENSTEIN, K. **Plant Ecology**. Berlin: Springer, 2002. 692 p.

SCHUUR, E.A.G. The Effect of Water on Decomposition Dynamics in Mesic to Wet Hawaiian Montane Forests. **Ecosystems**, New York, v. 4, p. 259-273, 2001.

SCHUUR, E.A.G. Productivity and global climate revisited : the sensitivity of tropical forest growth to precipitation. **Ecology**, Tempe, v. 84, n. 5, p. 1165-1170, 2003.

SCHUUR, E.A.G.; MATSON, P.A. Net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest. **Oecologia**, Berlin, v. 128, p. 431–442, 2001.

SILVA, E.M.R. **Levantamento da população de fungos micorrízicos arbusculares no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba**. EMBRAPA-CNPAB. 3 p. 1999.

SINGH, J.A.Y.S.; KASHYAP, A.K. Variations in soil N-mineralization and nitrification in seasonally dry tropical forest and savanna ecosystems in Vindhyan region, India. **Tropical Ecology**, Cambridge, v. 48, n. 1, p. 27-35, 2007.

SKOPP, J.; JAWSON, M.D.; DORAN, J.W. Steady-state aerobic microbial activity as a function of soil water content. **Journal/ Soil Science Society of America**, Madison, v. 54, p. 1619-1625, 1990.

SMITH, S.E.; READ, D. **Mycorrhizal Symbiosis**. 3rd Ed. London: Elsevier, 2008. 787 p.

SOLÓRZANO, L. Determination of ammonia in natural water by the phenol-hypochlorite method. **Limnology and Oceanography**, Grafton, v. 14, p. 799-801, 1969.

SOMMERS, L.E.; GILMOUR, C.M.; WILDUNG, R.E.; BECK, S M. The effect of water potential on decomposition processes in soils. In: PARR, J.F.; GARDNER, W.R.; ELLIOT, L.F. (Eds). **Water Potential Relations in Soil Microbiology**. Madison: Soil Science Society of America, 1981. p. 1-21.

SOUSA-NETO, E. R. **Perdas de nitrogênio pela emissão de óxido nitroso (N₂O) e sua relação com a decomposição da serapilheira e biomassa de raízes na floresta de Mata Atlântica**. 2008. 82 p. Dissertação (Mestre em Ciências, área de concentração: Química na Agricultura e no Ambiente). Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2008.

STATSOFT, INC. **STATISTICA (Data Analysis Software System), version 10**. Tulsa, 2011. Disponível em: <<http://www.statsoft.com>>. Acesso em: 27 de julho de 2011.

TALORA, D.C.; MORELLATO, P.C. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 3, n. 1966, p. 13-26, 2000.

TESSLER, M.G.; CAZZOLI Y GOYA, S. Processos Costeiros Condicionantes do Litoral Brasileiro. **Revista do Departamento de Geografia, Universidade de São Paulo**, São Paulo, v. 17, p. 11-23, 2005.

THORNTHWAITE, C.W. An Approach toward a Rational Classification of Climate. **Geographical Review**, New York, v. 38, n. 1, p. 55-94, 1948.

THORNTHWAITE, C.W.; MATHER, J.R. **The water balance**. Centerton, NJ: Drexel Institute of Technology - Laboratory of Climatology, 1955. Publications in Climatology, vol. VIII, n.1. 104p.

TIESSEN, H.; CHACON, P.; CUEVAS, E. Phosphorus and nitrogen status in soils and vegetation along a toposequence of dystrophic rain-forests on the upper Rio Negro. **Oecologia**, Berlin, v. 99, p. 145-150, 1994.

TOWNSEND, A.R.; CLEVELAND, C.C.; ASNER, G.P.; BUSTAMANTE, M.M.C. Controls over Foliar N:P Ratios in Tropical Rain Forests. **Ecology**, Tempe, v. 88, n. 1, p. 107-118, 2007.

VITOUSEK, P. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. **American Naturalist**, Chicago, v. 119, n. 4, p. 553-572, 1982.

VITOUSEK, P.M.; ABER, J.D.; HOWARTH, R.W.; LIKENS, G.E.; PAMELA, A.; SCHINDLER, D.W.; SCHLESINGER, W.H.; TILMAN, D.G. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. **Ecological applications**, Washington, v. 7, n. 3, p. 737-750, 1997.

VITOUSEK, P.M.; PORDER, S.; HOULTON, B.Z.; CHADWICK, O.A. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. **Ecological applications**, Washington, v. 20, n. 1, p. 5-15, jan. 2010.

VITOUSEK, P.M.; MATSON, P.A. Nitrogen transformations in a range of tropical forest soils. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 20, n. 3, p. 361-367, 1988.

VITOUSEK, P.M.; SANDFORD, R.L. Nutrient cycling in moist tropical forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 17, p. 137-167, 1986.

WARTON, D.I.; WRIGHT I.J.; FALSTER, D.S.; WESTOBY, M. Bivariate line-fitting methods for allometry. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, Cambridge, v. 81, n. 2, p. 259-91, mai. 2006.

WESTOBY, M.; FALSTER, D.S.; MOLES, A.T.; VESK, P.A.; WRIGHT, I.J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 33, n. 1, p. 125-159, nov. 2002.

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, JEREMY J.; NAVAS, M.-L.; NIINEMETS, Ü.; 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. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, London, v. 428, n. 6985, p. 821-827, 22 abr. 2004.

WRIGHT, I.J.; REICH, P.B.; CORNELISSEN, J.H.C.; FALSTER, D.S.; GARNIER, E.; HIKOSAKA, K.; LAMONT, B.B.; LEE, W.; OLEKSYN, J.; OSADA, N.; POORTER, H.; VILLAR, R.; WARTON, D.I.; WESTOBY, M. Assessing the generality of global leaf trait relationships. **New Phytologist**, Cambridge, v. 166, n. 2, p. 485-96, mai. 2005.

WRIGHT, I.J.; CANNON, K. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. **Functional Ecology**, Oxford, v. 15, n. 3, p. 351-359, jun. 2001.

WRIGHT, I.J.; REICH, P.B.; WESTOBY, M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. **Functional Ecology**, Oxford, v. 15, n. 4, p. 423-434, ago. 2001.

WRIGHT, I.J.; WESTOBY, M. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. **New Phytologist**, Cambridge, v. 155, n. 3, p. 403-416, set. 2002.

WRIGHT, I.J.; WESTOBY, M.; REICH, P.B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. **Journal of Ecology**, Oxford, 90, p. 534-543, 2002.

WRIGHT, I.J.; WESTOBY, M. The economics of leaves. **Australian Science**, Victoria, n. August, p. 34-37, 2004.

ZHANG, X.; WANG, Q.; LI, L.; HAN, X. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. **Journal of Plant Ecology**, Oxford, v. 1, n. 2, p. 85-93, 13 mar. 2008.

3 VARIAÇÃO NAS RELAÇÕES ENTRE ATRIBUTOS FOLIARES EM PARES CONGENÉRICOS DE FISIONOMIAS DE RESTINGA DA REGIÃO SUDESTE DO BRASIL

Resumo

As restingas, mesmo apresentando uma grande variedade de fatores ambientais que podem ocasionar stress em plantas, possuem consideráveis níveis de diversidade. Para o sucesso das espécies nestas condições, é necessária uma série de alterações morfo-anatômicas e fisiológicas que garantam seu desenvolvimento, manutenção e reprodução. Foi objetivo do presente capítulo comparar três fisionomias de restinga que se desenvolvem em condições edafoclimáticas distintas, quanto a atributos foliares relacionados ao uso do nitrogênio e da água – concentrações de nitrogênio e fósforo, razões C/N e N/P, massa foliar por unidade de área (MFA) e composições isotópicas do carbono e nitrogênio ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente). Buscou-se verificar quais atributos melhor explicam o grau de diferenciação das espécies ao longo do gradiente ambiental estudado, bem como se a relação entre estes atributos é capaz de descrever as respostas das plantas à variação ambiental. As comparações foram realizadas entre gêneros que ocorrem em, ao menos, duas das localidades estudadas, bem como entre pares congêneros das restingas seca e úmida. Para garantir a independência filogenética dos dados, foram realizados testes-t pareados e análises de contrastes filogeneticamente independentes. As maiores diferenças entre atributos foram observadas entre os gêneros das restingas seca e úmida, sendo que a última apresentou maiores concentrações de nitrogênio e fósforo, bem como menor razão C/N. Os gêneros desta restinga ainda apresentaram menores MFA e $\delta^{13}\text{C}$, bem como maior $\delta^{15}\text{N}$ que aqueles das restingas seca e intermediária. Ao relacionar os atributos foliares dos pares congêneros das restingas seca e úmida, verificou-se que a concentração de nitrogênio encontra-se diretamente relacionada à concentração de fósforo e ao $\delta^{15}\text{N}$, enquanto que a concentração de fósforo se mostrou diretamente relacionada ao $\delta^{15}\text{N}$ e inversamente relacionada à razão C/N. A MFA está diretamente relacionada à razão C/N e ao $\delta^{13}\text{C}$, estando inversamente relacionada às concentrações de nitrogênio e fósforo, bem como ao $\delta^{15}\text{N}$. Tais relações mantiveram-se significativas ao realizar as análises utilizando-se os contrastes filogeneticamente independentes (CFIs). Esses resultados reforçam a distinção da restinga úmida das demais quanto à economia foliar, enfatizando a importância das condições ambientais no ajuste dos atributos analisados, independente do grau de parentesco filogenético das espécies.

Palavras chave: Atributos foliares; Composição Isotópica; Contrastes filogeneticamente independentes; Ecologia comparativa; Gêneros compartilhados; Nutrientes

Abstract

The *restingas*, even showing a wide range of environmental factors that may cause stresses in plants, have a substantial diversity of species. For species success under such conditions, a series of morpho-anatomical and physiological adjustments are needed to ensure their development, maintenance and reproduction. It was aim of this chapter to compare three *restinga* physiognomies that grow under different soil and climatic conditions, taking into account leaf traits related to nitrogen and water use – nitrogen and phosphorus concentration, C/N and N/P ratios, leaf mass per area (LMA) and carbon and nitrogen isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively). It was assessed which traits best explain the degree of species differentiation along the environmental gradient studied, as well as whether the relationship between such traits is able to describe plant responses to environmental variation. Comparisons were made within genera that occurred in at least two of the studied sites, as well as between congeneric pairs from dry and wet *restingas*. In order to ensure data phylogenetic independence, paired t-tests were performed, and also analysis of phylogenetically independent contrasts (PICs). The greatest trait differences were observed between the genera from dry and wet *restingas*, with the latter having higher nitrogen and phosphorus concentrations, as well as lower C/N ratio. The genera from this *restinga* also had lower LMA and $\delta^{13}\text{C}$, as well as higher $\delta^{15}\text{N}$ than those from dry and intermediate *restingas*. When relating leaf traits of the congeneric pairs from dry and wet *restingas*, it was observed that nitrogen phosphorus concentration is direct related to phosphorus concentration and $\delta^{15}\text{N}$, whilst phosphorus concentration showed to be directly related to $\delta^{15}\text{N}$ and inversely related to C/N ratio. LMA was directly related to C/N ratio and $\delta^{13}\text{C}$, being inversely related to nitrogen and phosphorus concentrations, as well as to $\delta^{15}\text{N}$. Such relationships remained significant when performing the analysis using PICs. These results reinforce the distinction regarding leaf economy between wet *restinga* and the others, emphasizing the importance of environmental conditions on the adjustment of the analyzed leaf traits, apart from of the degree of species phylogenetic relatedness.

Keywords: Leaf traits; Isotopic composition; Phylogenetically independent contrasts; Comparative ecology; Shared genera; Nutrients

3.1 Introdução

As plantas exibem grande diversidade ecofisiológica e funcional, a qual reflete em variações nas suas taxas de crescimento e produtividade, bem como na dinâmica e no funcionamento dos ecossistemas (ACKERLY et al., 2000). Esta diversidade é atribuída a diferenças intra- e interespecíficas dos atributos funcionais (HULSHOF; SWENSON, 2010), isto é, qualquer característica do organismo que

afete seu estabelecimento, manutenção e desempenho, via efeitos no seu crescimento, reprodução e sobrevivência (REICH et al., 2003; VIOLLE et al., 2007).

Nesse cenário, alterações nesses atributos são resultado não apenas da influência de fatores relacionados à história de vida e às demandas de recursos dos indivíduos (LAVOREL et al., 2007; REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997), mas também das variações locais e temporais nas condições bióticas e, principalmente, abióticas do ambiente em que vivem (ACKERLY; REICH, 1999; CHAPIN; AUTUMN; PUGNAIRE, 1993; REICH et al., 2003; VALLADARES; GIANOLI; GOMEZ, 2007; WESTOBY et al., 2002).

Muitos estudos têm apontado a covariação e a ação em conjunto de determinados atributos foliares em resposta a alterações nas condições ambientais e na disponibilidade de recursos (ACKERLY; REICH, 1999; POORTER et al., 2009), indicando uma convergência adaptativa de estratégias das plantas em relação à aquisição e uso dos recursos – tais como carbono, água e nutrientes – frente a essas condições (ACKERLY et al., 2000; CHAPIN; AUTUMN; PUGNAIRE, 1993; GRIME, 2002; REICH et al., 1999; WESTOBY et al., 2002; WRIGHT; WESTOBY; REICH, 2002; WRIGHT et al., 2004).

É amplamente reconhecido, para uma série de biomas e grupos taxonômicos distintos, que plantas que vivem sob condição de limitação nutricional e/ou hídrica apresentam estratégias que implicam um retorno mais lento do recurso assimilado (REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997; REICH et al., 2003; WRIGHT; WESTOBY; REICH, 2002). Para tanto, estas plantas tipicamente apresentam folhas mais longevas e com mais massa seca por área (MFA), apresentando, ao mesmo tempo, menores concentrações de nutrientes foliares (tais como o nitrogênio e o fósforo) e taxas de fotossíntese e respiração (POORTER et al., 2009; REICH et al., 2003; WRIGHT; REICH; WESTOBY, 2001; WRIGHT; WESTOBY, 2004). Por outro lado, aquelas que se desenvolvem em condições mais favoráveis apresentam menores longevidade e investimento em matéria seca, mas maiores taxas de fotossíntese e de respiração (REICH et al., 2003; WESTOBY; WRIGHT, 2006; WRIGHT et al., 2005, 2007).

Essas diferenças nos atributos funcionais acabam por afetar a eficiência do uso de água – ganho de carbono por unidade de água perdida durante a fotossíntese (CHAPIN, VITOUSEK, MATSON, 2011) – e de nutrientes (AERTS; CHAPIN, 2000). Nesse contexto, as composições isotópicas foliares de carbono e

de nitrogênio ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente) podem ser ferramentas complementares eficazes na caracterização de diferentes estratégias de aquisição de recursos pelas plantas (DOMÍNGUEZ et al., 2012a).

O $\delta^{13}\text{C}$ integra os processos biofísicos relacionados às limitações difusionais durante o processo fotossintético ao longo da vida da folha (BROOKS et al., 2007; ESCUDERO; MEDIAVILLA; HEILMEIER, 2008). Isso se deve ao fato de que há uma forte correlação entre a discriminação isotópica e a razão existente entre a assimilação de carbono e a transpiração (eficiência do uso da água, EUA) (FARQUHAR; EHRLINGER; HUBICK, 1989; FARQUHAR; O'LEARY; BERRY, 1982; SCARANO et al., 2009), a qual é afetada por variações no metabolismo (LLOYD et al., 2009) e nas condições ambientais (HEATON, 1999; ROBINSON et al., 2000; SCHULZE; BECK; MÜLLER-HOHENSTEIN, 2002) – incluindo a disponibilidade de água (CERNUSAK et al., 2007; HUBICK; FARQUHAR, 1989; MCNULTY; SWANK, 1995; ZHANG; MARSHALL, 1994) e de nutrientes (FYLLAS et al., 2009; LIVINGSTON et al., 1999; TOFT; ANDERSON; NOWAK, 1989).

Apesar de sua interpretação mais intrincada (HÖGBERG, 1997), o $\delta^{15}\text{N}$ foliar integra os diversos fatores inerentes à aquisição do nitrogênio pelas plantas (DAWSON, 2002; ROBINSON, 2001), tais como o tipo de fonte e a profundidade em que foi assimilada (ASADA; WARNER; ARAVENA, 2002; LEDGARD; FRENEY; SIMPSON, 1984), a associação com fungos micorrízicos e outros organismos simbióticos (HE et al., 2009; HOBIE; HÖGBERG, 2012; HÖGBERG, 1997; NARDOTO et al., 2008; ROGGY; PRÉVOST; et al., 1999b) e, ainda, os processos relacionados à assimilação, transporte, reabsorção e retranslocação do nitrogênio que ocorrem no interior das plantas (BUSTAMANTE et al., 2004; EVANS, 2001).

Desta forma, tendo em vista que tais atributos encontram-se interconectados e atuam em conjunto modelando o desempenho ecofisiológico das espécies (POORTER et al., 2009), muitos estudos têm buscado quantificar as relações entre atributos foliares funcionais – tais como aqueles relacionados à longevidade foliar, às taxas fotossintéticas e de crescimento, às concentrações foliares de nutrientes e ao investimento em matéria seca – não apenas entre si (REICH et al., 2003; WESTOBY et al., 2002; WRIGHT et al., 2004; WRIGHT et al., 2005), ou ao longo de gradientes e de alterações nas condições ambientais (DÍAZ; CABIDO; CASANOVES, 1998; DÍAZ et al., 1999, 2007; WRIGHT; WESTOBY; REICH, 2002; WRIGHT; WESTOBY, 2002), mas também em processos-chave do funcionamento

dos ecossistemas, incluindo a decomposição da serapilheira entre outros (CORNWELL et al., 2008; SANTIAGO; WRIGHT, 2007).

Igualmente, nas últimas décadas, observa-se o crescente número de estudos que avaliam as diferenças interespecíficas dessas relações (GROTKOPP; REJMÁNEK, 2007; HAO et al., 2008; HOFFMANN; FRANCO, 2003; HOFFMANN et al., 2005; ROSSATTO; HOFFMANN; FRANCO, 2009; VIANI et al., 2011), uma vez que estas podem revelar os padrões de divergência evolutiva, podendo fornecer evidências para o significado adaptativo dos diferentes atributos sob condições ambientais contrastantes (ACKERLY, 1999).

Muitos autores, contudo, ao tratar as espécies utilizadas como dados independentes, não levam em consideração que estas podem compartilhar um ancestral em comum entre si (ABOUHEIF, 1999; FELSENSTEIN, 1985; WEBB et al., 2002). Com isso, há a probabilidade de que as combinações entre os atributos persistam dentro de cada linhagem descendente, independentemente das características do ambiente onde vivem (DINIZ-FILHO, 2000; FRECKLETON, 2000; MARK; PAGEL, 1991). Por conseguinte, as similaridades entre espécies quanto às combinações de atributos funcionais podem ou ser em função de estas serem filogeneticamente relacionadas, criando um grau de dependência filogenética, ou por estarem sujeitas a pressões seletivas equivalentes (ACKERLY; REICH, 1999; FELSENSTEIN, 1985; PAGEL, 1992; WESTOBY et al., 1998), podendo confundir a determinação do significado funcional dos atributos (ACKERLY, 2000).

Na tentativa de contornar esse problema de não-independência, Felsenstein (1985) propôs o uso do método dos contrastes filogeneticamente independentes (aqui denominados CFIs), o qual se baseia não nas diferenças dos atributos em si, mas sim, nas diferenças (contrastos) nos atributos entre os pares adjacentes dos nós ou *táxons* terminais em uma árvore filogenética (ACKERLY, 1999; FELSENSTEIN, 1985; PAGEL, 1992). Como não há dois contrastes compartilhando os mesmos ramos de uma árvore, eles se tornam amostras estatisticamente independentes de alterações evolutivas dentro de uma linhagem (RICKLEFS; STARCK, 1996). Assim, o uso dos CFIs mostra-se uma ferramenta poderosa à avaliação da correlação entre atributos em um contexto filogenético, muitas vezes tornando mais robustos padrões observados em outras abordagens (ACKERLY; REICH, 1999; ACKERLY, 2000; REICH et al., 1999).

As formações vegetais de restinga são um complexo vegetacional que ocorre sobre depósitos arenosos do período Quaternário ao longo da costa brasileira (RIZZINI, 1997; TESSLER; CAZZOLI Y GOYA, 2005), sendo caracterizadas por uma relativa complexidade estrutural e por níveis de diversidade que, em alguns casos, podem se equiparar àqueles observados em florestas tropicais (PIMENTEL et al., 2007; SCARANO et al., 2009).

As restingas são constituídas, em sua grande maioria, por espécies comuns à Floresta Tropical Atlântica (SCARANO et al., 2001; VELOSO; RANGEL-FILHO; LIMA, 1981; ARAUJO, 2000). O sucesso no estabelecimento e na manutenção destas plantas atribui-se a uma série de alterações morfo-anatômicas e fisiológicas (BRAZ; DE MATTOS, 2010; DE MATTOS et al., 2004; PEREIRA; BARROS; SCARANO, 2009; RÔÇAS; SCARANO; BARROS, 2001; ROSADO; DE MATTOS, 2010; SCARANO et al., 2009), reflexo das condições ambientais extremas a que estão normalmente submetidas (ARAUJO et al., 1998; PIMENTEL et al., 2007). Dentre os vários fatores ambientais que atuam em conjunto a limitar o desenvolvimento nas formações de restinga (CRAWFORD, 2008; DE MATTOS et al., 2004), a natureza dos solos extremamente arenosos onde se desenvolvem reflete na baixa capacidade de retenção de água e nutrientes (GOMES, 2005; ROSADO; DE MATTOS, 2010), tornando-os pouco disponíveis às plantas (ARAUJO; LACERDA, 1987; SCARANO et al., 2001, 2004)

Como a determinação de diferenças entre grupos de plantas em relação ao modo com que elas adquirem, processam e investem seus recursos pode ter amplos efeitos não apenas na composição de espécies, mas também no funcionamento dos ecossistemas (CHAPIN et al. 2000; DIAZ; CABIDO, 1997; DÍAZ et al., 2004), foi objetivo deste capítulo comparar três fisionomias de restinga quanto a atributos foliares relacionados ao uso do nitrogênio e da água, buscando verificar quais atributos melhor explicam as diferenças observadas, bem como de relação entre estes atributos. Para tanto, foi utilizada uma abordagem que leva em consideração o grau de parentesco filogenético entre as espécies, utilizando-se gêneros compartilhados pelas restingas e contrastes filogeneticamente independentes (FELSENSTEIN, 1985), na tentativa de reforçar as diferenças observadas e verificar se as relações entre os atributos são mantidas independentemente da filogenia.

É esperado que o aumento na disponibilidade de água e nutrientes permita o uso destes recursos de modo menos eficiente. Desta forma, espera-se que o

aumento das entradas de nutrientes torne estes mais disponíveis às plantas, levando a maiores concentrações de nutrientes foliares e $\delta^{15}\text{N}$ foliares, bem como menores razões elementares (C/N e N/P) e massa foliar por unidade de área (MFA) – e que uma maior disponibilidade hídrica permita maiores perdas de água por unidade de carbono fixada na fotossíntese, refletindo em menores valores de $\delta^{13}\text{C}$ foliar.

3.2 Desenvolvimento

3.2.1 Materiais e métodos

Descrição sucinta das áreas de estudo

Foram comparadas três formações de restinga localizadas na região Sudeste do Brasil. Como previamente descrito no capítulo anterior e sucintamente apresentado na Tabela 3.1 abaixo. Estas formações vegetais diferem entre si não apenas quanto à fisionomia e estrutura, mas também em relação às condições climáticas e edáficas em que se desenvolvem.

Tabela 3.1 – Descrição sucinta das três áreas estudadas. Os valores relacionados à caracterização físico-química dos solos referem-se às médias, seguidas pelo erro-padrão (entre parênteses)

Parâmetro	Restinga Seca [§]	Restinga Intermediária [§]	Restinga Úmida [§]
Localização	APA de <i>Massambaba</i> (Arraial do Cabo, RJ)	PARNA da restinga de <i>Jurubatiba</i> (Macaé, RJ)	PESM, núcleo <i>Picinguaba</i> (Ubatuba, SP)
Latitude; Longitude	22° 30' - 23 ° S; 41° 52' - 42 ° 42' W	22° 08' 53'' – 22° 09' S; 41° 17' 58'' – 41° 22' W	23° 22' S; 44° 46' – 44° 51' W
Precipitação média anual (mm)	800	1.164	2.600
Temperatura média anual (°C)	21	22	21
Fisionomia estudada	Formação arbustiva aberta não-inundável	Formação arbustiva aberta com dominância de <i>Clusia hilariana</i>	Floresta de restinga
Tipo de solo	Neossolos quartzarênicos	Neossolos quartzarênicos	Espodossolos hidromórficos distróficos
Textura	Arenoso	Arenoso	Arenoso
C total (g kg ⁻¹)	12,10 (3,49)	44,70 (25,35)	31,60 (3,43)
Lençol freático	Superficial (0,90 – 1,2 m)	Profundo (2,0 – 3,0 m)	Superficial (alagável)
N total (g kg ⁻¹)	4,83 (0,15)	11,23 (0,58)	17,70 (0,16)
P Total (mg dm ⁻³)	4,80 (1,06)	3,40 (0,40)	13,50 (1,38)
CTC (mmolc dm ⁻³)	60,04 (15,01)	97,34 (66,34)	188,10 (43,22)
V (%)	49,80 (11,2)	31,80 (18,08)	3,66 (0,42)

[§] Modo como as restingas serão tratadas ao longo de todo o capítulo;

* Informações mais detalhadas sobre as três localidades encontram-se presentes no Capítulo 1 da tese.

Seleção das espécies

Para as comparações entre as restingas, foram selecionadas as espécies que apresentaram gêneros que ocorressem em, ao menos, duas das localidades estudadas, totalizando-se 24 espécies, distribuídas em 16 gêneros e 14 famílias (Apêndice A; Figura 3.1).

Figura 3.1 – Relações filogenéticas das espécies pertencentes às restingas seca (sem marcação à direita); intermediária (*) e úmida (**). Árvore obtida por meio do programa PhyloMatic versão 2.0 (WEBB; DONOGHUE, 2005)

Deste total, apenas as espécies *T. guianensis* e *G. opposita* são compartilhadas pelas três restingas, enquanto que as restingas seca e intermediária compartilham 13 espécies. Por esse motivo, além de apresentarem condições edafoclimáticas similares, os gêneros em comum às restingas seca e intermediária não foram utilizados na realização das análises com CFIs. Foram selecionados, para o CFIs, apenas os pares de gêneros comuns, mas com espécies exclusivas a cada localidade (pares congenéricos), das restingas seca e úmida – *Andira*; *Byrsonima*; *Eugenia*; *Inga*; *Maytenus*; *Myrsine* – as quais se encontram em extremos opostos do gradiente ambiental estudado.

Amostragem e análise dos dados

Os indivíduos foram amostrados nas restingas seca, intermediária e úmida nos períodos de maior (abril-maio/ 2010) e de menor precipitação (setembro-outubro/ 2011). Além dos atributos foliares analisados no primeiro capítulo (concentrações foliares de nitrogênio e fósforo totais; razões C/N e N/P; MFA; $\delta^{15}\text{N}$), inclusive foi determinada a abundância natural do isótopo estável de carbono ($\delta^{13}\text{C}$, expressa em ‰). Buscou-se amostrar 10 indivíduos por espécie (número nem sempre atingido, principalmente, na restinga úmida), dos quais foram coletadas cerca de 20 folhas por indivíduo (metade utilizada na determinação das composições nutricional e isotópica e a outra metade, na determinação da MFA).

Para determinação do $\delta^{13}\text{C}$ foliar, empregou-se o mesmo procedimento utilizado para a determinação do $\delta^{15}\text{N}$, utilizando-se o material do fóssil calcáreo Pee dee Belamnite (PDB), como padrão do carbono, e amostras de folha de cana de açúcar, em cada rodada de análise, como material de referência com concentração de carbono e $\delta^{13}\text{C}$ conhecidos ($\delta^{13}\text{C} = -12,7$ ‰; %C = 43,82%). O erro analítico aceitável para a concentração de carbono é 0,3% e para o $\delta^{13}\text{C}$ é 0,3 ‰.

Análises estatísticas

A normalidade e homocedasticidade dos dados foram avaliadas por meio dos testes de Shapiro-Wilk e de Levene. Os dados, quando necessários, foram

logaritmizados (conforme indicado ao longo dos resultados). Para realizar os testes de normalidade e possibilitar a transformação logarítmica, os dados referentes à composição isotópica do carbono e do nitrogênio foram primeiramente convertidos a valores positivos, multiplicando-se por (-1) os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e somando-se 10 aos valores de $\delta^{15}\text{N}$.

Para as comparações das médias dos gêneros em comum a cada restinga (seca *versus* intermediária; seca vs úmida; intermediária vs úmida), foram conduzidos testes-t pareados, uma vez que há dependência filogenética entre os dados analisados, (HOFFMANN; ORTHEN; FRANCO, 2004; HOFFMANN; FRANCO, 2003).

A seguir, os dados médios das três restingas foram utilizados na determinação dos coeficientes de correlação de Pearson, visando quantificar a relação entre os parâmetros analisados.

Por fim, para garantir a independência filogenética dos dados e a confirmação dos padrões das relações observadas, os pares congêneros das restingas seca e úmida foram utilizados no cálculo de contrastes filogeneticamente independentes (FELSENSTEIN, 1985). Esse método calcula a diferença dos valores dos atributos (os quais foram logaritmizados) de *táxons*-irmãos (nós internos ou terminais), proporcionando uma medida de divergência evolutiva (ACKERLY; DONOGHUE, 1998; DINIZ-FILHO, 2000). Os contrastes gerados a partir de um conjunto de variáveis são, então, utilizados em modelos lineares para testar relações evolutivas (ORME, in press), evitando-se a dependência estatística das amostras.

As relações filogenéticas (Figura 3.2) entre os seis gêneros analisados foram obtidas segundo árvore filogenética presente em Davies et al. (2004), utilizando-se a ferramenta Phylomatic, versão 2.0 (WEBB; DONOGHUE, 2005). Essa árvore, construída com base no sistema de classificação APG I e II (STEVENS, 2001), além de fornecer uma perspectiva filogenética dos táxons estudados, auxilia a avaliar a independência filogenética nas análises de contrastes entre pares filogenéticos (FELSENSTEIN, 1985).

3.2.2 Resultados

As comparações entre restingas baseadas no teste-t pareado (seca *versus* intermediária; intermediária vs úmida; seca vs úmida), em relação aos atributos foliares dos gêneros compartilhados (Anexo E), permitiram verificar que a restinga úmida apresentou concentração de nitrogênio foliar superior à da restinga seca ($22,18 \pm 1,10$ contra $16,80 \pm 0,59$ g kg⁻¹) ($P < 0,001$). De modo contrário, não houve diferença entre as concentrações dessas restingas e da restinga intermediária, cujo valor médio foi $15,71 \pm 0,52$ g kg⁻¹ (Figura 3.3; Tabela 3.3).

Tabela 3.3 – Valores médios ($\pm$ erro-padrão) dos atributos foliares – concentrações de nitrogênio (N) e fósforo (P), razões C/N e N/P, massa foliar por unidade de área (MFA) e composição foliar dos isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) – dos gêneros compartilhados por, ao menos, duas das restingas estudadas

Atributos	Restinga		
	Seca (n = 17)	Intermediária (n = 16)	Úmida (n = 8)
N (g kg ⁻¹)	16,8 (0,59)	15,71 (0,52)	22,18 (1,10)
P (g kg ⁻¹)	0,70 (0,03)	0,77 (0,02)	0,87 (0,04)
C/N	33,30 (1,00)	35,20 (1,00)	25,30 (1,20)
N/P	25,10 (0,64)	22,70 (1,06)	26,90 (1,38)
MFA (g m ⁻²)	192,15 (8,98)	171,40 (8,47)	113,39 (9,44)
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-26,7 (0,3)	-28,2 (0,2)	-32,7 (0,1)
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	-3,4 (0,1)	-1,9 (0,1)	0,0 (0,2)

A restinga úmida ainda apresentou a maior concentração de fósforo foliar ($0,87 \pm 0,04$ g kg⁻¹), diferindo, mais uma vez, apenas da restinga seca, que

apresentou concentração média de $0,70 \pm 0,03 \text{ g kg}^{-1}$ ($P < 0,05$). A restinga intermediária, com concentração média de $0,77 \pm 0,02 \text{ g kg}^{-1}$, não diferiu significativamente da restinga seca (Figura 3.3; Tabela 3.3).

Figura 3.3 – Concentrações de nitrogênio e fósforo foliar, razões C/N e N/P (valores médios $\pm$ erro-padrão) dos pares congêneros estudados. Os quadros no canto superior direito apresentam os resultados das comparações dos valores médios dos atributos entre restingas, onde * $P < 0,05$; ** $P < 0,001$; NS não significativo (teste-t pareado).

Sobre as relações elementares, as restingas seca e intermediária apresentaram valores médios de razão C/N similares, em torno de 35,00. Contudo, uma diferença significativa entre médias foi detectada apenas entre a restinga seca e a úmida, que apresentou razão C/N em torno de 25,00 ($P < 0,05$). Não houve

diferenciação entre as três restingas quanto aos valores médios da razão N/P, os quais variaram aproximadamente entre 22,00, na restinga intermediária, e 27,00, na restinga úmida (Figura 3.3; Tabela 3.3).

A respeito da MFA, a restinga úmida, com valores médios de $113,39 \pm 9,44 \text{ g m}^{-2}$, diferiu tanto da restinga seca quanto intermediária ($P < 0,05$), as quais apresentaram valores médios de $171,40 \pm 8,47$ e $192,15 \pm 8,98 \text{ g m}^{-2}$, respectivamente, não diferindo entre si (Figura 3.4; Tabela 3.3).

Figura 3.4 – Massa foliar por unidade de área (MFA) e composição foliar dos isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) (valores médios $\pm$ erro-padrão) dos pares congênericos estudados. Os quadros no canto superior direito apresentam os resultados das comparações dos valores médios dos atributos entre restingas, onde * $P < 0,05$; ** $P < 0,001$; NS não significativo (teste-t pareado).

Ao tratar das composições isotópicas foliares, a restinga úmida, com valor médio de $-32,7 \pm 0,1$ ‰, apresentou menores valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ do que as restingas seca ($P < 0,001$) e intermediária ($P < 0,05$). Estas, por sua vez, apresentaram valores médios similares: $-26,7 \pm 0,3$ e $-28,2 \pm 0,2$ ‰, respectivamente (Figura 3.4; Tabela 3.3).

O $\delta^{15}\text{N}$ foliar foi o único atributo que variou significativamente nas três comparações (Figura 3.4). O valor médio de $\delta^{15}\text{N}$ da restinga úmida ($0,0 \pm 0,2$ ‰) foi superior ao observado nas restingas intermediária ($P < 0,05$) e, principalmente, seca ($P < 0,001$). Por sua vez, a restinga intermediária apresentou composição isotópica média mais enriquecida em ^{15}N que a restinga seca: $-1,9 \pm 0,1$ contra $-3,4 \pm 0,1$ ‰ ($P < 0,05$) (Figura 3.4; Tabela 3.3).

Ao relacionar os valores dos atributos foliares dos gêneros em comum às restingas seca e úmida (Figura 3.5; Tabela 3.4), foi possível observar que a concentração de nitrogênio está diretamente relacionada à concentração de fósforo ($r = 0,88$; $P < 0,05$) e ao $\delta^{15}\text{N}$ ($r = 0,67$; $P < 0,05$). Já a concentração de fósforo relaciona-se diretamente com o $\delta^{15}\text{N}$ ($r = 0,65$; $P < 0,05$) e inversamente com a razão C/N ($r = -0,86$; $P < 0,05$).

Por fim, a MFA mostrou-se diretamente relacionada com a razão C/N ($r = 0,77$; $P < 0,05$) e o $\delta^{13}\text{C}$ ($r = 0,65$; $P < 0,05$) e inversamente relacionada com as concentrações de nitrogênio ($r = -0,75$; $P < 0,05$) e fósforo ($r = -0,69$; $P < 0,05$), bem como com o $\delta^{15}\text{N}$ ($r = -0,75$; $P < 0,05$).

Tabela 3.4 – Matriz de correlação dos atributos foliares analisados

	log N	log P	C/N	log N/P	log MFA	log $\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
log N	1,00						
log P	0,88	1,00					
C/N	-0,99	-0,86	1,00				
log N/P	0,74	0,34	-0,73	1,00			
log MFA	-0,75	-0,69	0,77	-0,51	1,00		
$\delta^{13}\text{C}$	-0,32	-0,51	0,34	0,08	0,65	1,00	
$\delta^{15}\text{N}$	0,67	0,65	-0,74	0,37	-0,75	-0,69	1,00

* Correlações destacadas indicam significância a $P < 0,05$.

Figura 3.5 – Principais relações significativas entre os atributos foliares analisados dos pares congênericos pertencentes às restingas seca (●) e úmida (●). As linhas tracejadas indicam o intervalo de confiança a 95 %

Ao realizar as análises com os CFIs obtidos, foi possível verificar que todas as relações entre os atributos foliares observadas anteriormente mantiveram-se significativas (Tabela 3.5), tanto aquelas diretas (concentrações de nitrogênio e fósforo; concentração de nitrogênio e $\delta^{15}\text{N}$; concentração de fósforo e $\delta^{15}\text{N}$; razão C/N e MFA; $\delta^{13}\text{C}$ e MFA), como as inversas (concentração de nitrogênio e MFA; a concentração de fósforo e a razão C/N; a concentração de fósforo e MFA; $\delta^{15}\text{N}$ e MFA).

Tabela 3.5 – Resultados das correlações entre os atributos foliares analisados para os contrastes filogeneticamente independentes (CFIs)

Relação	<i>g. l.</i> [§]	<i>F</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
CFI log N vs CFI log P	10	44,57	1,00	**
CFI log N vs CFI log MFA	10	16,69	-0,44	*
CFI log P vs CFI log MFA	10	9,60	-0,38	*
CFI log C/N vs CFI log P	10	35,49	-0,76	**
CFI log C/N vs CFI log MFA	10	17,22	0,45	*
CFI log $\delta^{15}\text{N}$ vs CFI log N	10	15,33	0,84	*
CFI log $\delta^{15}\text{N}$ vs CFI log P	10	13,42	0,81	*
CFI log $\delta^{13}\text{C}$ vs CFI log MFA	10	16,30	0,14	*
CFI log $\delta^{15}\text{N}$ vs CFI log MFA	10	7,09	-0,29	*

[§] *g. l.* graus de liberdade;

* $P < 0,05$;

** $P < 0,001$.

3.2.3 Discussão

Comparações entre restingas

As diferenças observadas entre restingas quanto aos atributos foliares fornecem indícios de que o aumento gradual na disponibilidade de água e nutrientes ao longo do gradiente de precipitação sejam dois importantes fatores ambientais a moldar as estratégias ecológicas dos gêneros estudados. Essas diferenças mostraram-se mais acentuadas entre as restingas seca e úmida: por se encontrarem em extremos opostos do gradiente ambiental estudado, apresentando as maiores diferenças em relação às condições edafoclimáticas e à estrutura de suas formações vegetais, o maior número de variações significativas entre atributos foi verificado ao contrastar estas duas fisionomias.

Assim como discutido no capítulo anterior, a restinga úmida apresenta uma maior disponibilidade de nutrientes. Além de serem potencialmente mais férteis que os solos das demais restingas, observa-se, nos solos da restinga úmida, um maior estoque de serapilheira – cerca de 5,00 Mg ha⁻¹ (MARTINS, 2010), contra

2,76 Mg ha⁻¹, na restinga intermediária (DIAS et al., 2006), além de condições mais microclimáticas mais favoráveis à comunidade microbiana para a transformação da matéria orgânica presente nos solos (BARDGETT, 2005; SKOPP; JAWSON; DORAN, 1990). Esses fatores parecem contribuir para a disponibilização de nutrientes às plantas, tornando este ambiente mais competitivo e favorável à manutenção de espécies que invistam em estratégias que maximizem o seu crescimento (REICH et al., 1999; VIANI, 2010).

Seguindo os padrões relacionados à economia foliar de plantas que se desenvolvem em ambientes mais úmidos e férteis (FONSECA et al., 2000; WILSON; THOMPSON; HODGSON, 1999; WRIGHT; WESTOBY; REICH, 2002), as espécies da restinga úmida apresentaram cerca 30 % mais nitrogênio e 25 % mais fósforo em suas folhas do que suas congêneres da restinga seca. Esse aumento refletiu na redução da razão C/N foliar na restinga úmida, mas não na razão N/P, o único atributo foliar analisado que não variou entre restingas.

Mesmo havendo uma tendência de aumento no teor de fósforo dos solos da restinga úmida, os solos das três localidades apresentam algumas características físico-químicas (ARAUJO; SÁ; GARCIA; FERREIRA; et al., 2009; BOHRER et al., 2009; GOMES et al., 2007), como a elevada acidez e a presença de óxidos de alumínio e de ferro, que permitem que apenas parte do fósforo presente no sistema torne-se disponível às plantas (NOVAIS; SMYTH; BARROS, 1998; VITOUSEK et al., 2010). Isso reflete nos valores de razão N/ P acima de 16 observados em mais de 90 % dos gêneros amostrados, o que sugere a limitação por fósforo (GÜSEWELL, 2004; TOWNSEND et al., 2007) nas três localidades.

Além da limitação por fósforo, as baixas concentrações foliares de nitrogênio, juntamente com os valores negativos de $\delta^{15}\text{N}$ para a maioria dos gêneros analisados (inclusive aqueles pertencentes à restinga úmida) indicam que o nitrogênio também desempenha papel importante na limitação da produtividade nas formações de restingas (AERTS; CHAPIN, 2000; TIESSEN; CHACON; CUEVAS, 1994; VITOUSEK; MATSON, 1988).

Como em outros ambientes com deficiência nutricional (BUSTAMANTE et al., 2004; MARDEGAN et al., 2009; MARTINELLI et al., 1999; VIANI et al., 2011), é essencial que o nitrogênio seja utilizado de modo eficiente, demandando processos e o uso de fontes que maximizem seus ganhos e minimizem suas perdas para o sistema (HERRERA et al., 1978; VITOUSEK, 1982; VITOUSEK; SANDFORD, 1986).

Tais artifícios, todavia, estão quase sempre atrelados a uma maior discriminação isotópica, resultando em menores valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar.

Por mais que os valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar dos gêneros da restinga úmida ainda sejam baixos, esses foram superiores àqueles das restingas intermediária e, notadamente, seca. Esse enriquecimento sugere que o aumento na precipitação resulte não apenas em uma ciclagem menos eficiente do nitrogênio, havendo maiores perdas e resultando em um nitrogênio residual enriquecido em átomos de ^{15}N (HANDLEY et al., 1999; HOULTON; SIGMAN; HEDIN, 2006), mas ainda há a redução na contribuição de fontes nitrogenadas isotopicamente empobrecidas na nutrição dessas plantas como as fontes oriundas da simbiose com fungos micorrízicos (CRAINE et al., 2009; HOBBIIE; HÖGBERG, 2012; VIANI et al., 2011).

Mesmo em baixas concentrações, o aumento na alocação de nutrientes nas folhas das espécies da restinga úmida também esteve associado à redução no investimento em matéria seca (WRIGHT; WESTOBY, 2004), observando-se valores de MFA em torno de 40 e 30% inferiores aos das espécies da restinga seca e intermediária, respectivamente (WRIGHT; REICH; WESTOBY, 2001; WRIGHT et al., 2004; WRIGHT; WESTOBY, 2004). Uma menor MFA normalmente confere uma menor longevidade foliar (CHAPIN; AUTUMN; PUGNAIRE, 1993; GRIME, 1977; TURNER, 1994), uma vez que a redução em compostos estruturais tende a uma maior susceptibilidade à ação de herbívoros (GRIME et al., 1996) e aos danos físicos (MAXIMOV, 1929; ROSADO; MATTOS, 2007; WRIGHT; CANNON, 2001).

Contudo, sua redução ainda pode indicar um retorno mais rápido dos investimentos na aquisição de recursos (POORTER; DE JONG, 1999), devido à maior alocação de nitrogênio e de fósforo para as folhas. Essa alocação permite um maior investimento no aparato fotossintético (LAMBERS, CHAPIN, PONS, 2008), aumentando a capacidade fotossintética das plantas (LAMBERS et al., 2010; REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997; REICH; WRIGHT; LUSK, 2007; REICH et al., 1999; SCHULZE; BECK; MÜLLER-HOHENSTEIN, 2002; WRIGHT; WESTOBY, 2002; WRIGHT et al., 2005).

Como a MFA está diretamente com a capacidade fotossintética (REICH et al., 2003), seus maiores valores observados nas restingas intermediária e, especialmente, seca sugerem que as espécies dessas áreas apresentam menores taxas fotossintéticas do que aquelas da restinga úmida.

A redução na capacidade fotossintética observada em plantas que se desenvolvem em condições ambientais mais limitantes (WRIGHT; WESTOBY, 2004) provavelmente se deve a alterações na espessura e, sobretudo, na densidade foliar, atributos constituintes da MFA (NIINEMETS, 2001; POORTER et al., 2009). As alterações estruturais como a redução nos espaços intercelulares, o aumento de fibras e o espessamento das paredes (HOFFMANN et al., 2005; LAMONT; GROOM; COWLING, 2002) reduzem a difusão do CO₂ para o interior da folha e, com isso, a capacidade fotossintética das mesmas (NIINEMETS, 2001; ROSADO; MATTOS, 2007).

Sob tais condições ambientais, a menor difusão de CO₂ para o interior das folhas ainda é decorrente de restrições na condutância estomática, visando reduzir as perdas de água durante o processo fotossintético (LARCHER, 2006; TAI; ZIEGER, 2009). Dessa forma, o fechamento dos estômatos resulta em uma redução na razão entre as concentrações de CO₂ intracelulares e do ambiente (ci/ ca), implicando o aumento no $\delta^{13}\text{C}$ foliar (FARQUHAR; O'LEARY; BERRY, 1982) e o uso mais eficiente da água (FARQUHAR; EHLERINGER; HUBICK, 1989; FILELLA; PEÑUELAS, 2003; O'LEARY, 1991).

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ foliares das três restingas estudadas seguem esta mesma tendência, com os gêneros da restinga úmida apresentando composições isotópicas foliares em torno de 4 e 6‰ mais negativas do que seus pares das restingas intermediária e seca, respectivamente. Conforme sugerido em outros estudos similares (LAMONT; GROOM; COWLING, 2002; OMETTO et al., 2006; SCHULZE et al., 1998; STEWART et al., 1995), parece que o aumento gradual na disponibilidade hídrica ao longo do gradiente favorece a abertura estomática, uma vez que mais água pode ser perdida durante o processo fotossintético. Com isso, a discriminação contra o ^{13}C é aumentada, resultando nos menores valores de $\delta^{13}\text{C}$ das plantas situadas nos extremos de maior umidade (FARQUHAR; EHLERINGER; HUBICK, 1989; HEATON, 1999; OMETTO et al., 2006; RAMESH; BHATTACHARYA; GOPALAN, 1986; SCHULZE et al., 1996; 1998; STEWART et al., 1995).

Adicionalmente, alguns autores apontam que, para ambientes sob condição de maior disponibilidade hídrica, a discriminação contra o ^{13}C se relaciona de modo consistente tanto com o aumento da concentração de nitrogênio quanto com o crescimento na área específica da folha (inverso da MFA) (DOMINGUEZ et al., 2012; FYLLAS et al., 2009; SCHULZE et al., 1998). Tais resultados sugerem que,

sob condições nutricionais e hídricas mais favoráveis, as plantas podem aprimorar seu investimento na fotossíntese, elevando suas taxas de fixação de carbono, mesmo que isso custe maiores perdas de água em função de maiores fluxos transpiracionais (DE MATTOS et al., 2004).

Relações entre atributos

A quantificação das relações de atributos foliares entre espécies e habitats pode fornecer informações acerca das dimensões de variação desses atributos entre elas, além do modo como estas relações são moldadas por características dos ambientes onde estas espécies vivem, tal como clima e solos (WRIGHT; GROOM; et al., 2004).

Logo, o uso dos CFIs mostra-se uma ferramenta complementar à análise da relação de atributos entre espécies, permitindo que a significância de uma correlação seja confirmada, independente de qualquer pressuposto ligado à adaptação (ACKERLY, 2000; CUNNINGHAM; SUMMERHAYES; WESTOBY, 1999; FELSENSTEIN, 1985). Isso porque, enquanto a análise interespecífica avalia a associação de dois atributos em espécies não levando em consideração o grau de parentesco filogenético, a análise entre CFIs avalia, ao longo da história evolutiva, se a divergência em um atributo mostra-se relacionada com a divergência em outro atributo (WRIGHT; CANNON, 2001).

Os resultados aqui apresentados confirmam os de outros estudos em que foi demonstrado que o uso dos valores médios das espécies ou dos CFIs nas relações entre atributos resultam em coeficientes similares (ACKERLY; DONOGHUE, 1998; ACKERLY, 1999; PRICE, 1997; RICKLEFS; STARCK, 1996). Essa concordância levou Price (1997) a questionar a real necessidade de se utilizar tal análise, já que, segundo o autor, seria necessário um efeito muito severo da ancestralidade comum para identificar alguma variação significativa entre grupos com similaridade ecológica. Por outro lado, Stone; Nee e Felsenstein (2011) argumentam que a concordância dos resultados é um padrão plausível, porque, neste tipo de análise, é considerado que a evolução dos caracteres deu-se de modo aleatório (Browniano), com taxas de mudança evolutiva por unidade de comprimento de braço de filogenia

constante, não sendo afetada pelo valor de outra característica ou espécie (DINIZ-FILHO, 2000).

As análises com CFIs ainda mostram-se interessantes pelo fato de que o uso de dados não filogeneticamente ajustados nas correlações podem inflar o erro do tipo I – quando a hipótese nula é rejeitada e, na realidade, não deveria ser (ACKERLY, 2000). O uso dos CFIs pode, inclusive, tornar mais robusta a correlação entre os atributos (GARLAND; BENNETT; REZENDE, 2005), conforme observado para as relações entre as concentrações de nitrogênio e de fósforo e destas com o $\delta^{15}\text{N}$, que se mostraram mais significativas com a utilização dos CFIs.

Ackerly e Reich (1999) analisaram, sob uma perspectiva filogenética, as relações bivariadas de atributos foliares vinculadas ao uso de recursos (como a água e os nutrientes) oriundos de espécies proximamente relacionadas ou não, em uma série de biomas (REICH et al., 1999; WRIGHT et al., 2004). Assim como aqui observado, mesmo havendo algumas relações com coeficientes inferiores aos das relações em que se foram utilizados os dados não ajustados filogeneticamente, foram encontrados padrões similares entre as duas análises para a maioria das relações analisadas.

Esse resultado, segundo os autores, contribui ainda mais para o padrão amplamente conhecido de convergência das relações entre certos atributos foliares, reforçando a questão de que, por mais que haja diferenças quantitativas entre grupos próximos, ocorre uma generalização nas relações entre os atributos, efeito da interdependência funcional entre eles e de compensações ecológicas frente às restrições impostas por fatores biofísicos e pela seleção natural (ACKERLY, 2000; REICH et al., 1999; WESTOBY; LEISHMAN; LORD, 1995; WRIGHT et al., 2004).

Foram observadas consistentes associações entre as concentrações de nitrogênio e de fósforo, suas razões elementares e a MFA (NIINEMETS; KULL, 1994; POORTER; DE JONG, 1999; WRIGHT; REICH; WESTOBY, 2001; WRIGHT; WESTOBY, 2002, 2004), reforçando-se os padrões bem descritos em relação ao espectro de economia foliar (REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1997; WRIGHT et al., 2004). No presente caso, as diferenças na disponibilidade de água e de nutrientes em cada restinga levaram os gêneros da restinga seca a ficarem distribuídos nas porções dos gráficos com menores concentrações nutricionais e maior MFA (WRIGHT et al., 2004), sugerindo que os gêneros dessa restinga apresentam uma estratégia mais conservativa em relação ao uso desses recursos.

As maiores concentrações de nitrogênio e de fósforo foliares mostraram-se diretamente associadas a maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar (CLARKSON et al., 2005; FELLER et al., 1999; FRY et al., 2000; MCKEE et al., 2002; NARDOTO, 2005; SCHULZE et al., 1998), independentemente de possíveis processos que afetem a composição isotópica foliar, tais como a origem e o tipo de fonte assimilada, assim como processos fisiológicos internos (CRAINE et al., 2009; EVANS, 2001; HÖGBERG, 1997; ROBINSON; HANDLEY; SCRIMGEOUR, 1998). Os resultados aqui apresentados sugerem que a redução na limitação da produtividade pelo nitrogênio e, especialmente, pelo fósforo, permite o aumento da assimilação de nitrogênio pelas plantas de restinga, levando a maiores perdas de sua forma isotópica mais leve presente nos solos e elevando, portanto, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar (HOGBERG 1997; VITOUSEK, 1999).

Um número limitado de estudos tem utilizado a associação entre os atributos funcionais relacionados à economia foliar e as composições isotópicas foliares de carbono (FYLLAS et al., 2009; LLOYD et al., 2009; MONCLUS et al., 2005; RAMÍREZ-VALIENTE et al., 2010) e, conjuntamente, de nitrogênio, para integrar as variações nas estratégias ecológicas das plantas frente às condições ambientais em que as mesmas se desenvolvem (DOMÍNGUEZ et al., 2012; DUARTE et al., 2005; HOFFMANN et al., 2005; MAJOR et al., 2007; ROSADO; MATTOS, 2010; SCARANO et al., 2001; SOBRADO, 2010).

Em relação ao $\delta^{13}\text{C}$ foliar, do mesmo modo como identificado neste trabalho, observa-se que um aumento no $\delta^{13}\text{C}$ foliar está frequentemente associado ao aumento da MFA, reforçando a relação fisiológica entre a estrutura da folha e a EUA (DOMÍNGUEZ et al., 2012; FARQUHAR; EHLERINGER; HUBICK, 1989). Nesses casos, a discriminação contra o átomo de ^{13}C é reflexo não apenas de uma menor condutância estomática, em função da maior resistência ao fluxo de água e CO_2 (FARQUHAR; O'LEARY; BERRY, 1982; LAMBERS; CHAPIN; PONS, 2008; LAMONT; GROOM; COWLING, 2002), mas ainda da redução na condutância interna, em função de alterações na estrutura das folhas – como o aumento da espessura do parênquima paliádico e da densidade dos tecidos (HANBA; MIYAZAWA; TERASHIMA, 1999) – as quais são relacionadas a alterações na disponibilidade de água e de nutrientes (NIINEMETS, 2001; POORTER et al., 2009).

Já em relação ao $\delta^{15}\text{N}$ foliar, foi interessante verificar sua relação inversa e significativa com a MFA, permitindo considerar que, no caso dos gêneros e das

restingas estudadas, esta relação também pode ser inserida como boa descritora das estratégias acerca da aquisição e uso de nutrientes. Isso se deve ao fato de que plantas com estratégias mais conservadoras normalmente apresentam menor concentração foliar de nitrogênio e composição isotópica mais empobrecida, ao passo que o investimento em MFA é elevado.

Contudo, como a interpretação do $\delta^{15}\text{N}$ nem sempre é simples (EVANS, 2001), a hipótese de que plantas que apresentam uma menor MFA e, presumidamente, uma estratégia de aquisição de recursos, teriam composição isotópica mais enriquecida nem sempre é confirmada. Domínguez et al. (2012), ao trabalhar com comunidades vegetais mediterrâneas, confirmaram a importância da MFA e do $\delta^{15}\text{N}$ para compreender as diferentes estratégias de uso de recursos, mas, diferentemente do esperado, não encontraram relações significativas entre os mesmos. Já Austin e Vitousek (1998), ao trabalhar ao longo de um gradiente de precipitação no Havaí, observaram que o aumento da precipitação resultou na redução drástica da MFA e no aumento do $\delta^{15}\text{N}$ das comunidades vegetais estudadas.

Em contrapartida, Rosado e de Mattos (2010), ao analisar a variação de atributos funcionais em comunidades vegetais de uma das restingas aqui estudadas (intermediária), mesmo não encontrando relações significativas entre o $\delta^{15}\text{N}$ foliar e a MFA, observaram que a espécie com maior investimento em matéria seca (*Clusia hilariana*) foi também a que apresentou o menor $\delta^{15}\text{N}$. Além disso, os autores acima verificaram que estes dois atributos, os quais se situam em posições opostas nos eixos de ordenação, foram os principais atributos relacionados à variação na composição e na dominância de espécies, sobrepondo-se a outros atributos amplamente utilizados na determinação do espectro de economia foliar, incluindo a própria MFA (WRIGHT et al., 2004).

Seus resultados, em conjunto com o que aqui foi verificado, reforçam a necessidade de inclusão da determinação da composição isotópica foliar como um atributo robusto na diferenciação da habilidade das plantas em manter seu desempenho ecofisiológico, notadamente, daquelas que se desenvolvem em condições ambientais restritivas à produtividade vegetal.

3.3 Conclusões

Confirmando as expectativas, o aumento na disponibilidade de água e nutrientes fez com que os gêneros da restinga úmida diferenciassem-se em relação às demais quanto ao uso destes recursos.

Os resultados observados indicam que as plantas desta restinga apresentam uma estratégia menos conservadora para o uso dos nutrientes adquiridos, situando-se em uma porção distinta no espectro de economia foliar em relação às plantas das restingas seca e intermediária, as quais apresentaram estratégias similares. Salvo a razão N/P, todos os demais atributos analisados mostraram-se relevantes na diferenciação entre as restingas estudadas, merecendo destaque a variação na MFA e nas composições isotópicas de carbono e nitrogênio, as quais permitiram a diferenciação, inclusive, entre as restingas mais similares nas características edáficas e climáticas, enfatizando a influência da restrição nas condições ambientais na estrutura foliar e produtividade de espécies de restinga.

Apesar das diferenças observadas, verificou-se a generalização das correlações entre os atributos das espécies, além da manutenção das correlações ao se analisar os dados a partir de contrastes filogeneticamente independentes. Este padrão permitiu inferir que as relações entre os atributos não são influenciadas pelo grau de parentescos entre as espécies estudadas. Portanto, este estudo foi capaz de demonstrar a importância das condições ambientais na variação dos atributos analisados, refletindo no desempenho ecofisiológico das espécies nas restingas estudadas, e, provavelmente, também em outras fisionomias de restingas que se distribuem ao longo da ampla faixa latitudinal da costa brasileira.

Referências

- ABOUHEIF, E. A method for testing the assumption of phylogenetic independence in comparative data. **Evolutionary Ecology Research**, Tucson, v. 1, p. 895-909, 1999.
- ACKERLY, D.D. Comparative plant ecology and the role of phylogenetic information. In: SCHOLLES, J. D.; BARKER, M. G. (Eds.). **Physiological Plant Ecology**. Oxford: Blackwell Science, 1999. p. 391-413.

ACKERLY, D.D.; DUDLEY, S.A.; SULTAN, S.E.; SCHMITT, J.; COLEMAN, J.S.; LINDER, C.R.; SANDQUIST, D.R.; GEBER, M.A.; EVANS, A.S.; DAWSON, T.E.; LECHOWICZ, M.J. The Evolution of Plant Ecophysiological Traits: Recent Advances and Future Directions. **BioScience**, Washington, v. 50, n. 11, p. 979-995, 2000.

ACKERLY, D.D. Taxon sampling, correlated evolution and independent contrasts. **Evolution**, Lancaster, v. 54, n. 5, p. 1480-1492, 2000.

ACKERLY, D.D. .; REICH, P.B. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 86, n. 9, p. 1272-1281, 1999.

ACKERLY, D.D.; DONOGHUE, M.J. Leaf Size, Sapling Allometry, and Corner's Rules: Phylogeny and Correlated Evolution in Maples (Acer). **American Naturalist**, Chicago, v. 152, n. 6, p. 767-791, 1998.

AERTS, R.; CHAPIN, F.S. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. In: FITTER, A. H.; RAFFAELLI, D. G. (Eds.). **Advances in Ecological Research**, v. 30. London: Elsevier Ltd, 2000, v. 30, p. 1-67.

ARAUJO, D S.D. **Análise florística e fitogeográfica das restingas do Estado do Rio de Janeiro**. 2000. 176p. Tese (Doutorado em Ecologia). Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2000.

ARAUJO, D.S.D.; SÁ, C.F.C.; FONTELLA-PEREIRA, J.; GARCIA, D.S.; FERREIRA, M.V.; PAIXÃO, R.J.; SCHNEIDER, S.M.; FONSECA-KRUEL, V.S. Área de Proteção Ambiental de Massambaba, Rio De Janeiro: caracterização fitofisionômica e florística. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 60, n. 1, p. 067-069, 2009.

ASADA, T.; WARNER, B.G.; ARAVENA, R. Nitrogen isotope signature variability in planta species from open peatland. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 82, p. 297-307, 2002.

AUSTIN, A.T.; VITOUSEK, P.M. Nutrient dynamics on a precipitation gradient in Hawai'i. *Oecologia*, Berlin, v. 113, p. 519-529, 1998.

BOHRER, C.B.A.; DANTAS, H.G.R.; CRONEMBERGER, F.M.; VICENS, R.S.; ANDRADE, S.F. MAPEAMENTO DA VEGETAÇÃO E DO USO DO SOLO NO CENTRO DE DIVERSIDADE VEGETAL DE CABO FRIO, RIO DE JANEIRO, BRASIL. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 60, n. 1, p. 1-23, 2009.

BROOKS, J. R. et al. Carbon isotope composition of boreal plants: functional grouping of life forms. **Oecologia**, Berlin, v. 110, p. 301-311, 1997.

BUSTAMANTE, M.M.C.; MARTINELLI, L.A.; SILVA, D.A.; CAMARGO, P.B.; KLINK, C.A.; DOMINGUES, T.F.; SANTOS, R.V. ¹⁵N Natural Abundance in Woody Plants and Soils of Central Brazilian Savannas (Cerrado). **Ecological applications**, Washington, v. 14, n. 4, p. S200-S213, 2004.

CERNUSAK, L.A.; ARANDA, J.; MARSHALL, J.D.; WINTER, K. Large variation in whole-plant water-use efficiency among tropical tree species. **New Phytologist**, Cambridge, v. 173, p. 294-305, 2007.

CHAPIN, F.S.; AUTUMN, K.; PUGNAIRE, F. Evolution of Suites of Traits in Response to Environmental Stress. **American Naturalist**, Chicago, v. 142, p. S78-S92, 1993.

CHAPIN, F.S.; ZAVALA, E.S.; EVINER, V.T.; NAYLOR, R.L.; VITOUSEK, P.M.; REYNOLDS, H.L.; HOOPER, D.U.; LAVOREL, S.; SALA, O.E.; HOBBIE, S.E.; MACK, M.C.; DÍAZ, S. Consequences of changing biodiversity. **Nature**, London, v. 405, n. 6783, p. 234-42, 11 maio 2000.

CHAPIN, F.S.; MATSON, P.A.; VITOUSEK, P.M. **Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology**. 2nd Ed. New York: Springer, 2011. 546 p.

CLARKSON, B.R.; SCHIPPER, L.A.; MOYERSON, B.; SILVESTER, W.B. Foliar ¹⁵N natural abundance indicates phosphorus limitation of bog species. **Oecologia**, Berlin, v. 144, n. 4, p. 550-7, ago. 2005.

CORNWELL, W.H.; AMATANGELO, K.; DORREPAAL, E.; EVINER, V.T.; GODOY, O.; HOBBIE, S.E.; HOORENS, B.; KUROKAWA, H.; PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; QUESTED, H.M.; SANTIAGO, L.S.; WARDLE, D.A.; WRIGHT, I.J.; AERTS, R.; ALLISON, S.D.; VAN BODEGOM, P.; BROVKIN, V.; CHATAIN, A.; CALLAGHAN, T.V.; DÍAZ, S.; GARNIER, E.; GURVICH, D.E.; KAZAKOU, E.; KLEIN, J.A.; READ, J.; REICH, P.B.; SOUDZILOVSKAIA, N.A.; VAIERETTI, M.V.; WESTOBY, M. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. **Ecology Letters**, Oxford, v. 11, p. 1065-1071, 2008.

CRAINE, J.M.; ELMORE, A.J.; AIDAR, P.M.; BUSTAMANTE, M.; DAWSON, T.E.; HOBBIE, E.A.; KAHMEN, A.; MACK, M.C.; MCLAUCHLAN, K.K.; MICHELSEN, A.; NARDOTO, G.B.; PARDO, L.H.; PEÑUELAS, J.; REICH, P.B.; SCHUUR, E.A.G.; STOCK, W.D.; TEMPLER, P.H.; VIRGINIA, R.A.; WELKER, J.M.; WRIGHT, I.J. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. **New Phytologist**, Cambridge, v. 183, n. 4, p. 980-92, jan. 2009.

CRAWFORD, R.M.M. **Plants at the margin: ecological limits and climate change**. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. 478p.

CUNNINGHAM, S.A.; SUMMERHAYES, B.; WESTOBY, M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. **Ecological Monographs**, Lawrence, v. 69, p. 569-588, 1999.

DAVIES T.J., BARRACLOUGH T.G., CHASE M.W., SOLTIS P.S., SOLTIS D.E., SAVOLAINEN V. Darwin's abominable mystery: insights from a supertree of the angiosperms. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 101, p. 1904-1909, 2004.

DAWSON, T.E.; MAMBELLI, S.; PLAMBOECK, A.H.; TEMPLER, P.H.; TU, K.P. Stable Isotopes in **Plant Ecology**. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 33, n. 1, p. 507-559, nov. 2002.

DE MATTOS, E.A.; BRAZ, M.I.G.; CAVALIN, P.O.; ROSADO, B.H.P.; GOMES, J.M.; MARTINS, L.S.T.; ARRUDA, R.C.O. Variação espacial e temporal em parâmetros fisionômicos de plantas. In: Rocha, C. F. D.; Esteves, F. A.; Scarano, F. R. (Eds.).

Pesquisas de longa duração na restinga de Jurubatiba. Ecologia, história natural e conservação. São Carlos: Editora RiMa, 2004. p. 99-116.

DIAS, A.T.C.; DE MATTOS, E.A.; VIEIRA, S.A.; AZEREDO, J.V.; SCARANO, F.R. Aboveground biomass stock of native woodland on a Brazilian sandy coastal plain: Estimates based on the dominant tree species. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 226, n. 1-3, p. 364-367, mai. 2006.

DÍAZ, S.; CABIDO, M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 8, p. 463-474, 1997.

DÍAZ, S.; CABIDO, M.; ZAK, M.; MARTÍNEZ, E.C.; ARANÍBAR, J. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in Central-Western Argentina. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 10, n. 5, p. 651-660, 24 out. 1999.

DÍAZ, S.; HODGSON, J.G.; THOMPSON, K.; CABIDO, M.; CORNELISSEN, J.H.C.; JALILI, A.; MONTSERRAT-MARTÍ, G.; GRIME, J.P.; ZARRINKAMAR, F.; ASRI, Y.; BAND, S.R.; BASCONCELO, S.; CASTRO-DÍEZ, P.; FUNES, G.; HAMZEHEE, B.; KHOSHNEVI, M.; PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; PÉREZ-RONTOMÉ, M.C.; SHIRVANY, A.; VENDRAMINI, F.; YAZDANI, S.; ABBAS-AZIMI, R.; BOGAARD, A.; BOUSTANI, S.; CHARLES, M.; DEHGHAN, M.; TORRES-ESPUNY, L.; FALCZUK, V.; GUERRERO-CAMPO, J.; HYND, A.; JONES, G.; KOWSARY, E.; KAZEMI-SAEED, F.; MAESTRO-MARTÍNEZ, M.; ROMO-DÍEZ, A.; SHAW, S.; SIAVASH, B.; VILLAR-SALVADOR, P.; ZAK, M.R. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 15, n. 3, p. 295, 2004.

DÍAZ, S.; LAVOREL, S.; DE BELLO, F.; QUÉTIER, F.; GRIGULIS, K.; ROBSON, T.M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 104, n. 52, p. 20684-9, 26 dez. 2007.

DÍAZ, S.; CABIDO, M.; CASANOVES, F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 9, p. 113-122, 1998.

DINIZ-FILHO, J. A. F. Contrastes filogenéticos. In: _____. **Métodos filogenéticos comparativos**. Ribeirão Preto: Holos, 2000. p. 107-119.

DOMÍNGUEZ, M.T.; APONTE, C.; VILLAR, R.; MARAÑÓN, T. Relationships between leaf morphological traits, nutrient concentrations and isotopic signatures for Mediterranean woody plant species and communities. **Plant and Soil**, Den Haag, v. 357, p. 407-424, 2012.

DUARTE, H.M.; GEßLER, A.; SCARANO, F.R.; FRANCO, A.C.; DE MATTOS, E.A.; NAHM, M.; RENNENBERG, H.; RODRIGUES, P.J.F.P.; ZALUAR, H.L.T.; LÜTTGE, U. Ecophysiology of six selected shrub species in different plant communities at the periphery of the Atlantic Forest of SE-Brazil. **Flora**, Jena, v. 200, p. 456-476, set. 2005.

ESCUADERO, A.; MEDIAVILLA, S.; HEILMEIER, H. Leaf longevity and drought: avoidance of the costs and risks of early leaf abscission as inferred from the leaf carbon isotopic composition. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 35, p. 705-713, 2008.

EVANS, R.D. Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 6, n. 3, p. 121-6, mar. 2001.

FARQUHAR, G.D.; EHLERINGER, J. R.; HUBICK, K. T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. **Annual Review on Plant Physiology and Molecular Biology**, Palo Alto, v. 40, p. 503-537, 1989.

FARQUHAR, G. D.; O'LEARY, M.H.; BERRY, J.A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, Melbourne, v. 9, p. 121-137, 1982.

FELLER, I.C.; WHIGHAM, D.F; O'NEILL, J.P.; MCKEE, K.L. Effects of enrichment on within-stand nutrient cycling in a red-mangrove (*Rhizophora mangle* L.) forest. **Ecology**, Oxford, v. 80, p. 2193-2205, 1999.

FELSENSTEIN, J. Phylogenies and the Comparative Method. **American Naturalist**, Chicago, v. 125, p. 1-15, 1985.

FONSECA, C.R.; OVERTON, J.M.C.; COLLINS, B.; WESTOBY, M. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 88, n. 6, p. 964-977, dez. 2000.

FRY, B.; BERNA, A.L.; ROSS, M.S; MEEDERB, J.F. ¹⁵N studies of nitrogen use by the red mangrove, *Rhizophora mangle* L. in South Florida. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, Berlin, v. 50, 291–296, 2000.

FYLLAS, N.M.; PATIÑO, S.; BAKER, T.R.; NARDOTO, G.B.; MARTINELLI, L.A.; QUESADA, C.A.; PAIVA, R.; SCHWARZ, M.; HORNA, V.; MERCADO, L.M.; SANTOS, A.; ARROYO, L.; JIMÉNEZ, E.M.; LUIZÃO, F.J.; NEILL, D.A.; SILVA, N.; PRIETO, A.; RUDAS, A.; SILVIERA, M.; VIEIRA, I.C.G.; LOPEZ-GONZALEZ, G.; MALHI, Y.; PHILLIPS, O.L.; LLOYD, J. Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. **Biogeosciences**, Göttingen, v. 6, n. 11, p. 2677-2708, 27 nov. 2009.

GARLAND, T.; BENNETT, A.F.; REZENDE, E.L. Phylogenetic approaches in comparative physiology. **The Journal of Experimental Biology**, v. 208, p. 3015-3035, 2005.

GOMES, F.H. **Gênese e classificação de solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso-SP**. 2005. 108 p. Tese (Doutorado em Agronomia). Escola Superior de Agronomia "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2005.

GOMES, F.H.; VIDAL-TORRADO, P.; MACÍAS, F.; GHERARDI B.; PEREZ, X.L.O. Solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso (SP). I - caracterização e classificação. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Campinas, v. 31, p. 1563-1580, 2007.

GRIME, J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **American Naturalist**, Chicago, v. 111, n. 982, p. 1169-1194, 1977.

GRIME, J.P.; CORNELISSEN, J.H.C.; THOMPSON, K.; HODGSON, J.G. Evidence of causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. **Oikos**, Copenhagen v. 77, p. 489-494, 1996.

GROTKOPP, E.; REJMÁNEK, M. High seedling relative growth rate and specific leaf area are traits of invasive species: phylogenetically independent contrasts of woody angiosperms. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 94, n. 4, p. 526-532, 2007.

GÜSEWELL, S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. **New Phytologist**, Cambridge, v. 164, p. 243-266, 2004.

HANBA, Y.T.; MIYAZAWA, S.; TERASHIMA, I. The influence of leaf thickness on the CO₂ transfer conductance and leaf stable carbon isotope ratio for some evergreen tree species in Japanese warm-temperate forests. **Functional Ecology**, Oxford, v. 13, n. 1995, p. 632-639, 1999.

HANDLEY, L.L.; AUSTIN, A.T.; ROBINSON, D.; SCRIMGEOUR, C.M.; RAVEN, J.A.; HEATON, T.H.E.; SCHMIDT, S.; STEWART, G.R. The ¹⁵N natural abundance ($\delta^{15}\text{N}$) of ecosystem samples reflects measures of water availability. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 26, p. 185-199, 1999.

HAO, G.-Y.; HOFFMANN, W.A.; SCHOLZ, F.G.; BUCCI, S.J.; MEINZER, F.C.; FRANCO, A.C.; CAO, K.-F.; GOLDSTEIN, G. Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems. **Oecologia**, Berlin, v. 155, p. 405-415, 2008.

HARVEY, P.H.; PAOEL, M.D. **The Comparative Method in Evolutionary Biology**. Oxford: Oxford University Press, 1991. 239 p.

HE, X.; XU, M.; QIU, G. Y.; ZHOU, J. Use of ¹⁵N stable isotope to quantify nitrogen transfer between mycorrhizal plants. **Journal of Plant Ecology**, Oxford, v. 2, n. 3, p. 107-118, 18 ago. 2009.

HEATON, T.H.E. Spatial, species, and temporal variations in the ¹³C/ ¹²C ratios of C3 plants: implications for palaeodiet studies. **Journal of Archaeological Science**, New York, v. 26, p. 637-649, 1999.

HERRERA, R.; JORDAN, C.F.; KLINGE, H.; MEDINA, E. Amazon ecosystems. Their structure and functioning with particular emphasis on nutrients. **Interciencia**, Caracas, v. 3, n. 4, p. 223-232, 1978.

HOBBIE, E.A.; HÖGBERG, P. Nitrogen isotopes link mycorrhizal fungi and plants to nitrogen dynamics. **New Phytologist**, Cambridge, v. 196, n. 2, p. 367-82, out. 2012.

HOFFMANN, W.A.; ORTHEN, B.; FRANCO, A.C. Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. **Oecologia**, Berlin, v. 140, n. 2, p. 252-60, jul. 2004.

HOFFMANN, W.A.; FRANCO, A.C.; MOREIRA, M.Z.; HARIDASAN, M. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology**, Oxford, v. 19, n. 6, p. 932-940, dez. 2005.

HOFFMANN, W.A.; FRANCO, A.C. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. **Journal of Ecology**, Oxford, p. 475-484, 2003.

HÖGBERG, P. ^{15}N natural abundance in soil-plant systems. **New Phytologist**, Cambridge, v. 137, p. 179-203, 1997.

HOULTON, B.Z.; SIGMAN, D.M.; HEDIN, L.O. Isotopic evidence for large gaseous nitrogen losses from tropical rainforests. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 103, n. 23, p. 8745-50, 6 jun. 2006.

HUBICK, K.T.; FARQUHAR, G.D. Carbon isotope discrimination and the ratio of carbon gained to water lost in barley cultivars. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 12, p. 795-804, 1989.

HULSHOF, C.M.; SWENSON, N.G. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. **Functional Ecology**, Oxford, v. 24, n. 1, p. 217-223, fev. 2010.

JORDAN, C.F.; HERRERA, R. Tropical Rain Forests : are nutrients really critical? **American Naturalist**, Chicago, v. 117, n. 2, p. 167-180, 1981.

LAMBERS, H.; BRUNDRETT, M.C.; RAVEN, J.A.; HOPPER, S.D. Plant mineral nutrition in ancient landscapes : high plant species diversity on infertile soils is linked to functional diversity for nutritional strategies. **Plant and Soil**, Den Haag, v. 334, p. 11-31, 2010.

LAMONT, B.B.; GROOM, P.K.; COWLING, R.M. High leaf mass per area of related species assemblages may reflect low rainfall and carbon isotope discrimination rather than low phosphorus and nitrogen concentrations. **Functional Ecology**, Oxford, v. 16, p. 403-412, 2002.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: RiMa, 2006, 550 p.

LAVOREL, S.; DÍAZ, S.; CORNELISSEN, J.H.C.; GARNIER, E.; HARRISON, S.P.; MCINTYRE, S.; PAUSAS, J.G.; PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; ROUMET, C.; URCELAY, C. Plant Functional Types: Are we getting any closer to the Holy Grail? In: CANADELL, J. G.; PATAKI, D.; PITEKKA, L. (Eds.). **Terrestrial Ecosystems in a Changing World**. Berlin: Springer-Verlag, 2007. 16 p.

LEDGARD, S.F.; FRENEY, J.R.; SIMPSON, J.R. Variation in natural enrichment of ^{15}N in the profiles of some Australian pasture soils. **Australian Journal of Soil Research**, Melbourne, v. 22, p. 155-164, 1984.

LIVINGSTON, N.J.; GUY, R.D.; SUN, Z.J.; ETHIER, G.J. The effects of nitrogen stress on the stable carbon isotope composition, productivity and water use efficiency of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) seedlings. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 22, p. 281-289, 1999.

LLOYD, J.; PATIÑO, S.; PAIVA, R.Q.; NARDOTO, G.B.; QUESADA, C.A.; SANTOS, A.J.B.; BAKER, T.R.; BRAND, W.A.; HILKE, I.; GIELMANN, H.; RAESSLER, M.; LUIZÃO, F.J.; MARTINELLI, L.A.; MERCADO, L.M. Variations in leaf physiological properties within Amazon forest canopies. **Biogeosciences**, Göttingen, v. 6, n. 3, p. 4639-4692, maio 2009.

MAJOR, J.E.; MOSSELER, A.; BARSÍ, D.C.; CAMPBELL, M. Comparative nutrient economy, stable isotopes, and related adaptive traits in *Picea rubens*, *Picea mariana*, and their hybrids. **Trees**, Berlin, v. 21, p. 677-692, 2007.

MARDEGAN, S.F.; NARDOTO, G.B.; HIGUCHI, N.; MOREIRA, M.Z.; MARTINELLI, L.A. Nitrogen availability patterns in white-sand vegetations of Central Brazilian Amazon. **Trees**, Berlin, v. 23, n. 3, p. 479-488, 13 dez. 2009.

MARTINELLI, L.A.; PICCOLO, M.C.; TOWNSEND, A.R.; VITOUSEK, P.M.; CUEVAS, E.; MCDOWELL, W.; ROBERTSON, G.P.; SANTOS, O.C.; TRESEDER, K. Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: Tropical versus temperate forests. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 46, p. 45-65, 1999.

MARTINS, S.C. **Caracterização dos solos e serapilheira ao longo do gradiente altitudinal da Mata Atlântica, estado de São Paulo**. 2010. 155p. Tese (Doutorado em Ciências, Área de concentração: Química na Agricultura e no Meio Ambiente). Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2010.

MCKEE, K.L.; FELLER, I.C.; POPP, M.; WANEK, W. Mangrove Isotopic ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) fractionation across a nitrogen vs. phosphorus limitation gradient. **Ecology**, LOCAL, v. 83, n. 4, p. 1065-1075, abril 2002.

MCNULTY, S.G.; SWANK, W.T. Wood $\delta^{13}\text{C}$ as a measure of annual basal area growth and soil water stress in a *Pinus strobus* forest. **Ecology**, Tempe, v. 76, p. 1581-1586, 1995.

MONCLUS, R.; DREYER, E.; DELMOTTE, F.M.; VILLAR, M.; DELAY, D.; BOUDOURESQUE, E.; PETIT, J.-M.; MARRON, N.; BRÉCHET, C.; BRIGNOLAS, F. Productivity, leaf traits and carbon isotope discrimination in 29 *Populus deltoides* x *P. nigra* clones, **New Phytologist**, Cambridge, v. 167, p.53-62, 2005.

NARDOTO, G.B. **Abundância natural de ^{15}N na Amazônia e Cerrado – implicações para a ciclagem de nitrogênio**. 2005. 100 p. Tese (Doutorado em Ecologia de Agroecossistemas). Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2005.

NARDOTO, G.B.; OMETTO, J.P.H.B.; EHLERINGER, J.R.; HIGUCHI, N.; BUSTAMANTE, M.M.C.; MARTINELLI, L.A. Understanding the Influences of Spatial Patterns on N Availability Within the Brazilian Amazon Forest. **Ecosystems**, New York, v. 11, p. 1234-1246, 2008.

NIINEMETS, Ü. Global-scale climatic controls of leaf mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. **Ecology**, Tempe, v. 82, n. 2, p. 453-469, 2001.

NIINEMETS, Ü.; KULL, K. Leaf structure vs. nutrient relationships vary with soil conditions in temperate shrubs and trees. **Acta Oecologica**, Paris, v. 24, p. 209-219, 2003.

NOVAIS, R.F.; SMYTH, T.J.; BARROS, N.F. A natureza não tem palito de fósforo! Queima rápida ou mineralização lenta (nem sempre tão lenta) de resíduos florestais. **Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Ciência do Solo**, Campinas, v. 23, p. 22-29, 1998.

O'LEARY, M.H. Carbon isotope fractionation in plants. **Phytochemistry**, New York, v. 20, p. 553-567, 1981.

OMETTO, J.P.H.B.; EHLENGER, J.R.; DOMINGUES, T.F.; BERRY, J.A.; ISHIDA, F.Y.; MAZZI, E.; HIGUCHI, N.; FLANAGAN, L.B.; NARDOTO, G.B.; MARTINELLI, L.A. The stable carbon and nitrogen isotopic composition of vegetation in tropical forests of the Amazon Basin, Brazil. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 79, n. 1-2, p. 251-274, 21 abr. 2006.

ORME, C.D.L. Caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R. **Methods in Ecology and Evolution**, London. In press.

PAGEL, M.D. A method for the analysis of comparative data. **Journal of Theoretical Biology**, London, v. 156, n. 4, p. 431-442, jun. 1992.

PARADIS, E.; CLAUDE, J.; STRIMMER, K. Ape: analyses of phylogenetics and evolution in R language. **Bioinformatics**, Oxford, v. 20, n. 2, p. 289-290, 2004.

PEREIRA, D.C.; BARROS, C.F.; SCARANO, F.R. *In situ* variation in leaf anatomy and morphology of *Andira legalis* (Leguminosae) in two neighbouring but contrasting light environments in a Brazilian sandy coastal plain. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 23, n. 1, p. 267-273, 2009.

PIMENTEL, M.C.P.; BARROS, M.J.; CIRNE, P.; DE MATTOS, E.A.; OLIVEIRA, R.C.; PEREIRA, M.C.A.; SCARANO, F.R.; ZALUAR, H.L.T.; ARAÚJO, D.S.D. Spatial variation in the structure and floristic composition of "restinga" vegetation in Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 30, n. 3, p. 543-551, set. 2007.

POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; POORTER, L.; WRIGHT, I.J.; VILLAR, R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, Cambridge, v. 182, p. 565-588, 2009.

POORTER, H.; DE JONG, R.A. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. **New Phytologist**, Cambridge, v. 143, n. 1, p. 163-176, jul. 1999.

PRICE, T. Correlated evolution and independent contrasts. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, London, v. 352, n. 1352, p. 519-529, 1997.

R FOUNDATION FOR STATISTICAL COMPUTING. **R: a language and environment for statistical computing, version 2.15.2.** Vienna, 2012. Disponível em < <http://www.r-project.org/>>. Acesso em: 03 de dezembro de 2012.

RAMESH, R.; BHATTACHARYA, S.K.; GOPALAN, K. Climatic correlations in the stable isotope records of silver fir (*Abies pindow*) trees from Kashmir, India. **Earth and Planetary Science Letters**, Amsterdam, v. 79, p. 66–74, 1986.

RAMÍREZ-VALIENTE, J.A.; SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; ARANDA, I.; VALLADARES, F. Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak populations under different water availabilities. **Tree Physiology**, Oxford, v. 30, n. 5, p. 618-27, 2010.

REICH, P.B.; ELLSWORTH, D.S.; WALTERS, M.B.; VOSE, J.M.; GRESHAM, C.; VOLIN, J.C.; BOWMAN, W.D. Generality of leaf trait relationships : a test across six biomes. **Ecology**, Tempe, v. 80, n. 6, p. 1955-1969, 1999.

REICH, P.B.; WRIGHT, I.J.; CRAINE, J.M.; OLEKSYN, J.; WESTOBY, M.; WALTERS, M.B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, Knivsta, v. 164, p. S143-S164, 2003.

REICH, P.B.; WALTERS, M.B.; ELLSWORTH, D.S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 94, p. 13730–13734, 1997.

REICH, P.B.; WRIGHT, I.J.; LUSK, C.H. Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: a global GLOPNET analysis. **Ecological Applications**, Tempe, v. 17, n. 7, p. 1982-8, out. 2007.

RICKLEFS, R.; STARCK, J.M. Applications of phylogenetically independent contrasts: a mixed progress report. **Oikos**, Copenhagen, v. 77, n. 1, p. 167-172, 1996.

ROBINSON, D., HANDLEY, L.L., SCRIMGEOUR, C.M., GORDON, D.C., FORSTER, B.P.; ELLIS, R.P. Using stable isotope natural abundances ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) to integrate the stress responses of wild barley (*Hordeum spontaneum* C. Koch.) genotypes. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 51, n. 342, p. 41-50, 2000.

ROBINSON, D.; HANDLEY, L.L.; SCRIMGEOUR, C. M. A theory for $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ fractionation in nitrate-grown vascular plants. **Planta**, Berlin, v. 205, p. 397-406, 1998.

ROBINSON D. $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of the nitrogen cycle. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 16, p. 153-162, 2001.

ROGGY, J.C.; PRÉVOST, M.F.; GOUBIERE, F.; CASABIANCA, H.; GARBAYE, J.; DOMENACJ, A.M. Leaf natural ^{15}N abundance and total N concentration as potential indicators of plant N nutrition in legumes and pioneer species in a rain forest of French Guiana. **Oecologia**, Berlin, v. 120, p. 171-182, 1999.

ROSADO, B.H.P.; DE MATTOS, E.A. Variação temporal de características morfológicas de folhas em dez espécies do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 21, n. 3, p. 741-752, set. 2007.

ROSADO, B. H. P.; DE MATTOS, E. A. Interspecific variation of functional traits in a CAM-tree dominated sandy coastal plain. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 21, p. 43-54, 2010.

ROSSATTO, D.R.; HOFFMANN, W.A.; FRANCO, A.C. Características estomáticas de pares congêneros de cerrado e mata de galeria crescendo numa região transicional no Brasil central. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 23, n. 2, p. 499-508, jun. 2009.

SANTIAGO, L.S.; WRIGHT, S.J. Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. **Functional Ecology**, Oxford, v. 21, n. 1, p. 19-27, fev. 2007.

SCARANO, F.R.; DUARTE, H.M.; RIBEIRO, K.T.; RODRIGUES, P.J.F.P.; BARCELLOS, E.M.B. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographic distribution to ecophysiological parameters. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 136, p. 345-364, 2001.

SCARANO, F.R.; DUARTE, H.M.; FRANCO, A.C.; GEßLER, A.; DE MATTOS, E.A.; RENNENBERG, H.; LÜTTGE, U. Physiological synecology of tree species in relation to geographic distribution and ecophysiological parameters at the Atlantic forest periphery in Brazil: an overview. **Trees**, Berlin, v. 19, n. 5, p. 493-496, 31 mar. 2004.

SCARANO, F.R.; BARROS, C.F.; LOH, R.K.T.; DE MATTOS, E.A.; WENDT, T. Plant morpho-physiological variation under distinct environmental extremes in restinga vegetation. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 60, n. 1, p. 221-235, 2009.

SCHULZE, E.D.; MOONEY, H.A.; SALA, O.E.; JOBBAGY, E.; BUCHMANN, N.; BAUER, G.; CANADELL, J.; JACKSON, R.B.; LORETTI, J.; OESTERHELD, M.; EHLERINGER, J.R. Rooting depth, water availability, and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia. **Oecologia**, Berlin, v. 108, p. 503-511, 1996.

SCHULZE, E.-D.; WILLIAMS, R.J.; FARQUHAR, G.D.; SCHULZE, W.; LANGRIDGE, J.; MILLER, J.M.; WALKER, B.H. Carbon and nitrogen isotope discrimination and nitrogen nutrition of trees along a rainfall gradient in northern Australia. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 25, p. 413-425, 1998.

SCHULZE, E.-D.; BECK, E.; MÜLLER-HOHENSTEIN, K. **Plant Ecology**. Berlin: Springer, 2002. 692 p.

SKOPP, J.; JAWSON, M.D.; DORAN, J.W. Steady-state aerobic microbial activity as a function of soil water content. **Journal/ Soil Science Society of America**, Madison, v. 54, p. 1619-1625, 1990.

SOBRADO, M. A. Leaf characteristics, wood anatomy and hydraulic properties in tree species from contrasting habitats within upper Rio Negro forests in the Amazon region. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 26, p. 215-226, 2010.

STATSOFT, INC. **STATISTICA (Data Analysis Software System), version 10.** Tulsa, 2011. Disponível em <<http://www.statsoft.com>>. Acesso em: 27 de julho de 2011.

STEWART, G.R.; TURNBULL, M.H.; SCHMIDT, S.; ERSKINE, P.D. ^{13}C natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: a biological integrator of water availability. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 22, p. 51-55, 1995.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant Physiology**. 5th Ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2009. 690 p.

TESSLER, M.G.; CAZZOLI Y GOYA, S. Processos Costeiros Condicionantes do Litoral Brasileiro. **Revista do Departamento de Geografia, Universidade de São Paulo**, São Paulo, v. 17, p. 11-23, 2005.

TIESSEN, H.; CHACON, P.; CUEVAS, E. Phosphorus and nitrogen status in soils and vegetation along a toposequence of dystrophic rain-forests on the upper Rio Negro. **Oecologia**, Berlin, v. 99, p. 145-150, 1994.

TOFT, N L.; ANDERSON, J.E.; NOWAK, R.S. Water-use efficiency and carbon isotope composition of plants in a cold desert environment. **Oecologia**, Berlin, v. 80, p. 11-18, 1989.

TOWNSEND, A.R.; CLEVELAND, C.C.; ASNER, G.P.; BUSTAMANTE, M.M.C. Controls over Foliar N:P Ratios in Tropical Rain Forests. **Ecology**, Tempe, v. 88, n. 1, p. 107-118, 2007.

TURNER, I.M. A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types. **Journal of Biogeography**, v. 21, n. 4, p. 413-419, 1994.

VALLADARES, F.; GIANOLI, E.; GOMEZ, J. M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. **New Phytologist**, Cambridge, v. 176, p. 749-763, 2007.

VELOSO, H.P.; RANGEL FILHO, A.L.R.; LIMA, J.C.A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um Sistema Universal**. Rio de Janeiro: IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, 1991. 124 p.

VIANI, R.A.G. **Atributos funcionais e a distribuição de espécies do cerrado e da floresta estacional semidecidual**. 2010. 145 p. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal). Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2010.

VIANI, R.A.G.; RODRIGUES, R.R.; DAWSON, T.E.; OLIVEIRA, R.S. Functional differences between woodland savannas and seasonally dry forests from south-eastern Brazil: Evidence from ^{15}N natural abundance studies. **Austral Ecology**, Carlton, v. 36, p. 974-982, 2011.

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

VITOUSEK, P.M.; PORDER, S.; HOULTON, B.Z.; CHADWICK, O.A. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. **Ecological applications**, Washington, v. 20, n. 1, p. 5-15, jan. 2010.

VITOUSEK, P.M.; MATSON, P.A. Nitrogen transformations in a range of tropical forest soils. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 20, n. 3, p. 361-367, 1988.

VITOUSEK, P.M.; SANDFORD, R.L. Nutrient cycling in moist tropical forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 17, p. 137-167, 1986.

WEBB, C.; ACKERLY, D.D.; MCPEEK, M.A.; DONOGHUE, M.J. Phylogenies and community ecology. **Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics**, Palo Alto, v. 33, p. 475-505, 2002.

WEBB, C.O.; DONOGHUE, M.J. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. **Molecular Ecology Notes**, Oxford, v. 5, n. 1, p. 181-183, mar. 2005.

WESTOBY, M.; FALSTER, D.S.; MOLES, A.T.; VESK, P.A.; WRIGHT, I.J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 33, n. 1, p. 125-159, nov. 2002.

WESTOBY, M.; LEISHMAN, M. R.; LORD, J.M. On Misinterpreting the 'Phylogenetic Correction'. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 83, n. 3, p. 531-534, 1995.

WESTOBY, M.; WRIGHT, I.J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 21, n. 5, p. 261-268, 2006.

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

WRIGHT, I.J.; GROOM, P.K.; LAMONT, B.B.; POOT, P.; PRIOR, L.D.; REICH, P.B.; SCHULZE, E.-D.; VENEKLAAS, E.J.; WESTOBY, M. Leaf trait relationships in Australian plant species. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 31, n. 5, p. 551, 2004.

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.; ROUMET, C.; THOMAS, S.C.; TJOELKER, M.G.; VENEKLAAS, E.J.; VILLAR, R. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, London, v. 428, n. 6985, p. 821-827, 22 abr. 2004.

WRIGHT, I.J.; REICH, P.B.; CORNELISSEN, J.H.C.; FALSTER, D.S.; GARNIER, E.; HIKOSAKA, K.; LAMONT, B.B.; LEE, W.; OLEKSYN, J.; OSADA, N.; POORTER, H.; VILLAR, R.; WARTON, D.I.; WESTOBY, M. Assessing the generality of global leaf trait relationships. **New Phytologist**, Cambridge, v. 166, n. 2, p. 485-96, mai. 2005.

WRIGHT, I.J.; ACKERLY, D.D.; BONGERS, F.; HARMS, K.E.; IBARRA-MANRIQUEZ, G.; MARTINEZ-RAMOS, M.; MAZER, S.J.; MULLER-LANDAU, H.C.; PAZ, H.; PITMAN, N.C.A.; POORTER, L.; SILMAN, M.R.; VRIESENDORP, C.F.; WEBB, C.O.; WESTOBY, M.; WRIGHT, S.J. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. **Annals of Botany**, London, v. 99, n. 5, p. 1003-15, mai. 2007.

WRIGHT, I.J.; CANNON, K. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. **Functional Ecology**, Oxford, v. 15, n. 3, p. 351-359, jun. 2001.

WRIGHT, I.J.; REICH, P.B.; WESTOBY, M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. **Functional Ecology**, Oxford, v. 15, n. 4, p. 423-434, ago. 2001.

WRIGHT, I.J.; WESTOBY, M. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. **New Phytologist**, Cambridge, v. 155, n. 3, p. 403-416, set. 2002

WRIGHT, I.J.; WESTOBY, M.; REICH, P.B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. **Journal of Ecology**, Oxford, . 90, p. 534-543, 2002.

WRIGHT, I.J.; WESTOBY, M. The economics of leaves. **Australian Science**, Victoria, n. August, p. 34-37, 2004.

ZHANG, J.; MARSHALL, J.D. Population differences in water-use efficiency of well-watered and water-stressed western larch seedlings. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 24, p. 92-99, 1994.

APÊNDICES

Apêndice A – Lista de espécies amostradas nas restingas seca (APA de *Massambaba*, Arraial do Cabo, RJ), intermediária (PARNA da restinga de *Jurubatiba*, Macaé, RJ) e úmida (PESM – núcleo *Picinguaba*, Ubatuba, SP)

(continua)

Família	Espécie	Restinga		
		Seca	Intermediária	Úmida
Anarcadiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	x	x	x
Annonaceae	<i>Guatteria gomeziana</i> A. St.-Hil.			x
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart.			x
Asteraceae	<i>Vernonia rufogrisea</i> A. St.-Hil.		x	
Bignoniaceae	<i>Jacaranda puberula</i> Cham.			x
Burseraceae	<i>Protium icicariba</i> (DC.) Marchand	x	x	
Celastraceae	<i>Maytenus obtusifolia</i> Mart.	x	x	
	<i>Maytenus littoralis</i> Carvalho-Okano			x
Chrysobalanaceae	<i>Chrysobalanus icaco</i> L.	x		
Clusiaceae	<i>Clusia fluminensis</i> Planch. & Triana	x		
	<i>Clusia hilariana</i> Schltdl.	x	x	
	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi			x
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum ovalifolium</i> Peyr.	x	x	
Euphorbiaceae	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.			x

Apêndice A – Lista de espécies amostradas nas restingas seca (APA de *Massambaba*, Arraial do Cabo, RJ), intermediária (PARNA da restinga de *Jurubatiba*, Macaé, RJ) e úmida (PESM – núcleo *Picinguaba*, Ubatuba, SP)

(continuação)

Família	Espécie	Restinga		
		Seca	Intermediária	Úmida
Fabaceae	<i>Andira fraxinifolia</i> Benth.			x
	<i>Andira legalis</i> (Vell.) Toledo	x	x	
	<i>Inga maritima</i> Benth.	x	x	
	<i>Inga subnuda</i> Salzm. ex Benth.			x
	<i>Senna australis</i> (Vell.) H.S. Irwin & Barneby	x		
	<i>Senna pendula</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) H.S. Irwin & Barneby		x	
Lacistemaceae	<i>Lacistema pubescens</i> Mart.			x
Lauraceae	<i>Ocotea notata</i> (Nees & Mart.) Mez	x	x	
Malpighiaceae	<i>Byrsonima ligustrifolia</i> A. Juss.			x
	<i>Byrsonima sericea</i> DC.	x	x	
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl			x
Myrsinaceae	<i>Myrsine parvifolia</i> A. DC.	x	x	
	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.			x
Myrtaceae	<i>Eugenia rotundifolia</i> Casar.	x		
	<i>Eugenia umbelliflora</i> O. Berg		x	x
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	x	x	

Apêndice A – Lista de espécies amostradas nas restingas seca (APA de *Massambaba*, Arraial do Cabo, RJ), intermediária (PARNA da restinga de *Jurubatiba*, Macaé, RJ) e úmida (PESM – núcleo *Picinguaba*, Ubatuba, SP)

(conclusão)				
Família	Espécie	Restinga		
		Seca	Intermediária	Úmida
Ochnaceae	<i>Ouratea cuspidata</i> Tiegh.	x	x	
Pentaphyllacaceae	<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess.		x	
Polygonaceae	<i>Coccoloba declinata</i> (Vell.) Mart.		x	
	<i>Coccoloba glaziovii</i> Lindau			x
Rubiaceae	<i>Faramea cf latifolia</i> (Cham. & Schltdl.)			
	DC.			x
Sapindaceae	<i>Cupania emarginata</i> Cambess.	x	x	
Sapotaceae	<i>Manilkara subsericea</i> (Mart.) Dubard	x	x	

APÊNDICE B – Imagens das raízes finas de algumas das espécies botânicas amostradas na restinga úmida (PESM Serra do Mar – núcleo *Picinguaba*), sendo possível observar a presença de arbúsculos, vesículas e hifas de fungos micorrízicos arbusculares no interior do córtex. Onde: A – *Andira fraxinifolia*; B – *Guatteria gomeziana*; C – *Maytenus littoralis*; D – *Eugenia umbelliflora*; E – *Euterpe edulis*; F – *Guarea macrophylla*

APÊNDICE C – Valores das taxas de colonização por fungos micorrízicos arbusculares em raízes finas de algumas das espécies amostradas na restinga úmida (PESM – núcleo *Picinguaba*, Ubatuba, SP)

Família	Espécie	Taxa de colonização (%)
Anarcadiaceae	<i>Tapirira guianensis</i>	40,4
Annonaceae	<i>Guatteria gomeziana</i>	22,5
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i>	41,0
Bignoniaceae	<i>Jacaranda puberula</i>	46,2
Chrysobalanaceae	<i>Maytenus littoralis</i>	11,1
Clusiaceae	<i>Garcinia gardneriana</i>	25,0
Euphorbiaceae	<i>Pera glabrata</i>	10,0
Fabaceae	<i>Andira fraxinifolia</i>	24,6
Fabaceae	<i>Inga subnuda</i>	54,9
Lacisternaceae	<i>Lacistema pubescens</i>	19,9
Malpighiaceae	<i>Byrsonima ligustrifolia</i>	N. A.
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i>	14,0
Myrsinaceae	<i>Myrsine umbellata</i>	52,0
Myrtaceae	<i>Eugenia umbelliflora</i>	29,8
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	0,5
Polygonaceae	<i>Coccoloba glaziovii</i>	54,5
Rubiaceae	<i>Faramea cf latifolia</i>	17,1

* Análises realizadas no Laboratório de Microbiologia do Solo ESALQ/ USP, por meio do método de interseção em placa quadriculada (GIOVANETTI; MOSSE, 1980), após as raízes serem clarificadas e coradas conforme método proposto por Philips e Hayman (1970);

* N. A.: não avaliada, uma vez que não foi possível a clarificação e coloração conforme método proposto por Philips e Hayman (1970).

ANEXOS

ANEXO A – Balanço hídrico climatológico segundo método proposto por Thornthwaite e Mather (1955), simplificado por Camargo (1962), para os anos em que as amostragens foram realizadas nas restingas estudadas

(continua)

Ano	Mês	T (°C)	P (mm)	ETP (mm)	P-ETP (mm)	NEG-AC	ARM (mm)	ALT (mm)	ETR (mm)	DEF (mm)	EXC (mm)
<i>Restinga Seca</i>											
2010	jan	26,2	57,6	125,9	-68,3	-315,4	58,0	-17,9	75,5	50,5	0,0
	fev	25,7	12,0	104,1	-92,1	-614,0	15,4	-8,5	20,5	83,6	0,0
	mar	26,0	186,2	121,3	64,9	-94,0	157,8	27,5	99,0	22,3	59,7
	abr	25,0	338,6	108,4	230,2	-64,2	174,7	9,1	96,3	12,1	233,2
	mai	23,5	86,6	100,2	-13,6	-185,8	101,8	6,2	80,4	19,8	0,0
	jun	21,2	58,2	76,5	-18,3	-111,9	138,5	-5,7	63,9	12,6	0,0
	jul	21,8	155,8	89,3	66,5	-106,7	151,5	8,0	67,7	21,5	80,0
	ago	21,2	16,2	85,0	-68,8	-222,2	86,8	-29,2	45,4	39,6	0,0
	set	21,8	29,4	88,3	-58,9	-416,2	36,6	-10,6	40,0	48,4	0,0
	out	22,4	108,6	96,0	12,6	-397,2	63,0	41,1	67,5	28,5	0,0
	nov	23,5	78,4	101,0	-22,6	-108,6	140,4	-12,1	90,5	10,5	0,0
	dez	25,9	100,0	127,9	-27,9	-149,1	125,4	4,3	95,7	32,2	0,0
	Anual	23,7	1.227,6	1.223,9	3,7	-2.785,2	1.250,0	12,3	842,4	381,5	372,9
2011	jan	25,3	5,0	74,4	-69,4	-189,9	43,5	-25,4	30,4	43,9	0,0
	fev	24,6	1,0	92,4	-91,4	-523,3	23,2	-11,8	12,8	79,6	0,0
	mar	24,6	145,0	102,2	42,8	-290,3	77,3	46,1	98,9	3,3	0,0

ANEXO A – Balanço hídrico climatológico segundo método proposto por Thornthwaite e Mather (1955), simplificado por Camargo (1962), para os anos em que as amostragens foram realizadas nas restingas estudadas

(continuação)

Ano	Mês	T (°C)	P (mm)	ETP (mm)	P-ETP (mm)	NEG-AC	ARM (mm)	ALT (mm)	ETR (mm)	DEF (mm)	EXC (mm)
	abr	24,7	186,6	103,3	83,3	-36,8	195,9	23,9	95,6	7,7	67,0
	mai	22,4	139,0	85,3	53,7	0,0	225,0	0,0	85,3	0,0	53,7
	jun	21,3	43,8	76,2	-32,4	-52,0	181,4	-26,3	70,1	6,1	0,0
	jul	21,0	8,0	79,7	-71,7	-224,0	87,3	-30,0	38,0	41,8	0,0
	ago	21,2	47,6	84,4	-36,8	-317,3	56,5	-4,6	52,2	32,2	0,0
	set	20,8	7,8	77,6	-69,8	-515,3	23,4	-8,5	16,3	61,2	0,0
	out	21,3	137,4	84,1	53,3	-219,6	154,0	69,4	61,2	22,9	6,8
	nov	21,7	136,4	81,8	54,6	-16,3	210,3	0,0	80,2	1,7	56,2
	dez	22,6	152,0	89,1	62,9	-4,7	220,4	0,0	89,0	0,1	63,0
	Anual	22,5	1.009,6	1.030,7	-21,1	-2.389,5	1.498,3	32,8	730,1	300,6	246,7
Restinga Intermediária											
2010	jan	86,1	52,6	168,5	-115,9	-377,5	44,7	-31,1	83,7	84,8	0,0
	fev	86,6	180,4	152,5	27,9	-503,0	80,6	66,6	44,8	107,7	69,0
	mar	81,2	168,2	139,5	28,7	-69,8	172,0	-38,1	124,4	15,1	81,9
	abr	75,3	94,8	111,5	-16,7	-105,1	145,5	-1,1	95,9	15,6	0,0
	mai	69,7	57,2	95,7	-38,5	-248,9	74,9	-14,4	71,6	24,1	0,0
	jun	61,6	42,8	67,8	-25,0	-326,7	52,9	-6,1	48,9	19,0	0,0

ANEXO A – Balanço hídrico climatológico segundo método proposto por Thornthwaite e Mather (1955), simplificado por Camargo (1962), para os anos em que as amostragens foram realizadas nas restingas estudadas

(continuação)

Ano	Mês	T (°C)	P (mm)	ETP (mm)	P-ETP (mm)	NEG-AC	ARM (mm)	ALT (mm)	ETR (mm)	DEF (mm)	EXC (mm)
2011	jul	66,1	112,0	90,8	21,2	-165,1	136,0	32,7	74,1	16,7	5,3
	ago	63,9	11,0	85,3	-74,3	-239,8	80,2	-30,2	41,2	44,1	0,0
	set	70,2	30,8	107,0	-76,2	-461,8	30,4	-11,4	42,2	64,8	0,0
	out	71,6	75,4	113,5	-38,1	-587,8	18,0	3,0	72,4	41,1	0,0
	nov	72,9	302,2	111,0	191,2	-69,6	175,8	58,7	110,7	0,3	132,8
	dez	80,5	124,4	144,5	-20,1	-104,0	149,6	1,8	122,6	22,0	0,0
	Anual	885,7	1.251,8	1.387,7	-135,9	-3.259,1	1.160,5	30,4	932,4	455,3	289,0
	jan	52,3	51,2	86,8	-35,6	-43,8	116,9	-28,2	76,2	10,6	3,1
	fev	78,8	16,4	113,7	-97,3	-348,9	50,2	-30,4	46,8	66,9	0,0
	mar	73,6	202,4	102,8	99,6	-21,8	206,1	63,6	100,0	2,9	38,9
	abr	73,0	92,4	99,9	-7,5	-39,4	193,1	-3,2	92,4	7,5	3,2
	mai	63,4	70,4	71,1	-0,7	-24,4	203,0	-1,7	68,7	2,4	3,4
	jun	69,0	22,0	95,6	-73,6	-126,2	139,2	-43,8	65,8	29,7	0,0
	jul	73,1	16,0	121,5	-105,5	-468,9	30,2	-19,9	35,9	85,6	0,0
	ago	65,0	51,6	87,7	-36,1	-476,2	27,8	0,5	51,1	36,7	0,0
	set	62,4	37,2	75,5	-38,3	-481,7	28,7	3,3	33,9	41,6	0,0
	out	67,4	137,8	95,8	42,0	-198,1	139,7	64,7	69,6	26,2	3,5

ANEXO A – Balanço hídrico climatológico segundo método proposto por Thornthwaite e Mather (1955), simplificado por Camargo (1962), para os anos em que as amostragens foram realizadas nas restingas estudadas

(continuação)

Ano	Mês	T (°C)	P (mm)	ETP (mm)	P-ETP (mm)	NEG-AC	ARM (mm)	ALT (mm)	ETR (mm)	DEF (mm)	EXC (mm)
	nov	66,5	129,6	85,3	44,3	-24,4	203,4	0,0	82,6	2,7	47,0
	dez	72,0	125,4	105,7	19,7	-21,1	205,8	-15,2	104,0	1,8	36,6
	Anual	816,6	952,4	1.141,5	-189,1	-2.275,0	1.544,2	-10,2	826,9	314,6	135,7
Restinga Úmida											
	jan	80,0	449,2	129,9	319,3	225,0	0,0	0,0	129,9	0,0	319,3
	fev	81,9	313,0	122,8	190,2	225,0	0,0	0,0	122,8	0,0	190,2
	mar	74,8	190,6	108,6	82,0	222,9	-2,1	0,0	108,5	0,0	82,1
	abr	69,7	417,8	91,2	326,6	202,9	-26,2	0,0	87,1	4,1	330,7
	mai	64,7	78,6	81,9	-3,3	180,4	-53,6	-27,2	75,3	6,6	30,5
	jun	55,9	116,8	58,5	58,3	219,1	-6,1	27,2	58,5	0,0	31,0
2010	jul	58,5	260,6	71,0	189,6	207,3	-20,1	0,0	68,5	2,5	192,1
	ago	56,7	97,6	67,4	30,2	202,7	-26,4	-22,3	63,2	4,2	56,6
	set	59,7	166,6	73,2	93,4	225,0	0,0	22,3	73,2	0,0	71,2
	out	62,8	123,8	83,3	40,5	225,0	0,0	0,0	83,3	0,0	40,5
	nov	66,9	103,6	90,1	13,5	212,1	-13,5	-7,3	89,5	0,6	21,4
	dez	75,3	556,1	117,7	438,4	206,3	-21,6	-11,4	114,9	2,8	452,6
	Anual	806,9	2.874,3	1.095,5	1.778,8	2.553,8	-169,7	-18,7	1.074,7	20,8	1.818,3

ANEXO A – Balanço hídrico climatológico segundo método proposto por Thornthwaite e Mather (1955), simplificado por Camargo (1962), para os anos em que as amostragens foram realizadas nas restingas estudadas

(conclusão)											
Ano	Mês	T (°C)	P (mm)	ETP (mm)	P-ETP (mm)	NEG-AC	ARM (mm)	ALT (mm)	ETR (mm)	DEF (mm)	EXC (mm)
2011	jan	52,6	303,4	81,6	221,8	150,0	0,0	18,7	81,6	0,0	203,1
	fev	54,5	36,6	91,3	-54,7	76,5	-101,1	-38,8	75,4	15,8	0,0
	mar	72,6	696,5	99,5	597,0	225,0	0,0	38,8	99,5	0,0	558,1
	abr	70,8	448,0	92,2	355,8	211,9	-14,4	0,0	90,9	1,3	357,1
	mai	61,0	147,5	68,6	78,9	225,0	0,0	0,0	68,6	0,0	78,9
	jun	53,0	68,8	49,7	19,1	216,9	-8,6	0,0	49,2	0,5	19,6
	jul	55,1	81,0	59,6	21,4	208,1	-19,2	0,0	57,4	2,3	23,6
	ago	57,7	121,4	69,1	52,3	221,2	-3,9	0,0	69,0	0,1	52,4
	set	56,7	64,0	64,8	-0,8	209,1	-17,6	0,0	63,1	1,7	0,9
	out	65,8	202,6	95,4	107,2	209,3	-17,6	-15,7	93,5	1,9	124,8
	nov	63,2	184,6	80,3	104,3	191,6	-38,2	3,2	77,5	2,9	104,0
	dez	69,5	343,6	96,6	247,0	225,0	0,0	12,5	96,6	0,0	234,5
Anual	732,3	2.698,0	948,6	1.749,3	2.369,5	-220,7	18,7	922,2	26,5	1.757,0	

Parâmetros estimados por meio de cálculos realizados em planilhas no ambiente EXCEL, propostas por Rolim; Sentelhas; Barbieri (1998).

ANEXO B – Concentrações de N, razão C/N e $\delta^{15}\text{N}$ (valores médios $\pm$ erro-padrão) ao longo dos diferentes intervalos de profundidade dos solos amostrados nas restingas estudadas

(continua)				
Intervalo (cm)	n	N (g kg ⁻¹)	C/N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>Restinga seca</i>				
0-5	5	6,30 (1,29)	25,01 (1,02)	-2,2 (1)
5-10	5	3,38 (1,7)	33,37 (1,89)	0,1 (0,8)
10-20	5	2,68 (1,2)	31,82 (0,87)	-0,1 (1)
20-30	5	2,43 (0,56)	31,50 (0,94)	-1,4 (1,1)
30-40	5	2,68 (0,46)	32,93 (1,37)	0,7 (0,8)
40-50	5	2,48 (0,91)	29,03 (1,47)	-0,6 (0,8)
<i>Restinga Intermediária</i>				
0-5	5	15,13 (7,6)	36,4 (3,03)	1,9 (0,7)
5-10	5	7,34 (3,52)	39,22 (4,29)	3,3 (0,3)
10-20	5	5,40 (2,97)	39,00 (2,46)	3,2 (0,6)
20-30	5	7,10 (3,75)	39,59 (2,37)	3,0 (0,7)
30-40	5	6,28 (3,51)	41,62 (2,53)	3,3 (0,6)
40-50	5	2,89 (1,44)	37,68 (2,82)	3,1 (0,3)

ANEXO B – Concentrações de N, razão C/N e $\delta^{15}\text{N}$ (valores médios $\pm$ erro-padrão) ao longo dos diferentes intervalos de profundidade dos solos amostrados nas restingas estudadas

(conclusão)				
Intervalo	n	N	C/N	$\delta^{15}\text{N}$
(cm)		(g kg ⁻¹)		(‰)
<i>Restinga Úmida</i>				
0-5	5	18,23	17,88	2,5
		(1,92)	(1,33)	(0,2)
5-10	5	17,24	18,11	3,8
		(1,39)	(1,41)	(0,2)
10-20	5	11,32	18,31	5,1
		(0,79)	(1,02)	(0,3)
20-30	5	6,50	19,08	6,0
		(0,77)	(0,66)	(0,4)
30-40	5	4,01	21,51	5,1
		(0,36)	(2,02)	(0,6)
40-50	5	2,97	18,03	2,9
		(0,29)	(1,52)	(0,2)

ANEXO C – Valores médios ($\pm$ erro-padrão) das formas inorgânicas disponíveis e taxas líquidas de mineralização e nitrificação do nitrogênio (valores médios $\pm$ erro-padrão) no intervalo superficial (0-10 cm) dos solos das restingas amostradas, nos dois períodos de amostragem realizados

Restinga	Período	<i>n</i>	N-NH ₄ ⁺ ($\mu\text{g g}^{-1}$)	N-NO ₃ ⁻ ($\mu\text{g g}^{-1}$)	Mineralização ($\mu\text{g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$)	Nitrificação ($\mu\text{g g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$)
Seca	Chuvoso	20	4,86	0,08	-0,02	0,09
			(1,27)	(0,04)	(0,10)	(0,03)
	Seco	17	2,12	0,24	-0,02	0,01
			(0,50)	(0,07)	(0,01)	(0,01)
Intermediária	Chuvoso	20	1,26	0,01	0,22	0,08
			(0,45)	(0,01)	(0,08)	(0,07)
	Seco	17	2,41	0,16	-0,05	0,03
			(0,81)	(0,05)	(0,10)	(0,01)
Úmida	Chuvoso	20	3,86	0,79	0,45	0,09
			(0,28)	(0,17)	(0,11)	(0,06)
	Seco	20	1,89	0,81	0,06	0,1
			(0,27)	(0,17)	(0,07)	(0,06)

ANEXO D – Concentrações foliares de nitrogênio (N) e fósforo (P), razões C/N e N/P, concentrações foliares de lignina, razão lignina/N, massa foliar por unidade de área (MFA) e $\delta^{15}\text{N}$ foliar de cada espécie botânica amostrada nas restingas estudadas

(continua)											
Família	Gênero	Espécie	<i>n</i>	N (g kg ⁻¹)	P	C/N	N/P	Lignina (g kg ⁻¹)	Lignina/N	MFA (g m ⁻²)	δ ¹⁵ N (‰)
Restinga seca											
Anacardiaceae	Tapirira	guianensis	10	14,16 (0,53)	0,7 (0,05)	33,81 (1,59)	20,72 (0,84)	305,49	21,56	120,15 (3,77)	-3,8 (0,7)
Burseraceae	Protium	icicariba	10	17,92 (0,44)	0,91 (0,04)	26,64 (0,64)	19,95 (0,63)	203,17	11,33	120,28 (3,36)	-3,1 (0,4)
Celastraceae	Maytenus	obtusifolia	10	12,82 (0,59)	0,52 (0,02)	38,06 (1,77)	24,93 (1,68)	287,37	22,42	212,54 (4,28)	-3,7 (0,4)
Chrysobalanaceae	Chrysobalanus	icaco	10	9,05 (0,28)	0,38 (0,02)	49,73 (1,62)	24,54 (1,24)	161,73	17,88	185,82 (6,59)	-4,9 (0,6)
Clusiaceae	Clusia	fluminensis	10	7,83 (0,15)	0,47 (0,04)	56,99 (0,96)	18,08 (1,91)	320,37	40,89	366,15 (12,14)	-6,3 (0,3)
Clusiaceae	Clusia	hilariana	10	8,71 (0,33)	0,53 (0,05)	54,84 (2,00)	17,43 (1,22)	351,47	40,33	496,23 (49,31)	-5,6 (0,4)
Erythroxylaceae	Erythroxylum	ovalifolium	9	17,23 (0,58)	0,61 (0,05)	25,36 (0,81)	29,13 (1,61)	149,32	8,66	135,42 (5,21)	4,4 (0,3)
Fabaceae	Andira	legalis	9	19,54 (0,47)	0,74 (0,03)	25,76 (0,80)	26,59 (0,97)	349,54	17,88	216,33 (24,83)	1,1 (0,4)

ANEXO D – Concentrações foliares de nitrogênio (N) e fósforo (P), razões C/N e N/P, concentrações foliares de lignina, razão lignina/N, massa foliar por unidade de área (MFA) e $\delta^{15}\text{N}$ foliar de cada espécie botânica amostrada nas restingas estudadas

(continuação)											
Família	Gênero	Espécie	<i>n</i>	N (g kg ⁻¹)	P	C/N	N/P	Lignina (g kg ⁻¹)	Lignina/N	MFA (g m ⁻²)	δ ¹⁵ N (‰)
Fabaceae	<i>Inga</i>	<i>maritima</i>	9	29,28 (0,91)	0,89 (0,06)	16,1 (0,43)	34,21 (2,26)	310,73	10,61	102,52 (6,54)	1,3 (0,4)
Fabaceae	<i>Senna</i>	<i>australis</i>	10	28,9 (1,98)	1,36 (0,15)	14,85 (1,00)	22,09 (1,30)	101,50	3,51	69,97 (5,19)	3,4 (0,8)
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>notata</i>	10	15,26 (0,53)	0,62 (0,01)	33,64 (1,15)	24,39 (0,58)	259,10	16,97	156,19 (5,37)	5,8 (0,4)
Malpighiaceae	<i>Byrsonima</i>	<i>sericea</i>	10	14,25 (0,59)	0,48 (0,04)	35,7 (1,33)	32,23 (3,97)	258,98	18,17	171,39 (6,55)	2,9 (0,5)
Myrsinaceae	<i>Myrsine</i>	<i>parvifolia</i>	9	11,75 (0,46)	0,58 (0,06)	41,68 (1,74)	21,43 (1,64)	387,02	32,95	173,5 (11,63)	4,8 (0,3)
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>rotundifolia</i>	10	10,65 (0,32)	0,46 (0,04)	45,94 (1,33)	24,86 (2,25)	315,93	29,66	236 (9,48)	3,4 (0,9)
Nyctaginaceae	<i>Guapira</i>	<i>opposita</i>	10	34,34 (1,32)	1,44 (0,25)	13,22 (0,61)	30,18 (4,65)	231,20	6,73	121,02 (5,09)	1,2 (0,3)
Ochnaceae	<i>Ouratea</i>	<i>cuspidata</i>	10	16,4 (0,73)	0,49 (0,03)	30,16 (1,42)	34,05 (1,74)	290,11	17,69	160,6 (8,58)	1,5 (0,4)
Sapindaceae	<i>Cupania</i>	<i>emarginata</i>	9	14,62 (0,67)	0,77 (0,04)	35,01 (1,90)	19,16 (0,86)	271,14	18,54	210,45 (22,44)	4,3 (0,7)

ANEXO D – Concentrações foliares de nitrogênio (N) e fósforo (P), razões C/N e N/P, concentrações foliares de lignina, razão lignina/N, massa foliar por unidade de área (MFA) e $\delta^{15}\text{N}$ foliar de cada espécie botânica amostrada nas restingas estudadas

(continuação)											
Família	Gênero	Espécie	<i>n</i>	N (g kg ⁻¹)	P	C/N	N/P	Lignina (g kg ⁻¹)	Lignina/N	MFA (g m ⁻²)	δ ¹⁵ N (‰)
Sapotaceae	<i>Manilkara</i>	<i>subsericea</i>	10	14,57 (0,47)	0,58 (0,01)	34,73 (1,32)	25,14 (1,15)	237,59	16,31	163,71 (8,5)	2,1 (0,4)
<i>Restinga intermediária</i>											
Anacardiaceae	<i>Tapirira</i>	<i>guianensis</i>	10	12,15 (0,35)	0,64 (0,02)	39,27 (1,14)	19,15 (1,17)	303,78	25,01	150,1 (16,99)	-3,2 (0,1)
Asteraceae	<i>Vernonia</i>	<i>rufogrisea</i>	10	16,9 (1,13)	0,8 (0,06)	26,54 (1,67)	21,69 (1,59)	155,44	9,20	232,96 (51,45)	-1,8 (0,2)
Burseraceae	<i>Protium</i>	<i>icicariba</i>	10	15,26 (0,36)	0,96 (0,08)	31,37 (0,60)	16,98 (1,59)	211,53	13,86	120,31 (4,34)	-3,8 (0,3)
Celastraceae	<i>Maytenus</i>	<i>obtusifolia</i>	9	9,17 (0,37)	0,59 (0,08)	52,74 (1,85)	18,34 (3,01)	321,48	35,05	226,18 (9,9)	-1,9 (0,2)
Clusiaceae	<i>Clusia</i>	<i>hilariana</i>	9	8,28 (0,26)	0,69 (0,11)	55,71 (1,60)	14,22 (2,16)	402,03	48,55	448,23 (76,08)	-3,6 (0,3)
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum</i>	<i>ovalifolium</i>	10	18,03 (1,10)	0,79 (0,08)	25,28 (1,46)	24,45 (2,23)	167,93	9,31	107,61 (10,24)	-2,1 (0,3)
Fabaceae	<i>Andira</i>	<i>legalis</i>	10	21,01 (0,35)	0,83 (0,08)	24,33 (0,46)	27,39 (2,59)	359,29	17,10	188,69 (5,46)	-1,5 (0,1)

ANEXO D – Concentrações foliares de nitrogênio (N) e fósforo (P), razões C/N e N/P, concentrações foliares de lignina, razão lignina/N, massa foliar por unidade de área (MFA) e $\delta^{15}\text{N}$ foliar de cada espécie botânica amostrada nas restingas estudadas

(continuação)											
Família	Gênero	Espécie	<i>n</i>	N (g kg ⁻¹)	P (g kg ⁻¹)	C/N	N/P	Lignina (g kg ⁻¹)	Lignina/N	MFA (g m ⁻²)	δ ¹⁵ N (‰)
Fabaceae	<i>Inga</i>	<i>maritima</i>	10	28,62 (0,55)	1,01 (0,05)	17,13 (0,39)	29,08 (1,69)	427,89	14,95	113,14 (4,38)	-1,2 (0,1)
Fabaceae	<i>Senna</i>	<i>pendula</i>	10	25,39 (2,03)	0,99 (0,10)	16,91 (1,43)	31,25 (6,84)	103,37	4,07	68,22 (3,78)	-4,1 (0,3)
Lauraceae	<i>Ocotea</i>	<i>notata</i>	10	14,62 (0,36)	0,71 (0,08)	35,1 (0,86)	22,92 (2,41)	196,63	13,45	136,9 (3,47)	-2,4 (0,2)
Malpighiaceae	<i>Byrsonima</i>	<i>sericea</i>	9	12,75 (0,38)	0,64 (0,12)	39,47 (1,20)	31,48 (11,51)	311,67	24,44	166,87 (12,48)	-0,5 (0,3)
Myrsinaceae	<i>Myrsine</i>	<i>parvifolia</i>	10	9,7 (0,56)	0,66 (0,07)	51,12 (2,31)	15,72 (1,49)	327,73	33,80	144,08 (17,36)	-2,3 (0,3)
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>umbelliflora</i>	11	9,73 (0,19)	0,59 (0,02)	50,41 (1,14)	16,85 (0,78)	363,76	37,39	223,67 (7,26)	-1,9 (0,2)
Nyctaginaceae	<i>Guapira</i>	<i>opposita</i>	12	22,78 (1,19)	1,07 (0,15)	19,91 (1,49)	28,09 (5,59)	242,57	10,65	110,46 (11,52)	-0,2 (0,3)
Ochnaceae	<i>Ouratea</i>	<i>cuspidata</i>	10	13,18 (0,51)	0,57 (0,04)	37,21 (1,28)	24,22 (1,95)	324,06	24,58	229,54 (36,27)	0,2 (0,3)

ANEXO D – Concentrações foliares de nitrogênio (N) e fósforo (P), razões C/N e N/P, concentrações foliares de lignina, razão lignina/N, massa foliar por unidade de área (MFA) e $\delta^{15}\text{N}$ foliar de cada espécie botânica amostrada nas restingas estudadas

(continuação)											
Família	Gênero	Espécie	<i>n</i>	N (g kg ⁻¹)	P	C/N	N/P	Lignina (g kg ⁻¹)	Lignina/N	MFA (g m ⁻²)	δ ¹⁵ N (‰)
Pentaphylacaceae	<i>Ternstroemia</i>	<i>brasiliensis</i>	10	10,82	0,51	47,12	21,69	180,48	16,68	167,22	-1,3
				(0,35)	(0,03)	(1,72)	(1,19)			(5,26)	(0,2)
Polygonaceae	<i>Coccoloba</i>	<i>declinata</i>	10	26,65	1,42	17,15	24,81	503,66	18,90	98,24	-0,2
				(0,79)	(0,18)	(0,55)	(5,63)			(10,42)	(0,3)
Sapindaceae	<i>Cupania</i>	<i>emarginata</i>	7	13,53	0,8	38,83	17,93	273,43	20,22	184,17	-3,0
				(0,36)	(0,07)	(0,99)	(2,04)			(11,43)	(0,3)
Sapotaceae	<i>Manilkara</i>	<i>subsericea</i>	10	13,28	0,66	37,33	20,77	203,65	15,34	169,16	-0,1
				(0,37)	(0,04)	(1,10)	(1,46)			(9,04)	(0,3)
<i>Restinga úmida</i>											
Anacardiaceae	<i>Tapirira</i>	<i>guianensis</i>	2	16,11	1,1	30,26	15,88	344,08	21,36	80,74	-1,5
				(1,86)	(0,25)	(3,42)	(5,26)			(21,95)	(0,2)
Annonaceae	<i>Guatteria</i>	<i>gomeziana</i>	10	22,52	0,87	21	27,06	216,07	9,59	99,25	0,1
				(0,99)	(0,07)	(1,16)	(2,04)			(10,70)	(0,1)
Arecaceae	<i>Euterpe</i>	<i>edulis</i>	10	19,57	1,01	23,49	20,18	261,38	13,35	85,99	-1,1
				(0,85)	(0,08)	(0,95)	(1,16)			(6,71)	(0,4)
Bignoniaceae	<i>Jacaranda</i>	<i>puberula</i>	9	26,07	0,99	19,61	27,52	160,37	6,15	50,55	-0,7
				(1,83)	(0,08)	(1,20)	(2,79)			(7,56)	(0,2)

ANEXO D – Concentrações foliares de nitrogênio (N) e fósforo (P), razões C/N e N/P, concentrações foliares de lignina, razão lignina/N, massa foliar por unidade de área (MFA) e $\delta^{15}\text{N}$ foliar de cada espécie botânica amostrada nas restingas estudadas

(continuação)											
Família	Gênero	Espécie	<i>n</i>	N (g kg ⁻¹)	P	C/N	N/P	Lignina (g kg ⁻¹)	Lignina/N	MFA (g m ⁻²)	δ ¹⁵ N (‰)
Celastraceae	<i>Maytenus</i>	<i>littoralis</i>	8	19,83 (0,70)	0,78 (0,03)	24,32 (0,98)	25,52 (1,12)	299,45	15,10	78,23 (3,35)	0,2 (0,3)
Clusiaceae	<i>Garcinia</i>	<i>gardneriana</i>	11	16,33 (0,38)	0,78 (0,08)	30,39 (0,91)	22,66 (1,97)	300,37	18,40	146,48 (19,32)	2 (0,3)
Euphorbiaceae	<i>Pera</i>	<i>glabrata</i>	9	20,99 (1,24)	0,81 (0,03)	23,98 (1,50)	26,37 (2,35)	454,44	21,65	103,58 (10,88)	-0,4 (0,3)
Fabaceae	<i>Andira</i>	<i>fraxinifolia</i>	10	29,59 (1,33)	1,06 (0,09)	16,94 (0,87)	31,34 (4,58)	364,80	12,33	59,45 (7,75)	-0,1 (0,4)
Fabaceae	<i>Inga</i>	<i>subnuda</i>	7	35,15 (1,4)	1,11 (0,14)	13,51 (0,64)	34,12 (3,98)	326,05	9,28	94,3 (14,61)	0,7 (0,1)
Lacistemataceae	<i>Lacistema</i>	<i>pubescens</i>	8	22,18 (0,67)	0,73 (0,05)	21,22 (0,62)	32,05 (3,17)	327,69	14,78	87,74 (8,29)	0,4 (0,1)
Malpighiaceae	<i>Byrsonima</i>	<i>ligustrifolia</i>	3	20,13 (1,3)	0,65 (0,05)	23,64 (1,37)	30,79 (0,87)	372,35	18,50	75 (14,13)	1,2 (0,4)
Meliaceae	<i>Guarea</i>	<i>macrophylla</i>	11	24,01 (1,44)	1,13 (0,13)	20,04 (0,96)	26,67 (5,28)	286,41	11,93	73,88 (8,28)	0,1 (0,2)
Myrsinaceae	<i>Myrsine</i>	<i>umbellata</i>	8	13,73 (0,89)	0,73 (0,09)	37,26 (2,62)	20,1 (2,04)	439,47	32,01	204,83 (46,11)	1,5 (0,5)

ANEXO D – Concentrações foliares de nitrogênio (N) e fósforo (P), razões C/N e N/P, concentrações foliares de lignina, razão lignina/N, massa foliar por unidade de área (MFA) e $\delta^{15}\text{N}$ foliar de cada espécie botânica amostrada nas restingas estudadas

(conclusão)											
Família	Gênero	Espécie	<i>n</i>	N (g kg ⁻¹)	P	C/N	N/P	Lignina (g kg ⁻¹)	Lignina/N	MFA (g m ⁻²)	δ ¹⁵ N (‰)
Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	<i>umbelliflora</i>	6	14,52	0,77	34,89	20,68	449,09	30,92	124,84	0,8
				(1,27)	(0,1)	(2,82)	(3,25)			(14,71)	(0,3)
Nyctaginaceae	<i>Guapira</i>	<i>opposita</i>	9	27,76	0,84	21,06	34,03	236,89	8,53	110,08	0,1
				(3,87)	(0,07)	(4,49)	(5,06)			(25,81)	(0,4)
Polygonaceae	<i>Coccoloba</i>	<i>glaziovii</i>	4	32,94	1,13	14,86	30,57	193,03	5,86	50,46	1,9
				(5,49)	(0,23)	(3,4)	(4,75)			(8,91)	(0,7)
Rubiaceae	<i>Faramea</i>	<i>cf latifolia</i>	13	18,39	0,84	22,18	22,71	173,58	9,44	212,59	0,7
				(0,39)	(0,05)	(0,48)	(1,07)			(37,16)	(0,1)

* Valores médios $\pm$ erro padrão (em parênteses); salvo as concentrações foliares de lignina e razões lignina/N, cuja determinação foi realizada por meio da análise de apenas uma amostra composta contendo material foliar de todos os indivíduos amostrados por espécie.

ANEXO E – Concentrações foliares de nitrogênio (N) e fósforo (P), razões C/N e N/P foliares, massa foliar por unidade de área (MFA) e abundância natural dos isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) dos gêneros em comum a pelo menos duas das restingas estudadas

(continua)									
Gênero	Restinga	<i>n</i>	N (g kg ⁻¹)	P	C/N	N/P	MFA (g m ⁻²)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>Andira</i>	Seca	9	19,54	0,74	25,76	26,59	216,33	-27,6	-1,1
			(0,47)	(0,03)	(0,80)	(0,97)	(24,83)	(0,3)	(0,4)
	Intermediária	10	21,01	0,83	24,33	27,39	188,69	-26,7	-1,6
			(0,35)	(0,08)	(0,46)	(2,59)	(5,46)	(0,3)	(0,1)
	Úmida	10	29,59	1,06	16,94	31,34	59,45	-32,0	-0,2
			(1,33)	(0,09)	(0,87)	(4,58)	(7,75)	(0,3)	(0,4)
<i>Byrsonima</i>	Seca	10	14,25	0,48	35,70	32,23	171,39	-28,5	-2,9
			(0,59)	(0,04)	(1,33)	(3,97)	(6,55)	(0,3)	(0,5)
	Intermediária	9	12,75	0,64	39,47	31,48	166,87	-29,4	-0,5
			(0,38)	(0,12)	(1,20)	(11,51)	(12,48)	(0,2)	(0,3)
	Úmida	3	20,13	0,65	23,64	30,79	75,00	-33,8	1,2
			(1,30)	(0,05)	(1,37)	(0,87)	(14,13)	(0,6)	(0,4)
<i>Clusia</i>	Seca	10	7,83	0,47	56,99	18,08	366,15	-16,2	-6,3
			(0,15)	(0,04)	(0,96)	(1,91)	(12,14)	(0,1)	(0,3)
	Seca	10	8,71	0,53	54,84	17,43	496,23	-15,6	-5,6
			(0,33)	(0,05)	(2,00)	(1,22)	(49,31)	(0,2)	(0,4)
	Intermediária	9	8,28	0,69	55,71	14,22	448,23	-16,8	-3,6
			(0,26)	(0,11)	(1,60)	(2,16)	(76,08)	(0,2)	(0,3)
<i>Cupania</i>	Seca	9	14,62	0,77	35,01	19,16	210,45	-28,2	-4,3
			(0,67)	(0,04)	(1,90)	(0,86)	(22,44)	(0,2)	(0,7)
	Intermediária	7	13,53	0,80	38,83	17,93	184,17	-28,8	-3,1
			(0,36)	(0,07)	(0,99)	(2,04)	(11,43)	(0,2)	(0,4)
	Seca	9	17,23	0,61	25,36	29,13	135,42	-27,4	-4,4
			(0,58)	(0,05)	(0,81)	(1,61)	(5,21)	(0,3)	(0,3)
<i>Erythroxylum</i>	Intermediária	10	18,03	0,79	25,28	24,45	107,61	-28,0	-2,1
			(1,10)	(0,08)	(1,46)	(2,23)	(10,24)	(0,4)	(0,3)

ANEXO E – Concentrações foliares de nitrogênio (N) e fósforo (P), razões C/N e N/P foliares, massa foliar por unidade de área (MFA) e abundância natural dos isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) dos gêneros em comum a pelo menos duas das restingas estudadas

(continuação)									
Gênero	Restinga	<i>n</i>	N (g kg ⁻¹)	P	C/N	N/P	MFA (g m ⁻²)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>Eugenia</i>	Seca	10	10,65 (0,32)	0,46 (0,04)	45,94 (1,33)	24,86 (2,25)	236,00 (9,48)	-28,9 (0,2)	-3,4 (0,9)
	Intermediária	11	9,73 (0,19)	0,59 (0,02)	50,41 (1,14)	16,85 (0,78)	223,67 (7,26)	-29,4 (0,2)	-2,0 (0,2)
	Úmida	6	14,52 (1,27)	0,77 (0,10)	34,89 (2,82)	20,68 (3,25)	124,84 (14,71)	-33,1 (0,5)	-0,9 (0,4)
	Seca	10	34,34 (1,32)	1,44 (0,25)	13,22 (0,61)	30,18 (4,65)	121,02 (5,09)	-27,9 (0,3)	-1,2 (0,3)
	Intermediária	12	22,78 (1,19)	1,07 (0,15)	19,91 (1,49)	28,09 (5,59)	110,46 (11,52)	-28,5 (0,2)	-0,3 (0,3)
	Úmida	9	27,76 (3,87)	0,84 (0,07)	21,06 (4,49)	34,03 (5,06)	110,08 (25,81)	-32,8 (0,3)	0,1 (0,4)
<i>Inga</i>	Seca	9	29,28 (0,91)	0,89 (0,06)	16,10 (0,43)	34,21 (2,26)	102,52 (6,54)	-28,8 (0,4)	-1,3 (0,4)
	Intermediária	10	28,62 (0,55)	1,01 (0,05)	17,13 (0,39)	29,08 (1,69)	113,14 (4,38)	-29,9 (0,3)	-1,2 (0,1)
	Úmida	7	35,15 (1,40)	1,11 (0,14)	13,51 (0,64)	34,12 (3,98)	94,30 (14,61)	-32,7 (0,3)	-0,8 (0,1)
	Seca	10	14,57 (0,47)	0,58 (0,01)	34,73 (1,32)	25,14 (1,15)	163,71 (8,50)	-27,1 (0,2)	-2,1 (0,4)
<i>Manilkara</i>	Intermediária	10	13,28 (0,37)	0,66 (0,04)	37,33 (1,10)	20,77 (1,46)	169,16 (9,04)	-27,7 (0,3)	-0,1 (0,3)
	Seca	10	12,82 (0,59)	0,52 (0,02)	38,06 (1,77)	24,93 (1,68)	212,54 (4,28)	-28,0 (0,3)	-3,7 (0,4)
<i>Maytenus</i>	Intermediária	9	9,17 (0,37)	0,59 (0,08)	52,74 (1,85)	18,34 (3,01)	226,18 (9,90)	-28,8 (0,4)	-1,9 (0,2)
	Úmida	8	19,83 (0,70)	0,78 (0,03)	24,32 (0,98)	25,52 (1,12)	78,23 (3,35)	-33,2 (0,3)	0,2 (0,3)

ANEXO E – Concentrações foliares de nitrogênio (N) e fósforo (P), razões C/N e N/P foliares, massa foliar por unidade de área (MFA) e abundância natural dos isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) dos gêneros em comum a pelo menos duas das restingas estudadas

(continuação)									
Gênero	Restinga	<i>n</i>	N (g kg ⁻¹)	P	C/N	N/P	MFA (g m ⁻²)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>Myrsine</i>	Seca	9	11,75 (0,46)	0,58 (0,06)	41,68 (1,74)	21,43 (1,64)	173,50 (11,63)	-29,0 (0,3)	-4,8 (0,3)
	Intermediária	10	9,70 (0,56)	0,66 (0,07)	51,12 (2,31)	15,72 (1,49)	144,08 (17,36)	-30,4 (0,4)	-2,4 (0,3)
	Úmida	8	13,73 (0,89)	0,73 (0,09)	37,26 (2,62)	20,10 (2,04)	204,83 (46,11)	-33,0 (0,4)	-1,6 (0,6)
	Seca	10	15,26 (0,53)	0,62 (0,01)	33,64 (1,15)	24,39 (0,58)	156,19 (5,37)	-29,3 (0,2)	-5,8 (0,4)
	Intermediária	10	14,62 (0,36)	0,71 (0,08)	35,10 (0,86)	22,92 (2,41)	136,90 (3,47)	-30,2 (0,2)	-2,4 (0,2)
	Seca	10	16,40 (0,73)	0,49 (0,03)	30,16 (1,42)	34,05 (1,74)	160,60 (8,58)	-28,8 (0,5)	-1,5 (0,4)
<i>Ouratea</i>	Intermediária	10	13,18 (0,51)	0,57 (0,04)	37,21 (1,28)	24,22 (1,95)	229,54 (36,27)	-29,1 (0,3)	0,3 (0,3)
	Seca	10	17,92 (0,44)	0,91 (0,04)	26,64 (0,64)	19,95 (0,63)	120,28 (3,36)	-28,7 (0,1)	-3,1 (0,4)
<i>Protium</i>	Intermediária	10	15,26 (0,36)	0,96 (0,08)	31,37 (0,60)	16,98 (1,59)	120,31 (4,34)	-29,6 (0,2)	-3,8 (0,3)
	Seca	10	28,90 (1,98)	1,36 (0,15)	14,85 (1,00)	22,09 (1,30)	69,97 (5,19)	-28,1 (0,4)	-3,4 (0,8)
<i>Senna</i>	Intermediária	10	25,39 (2,03)	0,99 (0,10)	16,91 (1,43)	31,25 (6,84)	68,22 (3,78)	-28,5 (0,4)	-4,1 (0,4)

ANEXO E – Concentrações foliares de nitrogênio (N) e fósforo (P), razões C/N e N/P foliares, massa foliar por unidade de área (MFA) e abundância natural dos isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) dos gêneros em comum a pelo menos duas das restingas estudadas

Gênero	Restinga	<i>n</i>	N (g kg ⁻¹)	P (g kg ⁻¹)	C/N	N/P	MFA (g m ⁻²)	(conclusão)	
								$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>Tapirira</i>	Seca	10	14,16 (0,53)	0,70 (0,05)	33,81 (1,59)	20,72 (0,84)	120,15 (3,77)	-28,8 (0,1)	-3,8 (0,7)
	Intermediária	10	12,15 (0,35)	0,64 (0,02)	39,27 (1,14)	19,15 (1,17)	150,10 (16,99)	-29,0 (0,3)	-3,3 (0,1)
	Úmida	2	16,11	1,10	30,26	15,88	80,74	-30,9	-1,6

* Valores médios ± erro padrão (em parênteses).