

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL**

DOUGLAS TINOCO WANDEKOKEN

**DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E DIVERSIDADE FUNCIONAL DE
PALMEIRAS (ARECACEAE) EM FLORESTAS DE RESTINGA**

VITÓRIA - ES

2018

DOUGLAS TINOCO WANDEKOKEN

**DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E DIVERSIDADE FUNCIONAL DE
PALMEIRAS (ARECACEAE) EM FLORESTAS DE RESTINGA**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Centro de Ciências Humanas e Naturais da Universidade Federal do Espírito Santo como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre/Doutor em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Fisiologia Vegetal.

Orientador(a): Prof. Dr. Luis Fernando Tavares de Menezes

Coorientador(a): Prof. Dr^a. Sara Lucía Colmenares Trejos

VITÓRIA - ES

2018

[PÁGINA DA FICHA CATALOGRÁFICA]

DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E DIVERSIDADE FUNCIONAL DE PALMEIRAS (ARECACEAE) EM FLORESTAS DE RESTINGA

DOUGLAS TINOCO WANDEKOKEN

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Centro de Ciências Humanas e Naturais da Universidade Federal do Espírito Santo como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal na área de concentração Fisiologia Vegetal.

Aprovada em 07 de Março de 2018.

Comissão Examinadora:

Dr. Luis Fernando Tavares de Menezes - UFES
Orientador e Presidente da Comissão

Dr. Geraldo Rogério Faustini Cuzzuol- UFES
Examinador Interno

Dr. Luis Fernando Silva Magnago - UESC
Examinador Externo

DEDICATÓRIA

Dedico essa dissertação à Geise Diniz Tinoco.

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pelo financiamento financeiro.

Aos professores do Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal da UFES, sempre empenhados em melhorar a qualidade do curso.

Ao professor Dr. Luis Fernando Tavares de Menezes pelos conhecimentos passados, pela confiança e paciência durante a elaboração desse projeto;

À Dr^a. Sara Lucía Colmenares Trejos do Programa de Pós-graduação em ecologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro pelo incentivo para seguir em frente e pelo auxílio nas análises funcionais;

Ao doutorando do PPGBV Jehová Lourenço-Junior que idealizou os trabalhos de ecologia funcional na restinga do Parque Estadual Paulo Cesar Vinha;

Ao Msc. Oberdan José Pereira pela disposição nas atividades de campo e por todo o conhecimento botânico a mim passado;

Aos professores Dr. Geraldo R.F. Cuzzuol e Camila R.D. Milanez que me permitiram realizar análises em seus laboratórios;

Aos amigos, Daniely Hirata, Fabiano Volponi, Felipe Barreto, Nilton Emmerick, sempre dispostos nas idas a campo;

Ao meu amigo, Edú Baptista Guerra pelo auxílio com as fotografias em campo.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1: Índices multivariados de diversidade funcional. a) distribuição das espécies no espaço multidimensional de acordo com suas características funcionais. b) representação do volume convexo do casco (convex hull volume) a partir das espécies com os valores mais extremos das características funcionais. c) representação da árvore de expansão mínima do índice de uniformidade a partir da proximidade funcional entre as espécies e suas abundâncias. d) representação gráfica do índice de divergência com base na distância das espécies ponderada pela abundância e valor das características funcionais em relação ao centroide da comunidade. Legenda: FRic: Riqueza funcional; FEve=uniformidade funcional; FDiv=Divergência funcional. Modificado de Villéger, Mason e Mouillot, 2008.....29
- Figura 2: Localização do Parque Estadual Paulo César Vinha em Guarapari-ES.35
- Figura 3: Boxplot comparando as Floresta inundável, floresta de transição e Floresta não inundável da restinga de Guarapari-ES quanto ao teor de Silte, Capacidade de retenção de umidade do solo, Sódio, Matéria orgânica e Ferro. A diferença significativa entre as formações é demonstrada através das letras “a” e “b”. Legenda: FI= Floresta inundável; FT=Floresta de transição; FN= Floresta não inundável.44
- Figura 4: Boxplot comparando as Floresta inundável, floresta de transição e Floresta não inundável da restinga de Guarapari-ES quanto à área basal do estrato arbóreo. A diferença significativa entre as formações é demonstrada através das letras “a” e “b”. Legenda: FI= Floresta inundável; FT=Floresta de transição; FN= Floresta não inundável.44
- Figura 5: Densidade relativa das espécies de palmeiras na floresta inundável, floresta de transição e floresta não inundável da restinga de Guarapari-ES. Legenda: FI= Floresta inundável; FT=Floresta de transição; FN= Floresta não inundável.45
- Figura 6: Regressão entre a abundância dos indivíduos com a Capacidade de retenção de umidade do solo e a Área basal do Estrato arbóreo na floresta inundável, floresta de transição e floresta não inundável da restinga de Guarapari-ES. Legenda: AA: *Alagoptera arenaria*; AH=*Attalea humilis*; BS=*Bactris setosa*; BV= *Bactris vulgaris*; EE=*Euterpe edulis*; GS: *Geonoma schottiana*.47

Figura 7: Análise de componentes principais de acordo com as características funcionais com valor médio das características funcionais de indivíduos adultos e de indivíduos jovens de seis espécies de palmeiras da Restinga de Guarapari-ES. Legendas: FN=Floresta não inundável; FI=Floresta inundável; EF= Espessura foliar; AFE= Área foliar específica; TE= Tamanho estomático; DE= Densidade estomática. O retângulo laranja representa a comunidade de palmeiras da FN, o retângulo azul representa a comunidade de palmeiras da FI, os retângulos pretos representam indivíduos jovens e adultos da espécie generalista. Jo= Jovens; Ad= Adultos; A.A.= *Alagoptera arenaria*; A.H.= *Atalea humilis*; B.S.= *Bactris setosa*; B.V.= *Bactris vulgaris*; E.E.= *Euterpe edulis*; G.S.= *Geonoma schottiana*49

Figura 8: Média ponderada das seis características foliares avaliadas para a comunidade de palmeiras da floresta inundável e floresta não inundável da restinga de Guarapari-ES. Legenda: FI=floresta inundável; FN=floresta não inundável. ...50

Figura 9: Índices de diversidade funcional para a comunidade de palmeiras na Floresta inundável e na Floresta não inundável na restinga de Guarapari-ES. As diferenças significativas entre as formações são representadas pelas letras “a” e “b”. Legenda: FI=Floresta inundável; FN= Floresta não inundável.....51

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Valor médio das características funcionais de indivíduos das populações de 6 espécies de palmeiras da Restinga de Guarapari-ES. Legenda: AFE= Área foliar específica; CMS=Conteúdo de matéria seca; DE=Densidade estomática; TE= Tamanho estomático. As letras “a” e “b” representam diferenças significativas entre jovens e adultos ($P < 0.05$); “±” representa o desvio padrão da média.....48

LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

AFE	Área foliar específica
CMS	Conteúdo de matéria seca
CR	Capacidade de retenção de umidade do solo
DE	Densidade estomática
<i>FIR</i>	Floresta inundável de restinga
FNR	Floresta não inundável de restinga
FT	Floresta de Transição
TE	Tamanho estomático
t	Capacidade de troca catiônica

RESUMO

Frente ao atual cenário de mudanças climáticas fazem-se necessários estudos que busquem investigar as adaptações ecofisiológicas das espécies vegetais que permitem a ocupação dos ecossistemas costeiros de restingas, ameaçados pelo aumento do nível do mar e alterações nos índices pluviométricos. A análise do conjunto de características funcionais que determinam o padrão de distribuição espacial das espécies de palmeiras faz-se importante, visto que esse grupo tem papel ecológico central nas restingas. Para isso, foram mensuradas as características funcionais (altura, área foliar específica, espessura foliar, conteúdo de matéria seca, densidade estomática e tamanho do poro estomático) de dez indivíduos de seis espécies de palmeiras. A distribuição das espécies foi analisada através de parcelas abrangendo uma área de 0.675 ha na floresta inundável (FI) e na floresta não inundável (FN), na restinga de Setiba em Guarapari-ES. Para caracterização ambiental realizou-se análises da estrutura horizontal da vegetação (área basal) e coletaram-se amostras de solo para análises físico-químicas. A palmeira *Atallea humilis* Mart. foi a única que capaz de ocupar a FI e FN, enquanto as outras cinco espécies se encontraram restritas a uma das formações. A alteração da disponibilidade hídrica e fertilidade do solo na FI e FN condicionaram a distribuição e abundância das espécies de palmeiras ao longo do gradiente ambiental. As palmeiras *Euterpe edulis* Mart., *Bactris setosa* Mart. e *Geonoma schottiana* Mart., se encontraram restritas à FI enquanto *A. arenaria* e *B. vulgaris* só ocorreram na FN. A mudança nos valores das características funcionais entre juvenis e adultos indica que há alterações das condições ambientais a que os indivíduos estão expostos ao longo da ontogenia. Enquanto, a variação do valor médio das características funcionais da comunidade de palmeiras na FI e FN indica que as espécies apresentam estratégias funcionais distintas entre as formações florestais. A maior diversidade funcional na FI sugere uma maior ocupação do espaço funcional e se deve à maior disponibilidade hídrica e fertilidade do solo, já a menor diversidade funcional na FN indica que as espécies são funcionalmente mais similares nessa formação, o que sugere uma maior filtragem abiótica em consequência da menor disponibilidade hídrica e fertilidade do solo. Em conclusão, o gradiente edáfico entre a FI e FN atua sobre a estratégia funcional dos indivíduos,

influenciando o padrão de distribuição das espécies e a diversidade funcional da comunidade de palmeiras.

Palavras-chave: Características funcionais, disponibilidade hídrica, gradiente edáfico, ontogenia, filtragem abiótica.

ABSTRACT

In view of the current scenario of climate change, studies are needed to investigate the ecophysiological adaptations of plant species that allow the occupation of the coastal ecosystems of restingas, threatened by sea level rise and changes in rainfall indices. The analysis of functional traits that determine the pattern of spatial distribution of palm species is relevant, since this group has central ecological role in the restingas. For this, the functional traits (height, specific leaf area, leaf thickness, leaf dry matter content, stomatal density and stomatal size) of ten individuals of six palm species were measured, while the individuals' distribution was analyzed through plots covering a 0.675 ha in flooded forest (FI) and non-flooded forest (FN), in the Setiba restinga in Guarapari-ES. For environmental characterization, analyzes of the horizontal structure of the vegetation (basal area) were carried out and soil samples were collected for physico-chemical analysis. The palm *Atalea humilis* Mart. was the only one able to occupy the FI and FN, while the other five species were restricted to one of the formations. Changes in edaphic conditions (organic matter, nutritional content and soil moisture retention capacity) had a greater influence on the distribution of *Euterpe edulis* Mart., *Bactris setosa* Mart. and *Geonoma schottiana* Mart., while the basal area of the arboreal component acted more strongly on the distribution of *Alagoptera arenaria* (Gomes) Kuntze. and *Attalea humilis* Mart. The change in functional traits between juveniles and adults indicates that there are changes in the environmental conditions to which individuals are exposed along ontogeny. Meanwhile, the change in the mean value of the functional traits of the palm community between FI and FN indicates that the species hold distinct functional strategies among the two forest formations. The greater functional diversity in the FN, in relation to the FI, indicates a greater occupancy of the functional space and is due to the greater water availability and soil fertility, while the lower functional diversity in the FI suggests that the species are functionally more similar in this formation, which suggests higher abiotic filtering as a result of lower water availability and soil fertility in FI. In conclusion, the edaphic gradient between the FI and FN acts on the functional strategy of the individuals, influencing the distribution pattern of the species and the functional diversity of the palm community.

Key words: Functional traits, water availability, edaphic gradient, ontogeny, abiotic filtration.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	16
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	19
2.1 Restinga.....	19
2.2 Palmeiras.....	21
2.3 Ecologia funcional.....	22
2.4 Variação intraespecífica.....	29
2.5 Descrição das espécies em estudo.....	31
3. OBJETIVO GERAL.....	33
4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	33
5. MATERIAIS E MÉTODOS.....	35
5.1 Local de estudo.....	35
5.2 Distribuição espacial.....	36
5.3 Análises ambientais.....	37
5.4 Análises funcionais.....	38
5.5 Análise estatística.....	40
6. RESULTADOS.....	43
6.1 Análises ambientais.....	43
6.2 Distribuição espacial.....	44
6.3 Variação funcional intraespecífica.....	47
6.4 Variação funcional interespecífica.....	48
6.5 Diversidade funcional da comunidade de palmeiras.....	49
7. DISCUSSÃO.....	52
7.1 Distribuição espacial.....	52
7.2 Variação funcional interespecífica.....	55
7.3 Variação funcional intraespecífica entre jovens e adultos.....	57
7.4 Variação da estratégia ecológica da comunidade de palmeiras.....	59
7.5 Diversidade funcional.....	61
8. CONCLUSÕES.....	63
9. REFERÊNCIAS.....	65

1. INTRODUÇÃO

As restingas são ecossistemas costeiros que se destacam pela diversidade de espécies vegetais distribuídas ao longo de várias formações vegetais (Rizzini 1979; Assis et al., 2011; Pereira, 2003). Nessas planícies litorâneas ocorrem plantas de porte variado, desde herbáceas, junto à praia, até formações florestais nas zonas continentais, originando um mosaico vegetacional (Rizzini 1979; Assis et al., 2011; Pereira, 2003). Dentre os fatores que influenciam a distribuição das espécies e determinam as fitofisionomias das restingas podemos citar: profundidade do lençol freático, sazonalidade de inundações, distância da linha da praia e histórico recente de antropização (Rizzini, 1979; Pereira, 2003; Menezes e Araújo, 2005).

Sob os sedimentos arenosos das restingas se estabeleceram diversos habitats em escala espacial reduzida, quando comparado a outros ecossistemas da Mata Atlântica, o que contribui para uma elevada substituição de espécies entre as formações vegetais (Pereira 1990; Magnago et al., 2012). Mesmo apresentando uma elevada diversidade e riqueza de plantas, esses ecossistemas possuem poucas espécies endêmicas, fato que é atribuído ao tempo insuficiente para os organismos sofrerem o processo de especiação, devido à formação recente desse ecossistema (Scarano et al., 2002).

No estado do Espírito Santo, as restingas se encontram extremamente fragmentadas, constituindo apenas 13% da cobertura original (Lani et al., 2008). Dentre os fatores que contribuíram para a redução da cobertura vegetal nesse ecossistema estão a especulação imobiliária, a retirada de madeira para lenha, incêndio criminosos e a extração de areia (Pereira, 2007). Devido à sua baixa resiliência e elevada fragilidade, estudos envolvendo a alteração da distribuição das espécies devido às ações antropogênicas e mudanças climáticas se mostram importantes nas restingas (Araujo, Pereira e Pimentel, 2004; Thomazi et al., 2013).

Nesses ecossistemas costeiros, as palmeiras se destacam apresentando espécies de pequeno e grande porte que ocorrem desde fitofisionomias próximas ao mar, até as formações florestais, inundáveis ou não (Menezes & Araujo, 1999; Reis, 2006; Magnago et al., 2010). Nas restingas, esse grupo de espécies tem papel ecológico central, atuando como espécies facilitadoras nas formações abertas (Menezes et al., 2017) além de apresentar uma elevada produção de frutos, provendo alimentos para diversas espécies de aves e mamíferos (Staggemeier et

al., 2016). Além do valor ecológico, as palmeiras também são exploradas economicamente, sendo utilizadas no paisagismo, artesanato e na alimentação, seja pelo consumo de frutos ou de palmito (Silva & Fisch, 2012; Eiserhardt et al., 2011).

A exploração econômica de forma não sustentável das espécies de palmeiras, associado ao desmatamento da Mata Atlântica tem acarretado o declínio de populações e até mesmo a extinção local de algumas espécies (da Silva e Tabarelli, 2000; Leal & Câmara, 2003). Alterações climáticas também ameaçam as populações de palmeiras, principalmente nas restingas, uma vez que ecossistemas litorâneos sofrerão inúmeros prejuízos com aumento da temperatura média global e elevação do nível do mar (Buckeridge et al., 2007; IPCC, 2013).

Como resposta às mudanças climáticas, algumas plantas poderão apresentar alterações em características ecofisiológicas como forma de adaptação as diferentes condições ambientais. Enquanto as espécies mais suscetíveis às alterações podem apresentar mudanças quanto à distribuição e abundância dos indivíduos, ficando restritas a áreas com condições mais adequadas ou se extinguindo localmente (Buckeridge et al., 2007; Taiz & Zeiger, 2013).

A resposta diferenciada dos organismos frente às alterações nas condições ambientais e na disponibilidade de recursos é consequência do conjunto de características morfofisiológicas que os indivíduos apresentam (Wright et al., 2004; Chave et al., 2009). A especialização para ocupação de diferentes nichos ambientais das espécies é controlada pela diferenciação de determinadas características que os indivíduos apresentam (Hutchinson, 1957; McGill et al., 2006). A amplitude de variação intraespecífica dos indivíduos de uma população irá determinar a amplitude de distribuição espacial de uma espécie frente a um gradiente ambiental (Jung et al., 2010; Albert et al., 2011; Laughlin et al., 2012). Além disso, variação de característica funcionais entre os indivíduos e uma mesma espécie pode ser consequência de pressões seletivas que atuam de forma diferenciada durante o seu ciclo de vida (Niinemets et al., 2010; Hérault et al., 2011). Desse modo, a variação intraespecífica em uma população pode ser consequência do estágio ontogenético em que os indivíduos se encontra como da alteração das condições ambientais e da disponibilidade de recursos naturais.

A investigação da alteração dessas características ao longo de gradientes ambientais e entre estágios ontogenéticos permite inferir quais as principais

variáveis do ambiente atuando sobre o desempenho das espécies, sendo avaliado através das taxas de sobrevivência, crescimento e reprodução dos indivíduos (Violle et al., 2007; Swenson et al. 2013). Essas características são consideradas funcionais uma vez que realçam a sua função no ecossistema, sendo utilizadas em estudos ecológicos como indicadores das condições ambientais (Grime, 2001; Wright et al., 2004; Violle et al. 2007; Diaz et al., 2007; Reichstein et al., 2014).

Alterações morfofisiológicas nas folhas representam adaptações ecológicas dos vegetais e facilitam a compreensão quanto à influência das variáveis ambientais sobre o desempenho das espécies (Wright et al., 2004; Reich et al. 2003). Análises de características morfológicas foliares tais como: área foliar, área foliar específica, conteúdo de matéria seca, espessura foliar, densidade estomática e tamanho estomático têm sido utilizados para caracterizar o desempenho ecofisiológico das espécies vegetais frente a gradientes de disponibilidade de recursos e condições (Garnier et al., 2001; Wright et al., 2002). Essas características podem influenciar os processos ecossistêmicos como, produtividade, taxas de assimilação de carbono e decomposição da matéria vegetal (Grime, 2001; Diaz et al. 2007).

O estudo das características funcionais pode esclarecer a importância das espécies sobre a diversidade funcional das comunidades e sobre os processos ecossistemas, atuando sobre as taxas de produtividade, assimilação de carbono e decomposição (Diaz et al. 2007; Reichstein et al., 2014). Os índices de diversidade funcional relacionam o ambiente com as características funcionais das espécies, identificando a importância dos filtros abióticos e bióticos atuando em gradientes ambientais sobre a comunidade vegetal. Desse modo, a abordagem funcional estabelece uma metodologia indireta para se investigar os efeitos dos futuros cenários de mudanças globais nas comunidades vegetais e no funcionamento dos ecossistemas (Mcgill et al., 2006; Diaz et al. 2007; Reichstein et al., 2014).

Estudos envolvendo a diversidade funcional de espécies vegetais nas restingas são escassos, apesar desse ecossistema apresentar elevada heterogeneidade ambiental e vegetacional em escala geográfica/espacial reduzida, em relação a outros ecossistemas. Isso permite testar com maior facilidade algumas hipóteses quanto à influência dos gradientes edáficos sobre a distribuição das espécies e diversidade funcional da comunidade frente aos gradientes ambientais. Devido ao seu papel ecológico das palmeiras para o ecossistema, se

faz importante explorar as variáveis do ambiente que atuam sobre as características funcionais dessas espécies, influenciando a distribuição das espécies e diversidade funcional dessa comunidade. Desse modo, o presente estudo buscou responder as seguintes questões: Como as espécies de palmeiras se distribuem em um gradiente hídrico e edáfico, abrangendo três formações florestais (floresta não inundável, floresta de transição, floresta não inundável) na restinga? Há variações nos atributos foliares entre indivíduos jovens e adultos de palmeiras? Quais são essas modificações? Há alterações nos índices de diversidade funcional da comunidade de palmeiras entre as formações florestais? Para isso, foram testadas as hipóteses: 1. A distribuição e a abundância das espécies de palmeiras são influenciadas pelo gradiente topográfico que implica em mudanças nas condições hidrológicas, de fertilidade do solo e nas características do dossel nas três formações florestais; 2. A variação na disponibilidade de água e nutrientes do solo atua sobre a resposta funcional da comunidade de acordo com a formação florestal; 3. Indivíduos adultos apresentam variação da resposta funcional entre a floresta inundável e a floresta não inundável de restinga, enquanto jovens apresentam estratégias funcionais similares independente da formação florestal em que se encontram.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Restinga

As restingas se originaram a partir de eventos de regressões e transgressões marinhas que ocorreram durante o Holoceno e final do Pleistoceno (MARTIN et al., 1987, Pereira, 2003). Esses eventos de avanço e recuo do mar atuaram sobre a deposição de areia marinha, formando cordões arenosos paralelos à linha do mar (Suguio, Martin e Bittencourt, 1985; Suguio e Martin, 1990).

A deposição diferenciada desses sedimentos arenosos ocasionou variações topográficas nas áreas de restingas, que podem chegar a 7 metros de altura (Suguio e Martin, 1990; Pereira, 2003; Guedes et al., 2006). Essas mudanças na topografia do terreno influenciam as características hidrológicas, texturais e nutricionais do solo, afetando também a proximidade do lençol freático, a

sazonalidade de inundações, a salinidade e o acúmulo de matéria orgânica (Suguio, 1990; Assis et al., 2011; Pereira, 1990, 2003; Menezes & Araujo, 2005; Magnano et al., 2011). Tais alterações influenciam a distribuição das espécies vegetais e condicionam a ocorrência das diversas formações vegetais das restingas (Pereira, 2003; Magnano et al., 2010; Assis et al., 2011).

Na restinga de Setiba em Guarapari-ES, por exemplo, foram estabelecidas 11 formações vegetais, de acordo com Pereira (1990): Formação halófila, Formação psamófila reptante, Formação pós-praia, Formação Palmae, Mata de Myrtaceae, Formação mata seca, Formação brejo herbáceo, Floresta periodicamente inundada, Floresta permanentemente inundada, Restinga aberta de Ericaceae, Formação aberta de Clusia. Dentre essas fitofisionomias, as formações florestais se destacam pela diversidade vegetal e variação na composição e riqueza de espécies em consequência do gradiente topográfico em que essas formações se encontram (Pereira, 2003; Magnano et al., 2010; 2011; Assis et al., 2011).

As florestas localizadas nas áreas topograficamente mais baixas da restinga apresentam solos mal drenados do tipo Glei-húmico distrófico, com sedimentos síltico-argilosos, abundantes em matéria orgânica (Magnano et al., 2010; Menezes et al., 2010). Estas formações podem apresentar afloramentos temporários do lençol freático nos períodos mais chuvosos e são designadas florestas inundáveis de restinga (Pereira, 2003). Episódios de alagamentos alteram as características físico-químicas do solo, levando a uma redução da disponibilidade de oxigênio e ao aumento da concentração de elementos potencialmente tóxicos como, alumínio e ferro (Magnano et al., 2010, Guedes et al., 2006). Tais alterações edáficas podem atuar como um filtro ambiental para as plantas, havendo a seleção de espécies adaptadas a solos encharcados (Scarano et al., 2002).

As florestas não inundáveis de restinga se estabelecem sobre os cordões arenosos nas cotas topográficas mais elevadas (Suguio, 1997; Assis et al., 2011). Essas formações apresentam solos com baixa fertilidade e reduzida disponibilidade hídrica, quando comparados às florestas inundáveis (Britez et al., 2005; Gomes et al., 2007; Magnano et al., 2010;). Dentre os fatores que contribuem para o déficit hídrico nessas formações estão o maior distanciamento do lençol freático e a reduzida capacidade de retenção de umidade do solo devido à lixiviação de sedimentos mais finos como silte, argila e matéria orgânica (Magnano et al., 2010;

Britez, 2005; Lourenço-Junior, dados não publicados). Partículas menores como silte e argila reduzem o espaçamento entre os poros do solo e diminuem a perda de umidade para a atmosfera. Devido à sua elevada capacidade de adsorção de água e nutrientes, o teor de matéria orgânica influencia a capacidade de troca catiônica, atuando sobre a disponibilidade hídrica e nutricional do solo (Suzuki et al., 2007; Minasny et al. 2017).

As variações hidrológicas e edáficas entre as formações florestais de restinga influenciam tanto a distribuição e riqueza das espécies vegetais, como a estrutura da vegetação. As florestas não inundáveis têm a maior diversidade de espécies dentre as fitofisionomias da restinga. Já as florestas inundáveis apresentam uma comunidade arbórea com maior altura do dossel e área basal dentre as formações de restinga, porém possuem uma menor diversidade de espécies vegetais (Magnago et al., 2013; Menezes-Silva & Britez, 2005).

A variação das condições edáficas e vegetacionais entre as florestas inundáveis e não inundáveis é gradual, havendo a formação de um declive topográfico na zona de transição entre as duas fitofisionomias. Topograficamente a diferença entre ambas é de aproximadamente 4 metros (Lourenço-Junior, dados não publicados; Magnago et al., 2010). Essa floresta de transição não está sujeita a episódios de alagamento e apresenta uma maior similaridade geomorfológica e florística com as florestas não inundáveis (Magnago et al., 2010; 2013).

2.2 Palmeiras

A família Arecaceae (ou Palmae) está entre os grupos mais antigos de monocotiledôneas, sendo um dos grupos mais abundantes no registro fóssil de ecossistemas tropicais e subtropicais há pelo menos 80 milhões de anos (Janssen and Bremer, 2004). Atualmente Arecaceae é representada por aproximadamente 200 gêneros e 2500 espécies (Dransfield et al., 2008) que devido à elevada riqueza de espécies, ampla distribuição geográfica e variadas formas de vida, formam um excelente grupo para estudos demográficos e ecológicos (Svenning, 2001; Eiserhardt et al., 2011).

As palmeiras apresentam um conjunto de características que as diferenciam das espécies de dicotiledôneas arbóreas. Devido ao seu número restrito de folhas,

à ausência de crescimento secundário e à presença de um único meristema apical, essas espécies tendem a maximizar o funcionamento dos seus órgãos (Ma et al., 2015). Devido ao elevado investimento em carbono para construção de folhas grandes, espessas e com uma elevada densidade de fibras, as espécies de palmeiras apresentam folhas longevas, que podem ultrapassar os cinco anos (Ataroff e Schwarzkopf, 1994; Ma et al., 2015). Essa estratégia permite que as folhas das palmeiras sejam mais resistentes ao impacto de agentes bióticos e abióticos, como herbivoria, danos mecânicos, sombreamento, solos pobres e seca (Ma et al., 2015).

Devido à origem antiga do grupo e à otimização do funcionamento de seus órgãos, as espécies de palmeiras se especializaram para ocupação de habitats específicos (Eiserhardt et al., 2011). A elevada especificidade de nicho em grande parte das palmeiras pode ocasionar a substituição de espécies ao longo de gradientes ambientais (Clark et al., 1995; Andersen et al., 2010; 2011). Como já foi relatado em outros estudos, mudanças na composição da comunidade de palmeiras, podem ocorrer ao longo de gradientes de: fertilidade do solo (Vormisto et al., 2004; Andersen et al., 2010; 2011), capacidade de drenagem do solo (Svenning, 2001; Vormisto et al., 2004) e toxicidade do solo (causada por metais como o alumínio e ferro) (Andersen et al., 2010; Eiserhardt et al., 2011).

Variáveis bióticas envolvendo alterações na estrutura da vegetação circundante também podem exercer efeitos na composição da comunidade de palmeiras (Svenning, 2001; Siebert et al., 2005; Eiserhardt et al., 2011). Pode haver alterações na abundância de espécies em consequência da ocorrência de clareiras, da distância da borda do fragmento e da altura do dossel (Svenning, 1999a; 1999b). Isso explica por que algumas espécies são encontradas com maior frequência em formações mais abertas com maior incidência luminosa (Svenning, 2001; Salm et al. 2005; Siebert et al., 2005), enquanto palmeiras de sub-bosque são tolerantes à sombra (Dalle et al., 2002; Svenning et al., 2004).

2.3 Ecologia funcional

A compreensão dos processos que atuam sobre o padrão de diversidade e distribuição das espécies nas comunidades vegetais é uma das questões

fundamentais no campo da ecologia (Gotzenberger et al., 2012; Swenson & Enquist et al., 2013). A distribuição espacial das espécies e a composição de uma comunidade vegetal estão associados a fatores históricos e a filtros ambientais de origem biótica e abiótica (Keddy, 1992; Weiher & Keddy, 1999).

O processo de filtragem abiótica tende a selecionar apenas características mais adaptativas que garantem a otimização das taxas de crescimento, sobrevivência e reprodução dos indivíduos (Keddy, 1992; Violle et al., 2007). Essas características podem ser morfológicas, fisiológicas e fenológicas e não fazem referência ao ambiente, estando diretamente relacionadas ao desempenho ecológico das espécies, sendo denominadas características funcionais (Violle et al., 2007). Assim, através da abordagem funcional é possível obter uma interpretação ecológica e evolutiva dessas características morfofisiológicas (McGill et al., 2006).

As características funcionais dos organismos determinam a especialização para ocupação de diferentes nichos determinando dessa forma, a distribuição das espécies ao longo da paisagem (Hutchinson, 1957; Weiher & Keddy, 1999; McGill et al. 2006; Sterck et al., 2011). Estudos ao longo de gradientes ambientais são relevantes para identificar variações dessas características frente à mudança nas condições ambientais e na disponibilidade de recursos como, água nutrientes e luminosidade (McGill et al., 2006; Violle et al., 2007).

A alteração das condições abióticas ao longo de um gradiente de disponibilidade de recursos pode levar à convergência de atributos funcionais das espécies que co-ocorrem (Weiher & Keddy, 1995; McGil et al., 2006). Esse processo é denominado filtragem ambiental, e assume que as espécies coexistentes são mais parecidas entre si do que seria esperado ao acaso, uma vez que as condições ambientais permitem que apenas um estreito espectro de caracteres persista na comunidade (Reich et al., 2003).

Por outro lado, os processos de interação biótica podem gerar respostas opostas aos filtros ambientais. A exclusão competitiva (Hardin, 1960) e a similaridade limitante (MacArthur & Levins, 1967) assumem que a coexistência de espécies funcionalmente diferentes esteja relacionada com o nível de sobreposição de nicho entre elas. Isso ocorre, pois a interação entre espécies funcionalmente similares pode levar à exclusão daquela com menor capacidade competitiva (Mcarthur e Levines, 1967). Uma maior interação biótica resulta em seleção divergente de atributos entre as espécies, reduzindo a competição por recursos

(Brown e Wilson, 1956). Assim, esses processos de interação biótica podem atuar ampliando o espectro de estratégias funcionais nas comunidades (Reich et al., 2003).

Por outro lado, a teoria neutra afirma que pode haver tanto a convergência como divergência dos atributos funcionais das espécies de uma comunidade, uma vez que as espécies são tidas como funcionalmente similares, o que implica em um padrão de coexistência aleatório (Hubbel, 2005). Essa teoria realça a importância dos processos envolvendo a limitação de dispersão de sementes que podem atuar sobre a estruturação das comunidades vegetais na paisagem (Hubbell, 2001; 2005).

Em escala regional e local o processo de filtragem biótica atua mais fortemente sobre a estruturação das comunidades vegetais, havendo seleção de espécies com características funcionais mais adaptativas para determinada condição (Silvertown et al., 2006; Eiserhardt et al. 2011). Dentre os exemplos de características funcionais importantes, destacam-se taxa fotossintética, concentração de nitrogênio foliar, área foliar específica, tamanho da semente, síndrome de dispersão, taxa de crescimento relativo, potencial hídrico, densidade da madeira, tempo de vida da folha, densidade estomática, dentre outros (Perez-Harguindeguy et al., 2013).

A altura, por exemplo, está associado ao hábito de vida e à posição das plantas frente ao gradiente vertical de luminosidade da vegetação, o que pode atuar sobre o vigor competitivo das espécies em uma comunidade vegetal. O incremento em altura dos indivíduos pode ocasionar um aumento na incidência luminosa sobre os tecidos fotossintéticos, condicionando o tamanho reprodutivo e fecundidade das espécies vegetais (Poorter, 2001; 2005). Esse atributo também está relacionado à capacidade de regeneração frente a distúrbios ambientais (como a passagem de fogo, tempestades e secas extremas) (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Características foliares são atributos responsivos à variação na disponibilidade de recursos, sendo muito usada para avaliar o efeito do déficit hídrico em plantas. As folhas são órgãos sensíveis a esta variação e apresentam mecanismos adaptativos capazes de prevenir ou tolerar a perda de água. Dentre essas adaptações podemos citar: redução da área foliar, incremento em espessura na cutícula, maior produção de substâncias hidrofóbicas como ceras, parênquima paliçádico e esclerênquima

mais desenvolvido, estômatos menores, maior densidade de tricomas, dentre outros (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Características foliares funcionais têm sido utilizadas para elucidar a importância de processos ecológicos atuando desde indivíduos até ecossistemas (Lavorel e Garnier, 2002; Díaz et al., 2007). A utilização dessas características permite categorizar as espécies e pode fornecer indicativos das diferentes estratégias ecológicas encontradas em uma comunidade (Grime, 2001; Lavorel e Garnier, 2002; Diaz et al., 2007).

De acordo com Wright et al. (2004), as espécies vegetais estão distribuídas ao longo de um contínuo de variação de atributos foliares relacionados à estratégia de crescimento. Em um extremo desse espectro de variação há espécies com estratégias mais aquisitivas (rápido crescimento e maior longevidade), enquanto no outro extremo há espécies com estratégias mais conservativas (lento crescimento e menor longevidade).

A área foliar específica é um importante atributo foliar e expressa a eficiência de captura de luz por unidade de biomassa investida na folha. Este índice está relacionado ao crescimento relativo da planta, ao investimento em defesa estrutural e à vida útil da folha. A área foliar específica reflete os custos de construção da folha, de acordo com a disponibilidade de nutrientes no solo, evidenciando a correlação negativa entre os investimentos em tecidos foliares e o potencial de crescimento da espécie. Folhas mais longevas investem em uma maior robustez, baixa palatabilidade, e acúmulo de compostos de proteção contra herbivoria, o que leva ao aumento da massa seca e uma redução da AFE. Enquanto folhas com elevado AFE são menos espessas, têm maiores taxas fotossintéticas e maiores taxas de crescimento, ocasionando o rápido sombreamento das folhas mais velhas. Isto ocasiona a realocação dos nutrientes para folhas em desenvolvimento e reduz a longevidade foliar (Wright et al., 2004; Donovan et al., 2011; Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Outro importante atributo foliar é o conteúdo de matéria seca (CMS). Esta característica reflete a densidade média dos tecidos foliares e se correlaciona positivamente com o tempo de vida e a resistência a danos físicos das folhas. O CMS tende a se correlacionar negativamente com a área foliar específica e com as taxas de crescimento relativo das espécies vegetais. Assim, menores valores de conteúdo de matéria seca estão associados a ambientes mais produtivos, enquanto

sob baixa disponibilidade de nutrientes maiores valores desse índice são mais vantajosos (Reich et al., 2003; Wright et al., 2004; Donovan et al., 2011; Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Características estomáticas também são importantes indicadores das estratégias funcionais das espécies frente a um gradiente ambiental, uma vez que têm papel importante na manutenção do fluxo de água do solo até as folhas e no controle da temperatura foliar (Hetherington & Woodward, 2003). A densidade estomática (DE), por exemplo, está relacionada ao controle das trocas gasosas, sendo que folhas exposta ao sol apresentam uma maior densidade de estômatos (Hetherington & Woodward, 2003). Espécies com maior DE geralmente apresentam estômatos menores, o que implica em uma rápida capacidade de resposta frente às variáveis ambientais, apresentando uma menor suscetibilidade à seca (Hetherington & Woodward 2003; Aasamaa et al., 2001). Uma menor suscetibilidade à seca também está relacionada ao tamanho estomático (TE). Estômatos menores têm tempos de resposta mais curtos, permitindo que a folha tenha uma rápida dinâmica da condutância estomática de acordo com as condições ambientais (Hetherington & Woodward, 2003; Franks et al., 2009). Desse modo, tanto a densidade estomática como o do tamanho dos estômatos pode atuar sobre a distribuição espacial das espécies e sobre a resposta funcional dos indivíduos no gradiente vertical de luminosidade nas florestas tropicais (Poorter et al., 2005).

Com base nos valores das características funcionais dos organismos é possível se calcular os índices de diversidade funcional nas comunidades vegetais (Mason et al. 2005). Esses índices se baseiam em quantificar a distribuição das unidades funcionais (indivíduos ou espécies) em um espaço multidimensional (Villéger, Mason & Mouillot, 2008). Dessa forma é possível evidenciar a variação da estratégia ecológica ao longo do gradiente ambiental e decompor o efeito das variáveis bióticas e abióticas atuando sobre a distribuição das espécies (Villéger, Mason e Mouillot, 2008). Índices funcionais também respondem às alterações nos processos e serviços ecossistêmicos e a impactos antrópicos, como queimadas, fragmentação e mudanças climáticas (Mason & de Bello, 2013).

As métricas univariadas de diversidade funcional avaliam a variação das características funcionais da comunidade ao longo de um gradiente ambiental (Villéger, Mason e Mouillot, 2008; Garnier e Navas, 2012). A média ponderada da comunidade calcula o valor médio dos atributos ponderado pela abundância relativa

das espécies em determinada zona do gradiente, representando o valor médio do atributo para a comunidade que será correlacionado às variáveis ambientais (Lavorel et al., 2008). Essa métrica está relacionado à composição funcional da comunidade e considera as espécies mais abundantes como as mais importantes frente ao funcionamento do ecossistema (Grime et al., 1974, Reich et al., 2003, Lavorel et al., 2008; Fortunel et al., 2009)

Os índices multivariados de diversidade funcional estimam a diversidade funcional de uma comunidade através da distribuição das espécies em um espaço multidimensional, considerando, ou não, a abundância das espécies (Villéger, Mason e Mouillot, 2008). Estes índices facilitam a compreensão dos processos bióticos e abióticos atuando sobre a estruturação das comunidades (Mouchet et al., 2010).

A riqueza funcional (functional richness; FRic) representa a quantidade do espaço funcional ocupado pelas espécies de uma comunidade, independentemente de suas abundâncias (Villéger, Mason e Mouillot, 2010). Este índice calcula o volume do espaço funcional ocupado pelos atributos das espécies, sendo representado pelo "volume convexo do casco" (convex hull volume) (figura 1b) (Cornwell, Schwilk e Ackerly, 2006). Os valores extremos dos atributos são conectados por linhas que delimitam o volume ocupado pelas espécies na comunidade (Villéger, Mason e Mouillot, 2008). A riqueza funcional reflete a potencial ocupação dos nichos e aos processos envolvendo produtividade do ecossistema (Mason et al., 2005; Schleuter et al., 2010). Uma reduzida riqueza funcional indica que alguns dos recursos potencialmente disponíveis (nicho alfa) não estão sendo explorados, o que pode ocasionar uma redução na produtividade de um ecossistema (Mason et al., 2005).

A equitabilidade/uniformidade funcional (functional evenness; FEve) é relativa à homogeneidade na distribuição da abundância das espécies de uma comunidade em um espaço funcional (Villéger, Mason e Mouillot, 2008). O cálculo da FEve leva em consideração a distância entre as espécies no espaço funcional, havendo a formação da árvore de expansão mínima (minimum spanning tree), onde os pontos são interligados através do menor número de ramos possíveis (figura 1c) (Villéger, Mason e Mouillot, 2008). Através dessa análise é possível inferir os processos de produtividade, sendo que uma baixa equitabilidade funcional indica que algumas partes do nicho funcional estão ocupados, mas são subutilizadas, o

que poderia reduzir a produtividade e aumentar a chance de que possíveis espécies invasoras se estabeleçam (Mason et al., 2005).

A divergência funcional (FDiv) é uma medida de similaridade funcional entre as espécies de uma comunidade que leva em consideração o grau de distribuição das abundâncias (Villéger, Mason e Mouillot, 2008). O cálculo da FDiv considera a distância euclidiana dos atributos, ponderado pela abundância das espécies, em relação ao centroide de gravidade (figura 1d) (Villéger, Mason e Mouillot, 2008). Este índice expressa a diferenciação quanto à utilização de recursos e consequentemente a competição entre as espécies (Mason et al., 2005). Uma alta divergência funcional indica um alto grau de diferenciação de nicho entre as espécies mais abundantes, o que pode ocasionar uma redução na competição, como resultado de um uso mais eficiente dos recursos (Mason et al., 2005).

A dispersão funcional (functional dispersion; FDis) expressa a dissimilaridade funcional com base em múltiplos atributos, incorporando a abundância relativa das espécies e uma medida da diferença funcional par a par entre as mesmas, não estando diretamente relacionado à riqueza de espécies (Laliberte e Legendre, 2010). A FDis é calculada a partir da distância média ponderada no espaço funcional multidimensional das espécies em relação ao centroide ponderado de todas as espécies, onde os pesos correspondem às abundâncias relativas das espécies (Laliberte e Legendre, 2010). Menores valores deste índice indicam processos de filtragem ambiental, enquanto uma maior dispersão está relacionada a uma maior competição entre as espécies (Weiher, Clarke e Keddy, 1998).

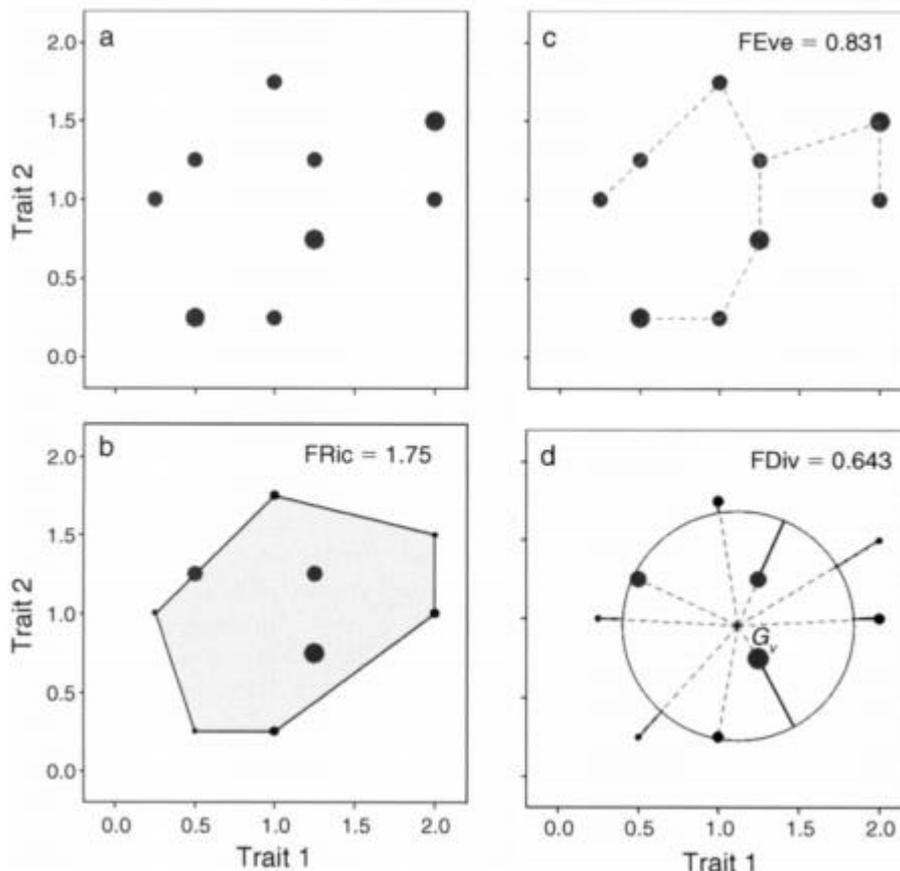


Figura 1: Índices multivariados de diversidade funcional. a) distribuição das espécies no espaço multidimensional de acordo com suas características funcionais. b) representação do volume convexo do casco (convex hull volume) a partir das espécies com os valores mais extremos das características funcionais. c) representação da árvore de expansão mínima do índice de uniformidade a partir da proximidade funcional entre as espécies e suas abundâncias. d) representação gráfica do índice de divergência com base na distância das espécies ponderada pela abundância e valor das características funcionais em relação ao centroide da comunidade. Legenda: FRic: Riqueza funcional; FEve=uniformidade funcional; FDiv=Divergência funcional. Modificado de Villéger, Mason e Mouillot, 2008

2.4 Variação intraespecífica

A variação intraespecífica está relacionada com o potencial de indivíduos de uma espécie de se adequarem a diferentes condições ambientais, devido à seleção diferenciada de características ao longo do gradiente ambiental (Bolnick, 2002; Boucher et al., 2013; Shipley et al., 2006). A amplitude de variação das características funcionais dos indivíduos de uma população irá determinar a amplitude de distribuição espacial de uma espécie frente a um gradiente ambiental (Jung et al., 2010; Cecile et al., 2011; Laughlin et al., 2012).

Grande parte da variação intraespecífica observada nas espécies arbóreas tropicais é devido a alterações ontogenéticas de determinadas características durante o desenvolvimento dos indivíduos (Niinemets et al., 2010). Estas alterações morfológicas e fisiológicas entre os estágios ontogenéticos são consequência de pressões seletivas que atuam de forma diferenciada durante o ciclo de vida das plantas (Hérault et al., 2011). Tais diferenças podem promover a coexistência de espécies, uma vez que a partição de nicho entre os estágios ontogenéticos reduz a competição entre os indivíduos em uma fase da vida (Lasky et al., 2015).

A variação luminosa é o principal fator que influencia a variação de características das plantas em diferentes estágios de desenvolvimento (Poorter et al., 2005). Além da limitação luminosa no sub-bosque, ocasionada pelo gradiente vertical na disponibilidade luminosa, a posição no dossel e a densidade local de árvores também atuam sobre a resposta funcional ao longo da ontogenia dos indivíduos (Niinemets et al., 2010; Spasojevic et al., 2014).

A variação intraespecífica quanto à sobrevivência de plântulas em locais sombreados representa um gargalo na estruturação de comunidades de espécies arbóreas, uma vez que diferentes características podem conferir tolerância à sombra para os estágios iniciais em relação aos adultos (Niinemets 2006; Poorter et al., 2007; Wright et al., 2010).

2.5 Descrição das espécies em estudo

Allagoptera arenaria (Gomes) Kuntze

Conhecido popularmente como guriri, essa palmeira tem altura que varia de 1m- 2.5m, possui estipe subterrâneo, podendo apresentar ramificações (Lorenzi, 2010). Seu fruto tem polpa adocicada e é apreciado por mamíferos de pequeno e médio porte que atuam como seus principais dispersores (Menezes et al., 2017). É uma planta tipicamente heliófita, ocorrendo nas restingas da costa leste do Brasil, desde Pernambuco até o Paraná (Henderson et al., 1995). É peculiarmente resistente ao fogo, sendo capaz de rebrotar a partir de gemas protegidas nos estipes subterrâneos (Menezes e Araujo, 1999). Embora seja típica de áreas abertas nas restingas, alguns indivíduos são capazes de ocupar as formações arbustivas fechadas e as matas de restinga, sob solos mais ricos em matéria orgânica e umidade, podendo atingir alturas superiores a 2 m (Reis, 2006).

Attalea humilis Mart.

A palmeira *A. humilis* é conhecida popularmente como Indaiá, ou coquinho-indaiá. Essa palmeira é uma espécie perene, de estipe subterrâneo, solitária e facilmente identificável em campo. A parte aérea é composta pela coroa que apresenta de 8-12 folhas que podem chegar até 7 m de comprimento. As infrutescências se desenvolvem ao nível do solo, podendo apresentar de 42-150 frutos e devido à sua elevada dureza e rico endosperma é apreciado por roedores como pacas e cutias (Henderson, 1995; Souza e Martins 2002). A palmeira *A. humilis* é endêmica da Mata Atlântica brasileira, ocorrendo desde São Paulo até a Bahia (Lorenzi, 2010), sendo encontrada principalmente nas matas de restinga e nas encostas de mata atlântica, apresentando maior porte quando em solos úmidos e férteis (Leitman et al., 2012). Ocorre principalmente em bordas ou clareiras de florestas preservadas e pode apresentar elevada densidade em áreas perturbadas, áreas abertas e pastagens abandonadas, apresentando alto grau de agregação após queimadas (Henderson et al., 1995; Lorenzi, 1996).

Bactris setosa Mart.

Palmeira conhecida como Tucum, ou Tucum-do-brejo, apresenta hábito cespitoso, com altura variando de 2,8-6 m, estipes densamente recobertos de

espinhos que podem atingir até 8 cm de comprimento (Reis, 2006). Seus frutos têm aproximadamente 2 cm de diâmetro, sabor adocicado e coloração negro-arroxeadado quando maduros, sendo dispersados por aves e mamíferos. Essa espécie ocorre desde Piauí e Pernambuco até o Rio Grande do Sul (Lorenzi, 2010), sendo dentro das espécies do gênero *Bactris*, a que apresenta distribuição mais ampla (Fernandes, 1995). Pode ser encontrada em florestas não alagáveis, porém prefere locais alagadiços, onde produz touceiras mais densas, caules com entrenós curtos e raque foliar com espinhos mais estreitos, longos e escuro-amarelados. De todos os ecossistemas que essa espécie ocorre, ela predomina nitidamente nas restingas, onde apresenta populações mais densas (Reis, 2006).

Bactris vulgaris Barb.Rodr.

Espécie conhecida como iri-mirim ou tucum-mirim, de hábito cespitoso, apresentando caules finos com altura variando de 1.5 a 2 m, sendo que ocasionalmente alguns perfilhos desenvolvem-se até 4.5 m de altura (Reis, 2006). Pode apresentar os estipes recobertos de espinhos castanhos de até 6.5 cm de comprimento. Seu fruto é obovóide e negro-arroxeadado quando maduro, sendo apreciado por aves e pequeno mamífero. Possui distribuição restrita à Mata Atlântica, desde a Bahia até São Paulo, com registros de populações até 700 m de altitude. Essa espécie ocorre naturalmente nas matas de tabuleiros, nas florestas de encostas e na restinga. Nas áreas de restinga é encontrada apenas na mata seca, mostrando-se uma espécie ocasional a rara (Fernandes et al., 1995).

Euterpe edulis Mart.

Essa espécie é conhecida como juçara, palmito-juçara ou palmito-doce e apresenta quase sempre estipe único, podendo atingir até 20 m de altura, chegando ao sub dossel da floresta (Lorenzi, 2010). Seus frutos quando maduros apresentam coloração arroxeadada sendo uma importante fonte de alimento para diversas espécies de aves e mamíferos (Galetti e Aleixo, 1998). Devido à extração não sustentável do palmito, essa espécie está desaparecendo em diversas áreas da Mata Atlântica e por isso consta como Vulnerável na Lista vermelha de espécies ameaçadas (Lorenzi, 2010). Sua distribuição é predominantemente na Mata Atlântica costeira brasileira do nível do mar até 1.000 m de altitude, porém é encontrado até a Argentina, Paraguai e nas florestas de galeria do cerrado

(Henderson, 1995). Essa espécie é típica de solos mais úmidos, podendo apresentar elevada densidade populacional em matas-ciliares e florestas paludosas de áreas preservadas (Lorenzi, 2010). Nas restingas *E. edulis* se encontra restrita às florestas que estão sujeitas a episódios de alagamento, apresentando em alguns casos indivíduos com hábito cespitoso em florestas inundáveis de algumas localidades capixabas (Lorenzi, 2010; Mazzoco, dados não publicados).

Geonoma schotiana Mart.

Palmeira conhecida como aricanga, de hábito solitário ou cespitoso, com altura variando de 2-6 m (Reis, 2006; Sampaio et al., 2006). Ocorre desde o Espírito Santo até Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Leitman et al., 2012), crescendo desde o nível do mar até 1.600 m de altitude (Lorenzi et al., 2010). Produz frutos durante todo o ano, quando maduro apresentam coloração negra, sendo dispersos principalmente por aves (Reis, 2006). Nas áreas de restinga essa espécie está sempre associada a matas periodicamente inundadas, podendo ser considerada espécie dominante do sub-bosque em certos trechos (Reis, 2006).

3. OBJETIVO GERAL

Avaliar a influência do gradiente edáfico nas florestas de restinga sobre a distribuição espacial das espécies de palmeiras, sobre a variação das características funcionais ao longo da ontogenia e sobre a diversidade funcional da comunidade de palmeiras.

4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Avaliar a influência das variáveis abióticas (disponibilidade hídrica e nutricional do solo) e bióticas (altura média e área basal do estrato arbóreo) sobre a distribuição e abundância das espécies de palmeiras nas florestas de restinga;

2. Comparar a variação da área foliar específica, espessura foliar, conteúdo de matéria seca foliar, densidade estomática e tamanho estomático entre indivíduos juvenis e adultos das espécies de palmeiras;

3. Avaliar a variação nos índices de diversidade funcional da comunidade de palmeiras entre a floresta não inundável e a floresta inundável da restinga de Guarapari-ES.

5. MATERIAIS E MÉTODOS

5.1 Local de estudo

O estudo foi conduzido no Parque Estadual Paulo Cesar Vinha (PEPCV), Guarapari-ES (20°33'-20°38'S e 40°23'-40°26'W), com área de aproximadamente 1.500 hectares que abrange ecossistemas de restinga (figura 2). O clima da região é do tipo Aw tropical, com verão quente e chuvoso e inverno seco, apresentando temperatura média anual de 24°C, sendo que o período mais quente ocorre entre os meses de novembro a fevereiro, enquanto de junho a agosto ocorrem temperaturas mais amenas. A precipitação média anual é de 1270 mm e a umidade relativa média anual é de 80%. Os meses de outubro a janeiro são os mais chuvosos, enquanto o período do inverno é o mais seco, com uma precipitação média inferior a 60 mm no mês de agosto (CEPEMAR, 2007).



Figura 2: Localização do Parque Estadual Paulo César Vinha em Guarapari-ES.

5.2 Distribuição espacial

O levantamento das espécies de palmeiras foi realizado ao longo do gradiente topográfico, abrangendo três formações vegetais, designadas segundo Menezes e Araújo (2005): Floresta não inundável (FN), Floresta de transição (FT) e Floresta inundável (FI) (figura 3).

Foram instaladas 18 parcelas (25 x 5 m), distanciadas 50 m entre si, em cada uma das formações vegetais estudadas (FN, FT e FI), totalizando 0,675 ha. Em cada parcela os indivíduos de palmeiras foram contados e identificados ao nível de espécie (figura 4).

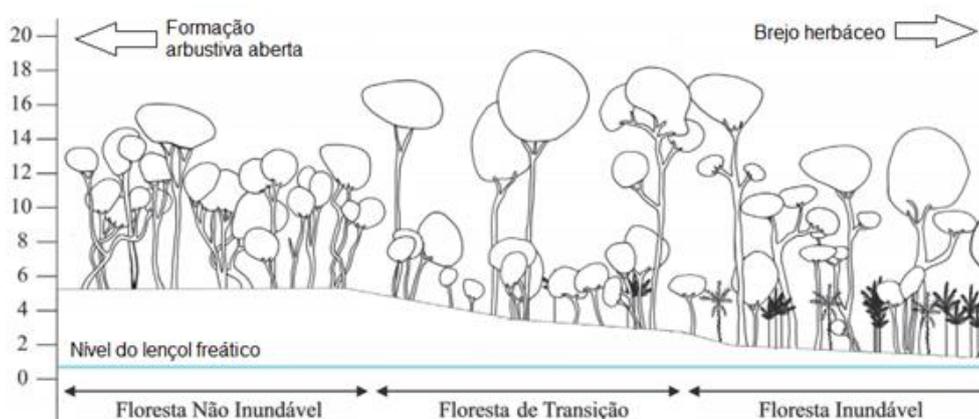


Figura 3: Gradiente topográfico abrangendo três formações florestais de restinga. Adaptado de Magnago et al., 2012.



Figura 4: Localização da área de estudo onde foram instaladas as parcelas abrangendo três formações florestais na Restinga do Parque Estadual Paulo César Vinha em Guarapari-ES

5.3 Análises ambientais

Para caracterizar o gradiente edáfico, coletou-se três amostras de solo compostas na floresta inundável, 3 amostras de solo compostas na floresta de transição e três amostras de solo compostas na floresta não inundável. Uma amostra foi coletada na região central e duas amostras foram coletadas nas parcelas localizadas nas extremidades opostas em cada formação florestal. As amostras foram compostas por duas sub-amostras coletadas de pontos distantes 20 metros entre si. O solo foi coletado com auxílio de uma cavadeira na profundidade de 0-20 cm após remoção da serrapilheira que se encontrava na superfície. As amostras foram acomodadas em sacos plásticos e homogeneizadas, sendo posteriormente encaminhadas ao Laboratório de Análises de Solos do Instituto Capixaba de Pesquisas e Extensão Rural (Incaper), para análises físico-químicas. As amostras de solo foram coletadas apenas uma vez no mês de maio de 2017.

Para determinação do percentual de areia grossa, areia fina, silte e argila, realizou-se uma análise granulométrica das amostras de solo, utilizando-se o método analítico proposto por EMBRAPA (1997).

Para caracterização química dos solos os seguintes parâmetros foram avaliados: potencial hidrogeniônico (pH), fósforo (P), potássio (K), sódio (Na), cálcio (Ca^{2+}), magnésio (Mg^{2+}), alumínio (Al^{3+}), $\text{H} + \text{Al}$, Soma de Bases Trocáveis (SB), Capacidade de Troca Catiônica Efetiva (t), Capacidade de Troca Catiônica a pH 7,0 (T), Índice de Saturação de Bases (V), Índice de Saturação de Alumínio (m), Índice de Saturação de Sódio (ISNa), Matéria Orgânica (MO), zinco (Zn), ferro (Fe), manganês (Mn), cobre (Cu) e boro (B), segundo metodologias propostas por EMBRAPA (1997).

A capacidade de retenção de umidade do solo (CR) foi a única variável pedológica avaliada em todas as parcelas. Sua análise se deu através da obtenção de uma amostra composta (duas sub-amostras coletadas em zig-zag) de cada uma das parcelas nas três formações florestais. As amostras foram acomodadas em tubos de polietileno, preenchidos com uma esponja na base, para evitar seu escoamento. Em cada tubo, o solo foi hidratado com água até seu ponto máximo de saturação, e após não haver mais escoamento de água pela esponja, foi pesado em balança de precisão (Bel-Mark 214 A). Os tubos com solo foram então pesados novamente após secagem em estufa a 60°C por 7 dias. Para o cálculo do CR

utilizou-se o método gravimétrico, que consiste na fórmula: $CR = 100(a - b)/b$, onde “a” é o peso fresco e “b” é o peso seco do solo (EMBRAPA, 1997). Assim foi possível obter um valor médio da CR de cada uma das 56 parcelas, permitindo a correlação com a abundância das espécies.

Para avaliar a influência da vegetação circundante sobre a distribuição das espécies de palmeiras, foram consideradas as variáveis bióticas relacionadas ao estrato arbóreo. Todos os indivíduos com diâmetro a altura do peito (DAP) >5 cm tiveram sua altura e DAP registrados em cada parcela. As medições foram realizadas durante o mês de março de 2017. Para calcular a Área Basal (AB) da parcela, soma-se a área basal dos troncos das árvores amostradas, sendo que a área basal de uma árvore pode ser calculada com a seguinte fórmula: $AB = \pi \cdot (DAP)^2 / 4$. A altura média do estrato arbóreo (AM) é obtida através da razão entre o somatório da altura de árvores e o número total de indivíduos. Os cálculos da área basal e altura média foram realizados no software Mata Nativa versão 4.0. Desse modo foi possível obter a altura média e área basal das 56 parcelas nas três formações florestais, permitindo correlacionar essa variável com a abundância das espécies.

5.4 Análises funcionais

A altura das plantas foi obtida através da medição da folha mais alta dos indivíduos, sendo expressa em metros (m).

Para coleta das folhas, selecionou-se aleatoriamente 10 indivíduos adultos, com evidência de evento reprodutivo e alturas variadas, e 10 indivíduos jovens com alturas pré-definidas para cada uma das espécies. Optou-se por padronizar a altura dos indivíduos jovens para evitar possíveis variações dos atributos relacionadas ao incremento em tamanho e avanço nos estágios ontogenéticos. A padronização da altura dos indivíduos jovens foi baseada em observações em campo e se deu da seguinte forma: *A. arenaria* (0.5 - 0.8 m), *A. humilis* (1.7 - 2 m), *B. setosa* (1.1 - 1.5 m), *B. vulgaris* (0.9 - 1.3 m), *E. edulis* (1.6 - 2 m) e *G. schottiana* (1.1 - 1.3 m). Coletou-se 3 pinas da porção mediana de folhas não sombreadas, saudáveis e completamente expandidas. Em laboratório, para obter o potencial máximo de hidratação, as pinas foram envolvidas por papel-toalha, borrifadas com água destilada e acomodadas em sacos plásticos vedados que foram armazenados em

geladeira por uma noite. Esse procedimento visa minimizar possíveis variações ocasionadas devido à variação no horário de coleta e no status hídrico dos indivíduos, uma vez que esse não é o foco da pesquisa. Após hidratadas, retirou-se o pecíolo das folhas e mediu-se a espessura das pinas com auxílio de um paquímetro digital (Vonder). E através do medidor de área foliar (LICOR-3100C Area Meter) obteve-se a área das três pinas. Em balança de precisão (Bel-Mark 214 A) obteve-se a massa fresca, enquanto a massa seca foi obtida após secagem em estufa (Leucadema-LM300) a 60°C por 7 dias (Perez-Harguindeguy et al., 2013).

A área foliar específica (AFE) foi obtida através da razão entre a área foliar e sua massa seca ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$), enquanto o conteúdo de matéria seca foliar (CMS) foi obtido através da razão entre a massa fresca e a massa seca da folha ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$).

Para análise dos atributos estomáticos, selecionou-se uma pina de cada indivíduo, que foi pressionada sobre uma lâmina de vidro contendo uma gota de cola transparente instantânea. Após secagem da cola instantânea a folha foi destacada e procedeu-se com registros fotográficos de três campos da lâmina na lente objetiva de 10X em microscópio de luz (Nikon Eclipse 50i) acoplado a uma máquina fotográfica digital (Nikon Digital DS-Ri1). A densidade estomática (DE) dos indivíduos foi obtida através da média do número de estômatos nos três campos fotografados no software TSview, sendo expresso em $\text{n}^\circ / \text{mm}^2$. O tamanho estomático dos indivíduos foi obtido através da média do tamanho de 10 poros estomáticos por campo, no software TSview, sendo expresso em mm.

Para o cálculo da média ponderada da comunidade (MPC) elaborou-se duas tabelas, uma com a abundância das espécies e outra com o valor médio das características funcionais de cada uma das espécies. O cálculo foi realizado através da função dbFD do pacote FD (Laliberté & Shipley, 2011) no R versão 3.4.1 R (Development Core Team, 2010). A MPC corresponde ao valor médio das características funcionais para a comunidade de palmeiras na floresta inundável e na floresta não inundável, permitindo avaliar a alteração da estratégia ecológica da comunidade frente ao gradiente ambiental.

Para obtenção dos índices de diversidade funcional, utilizou-se a função 'dbFD', pacote "FD" (Laliberté, Legendre e Shipley, 2014) do ambiente estatístico R versão 3.4.2 (R Core Team, 2017). Para o cálculo dos índices elaborou-se duas tabelas, uma com a abundância das espécies e outra com o valor médio das

características funcionais de cada uma das espécies (tanto para juvenis, como para adultos). O cálculo foi realizado através da função dbFD do pacote FD (Laliberté & Shipley, 2011) no R versão 3.4.1 R (Development Core Team, 2010). A matriz de dissimilaridade entre as espécies foi calculada pela distância de Gower através da diferença entre o valor médio dos atributos de cada espécie pelo espectro total de variação entre as espécies (Botta-Dukat, 2005). Foi realizada então uma Análise de Coordenadas principais em que os eixos resultantes foram usados para calcular os índices de diversidade funcional. Através deste pacote é possível calcular diversos índices de diversidade que permitem uma investigação mais detalhada dos processos atuando sobre o funcionamento dos ecossistemas e sobre a diversidade funcional da comunidade (Mouillot et al., 2005; Villéger, Mason e Mouillot, 2008).

Para análise da variação da diversidade funcional entre os estágios ontogenéticos e ao longo do gradiente ambiental utilizou-se o pacote FD (Laliberté & Shipley, 2011) no software R versão 3.4.1 (R Development Core Team, 2010) para calcular os índices multivariados de diversidade funcional da comunidade de palmeiras adultas e da comunidade de palmeiras jovens tanto na FNR como na FIR.

Para obtenção do valor médio dos índices multivariados, calculamos a média de cada índice por estágio ontogenético e por formação florestal.

5.5 Análise estatística

Para análise da variação da distribuição espacial e riqueza das espécies de palmeiras ao longo do gradiente, quantificou-se o número de espécies ocorrentes em cada uma das formações florestais. Assim foi possível avaliar a substituição das espécies frente ao gradiente edáfico.

Para verificar a densidade absoluta das espécies em cada uma das formações florestais calculou-se a razão entre o número de indivíduos e a área da formação vegetal em que a palmeira fora identificada. Desse modo foi possível comparar a variação na densidade das palmeiras entre as três formações florestais.

Para seleção das variáveis edáficas mais relevantes que determinam o gradiente ambiental, foi realizada uma análise de variância (Anova; realizada por meio de Modelos Lineares – LM). Para essas análises foram avaliadas a

normalidade e homoscedasticidade dos resíduos, através da função “shapiro.test” no software R versão 4.3.2.1). As variáveis que apresentaram diferença significativa e cumpriram os requisitos de normalidade e homoscedasticidade foram analisadas através de teste Tukey (através da função “HSD.test” no software R versão 4.3.2.1) enquanto variáveis que não cumpriram os requisitos foram avaliadas através de teste de Kruskal-walis (através da função “kruskal.test” no software R versão 4.3.2.1), ambos a 95% de significância.

Através de uma análise de regressão, seguido de teste F foi possível avaliar a influência da capacidade de retenção de umidade do solo e da área basal do estrato arbóreo sobre a abundância das espécies, de acordo com a formação em que a espécie foi registrada. Essa análise considerou a CR e AB das 18 parcelas de cada uma das formações e a abundância das espécies nessas parcelas.

Para avaliar a alteração dos valores das características funcionais entre indivíduos juvenis e adultos das espécies realizaram-se análises de variância (Anova; realizada por meio de Modelos Lineares – LM). Para essas análises foram avaliadas a normalidade e homoscedasticidade dos resíduos, através da função “shapiro.test” no software R versão 4.3.2.1). Como as variáveis cumpriram os requisitos de normalidade e homoscedasticidade, elas foram analisadas através de teste Tukey 95% de significância (através da função “HSD.test” no software R versão 4.3.2.1).

Quando foi necessário, os atributos que não atenderam com o critério de normalidade e homoscedasticidade dos resíduos foram log-transformados para comparação entre eles e a Análise de componentes principais (ACP).

Para avaliar as relações multivariadas entre as características funcionais das espécies, sua variação no nível de comunidade e como as espécies se organizam no espaço funcional, foi realizada uma ACP com uma matriz contendo o valor médio dos atributos dos indivíduos jovens e com o valor médio dos atributos dos indivíduos adultos das espécies (McCune et al., 2002). Se a estruturação da comunidade de palmeiras for determinada pela filtragem ambiental devido ao gradiente edáfico, os padrões de agrupamento das características da comunidade de juvenis e adultos devem refletir o padrão de distribuição das espécies na FI e FN.

Para o cálculo da média ponderada da comunidade (MPC) elaborou-se duas tabelas, uma com a abundância das espécies e outra com o valor médio das

características funcionais de cada uma das espécies. O cálculo foi realizado através da função dbFD do pacote FD (Laliberté & Shipley, 2011) no R versão 3.4.1 R (Development Core Team, 2010). A MPC corresponde ao valor médio das características funcionais para a comunidade de palmeiras na floresta inundável e na floresta não inundável, permitindo avaliar a alteração da estratégia ecológica da comunidade frente ao gradiente ambiental. Para avaliar a alteração da MPC entre a floresta inundável e a floresta não inundável, realizou-se análises de variância (Anova; realizada por meio de Modelos Lineares – LM) e análises quanto à normalidade e homoscedasticidade dos resíduos, através da função “shapiro.test” no software R versão 4.3.2.1). Como as variáveis cumpriram os requisitos de normalidade e homoscedasticidade, elas foram analisadas através de teste Tukey 95% de significância (através da função “HSD.test” no software R versão 4.3.2.1).

Para análise da variação da diversidade funcional ao longo do gradiente ambiental calculamos a média de cada índice por estágio ontogenético e por formação florestal. Esse valor médio foi então comparado entre as formações através de análises de variância (Anova; modelos lineares), seguido de teste Tukey a 95% de significância.

6. RESULTADOS

6.1 Análises ambientais

As variáveis físico-químicas que variaram significativamente entre duas formações e contribuíram para a caracterização das áreas foram: silte, sódio (Na), matéria orgânica (MO), ferro (Fe) e capacidade de retenção de umidade (CR). Dentre essas variáveis, a FI apresentou maiores valores de capacidade de retenção de umidade, silte, sódio, ferro e matéria orgânica (figura 4). A floresta inundável apresentou os maiores valores de silte (153.3 ± 29.7) seguido da floresta não inundável (48.3 ± 24.6) e da floresta de transição (27.3 ± 26.6). Os maiores valores de sódio foram registrados na FT ($53 \pm 6.01 \text{ mg/dm}^3$), seguida da FI ($650.3 \pm 10.7 \text{ mg/dm}^3$) e FN ($28.7 \pm 10.4 \text{ mg/dm}^3$). A FI apresentou os maiores valores de matéria orgânica no solo ($16.8 \pm 9.1 \text{ dag/kg}$), enquanto registrou-se os mesmos valores para a FT ($8.3 \pm 1.3 \text{ dag/kg}$) e FN ($8.3 \pm 2.9 \text{ dag/kg}$). Os maiores valores de Fe foram registrados na floresta inundável ($52.7 \pm 13.4 \text{ mg/dm}^3$), diferindo significativamente da FT ($5.4 \pm 1.2 \text{ mg/dm}^3$) e FN ($6 \pm 0.6 \text{ mg/dm}^3$). A FI apresentou os maiores valores de CR ($38.2\% \pm 9.3\%$) seguida da FN ($13.6\% \pm 1.2\%$) e FT ($13.2\% \pm 1\%$) (figura 4).

A estrutura da vegetação também apresentou variação entre as três formações florestais, sendo que a floresta inundável tem os maiores valores de área basal do estrato arbóreo ($0.69 \pm 0.39 \text{ m}^2$), seguida da floresta de transição ($0.28 \pm 0.18 \text{ m}^2$) e da floresta não inundável ($0.15 \pm 0.08 \text{ m}^2$) (figura 5).

Como a floresta não inundável e a floresta de transição não apresentam diferenças significativas para a maior parte das variáveis analisadas optou-se por considerá-las como uma formação única, denominada floresta não inundável (FN), permitindo o cálculo dos índices de diversidade funcional.

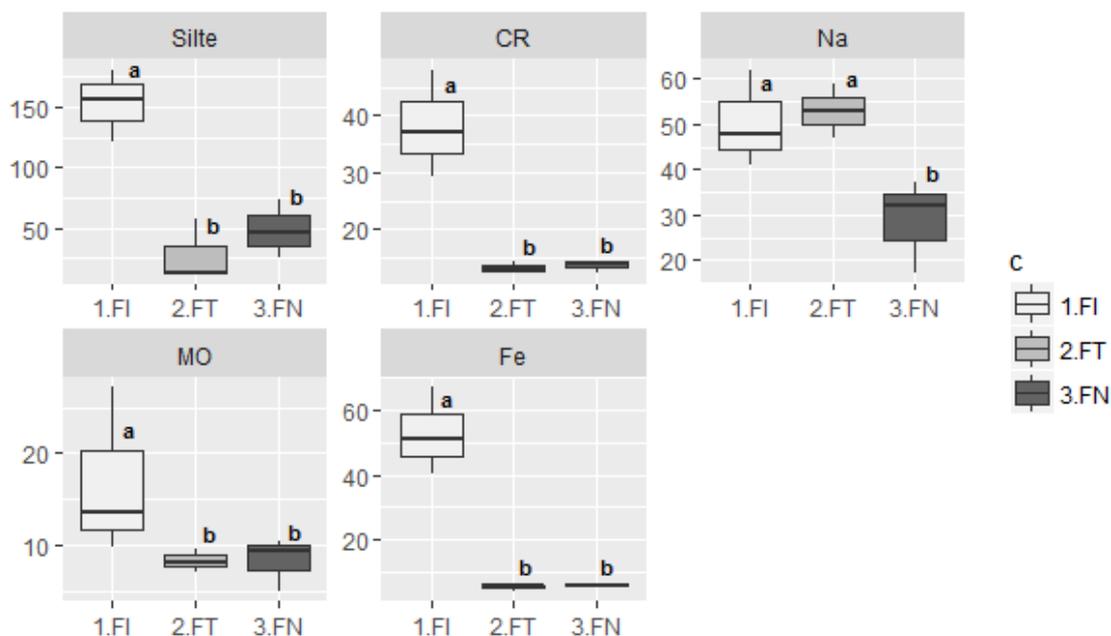


Figura 3: Boxplot comparando as Floresta inundável, floresta de transição e Floresta não inundável da restinga de Guarapari-ES quanto ao teor de Silte, Capacidade de retenção de umidade do solo, Sódio, Matéria orgânica e Ferro. A diferença significativa entre as formações é demonstrada através das letras “a” e “b”. Legenda: FI= Floresta inundável; FT=Floresta de transição; FN= Floresta não inundável.

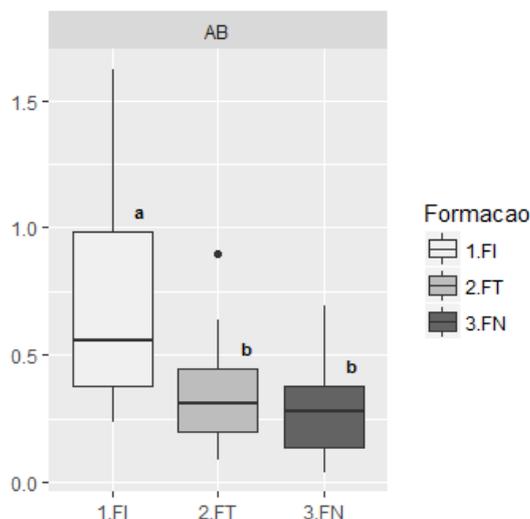


Figura 4: Boxplot comparando as Floresta inundável, floresta de transição e Floresta não inundável da restinga de Guarapari-ES quanto à área basal do estrato arbóreo. A diferença significativa entre as formações é demonstrada através das letras “a” e “b”. Legenda: FI= Floresta inundável; FT=Floresta de transição; FN= Floresta não inundável.

6.2 Distribuição espacial

Foram registrados em 0.675 hectare 1,135 indivíduos das 6 espécies de palmeiras investigadas nesse estudo. A FIR apresentou a maior riqueza, com 4 espécies, seguido da FT e FNR, ambas com 2 espécies de palmeiras. Além de uma

maior riqueza de espécies, a FIR possui maior densidade absoluta (4,453 ind/ha), seguido da FNR (302 ind/ha) e da FT (289 ind/ha).

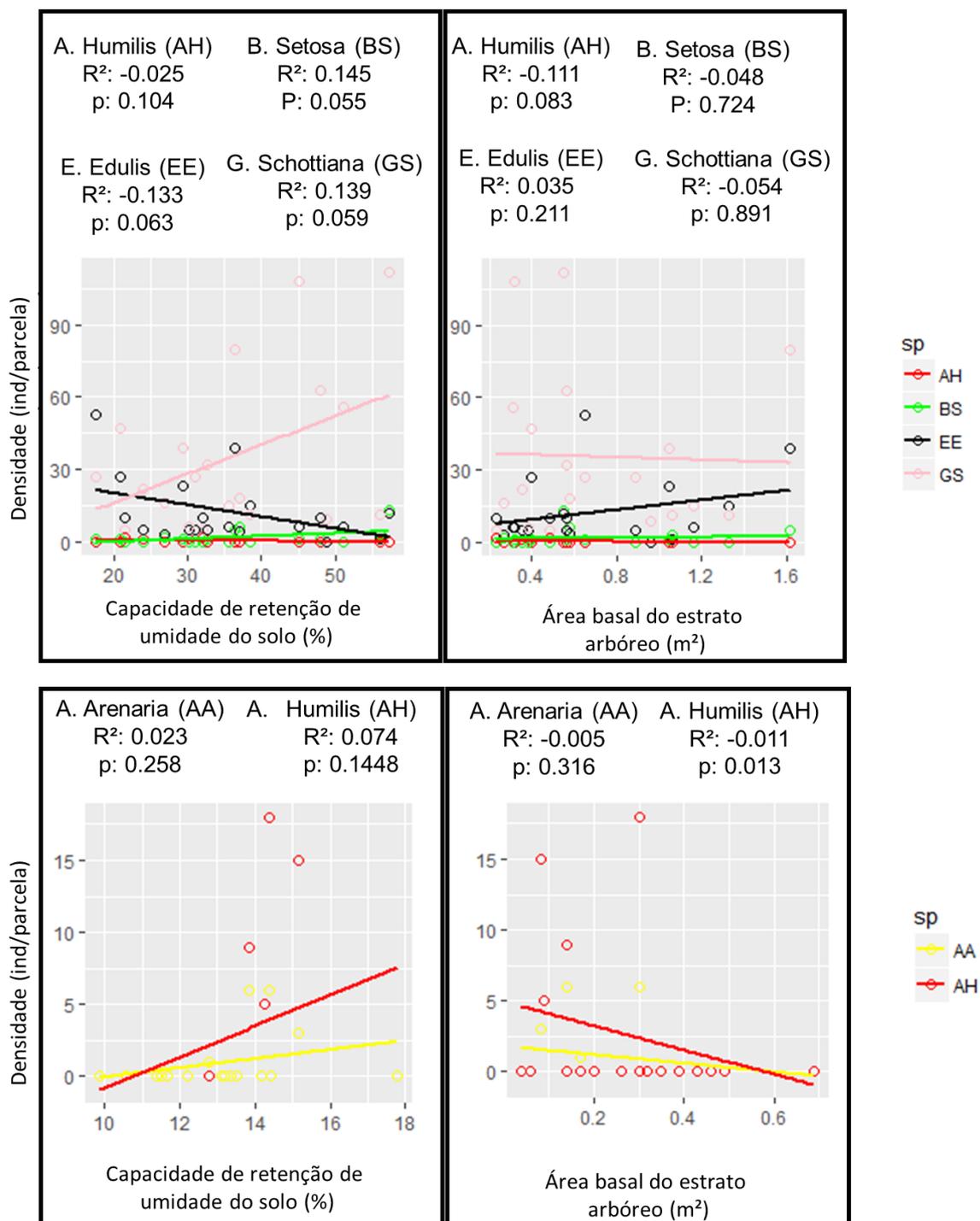
Dentre as espécies de palmeira, *A. humilis* foi aquela com ocorrência nas três formações vegetais com uma densidade de (555 ind/ha), apresentando uma maior densidade relativa na floresta não inundável (68.2%), seguido da floresta de transição (45.3%) e da floresta inundável (4.3%). Dentre as espécies que ocorreram na floresta inundável, *G. schottiana* apresentou a maior densidade relativa (69.5%), seguida de *E. edulis* (22.6%), *A. humilis* (4.3%) e *B. setosa* (3.6%). A palmeira *B. vulgaris* se encontrou restrita à FT, com uma densidade de 129 ind/ha, representando 54.7% da densidade relativa de palmeiras na FT. A palmeira *A. arenaria* só foi registrada para a FNR, com 93 ind/ha que representaram 31.8 % da comunidade de palmeiras na floresta não inundável (figura 6).



Figura 5: Densidade relativa das espécies de palmeiras na floresta inundável, floresta de transição e floresta não inundável da restinga de Guarapari-ES. Legenda: FI= Floresta inundável; FT=Floresta de transição; FN= Floresta não inundável.

A análise da influência da capacidade de retenção de umidade sobre a densidade de espécies por parcela mostrou que a abundância das espécies em cada uma das formações florestais não é influenciada por essa variável. O mesmo foi observado para a e da área basal do estrato arbóreo, não havendo significância nas análises quanto à abundância de espécies nas formações. Nenhuma das análises de regressão foi significativa, porém, *B. setosa* e *G. schottiana* apresentaram uma tendência a uma maior densidade de indivíduos em áreas com maior capacidade de retenção de umidade do solo

da FI, enquanto para *E. edulis* houve uma maior abundância de indivíduos nas áreas com menor capacidade de retenção de umidade da FI (figura 6).



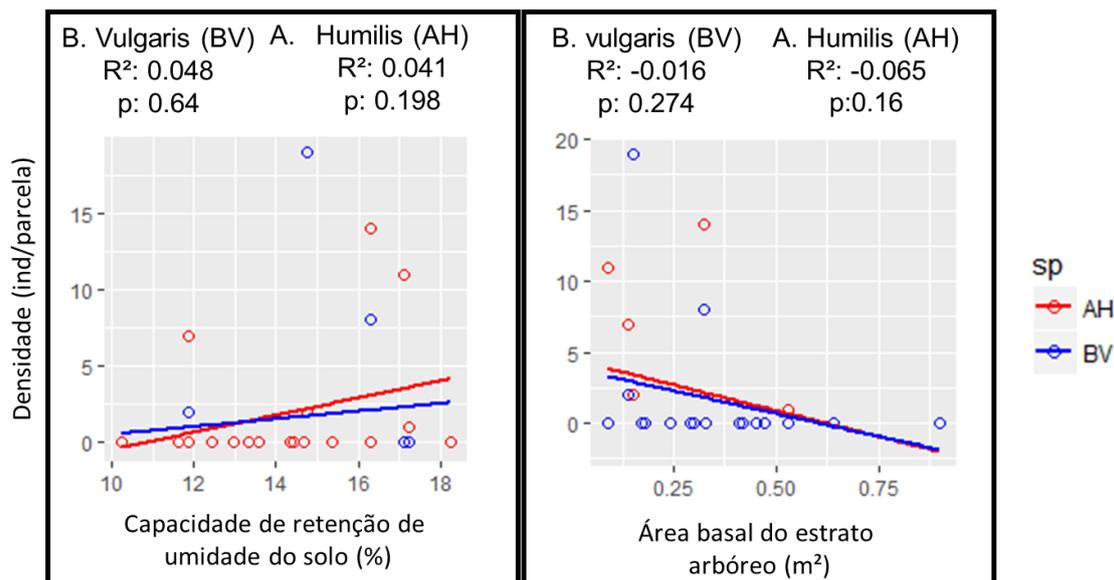


Figura 6: Regressão entre a abundância dos indivíduos com a Capacidade de retenção de umidade do solo e a Área basal do Estrato arbóreo na floresta inundável, floresta de transição e floresta não inundável da restinga de Guarapari-ES. Legenda: AA: *Alagoptera arenaria*; AH=*Attalea humilis*; BS=*Bactris setosa*; BV=*Bactris vulgaris*; EE=*Euterpe edulis*; GS: *Geonoma schottiana*.

6.3 Variação funcional intraespecífica

Os atributos funcionais apresentaram variação tanto entre as espécies como entre os estágios ontogenético das espécies. Houve uma alteração da resposta funcional das espécies entre os dois estágios ontogenéticos, em que indivíduos juvenis apresentaram características mais aquisitivas (maior AFE, menor EF e CMS), enquanto os adultos demonstraram estratégias mais conservativas (menor AFE, maior EF e CMS). A palmeira *A. arenaria* não apresentou variação significativa entre os juvenis e adultos quanto à AFE, EF e CMS (tabela 1).

Dentre as espécies de palmeiras, *A. arenaria* apresentou a estratégia mais conservativa (menor AFE / maior CMS e EF), enquanto *G. schottiana* apresentou a estratégia mais aquisitiva (maior AFE / Menor CMS e EF).

Houve um aumento significativo da densidade estomática entre juvenis e adultos para *A. humilis*, *E. edulis* e *G. schottiana*, enquanto as espécies *A. arenaria*, *B. vulgaris* e *B. setosa* não apresentaram essa variação. As palmeiras *A. humilis* e *G. schottiana* apresentaram um pequeno aumento do TE nos indivíduos adultos em relação aos juvenis (tabela 1).

Tabela 1: Valor médio das características funcionais de indivíduos jovens e adultos das 6 espécies de palmeiras das florestas da restinga de Guarapari-ES. Legenda: AFE= Área foliar específica; CMS=Conteúdo

de matéria seca; DE=Densidade estomática; TE= Tamanho estomático. As letras “a” e “b” representam diferenças significativas entre jovens e adultos ($P < 0.05$); “±” representa o desvio padrão da média.

Espécie	Estágio	AFE	EF	CMS	DE	TE
<i>A. arenaria</i>	Adulto	209.6 ± 35.6 b	0.26 ± 0.04 a	445.1 + 34.4 a	237.1 ± 28.5 a	21.4 ± 1.5 a
	Jovem	262.8 ± 53.7 a	0.2 ± 0.03 a	462.6 + 58.9 a	218.7 ± 40 a	22.5 ± 1.6 a
<i>A. humilis</i>	Adulto	218.4 ± 33 b	0.21 ± 0.02 a	449.1 + 24.6 a	216.7 ± 33.5 a	18.9 ± 0.9 a
	Jovem	432.6 ± 45.8 a	0.12 ± 0.01 b	391.87 + 15.0 b	136.8 ± 22.4 b	17.9 ± 0.9 b
<i>B. setosa</i>	Adulto	364 ± 48.7 b	0.17 ± 0.03 a	374.2 + 28.2 a	100.6 ± 17.7 a	26 ± 1.8 a
	Jovem	563 ± 78.3 a	0.13 ± 0.02 b	307.3 + 28.7 b	87.3 ± 17.6 a	25 ± 1.7 a
<i>B. vulgaris</i>	Adulto	219.2 ± 14.7 a	0.25 ± 0.02 a	507.4 + 23.7 a	83.5 ± 15.3 a	23.7 ± 1.6 a
	Jovem	319.9 ± 51.3 b	0.19 ± 0.02 b	451.0 + 25.4 b	72.4 ± 11.3 a	23.1 ± 1.2 a
<i>E. edulis</i>	Adulto	350.6 ± 29.8 b	0.15 ± 0.01 a	410.4 + 26.5 a	635.8 ± 42.2 a	9.3 ± 0.4 a
	Jovem	592.8 ± 55.7 a	0.1 ± 0.01 b	379.6 + 13.4 b	388.1 ± 62.7 b	9.2 ± 0.5 a
<i>G. schottiana</i>	Adulto	453.9 ± 50.2 b	0.14 ± 0.01 a	341.1 + 20.8 a	136.5 ± 20.2 a	18.5 ± 0.9 a
	Jovem	661.3 ± 96.3 a	0.1 ± 0.01 b	310.1 + 31.7 b	93.2 ± 12.3 b	17.4 ± 0.9 b

6.4 Variação funcional interespecífica

A análise de componentes principais agrupou as espécies com base nos valores dos atributos funcionais para cada estágio ontogenético. Os dois primeiros eixos explicaram 63.9% e 25.4% da variação respectivamente (figura 7). A altura dos indivíduos foi removida dessa análise, pois esse foi o principal atributo utilizado para discriminar jovens de adultos. O eixo secundário mostra a correlação negativa entre área foliar específica e conteúdo de matéria seca, evidenciando a variação da resposta funcional tanto entre os estágios ontogenéticos, como entre as formações florestais. As espécies se agruparam principalmente de acordo com a distribuição dos indivíduos ao longo do gradiente ambiental. Espécies restritas à floresta inundável apresentam maior área foliar específica e se localizam na porção inferior da ACP, enquanto espécies restritas à floresta não inundável apresentam maior conteúdo de matéria seca e espessura foliar, se agrupando na porção superior do biplot da análise de componentes principais. Para a espécie que ocorreu em ambas as formações florestais (*A. humilis*), os indivíduos adultos se agruparam na porção superior da ACP enquanto os jovens se agruparam na porção inferior.

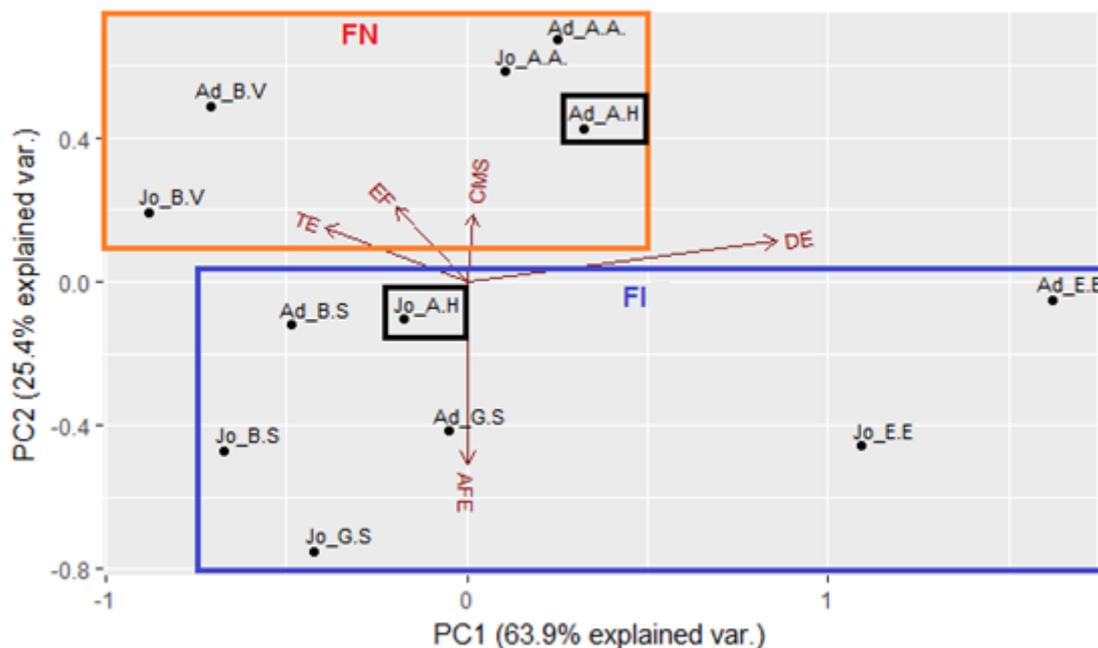


Figura 7: Análise de componentes principais de acordo com as características funcionais com valor médio das características funcionais de indivíduos adultos e de indivíduos jovens de seis espécies de palmeiras da Restinga de Guarapari-ES. Legendas: FN=Floresta não inundável; FI=Floresta inundável; EF= Espessura foliar; AFE= Área foliar específica; TE= Tamanho estomático; DE= Densidade estomática. O retângulo laranja representa a comunidade de palmeiras da FN, o retângulo azul representa a comunidade de palmeiras da FI, os retângulos pretos representam indivíduos jovens e adultos da espécie generalista. Jo= Jovens; Ad= Adultos; A.A.= *Alagoptera arenaria*; A.H.= *Atalea humilis*; B.S.= *Bactris setosa*; B.V.= *Bactris vulgaria*; E.E.= *Euterpe edulis*; G.S.= *Geonoma schottiana*

6.5 Diversidade funcional da comunidade de palmeiras

A média ponderada da comunidade mostrou que há alteração significativa do valor da altura, área foliar específica, espessura foliar e conteúdo de matéria seca da comunidade de palmeiras entre a floresta inundável e a floresta não inundável. A maior altura para comunidade de palmeiras foi registrada na FI (4.9 ± 0.39 m) seguida da FN (3 ± 0.16 m). A floresta inundável apresentou os maiores valores de área foliar específica (410.6 ± 14.5 cm².g⁻¹), seguido da floresta não inundável (217.4 ± 1.6 cm².g⁻¹). Os maiores valores de espessura foliar foram registrados na FN (0.21 ± 0.01 mm) em comparação à floresta inundável (0.15 ± 0.01 mm). Os maiores valores de conteúdo de matéria seca foram obtidos na FN (482.5 ± 22.2 mg.g⁻¹) seguidos da FI (365.2 ± 7.4 mg.g⁻¹). A comunidade de palmeiras apresentou maior valor médio da densidade estomática na FI (249.5 ± 61.8 n^o/mm²) em relação à floresta não inundável (142.3 ± 52.5 n^o/mm²). Enquanto os maiores valores do tamanho estomático foram encontrados na FN (0.022 ± 0.001 mm) seguida da floresta inundável (0.017 ± 0.001 mm) (figura 8).

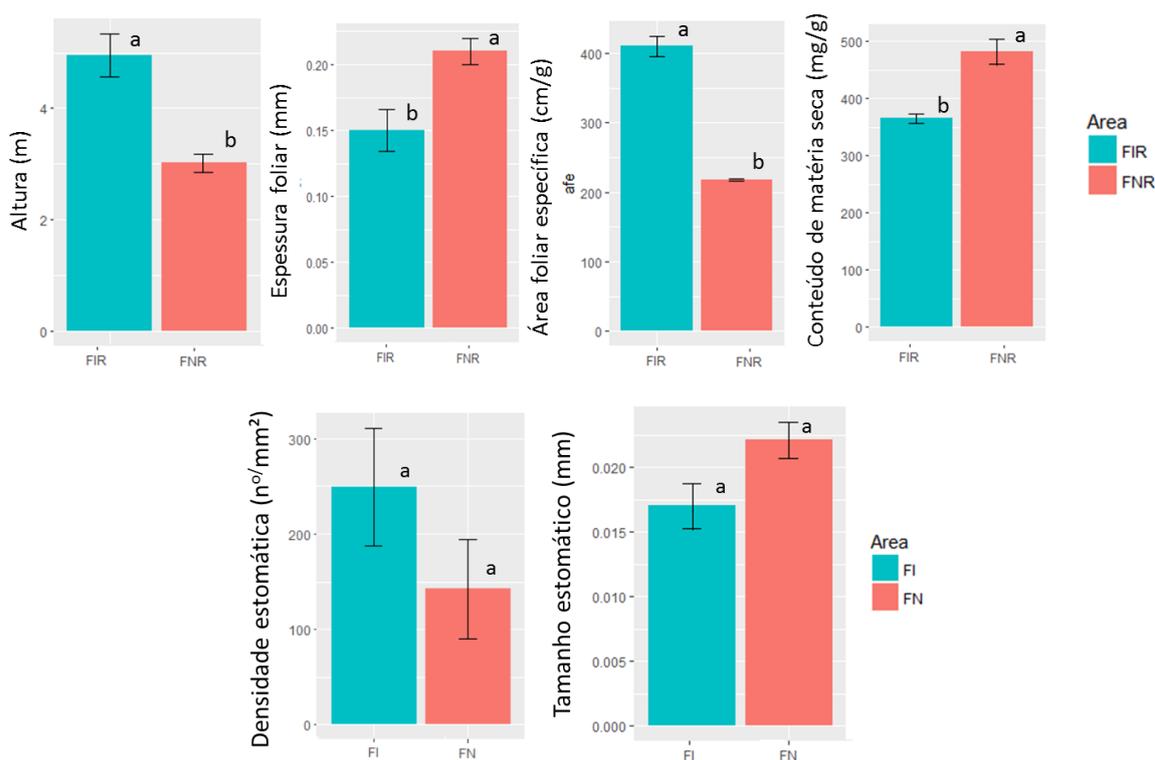


Figura 8: Média ponderada das seis características foliares avaliadas para a comunidade de palmeiras da floresta inundável e floresta não inundável da restinga de Guarapari-ES. Legenda: FI=floresta inundável; FN=floresta não inundável.

A comunidade de palmeiras adultas apresentou uma maior riqueza funcional na floresta inundável (2.548 ± 2.118) em relação à floresta não inundável (0.129 ± 0.01) enquanto para a comunidade de jovens não houve diferença significativa entre a FI (1.002 ± 0.549) e a FN (1.527 ± 0.01). A floresta inundável também apresentou maiores valores de dispersão funcional (1.373 ± 0.418) em relação à floresta não inundável (0.568 ± 0.186) para os indivíduos adultos, enquanto em relação aos jovens não houve diferença significativa entre a FI (1.408 ± 0.293) e a FN (1.309 ± 0.380).

Quanto à divergência funcional, os maiores valores para os indivíduos adultos foram registrados para a FN (0.859 ± 0.130) em relação à FI (0.685 ± 0.137), porém, não houve diferença significativa entre as formações. Também não houve diferença significativa da divergência funcional para os indivíduos jovens da FI (0.765 ± 0.197) e da FN (0.840 ± 0.071). A uniformidade funcional para a comunidade de adultos apresentou os maiores valores na floresta inundável (0.708 ± 0.062) em relação à floresta não inundável (0.615 ± 0.233) entretanto, os valores não variariam significativamente entre as formações. Também não houve diferença

significativa da uniformidade funcional entre a FI (0.685 ± 0.251) e a FN (0.692 ± 0.189) para os indivíduos jovens. Enquanto a comunidade de indivíduos adultos apresenta uma maior riqueza e dissimilaridade funcional na floresta inundável em relação à floresta não inundável, a comunidade de indivíduos jovens não apresenta diferença significativa entre a FI e FN para nenhum dos índices avaliados (figura 9).

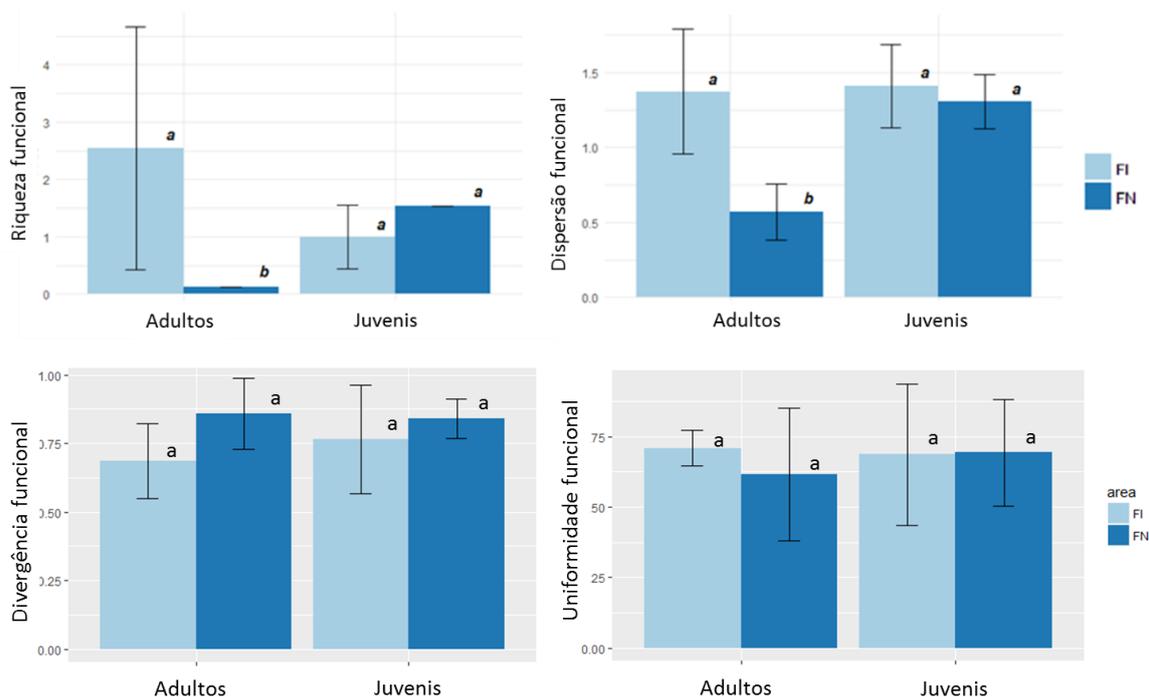


Figura 9: Índices de diversidade funcional para a comunidade de palmeiras na Floresta inundável e na Floresta não inundável na restinga de Guarapari-ES. As diferenças significativas entre as formações são representadas pelas letras “a” e “b”. Legenda: FI= Floresta inundável; FN= Floresta não inundável.

7. DISCUSSÃO

7.1 Distribuição espacial

A alteração das condições edáficas (capacidade de retenção de umidade, teor de matéria orgânica, silte, sódio e Ferro) entre a floresta inundável e a floresta não inundável determinou o padrão de distribuição de cinco dentre as seis espécies de palmeiras nas florestas de restinga. A elevada substituição de espécies entre a FI e FN reforça a influência do gradiente edáfico e indica que as palmeiras apresentam adaptações ecofisiológicas para ocupação das condições ambientais específicas de cada uma das formações. Enquanto as espécies da FI toleram alagamentos esporádicos e maiores concentrações de Ferro no solo, as palmeiras da FN estão adaptadas a uma menor disponibilidade hídrica e fertilidade do solo. Essa exclusão de espécies com características não apropriadas para ocupação de ambas as formações sugere que o processo de filtragem ambiental seja o principal processo atuando na estruturação da comunidade de palmeiras das florestas de restinga, conforme já foi evidenciado em outros estudos (Montufar e Pintaud, 2006; Normand et al. 2006; Mason e de Belo, 2013). Esse mesmo padrão já foi observado por outros autores, Vormisto et al., (2004), por exemplo, afirma que tanto a variação textural do solo (porcentagem de argila, matéria orgânica e areia), como as alterações hidrológicas relacionadas à capacidade de drenagem do solo atuam sobre a distribuição e abundância das palmeiras. Enquanto, Andersen et al., (2010) relata que a toxicidade causada por metais como o alumínio e ferro nas florestas inundáveis, podem restringir ou facilitar a distribuição de espécies de palmeiras em escalas locais, dependendo da resposta específica a tais características.

A ausência de correlação entre a abundância de espécies e a capacidade de retenção de umidade do solo e área basal do estrato arbóreo das parcelas pode indicar que a distribuição dos indivíduos em cada uma das formações florestais é aleatória, ou que outras variáveis estejam atuando sobre a abundância das palmeiras em cada uma das três formações.

Dentre as palmeiras, *A. humilis* foi a única espécie capaz de ocupar a floresta inundável e a floresta não inundável, indicando seu potencial de se estabelecer desde áreas com baixa disponibilidade hídrica e nutricional do solo até zonas com solos encharcados e mais férteis das florestas de restinga. A abundância dos

indivíduos dessa espécie não se correlacionou com a capacidade de retenção de umidade do solo e nem com a área basal do estrato arbóreo, o que pode sugerir que a distribuição da espécie é aleatória e consequência da limitação de dispersão (Hubbel, 2001). Os principais dispersores das sementes de *A. humilis* são roedores de pequeno porte, que geralmente carregam as sementes a pequenas distâncias, o que pode explicar o maior grau de agregação desses indivíduos (Peres e Bader, 1997; Souza e Martins, 2004). Porém, outros estudos precisam ser realizados para confirmar essa hipótese.

Apesar de *B. vulgaris* ter apresentado o maior grau de agregação dentre as espécies da comunidade de palmeiras, não houve correlação entre a abundância de indivíduos com nenhuma das variáveis ambientais analisadas. Isso pode sugerir que outros fatores estejam atuando sobre a distribuição da espécie, como a ausência de agentes dispersores ou a elevada predação de sementes, conforme já foi evidenciado em estudos demográficos para espécies de palmeiras (Souza e Martins, 2004).

A ocorrência limitada *B. setosa* à floresta inundável indica a preferência dessa espécie por solos encharcados, conforme já foi relatado em outros estudos (Reis, 2006; Fernandes et al. 1995). Além disso, a correlação positiva entre o número de indivíduos de *B. setosa* e a capacidade de retenção de umidade do solo nas parcelas da FI reforça a preferência dessa espécie pelas zonas mais encharcadas da floresta de restinga.

A ocorrência restrita de *E. edulis* na floresta inundável sugere a que a espécie apresenta uma melhor performance nas zonas com solos mais úmidos e férteis das florestas de restinga. Outros estudos também demonstraram a preferência de *E. edulis* por solos úmidos, sendo considerada a espécie pode ser a mais abundante da comunidade de palmeiras em florestas inundáveis (Silva Matos e Alves, 2008; Cappelati e Schmitt, 2015). Entretanto, a análise de regressão apontou que há um menor número de indivíduos nas áreas com maior capacidade de retenção de umidade do solo, o que pode indicar que zonas com maior permanência de alagamento podem inibir a germinação ou o desenvolvimento dos indivíduos. Vale ressaltar também que os genetes de *E. edulis* apresentaram raízes aéreas, podendo atingir um metro de comprimento, o que pode indicar uma estratégia para evitação do alagamento (Scarano, 2006; Parolin, 2009).

A densidade de 1,080 indivíduos de *E. edulis* por hectare pode ser considerada baixa, quando comparada a outros estudos populacionais da espécie em floresta ombrófila densa, onde os valores variam de 3,780 ind/ha a 17,200 ind/ha (Reis et al., 1996; Silva-Matos, 2000; Silva et al., 2009). Uma baixa densidade de *E. edulis* também é reportada por Fadini et al., (2009) na Ilha de Anchieta-SP, onde se registrou apenas 157 ind/ha, que segundo o autor é devido às reduzidas taxas de recrutamento de novos indivíduos. Mas vale ressaltar que a população de *E. edulis* em questão apresenta indivíduos com hábito cespitoso, conforme já foi registrado em outros estudos (Portela et al., 2009), e caso os rametes sejam considerados como indivíduos, haverá aumento na densidade de indivíduos.

A elevada densidade de indivíduos de *G. schottiana* (3,040 ind/ha) pode ser devido à alta produtividade de frutos da espécie (Portela & Santos, 2011), o que pode explicar por que a espécie é considerada comum no sub-bosque de florestas inundáveis de restinga (Reis, 2006). A palmeira *G. schottiana* também é capaz de ocorrer em florestas de galeria do cerrado, onde pode apresentar a maior abundância dentre as espécies de palmeiras (Sampaio et al., 2006). A ocorrência restrita dessa espécie na FI indica que seus indivíduos têm melhor performance nas regiões mais úmidas e com maior disponibilidade de nutrientes nas florestas de restinga. Esse mesmo padrão também foi observado por Henderson (2011), indicando a preferência da espécie por ambientes úmidos e sombreados. Reforçando essa idéia, a análise de correlação evidenciou um pequeno aumento no número de indivíduos de *G. schottiana* nas parcelas com maior capacidade de retenção de umidade do solo FI, o que sugere que há maior germinação e menor morte de indivíduos nas áreas mais úmidas dessa formação.

As palmeiras *E. edulis* e *G. schottiana* estiveram restritas à floresta inundável, porém algumas sementes e plântulas destas espécies foram encontradas também na FT e FN, mas fora das parcelas analisadas, indicando haver dispersão e germinação de sementes por todo o gradiente. Ambas as espécies apresentam uma elevada produção de frutos, e suas sementes são capazes de germinar em amplas condições de luz e disponibilidade hídrica (Braz et al., 2012). Porém, a pressão de seleção durante o desenvolvimento ocasiona elevada mortalidade de indivíduos sob as condições desfavoráveis, determinando a distribuição dos adultos na paisagem (Poorter et al., 2005; Oliveira, et al., 2014). Além disso, estudos tem

mostrado que espécies vegetais apresentam variação quanto ao requerimento luminoso ao longo da ontogenia (Poorter et al., 2005), sendo que plântulas de *E. edulis* demonstram foto-inibição quando expostas a elevadas taxas de radiação (Gatti et al., 2010). Isso também contribui para explicar a ocorrência restrita dessas espécies na floresta inundável, uma vez que ela apresenta maiores alturas médias e áreas basais do estrato arbóreo, havendo uma maior estratificação vertical da luminosidade em relação à floresta não inundável, sugerindo que essas espécies apresentam melhor desempenho em condições mais sombreadas, ao menos durante os estágios iniciais de desenvolvimento.

7.2 Variação funcional interespecífica

A variação do conjunto de características funcionais das espécies de palmeiras indica adaptações ecológicas das espécies para ocupação de diferentes nichos ambientais (Sterck et al., 2006; 2011).

As palmeiras das florestas de restinga aqui analisadas seguiram o mesmo padrão do espectro econômico foliar quanto à variação de estratégias em relação à aquisição e ao uso de recursos. A correlação negativa entre a área foliar específica e o conteúdo de matéria seca das palmeiras reflete o trade-off fundamental no funcionamento das espécies entre investir em uma rápida produção de biomassa (maior AFE e menor CMS) ou investir em uma conservação mais eficiente dos nutrientes (menor AFE e maior CMS) (Poorter & Garnier, 1999).

A diferença nas demandas de luz entre as espécies foi representada pela densidade estomática e pelo tamanho estomático, sendo que correlação negativa entre essas duas características compôs o eixo primário da ACP, explicando 63,9% da variação na comunidade. As três espécies que apresentaram a maior DE são capazes de ocupar condições de maior luminosidade, como o dossel da floresta (*E. edulis*) ou áreas mais abertas com menor densidade de espécies arbóreas (*A. arenaria* e *A. humilis*). Enquanto as 3 espécies restritas ao sub-bosque (*G. schottiana*, *B. setosa* e *B. vulgaris*) apresentaram as menores densidades estomáticas. Isso pode ser explicado, pois espécies com alta densidade estomática e estômatos menores geralmente ocupam ambientes com maior luminosidade, enquanto espécies com baixa densidade estomática e maior TE, são comuns em

ambientes sombreados (Hetherington & Woodward, 2003; Camargo & Marengo, 2011).

A capacidade de ocupação de todo o gradiente ambiental de *A. humilis* pode estar associado ao seu conjunto de atributos funcionais, uma vez que espécies com estratégias mais conservativas podem tolerar uma menor disponibilidade de diferentes recursos, como sombra e seca, sendo capazes de ocupar nichos fundamentais mais amplos (Sterck et al., 2011).

A palmeira *A. arenaria* foi a espécie que apresentou a estratégia mais conservativa na comunidade de palmeiras da restinga, com menores valores de área foliar específica e os maiores valores de espessura foliar e conteúdo de matéria seca. O incremento em espessura foliar e conteúdo de matéria seca atuam como uma estratégia frente à herbivoria e danos mecânicos, sendo mais comum em espécies expostas à seca e a solos pobres (Wright et al., 2004; Donovan et al., 2011; Ma et al., 2015). Esse conjunto de características confere à *A. arenaria* a capacidade de ocupação de formações florestais e áreas abertas da restinga, onde pode apresentar elevada abundância (Araujo e Menezes, 1999; Reis, 2006).

A palmeira *G. schottiana* apresentou a estratégia mais aquisitiva dentre as espécies da comunidade de palmeiras das florestas de restinga, uma vez que folhas com menor conteúdo de matéria seca e maior área foliar específica apresentam menor resistência à difusão do CO₂ e são geralmente encontradas em espécies localizadas em ambientes mais produtivos (Wright et al., 2004; Donovan et al., 2011). Além da elevada área foliar específica, *G. schottiana* apresentou uma reduzida densidade estomática, sugerindo uma adaptação da espécie para ocupação de ambientes sombreados, sugerindo que a espécie é tolerante à sombra (Hetherington & Woodward, 2003; Poorter et al., 2005; Ma et al., 2015).

A palmeira *E. edulis* apresentou a maior densidade estomática da comunidade de palmeiras da restinga, além do menor tamanho estomático. Isso confere um controle mais eficaz da condutância estomática (Hetherington & Woodward, 2003; Camargo & Marengo, 2011), uma vez que indivíduos adultos de *E. edulis* apresentaram as maiores alturas da comunidade de palmeiras e podem chegar a atingir o dossel da FIR (observação em campo) estando expostos a maior irradiação luminosa. Estômatos menores, tem tempos de resposta mais rápidos em comparação com estômatos maiores, e isso em combinação com alta densidade estomática pode permitir que a folha aumente rapidamente a condutância

estomática em condições favoráveis e a reduza na mesma velocidade sob condições desfavoráveis (Drake et al., 2013).

A palmeira *A. arenaria* apresentou a estratégia mais conservativa (menor AFE e altura e maior CMS e EF) da comunidade de palmeiras da restinga. Além disso, a estratégia conservativa de indivíduos jovens e adultos dessa espécie indica uma adaptação para ocupação de áreas com solos pobres e expostas a elevada irradiação luminosa (Poorter et al., 2005). Isso indica que esses sítios são locais mais adequados para o seu estabelecimento (Araujo e Menezes, 1999; Reis, 2006) e reforça o caráter pioneiro dessa espécie na restinga (Menezes et al., 2017).

A ocorrência das três espécies com menores alturas (*A. arenaria*, *A. humilis* e *B. vulgaris*) na área com menor disponibilidade hídrica do solo (FN), sugere que essa é uma estratégia para evitação de cavitação nos vasos xilemáticos por embolia, que pode ocorrer em espécies arbóreas de maior altura durante episódios de seca (Chave et al., 2009). Lourenço-Junior (dados não publicados) também relata redução da altura além de aumento da densidade da madeira das espécies arbóreas com redução da disponibilidade hídrica na mesma área de estudo. Essa variação sugere uma maior segurança no transporte de água frente a eventuais episódios de estresse hídrico, mais comuns na FNR.

7.3 Variação funcional intraespecífica entre jovens e adultos

A mudança nos valores de atributos entre jovens e adultos pode ser consequência da menor disponibilidade luminosa no sub-bosque em relação ao dossel devido à estratificação luminosa vertical da floresta, o que implica em uma maior exposição à irradiação solar com aumento em altura (Poorter et al., 2001; 2009). A maior parte das palmeiras apresentou aumento da DE e redução da AFE nos indivíduos adultos em relação aos jovens, indicando uma alteração no requerimento luminoso ao longo do desenvolvimento das espécies (Reich et al., 2000; Poorter et al., 2005; Lasky et al., 2015).

Os menores valores de área foliar específica nos indivíduos adultos indicam uma alteração da estratégia ecológica relacionado à eficiência foliar de captura de luz por unidade de massa investida (Poorter et al., 2009). Nos indivíduos jovens, que se encontram em condições de menor disponibilidade luminosa, é vantajoso investir em um aumento da área foliar por unidade de biomassa, o que permite uma maior

eficiência na captura de luz e manutenção das taxas positivas de assimilação de carbono (Poorter et al., 2008; Spasojevic et al., 2014; Ma et al., 2015;). Enquanto os menores valores de AFE nos indivíduos adultos estão associados ao aumento da espessura foliar devido ao maior número de camadas de parênquima paliçádico e à maior espessura e rigidez da parede celular (Niinemets et al., 1998). Isso permite que sob maior radiação luminosa haja um aumento da biomassa fotossintética sem haver aumento da área foliar, o que contribui para um melhor controle do status hídrico além de evitar danos ao aparato fotossintético (Poorter et al., 2008; Donovan et al., 2011; Valladares et al., 2016).

Também houve aumento da área foliar com o desenvolvimento ontogenético, o que indica que indivíduos adultos apresentam uma área fotossinteticamente ativa maior do que os juvenis. Entretanto, Spasojevic et al., (2014) relata um padrão oposto em espécies arbóreas tropicais, onde indivíduos nos estágios ontogenéticos iniciais apresentam uma área foliar 26% maior do que indivíduos adultos, contribuindo para um aumento da área de captura de luz nas condições sombreadas do sub-bosque (Poorter et al., 2005; Shipley et al., 2006). No caso das palmeiras, o aumento da área da folha e da densidade estomática associado a uma redução da área foliar específica pode elevar as taxas de captura luminosa e assimilação de carbono, otimizando o funcionamento da folha (Ma et al., 2015).

A elevada variação funcional observada entre indivíduos juvenis e adultos das espécies *E. edulis* e *A. humilis* é consequência do maior requerimento luminoso dessas espécies quando adultas. A palmeira *E. edulis* pode atingir 20 m de altura quando adulta, alcançando o sub-dossel das florestas (Lorenzi, 2010), enquanto *A. humilis* tem preferência por áreas abertas, expostas a maior irradiação (Souza e Martins, 2004). Isso demonstra que a alteração das características foliares entre juvenis e adultos nessas espécies é consequência do maior requerimento luminoso, sendo necessário para que os indivíduos atinjam o estágio reprodutivo (Svenning, 2001; Gatti et al., 2010).

A ausência de variação de EF e CMS de jovens e adultos em *A. arenaria* sugere uma pequena variação de nicho funcional ao longo da ontogenia para essa espécie. Isso pode ser devido à ocorrência de adultos e jovens em locais expostos a condição similares de luminosidade (observação em campo), ocasiona uma menor variação das características funcionais ao longo da ontogenia, como já foi

observado para espécies arbóreas (Reich et al., 2000). A maior ocorrência dessa espécie em áreas abertas e com maior intensidade luminosa (Araujo e Menezes 1999; Reis, 2006), pode induzir precocemente alterações dos atributos foliares nos juvenis, o que explicaria a similaridade funcional entre juvenis e adultos (Valladares et al., 2016).

Já para as espécies do gênero *Bactris*, a ausência de variação da densidade estomática ao longo da ontogenia para *B. setosa* e *B. vulgaris* pode indicar que jovens e adultos estão expostos a condições de similar de luminosidade, ou que alterações em outros atributos podem atuar compensando a reduzida variação de DE ao longo da ontogenia (Poorter et al., 2005; Spasojevic et al., 2014).

7.4 Variação da estratégia ecológica da comunidade de palmeiras

A variação da estratégia ecológica da comunidade de palmeiras pode ser evidenciada através dos diferentes valores da média ponderada da comunidade entre a FI e a FN. O agrupamento com base nas características funcionais das espécies, mostrado no ACP, condiz com a distribuição das espécies nas formações florestais, evidenciando a alteração da resposta funcional da comunidade.

Os maiores valores de conteúdo de matéria seca e espessura foliar na floresta não inundável indicam que há seleção de espécies de palmeiras com maior conservação de recursos em tecidos foliares mais bem protegidos (Fine et al. 2006). O aumento em espessura é consequência de um maior investimento em fibras, o que implica em uma maior robustez, tornando as folhas mais resistentes e menos atrativas a herbívoros (Wright e Westoby 2002, Díaz et al. 2004). Além disso, folhas mais rígidas apresentam um ponto de murcha mais elevado, o que é importante em áreas com baixa disponibilidade hídrica (Neinemets et al. 1998), como na floresta não inundável. Assim, a redução na disponibilidade hídrica e nutricional leva a um aumento na densidade de tecidos, ocasionando um aumento na espessura foliar e consequente redução da área foliar específica das espécies de palmeiras (Niinemets et al., 1998; Poorter 2008).

As palmeiras registradas na floresta inundável apresentaram menor conteúdo de matéria seca e espessura foliar, o que está associado a menores concentrações de fibras, lignina e outros compostos secundários associados à defesa (Wright, et al. 2004; Poorter 2009). Isso ocorre, pois nessa zona, a reposição

foliar frente à herbivoria ou danos físicos é menos custosa, devido à maior disponibilidade hídrica e fertilidade do solo em relação à FN, permitindo investimento em maiores taxas de crescimento, evidenciado pela maior área foliar específica e altura das espécies (Reich et al. 2003; Wright, et al. 2004; Shipley et al. 2006).

A variação da estratégia ecológica entre as formações demonstra que as espécies da FI possuem um conjunto de características (maior AFE, menor CMS e EF) com valores diferentes das espécies da FN (menor AFE, maior CMS e EF). Isso sugere que a filtragem abiótica, em consequência das variações edáficas entre a floresta inundável (maior CR, [Fe], [MO]) e a floresta não inundável (menor CR, [Fe], [MO]), esteja atuando sobre o desempenho dos indivíduos, levando à exclusão de espécies com características não apropriadas para a ocupação dessas zonas florestais na restinga. Outros estudos também tem avaliado a variação da estratégia ecológica em espécies arbóreas ao longo de gradientes edáficos nas formações de restinga. Vendrami (2014), por exemplo, não encontrou mudança na estratégia funcional das espécies entre uma floresta inundável e uma floresta não inundável. Porém, Lourenço-junior (em andamento) afirma que há uma convergência para estratégias mais conservativas (diminuição da Altura e da AFE e aumento da CMS) na comunidade de espécies arbóreas da restinga, com a redução da disponibilidade hídrica e da fertilidade do solo. Vale ressaltar, que a escolha dos atributos pode atuar influenciar sobre a resposta de variação ecológica das espécies ao longo de gradientes ambientais.

A correlação positiva entre a altura das palmeiras e a área foliar específica (dados não mostrados) da comunidade de palmeiras na FI e FN indica que as espécies de menor porte apresentam estratégias mais conservativas, sendo encontradas nas áreas com menor disponibilidade de recursos. Enquanto as espécies de maior porte apresentam estratégias mais aquisitivas e estão distribuídas na floresta inundável onde há solos mais férteis e úmidos. Outros estudos têm mostrado um padrão oposto ao encontrado, havendo correlação negativa entre a AFE e altura da comunidade de palmeiras. Colmenares (dados não publicados), por exemplo, relata que em região de floresta ombrófila densa há correlação positiva entre a AFE e altura das palmeiras, devido à maior diversidade e abundância de espécies de sub-bosque, que apresentam menor altura e estratégias mais aquisitivas.

7.5 Diversidade funcional

A variação dos índices de diversidade funcional entre a comunidade de jovens e adultos das duas formações florestais indica que os processos bióticos e abióticos atuam de forma diferenciada durante a ontogenia das palmeiras, como já foi relatado para outras espécies arbóreas tropicais (Spasojevic et al., 2014; Lasky et al., 2015).

A ausência de variação dos índices multivariados de diversidade funcional para a comunidade juvenil de palmeiras entre a floresta inundável e a floresta não inundável sugere que os jovens se distribuem de forma similar dentro do espaço funcional em ambas as formações florestais (Mouchet et al., 2010; Mason et al., 2013). Isso pode ser explicado devido à limitação luminosa no sub-bocque da FI e FN que limita a variação dos atributos foliares dos indivíduos juvenis das espécies de palmeiras na FI e FN (Poorter et al., 2005; 2008; Spasojevic et al., 2014).

Indivíduos jovens apresenta um menor investimento em tecidos de defesa, o que os torna mais suscetíveis à herbivoria e à seca (Poorter et al., 2005; Spasojevic et al., 2014; Lasky et al., 2015). Esses fatores ocasionam eventos de mortalidade dependente de frequência devido à maior densidade demográfica desse estágio, ocasionando uma maior interação competitiva entre eles (Weiher et al., 2011; Spasojevic et al., 2014). Com aumento em altura, os juvenis se expõem a maiores taxas de luminosidade o que acarreta alterações nas características funcionais, levando à seleção dos indivíduos com melhor desempenho e exclusão daqueles com características não apropriadas (Poorter et al., 2005; 2008). Essa mortalidade diferenciada de jovens leva a uma convergência da estratégia funcional dos indivíduos com o desenvolvimento ontogenético, evidenciado pela menor dispersão funcional nos indivíduos adultos (Mason et al., 2012).

A maior dispersão funcional dos juvenis em relação aos adultos (apesar de não significativa) sugere que há uma tendência de maior dissimilaridade funcional entre os indivíduos jovens das espécies de palmeiras, indicando uma maior competição entre a comunidade do sub-bosque (Mouchet et al., 2010; Mason et al., 2012). Entretanto não se pode afirmar que a filtragem biótica esteja atuando na estruturação da comunidade de indivíduos jovens, uma vez que eles interagem não

apenas com as espécies de palmeiras, mas com toda a comunidade vegetal que ocorre no sub-bosque.

Mouchet et al., (2010) afirma que para comunidades com uma riqueza menor que 10 espécies, a riqueza funcional é o melhor índice para evidenciar os processos atuando sobre a montagem de comunidades.

Os maiores valores de riqueza funcional na floresta inundável para a comunidade de indivíduos adultos de palmeiras indicam uma maior diversidade de estratégias funcionais e uma maior ocupação do espaço funcional na floresta inundável em relação à floresta não inundável (Mouchet et al., 2010). Como mostrado na análise de componentes principais, as espécies da floresta inundável estão mais amplamente distribuídas no espaço funcional do que as espécies da floresta não inundável, reforçando essa hipótese. Enquanto na FN, a menor riqueza funcional, indica uma menor ocupação do espaço funcional, sugerindo que as espécies são mais similares funcionalmente (Mouchet et al., 2010). Maiores valores de riqueza funcional também são relatados por Lourenço-junior (dados não publicados) para as espécies arbóreas na floresta inundável em relação à floresta não inundável da mesma área de estudo. Esses resultados corroboram a hipótese que nas áreas com menor disponibilidade de recursos edáficos, como é o caso da floresta não inundável, a filtragem ambiental atua reduzindo o espectro de variação das características funcionais das espécies.

A dispersão funcional apresentou um padrão similar à FRich, em que os maiores valores na comunidade de palmeiras adultas na floresta inundável indicam que o conjunto de características das espécies mais abundantes estão mais dispersos no espaço funcional quando comparado à floresta não inundável. Isso sugere uma maior filtragem abiótica nessa formação devido à dispersão funcional das espécies de palmeiras adultas, porém outros estudos precisam ser feitos para testar essa hipótese. Já na floresta não inundável os menores valores desse índice sugerem que há convergência de estratégia funcional entre as espécies devido à filtragem ambiental que restringe a variação funcional das espécies (Mason et al., 2012).

A FDiv expressa a divergência funcional entre as espécies mais abundantes. Maiores níveis de FDiv estão associados a um maior grau de diferenciação de nicho entre as espécies, indicando que as espécies mais abundantes são muito dissimilares e competem menos entre si (Mouchet et al., 2010). Enquanto o FEve

calcula a regularidade de distribuição das abundâncias no espaço funcional. Maiores valores de FEve estão associados a uma distribuição equilibrada das espécies e da abundância no espaço funcional, enquanto valores menores indicam que parte do espaço funcional está vazia enquanto outras partes estão mais densamente ocupadas (Mouchet et al., 2010). Entretanto, nenhum desses dois índices apresentou variação significativa entre FNR e FIR.

De acordo com Oliveira et al., (2014), em escala local nas restingas, os processos de interação entre as espécies e processos neutros, envolvendo a dispersão de sementes, atuam mais fortemente sobre a montagem das comunidades. Enquanto a filtragem ambiental tem maior importância em escala regional, uma vez que as características abióticas dos solos de restinga atuam selecionando as espécies da floresta de encosta que tem características adequadas para colonizar e sobreviver nessas condições (Scarano et al., 2002; de Oliveira et al., 2014). Porém, Vendrami (2014) e Lourenço-junior (dados não publicados) afirmam que dependendo dos atributos analisados, os três processos podem atuar em escala local nas restingas.

8. CONCLUSÕES

A distribuição das espécies de palmeiras nas florestas de restinga foi determinada principalmente pela variação na disponibilidade hídrica e fertilidade do solo entre a floresta inundável e a floresta não inundável. A elevada substituição de espécies entre as duas formações evidencia a variação de nicho das espécies, uma vez que apenas *A. humilis* foi capaz de ocupar a FI e FN. A variação do conjunto de características funcionais entre os indivíduos juvenis e adultos e entre espécies diferentes indica adaptações ecológicas para ocupação de diferentes nichos. O aumento da densidade estomática e espessura, além da redução da área foliar específica nos adultos em relação aos juvenis, reflete um aumento da intensidade luminosa com incremento em altura dos indivíduos. A correlação negativa entre a AFE e CMS evidenciou a variação da estratégia ecológica da comunidade de palmeiras. Enquanto na floresta inundável, devido à maior disponibilidade hídrica e fertilidade do solo, a comunidade de palmeiras apresentou uma estratégia de rápida aquisição de biomassa, as espécies da floresta não inundável apresentam uma conservação mais eficiente dos nutrientes, em consequência da menor

disponibilidade hídrica e fertilidade do solo nessa formação. A maior diversidade funcional na comunidade de adultos da FI indica uma maior ocupação do espaço funcional, enquanto na FN a menor diversidade funcional é consequência do menor espectro de variação das características funcionais, indicando que a filtragem ambiental é o processo que atua mais fortemente nessa formação. A ausência de variação dos índices de diversidade funcional entre a FI e FN para a comunidade de jovens é devido à limitação luminosa a que esses indivíduos estão expostos em ambas as formações, reduzindo o espectro de variação do conjunto de características funcionais nesse estágio ontogenético.

9. REFERÊNCIAS

- AASAMAA, K., SOBER, A. & RAHI, M. Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees. **Aust. J. Plant Physiol.** 28,765–774, 2001.
- ALBERT, C.H., THUILLER, W., YOCCOZ, N.G., SOUDANT, A., BOUCHER, F., SACCONI, P. & LAVOREL, S. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. **Journal of Ecology**98: 604–613. 2010.
- ALBERT, C.H.; GRASSEINA, F.; SCHURR, F.M.; VIELLEDENT, G. VIOLLE, C. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology. **Evolution and Systematics** 13:217–225, 2011.
- ANDERSEN, K.M., TURNER, B.L. & DALLING, J.W. Soil-based habitat partitioning in understory palms in lower montane tropical forests. **Journal of Biogeography**, 37,278–292, 2010.
- ANDERSEN, K.M., JOSE, M., TURNER, B.L., DALLING, J.W., ENDARA, M.J., TURNER, B.L. & DALLING, J.W. Trait-based community assembly of understory palms along a soil nutrient gradient in a lower montane tropical forest. **Oecologia**, 168, 519–531, 2011.
- 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. (Ed.). Pesquisas de longa duração na restinga de Jurubatiba: ecologia, história natural e conservação. **RiMa**, São Carlos, p. 59-76, 2004.
- ASSIS M.A., PRATA E.M.B., PEDRONI F. Florestas de restinga e de terras baixas na planície costeira do sudeste do Brasil: vegetação e heterogeneidade ambiental. **Biota Neotrop.** 11:103–121, 2011.
- BOUCHER, F.C., THUILLER, W., ARNOLDI, C., ALBERT, C.H. & LAVERGNE, S. Unravelling the architecture of functional variability in wild populations of *Polygonum viviparum* L. **Functional Ecology**, 27, 382–391, 2013.
- BOLNICK, D.I., SVANBÄCK, R. FORDYCE, J.A., YANG, L.H. DAVIS, J.M., HULSEY, C.D. 2002. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. **The American Naturalist** 161 (1), 1-28, 2002. 1539, 2002.
- BOTTA-DUKAT, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. **Journal of Vegetation Science**16: 533–540.
- BRAZ, M.I.G., PORTELA, R. DE C.Q., COSME, L.H.M., MARQUES, V.G.C. & DE MATTOS, E.A. Germination niche breadth differs in two co-occurring palms of the Atlantic Rainforest. **Natureza e Conservação**, 12, 124–128, 2012.
- BRITEZ, R.M. 2005. Solos. Pp.49-84. In: Marques, M.C.M. & Britez, R.M (orgs.). **História natural e conservação da Ilha do Mel**, Paraná. Curitiba, Editora da Universidade Federal do Paraná-UFPR.
- BROWN, W.L. & WILSON, E.O. Character displacement. **Systematic Zoology**, 5,49–64, 1956.
- BUCKERIDGE, M.S., MORTARI, L.C.; MACHADO, M.R. Respostas fisiológicas de plantas às mudanças climáticas: alterações no balanço de carbono nas plantas podem afetar o ecossistema? **In Fenologia – Ferramenta para conservação e manejo de recursos vegetais arbóreos** (G.M. REGO, R.R.B. NEGRELLE; L.P.C. MORELLATO, eds.). Embrapa Florestas, Colombo, p.1-13, 2007.
- CAPPELATTI, L. & SCHMITT, J.L. Spatial distribution and population structure of palms (arecaceae) in a forest fragment of lowland dense humid forest in south brazil. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 25, n. 4, p. 817-825, 2015.
- CAMARGO, M. & MARENCO, R. Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia. **Acta Amazonica**, 41, 205–212, 2011.
- CEPEMAR. **Plano de manejo do Parque Estadual Paulo César Vinha**. Relatório Técnico COM RT. 2007.
- Clark DA, Clark DB, Sandoval R, Castro MV..Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain-forest palms. **Ecology** 76: 2581–2594. 1995.

CLARK, D.B., CLARK, D.A., & J.M. READ. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a Neotropical rain forest. **Journal of Ecology**, 86:101–112, 1998.

CÓRDOVA-TAPIA, F., ZAMBRANO, L. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. **Ecosistemas** 24(3): 78-87, 2015.

CHAVE, J., COOMES, D., JANSEN, S., LEWIS, S.L., SWENSON, N.G., ZANNE, A.E. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecol. Lett.** 12, 351–66, 2009.

COLMENARES, S.L.T., Principais fatores influenciando à composição e estrutura de comunidades de palmeiras ao longo de um gradiente de elevação na mata atlântica do rio de janeiro. **Tese de Doutorado**. Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2017.

CORNWELL, W.K., SCHWILK, D.W. & ACKERLY, D.D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. **Ecology**, 87, 1465–1471, 2006.

CORNWELL, W.K. & ACKERLY, D.D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. **Ecological Monographs**, 79, 109–126, 2009. DA PRA USAR

DALLE, S.P., LOPEZ, H., DIAZ, D., LEGENDRE, P., POTVIN, C. Spatial distribution and habitats of useful plants: an initial assessment for conservation on an indigenous territory, Panama. **Biodiversity and Conservation**, 11: 637– 667, 2002.

DE OLIVEIRA, ALEXANDRE A.; VICENTINI, ALBERTO; CHAVE, JEROME; CASTANHO, CAMILA DE T.; DAVIES, STUART JAMES; MARTINI, ADRIANA M. Z.; LIMA, RENATO A. F.; RIBEIRO, RICARDO R.; IRIBAR, AMAIA; SOUZA, VINICIUS C. Habitat specialization and phylogenetic structure of tree species in a coastal Brazilian white-sand forest. **Journal of Plant Ecology** 1–11, 2014.

DIAZ, S., LAVOREL, S., DE BELLO, F., QUETIER, F., GRIGULIS, K., ROBSON, M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 104, 20684–20689, 2007.

DICKISON, H. C. Integrative Plant Anatomy. San Diego: **Harcourt Academic Press**, 2000.

DONOVAN LA, MAHERALI H, CARUSO CM, HUBER H, DE KROON H. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. **Trends Ecol Evol.** 2011 Feb;26(2):88-95, 2011..

DRANSFIELD J, UHL NW, ASMUSSEN CB, BAKER WJ, HARLEY MM, LEWIS CE. 2008. **Genera Palmarum**. Richmond, UK: Royal Botanic Gardens, Kew

EISERHARDT, W.L., SVENNING, J.-C., KISSLING, W.D. & BALSLEV, H. Geographical ecology of the palms (Arecaceae): Determinants of diversity and distributions across spatial scales. **Annals of Botany**, 108, 1391–1416, 2011.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA – EMBRAPA. **Manual de Métodos de Análise de Solos**, Rio de Janeiro, 2ª ed., 212p, 1997.

FABRIS, L.C. Composição florística e fitossociológica de uma faixa de floresta arenosa litorânea do Parque Estadual de Setiba, Município de Guarapari, ES. **Dissertação de Mestrado**. Universidade Estadual Paulista, São Paulo, 1995.

FADINI, R.F., FLEURY, M., DONATTI, C.I., GALETTI, M. Effects of frugivore impoverishment and seed predators on the recruitment of a keystone palm. **Acta Oecologica** 35 (2009) 188–196, 2009.

FERNANDES, H.B. **Palmeiras (Palmae) do gênero Bactris nativas no Espírito Santo, Brasil**. Ed. Universidade Federal do Rio de Janeiro. 278 pp, 1995.

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.; 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**, v. 90, n. 3, p. 598-611, 2009.

- FRANKS, P.J., PAUL L. DRAKE, P.L., BEERLING, D.J. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*. **Plant, Cell and Environment** 32, 1737–1748, 2009.
- GARNIER, E.; LAURENT, G., BELLMANN, A.; DEBAIN, S.; BERTHELIER, P.; DUCOUT, B.; ROUMET, C.; NAVAS, M.-L. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. **New Phytologist**, v. 152, p. 69-83, 2001.
- GARNIER, É. & NAVAS, M.-L. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. A review. **Agronomy for Sustainable Development**, 32, 365–399, 2012.
- GATTI, M.G., CAMPANELLO, P.I., VILLAGRA, M., MONTTI, L., GOLDSTEIN, G.. Hydraulic architecture and photoinhibition influence spatial distribution of the arborescent palm *Euterpe edulis* in subtropical forests. **Tree Physiology** 34, 630–639, 2010.
- 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** 31:1563-1580, 2007.
- GÖTZENBERGER L(1), DE BELLO F, BRÄTHEN KA, DAVISON J, DUBUIS A, GUIAN A, LEPŠ J, LINDBORG R, MOORA M, PÄRTEL M, PELLISSIER. 2012 Ecological assembly rules in plant communities--approaches, patterns and prospects. **Biol Rev Camb Philos Soc.** 87(1):111-27, 2012.
- Grime, J.P. **Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties** (Wiley, Chichester, UK), 2nd Ed, 2001.
- 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 Botânica Brasilica** 20(2): 299-311, 2006.
- HARDIN, G. The competitive exclusion principle. **Science**, Vol. 131, pp. 1292–1297, 1960.
- HENDERSON, A., GALEANO, G., & R. BERNAL. **Field guide to the palms of the Americas**. Princeton University Press, New Jersey. 1995.
- HÉRAULT, B., BACHELOT, B., POORTER, L., ROSSI, V., BONGERS, F., CHAVE, J., PAINE, C.E.T., WAGNER, F. & BARALOTO, C. Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species. **Journal of Ecology**, 99, 1431–1440. 2011
- HETHERINGTON A.M. & WOODWARD F.I. The role of stomata insensing and driving environmental change. **Nature** 424,901–908, 2003.
- HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 2001.
- HUBBELL, S. P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. **Functional Ecology**, 19: 166–172, 2005.
- HUTCHINSON, G.E. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposia**, 22: 415–427. 1957.
- IPCC – Intergovernmental Panel on Climate Change. Mudança do clima: a base das ciências físicas. Grupo de trabalho I. **Sumário para os formuladores de políticas**. 2013. 24p.
- JANSSEN T, BREMER K. The age of major monocot groups inferred from 800+rbcL sequences. **Botanical Journal of the Linnean Society** 146: 385–398. 2004.
- JUNG V, VIOLLE C, MONDY C, HOFFMANN L, MULLER S Intraspecific variability and trait-based community assembly. **J Ecol** 98:1134–1140, 2010.
- KEDDY, P.A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **J Veg Sci** 3:157–164, 1992.
- KRAFT, N.J.B., VALENCIA, R., ACKERLY, D.D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. **Science**, 322:580–582, 2008. – DA PRA USAR
- LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v. 91, n. 1, p. 299-305, 2010.
- LALIBERTÉ, E. & SHIPLEY, B. Measuring functional diversity (FD) from multiple traits, and other tools for functional ecology. 1–27, 2011.
- LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P.; SHIPLEY, B. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology, 2014.

- LANI, J.L.; RESENDE, M.; REZENDE, S.B.; FEITOZA, L.R. (eds.). **Atlas de ecossistemas do Espírito Santo**. GSA, SEMA, Viçosa, 504p. 2008.
- LASKY JESSE R.; BACHELOT BENEDICTE; MUSCARELLA ROBERT; SCHWARTZ NAOMI; FORERO-MONTANA JIMENA; NYTCH CHRISTOPHER J.; SWENSON NATHAN G.; THOMPSON JILL; ZIMMERMAN LAUGHLIN, D.C. Topical gradients in plant ecology. **Plant Ecology**, 213, 1769–1780, 2012.
- Laughlin, D.C., Joshi, C., van Bodegom, P.M., Bastow, Z.A. & Fulé, P.Z. (2012) A predictive model of community assembly that incorporates intraspecific trait variation. **Ecology Letters**, 15, 1291-1299
- LAVOREL, S. & GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, 16, 545–556. 2002.
- LAVOREL, S.; GRIGULIS, K.; MCINTYRE, S.; WILLIAMS, N.S.G.; GARDEN, D.; DORROUGH, J.; BERMAN, S.; QUÉTIER, F.; THÉBAULT, A.; BONIS, A. Assessing functional diversity in the field—methodology matters!. **Functional Ecology**, v. 22, n. 1, p. 134-147, 2008.
- Leal, C.G. & Câmara, I. de G. *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook.*, Illustrated (ed I de GC Carlos Galindo Leal). Island Press. 2003
- LORENZI, H., SOUZA, H.M, MEDEIROS-COSTA, J.T., CERQUEIRA, L.S.C., & N. BEHER. **Palmeiras do Brasil: exóticas e nativas**. Editora Plantarum, Nova Odessa. 1996
- LORENZI, H., NOBLICK, L., KAHN, F. & PEREIRA, E. **Flora Brasileira (Arecaceae)**. Instituto Plantarum. Nova Odessa, São Paulo, Brazil. 2010
- LOURENÇO-JUNIOR, J. Effects of environmental gradients and drought in restinga plant communities: Taxonomy, trait-based composition, Niche and Wood anatomy. **Tese de Doutorado**, Universidade Federal do Espírito Santo, em andamento.
- MA, R-Y., ZHANG, J-L., CAVALERI, M.A., STERCK, F., STRIJK, J.S., CAO, K-F. Convergent Evolution towards High Net Carbon Gain Efficiency Contributes to the Shade Tolerance of Palms (Arecaceae). **PLoS ONE** 10(10): e0140384, 2015.
- MACARTHUR, R & LEVINS, R. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. **The American Naturalist** 101, no. 921: 377-385, 1967.
- MAGNAGO, L.F.S., MARTINS, S.V., PEREIRA, O.J.P. Heterogeneidade florística das fitocenoses de restingas nos estados do Rio de Janeiro e Espírito Santo, Brasil. **Rev. Árvore** vol.35 no.2 Viçosa, 2011.
- MAGNAGO, L.F.S., Martins, S.V., Schaefer, C.E.G.R., Neri, A.V. Gradiente fitofisionômico-edáfico em formações florestais de Restinga no sudeste do Brasil. **Acta Bot. Bras.** vol.24 no.3, 2010.
- MAGNAGO, L.F.S., MARTINS, S.V., SCHAEFER, C.E.G.R., NERI, A.V. Structure and diversity of restingas along a flood gradient in southeastern Brazil. **Acta Botanica Brasilica** 27(4): 801-809, 2013.
- MAGNAGO, L.F.S.; MARTINS, S.V.; SCHAEFER, C.E.G.R.; NERI, A.V. Restinga forests of the Brazilian coast: richness and abundance of tree species on different soils. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 84, n. 3, p. 807- 822, 2012.
- Magurran, A. **Measuring biological diversity**. Blackwell Science, Estados Unidos, 2005.
- MARTIN, L.; SUGUIO, K.; FLEXOR, J.M.; DOMINGUEZ, J.M.L; BITTENCOURT, A.C.S.P. Quaternary evolution of the central part of the Brazilian coast. The role of relative sea-level variation and of shoreline drift. **UNESCO Reports in Marine Sciences**, v. 43, p. 97-145, 1987.
- MASON, N.W.H., MOUILLOT, D., LEE, W.G. & WILSON, J.B. Functional richness, functional and functional evenness divergence: the primary of functional components diversity. **Oikos**, 111, 112–118, 2005.
- MASON, N.W.H., DE BELLO, F., MOUILLOT, D.F., PAVOINE, S. 2013. FUNCTIONAL DIVERSITY. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. **Journal of Vegetation Science** 24 794–806, 2013.
- MASON, N.W.H. & DE BELLO, F. Functional diversity: A tool for answering challenging ecological questions. **Journal of Vegetation Science**, 24, 777–780, 2013.
- McCune, B., J. B. Grace, and D. L. Urban. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA.

- MCGILL, B. J.; ENQUIST, B. J.; WEIHER, E.; AND WESTOBY, M. Rebuilding Community Ecology from Functional Traits. **Trends in Ecology and Evolution**. 21:178–185, 2006.
- MELITO, M.O., FARIA, J.C., AMORIM, A.M., CAZETTA, E. Demographic structure of a threatened palm (*Euterpe edulis* Mart.) in a fragmented landscape of Atlantic Forest in northeastern Brazil. **Acta Botanica Brasilica** 28(2): 249-258, 2014.
- MENEZES, L. F. T.; ARAUJO, D. S. D. Estrutura de duas formações vegetais do cordão externo da restinga de Marambaia, RJ. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 13, n.2, p. 223-235, 1999.
- MENEZES, L.F.T. & ARAUJO, D.S.D. Formações vegetais da Restinga da Marambaia. Pp. 67-120. In: Menezes, L.F.T. Peixoto A.L. & Araujo, D.S.D. (orgs.) **História Natural da Marambaia**. Seropédica, Editora da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 2005.
- MENEZES, L.F.T., ARAUJO, D.S.D.3 E NETTESHEIM, F.C. Estrutura comunitária e amplitude ecológica do componente lenhoso de uma floresta de restinga mal drenada no sudeste do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 3, p. 825-839, 2010.
- Menezes-Silva, S. & Brites, R.M. A vegetação da planície costeira. Pp. 49-84. In: Marques, M.C.M. & Brites, R.M. (Orgs.). **História natural e conservação da Ilha do Mel**. Curitiba, UFPR. 2005.
- MINASNY, B., MCBRATNEY, A.B. Limited effect of organic matter on soil available water capacity, **European journal of Soil Science**, 2017.
- MONTUFAR, R., PINTAUD, J.C. Variation in species composition, abundance and microhabitat preferences among western Amazonian terra firme palm communities. **Botanical Journal of the Linnean Society** 151: 127– 140, 2006.
- MOUILLOT, D.; MASON, N.W.H.; DUMAY, O.; WILSON, J.B. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. **Oecologia**, v. 142, n. 3, p. 353-359, 2005.
- NIINEMETS, Ü., O. KULL AND J.D. TENHUNEN. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. **Tree Physiol.** 18:681–696, 1998.
- NIINEMETS, Ü. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenetic changes revisited. **Journal of Ecology** 94:464–470, 2006.
- NIINEMETS, Ü. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. **Forest Ecology and Management** 260:1623– 1639, 2010.
- NORMAND, S., VORMISTO, J., SVENNING, J.C., GRANDEZ, C., BALSLEV, H. Geographical and environmental controls of palm beta diversity in paleo-riverine terrace forests in Amazonian Peru. **Plant Ecology** 186-2, 161-176, 2006.
- OLIVEIRA, K.F., FISCH, S.T.V, DUARTE, J.S., DANELLI, M.F., MARTINS, L.F.S., JOLY, C.A. Structure and spatial distribution of palm populations at different altitudes in Serra do Mar, Ubatuba, São Paulo, Brazil. **Rodriguésia** 65(4): 1043-1055, 2014.
- PAINE, CE., NORDEN, N. CHAVE J, FORGET PM, FORTUNEL C, DEXTER KG, BARALOTO C. Phylogenetic density dependence and environmental filtering predict seedling mortality in a tropical forest. **Ecol Lett.** Jan;15(1):34-41, 2012.
- PAROLIN, P. Submerged in darkness: Adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. **Annals of Botany** 103: 359–376, 2009.
- PEREZ-HARGUINDEGUY, N.; DÍAS, S.; GARNIER, E.; LAVOREL, S.; POORTER, H.; JAUREGUIBERRY, P.; BRET-HARTE, M.S.; CORNWELL, W.K.; CRAINE, J.M.; GURVICH, D.E.; URCELAY, C.; VENEKLAAS, E.J.; REICH, P.B.; POORTER, L.; WRIGHT, I.J.; RAY, P.; ENRICO, L.; PAUSAS, J.G.; DE VOS, A.C.; BUCHMANN, N.; FUNES, G.; QUÉTIER, F.; HODGSON, J.G.; THOMPSON, K.; MORGAN, H.D.; STEEGE, H.; VAN DER HEIJDEN, M.G.A.; SACK, L.; BLONDER, B.; POSCHLOD, P.; VAIERETTI, M.V.; CONTI, G.; STAYER, A.C.; AQUINO, S.; CORNELISSEN, J.H.C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of botany**, v. 61, n. 3, p. 167-234, 2013.
- PEREIRA, O.J. Caracterização fitofisionômica da restinga de Setiba, Guarapari, ES. In: **Anais do II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira**, v. 3, p. 207-209, 1990.

- PEREIRA, O.J. & ARAUJO, D.S.D. Análise florística das restingas dos estados do Espírito Santo e Rio de Janeiro. Pp. 207-219. In: L.D. Lacerda (org.). **Ecologia de Restingas e Lagoas Costeiras**. Rio de Janeiro, NUPEM/UFRJ, 2000.
- PEREIRA, O.J. Restinga: origem, estrutura e diversidade. p.177-179. In: Jardim, M.A.G.; Bastos, N.N.C. & Santos, J.U.M. (Eds.) **Desafios da Botânica Brasileira no Novo Milênio: Inventário, Sistematização e Conservação da Diversidade Vegetal**. Belém: MPEG, UFRA; Embrapa, Brasil:/Museu Paraense Emílio Goeldi, 2003.
- PEREIRA, O.J. Diversidade e conservação das restingas do Espírito Santo. In: **Ecossistemas Costeiros do Espírito Santo**. Vitória, INCAPER, p. 33-44, 2007.
- PERES, C. A., AND C. BAIDER. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. **Journal of Tropical Ecology** 13:595–616, 1997.
- PORTELA, R.C.Q., PIRES, A.S., SANTOS, F.A.M. Unusual branching in the palm *Euterpe edulis* Mart. **Hoehnea** 36(3): 501-506. 2009.
- PORTELA, Q.R.C. & DOS SANTOS, F.A.M. Caracterização dos estágios ontogenéticos de três espécies de palmeiras: uma proposta de padronização para estudos de dinâmica populacional **Revista Brasil. Bot.**, V.34, n.4, p.523-535, out.-dez, 2011.
- POORTER, L., BONGERS, F., STERCK, F.J., WÖLL, H. Beyond the regeneration phase: differentiation of height–light trajectories among tropical tree species. **Journal of Ecology** 93, 256–267, 2005.
- POORTER, L., WRIGHT, S.J., PAZ, H., ACKERLY, D.D., CONDIT, R., IBARRA-MANRÍQUEZ, G., HARMS, K.E., LICONA, J.C., MARTÍNEZ-RAMOS, M., MAZER, S.J., MULLER-LANDAU, H.C., PEÑA-CLAROS, M., WEBB, C.O., WRIGHT, J.J. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. **Ecology** 89 (7):1908–1920, 2008.
- POORTER, L. Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. **New Phytologist** 181: 890–900, 2009.
- R Development Core Team. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2010.
- REICH, P.B. Do tall trees scale physiological heights? **Trends in Ecology and Evolution**, 15, 41 – 42, 2000.
- REICH, P. B., Wright, J. Cavender-Bares, J. M., Craine, J. Oleksyn, M., Westoby, A. Walters, M. B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **Int. J. Plant Sci.** 164: 143164, 2003.
- REICHSTEIN, M.; BAHN, M.; MAHECHA, M.D.; KATTGE, J.; BALDOCCHI, D.D. Linking plant and ecosystem functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 111, 13697–13702, 2014.
- REIS, A.; KAGEYAMA, P.Y.; REIS, M.S. & FANTINI, A. Demografia de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) em uma Floresta Ombrófila Densa Montana, em Blumenau (SC). **Sellowia** 45-48: 13-45, 1996.
- REIS, M.S.; FANTINI, A.C.; NODARI, R.O.; REIS, A.; GUERRA, M.P. & MANTOVANI, A. Management and conservation of natural populations in Atlantic rain forest: the case study of palm heart (*Euterpe edulis* Martius). **Biotropica** 32(4b): 894-902, 2000.
- REIS, R.C.C. Palmeiras (Arecaceae) das Restingas do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Acta bot. bras.** 20(3): 501-512. 2006.
- RIZZINI, C.T. **Tratado de Fitogeografia do Brasil**, v.2. Edusp, São Paulo, 1979.
- Salm R, Jalles-Filho E, Schuck-Paim C. A model for the importance of large arborescent palms in the dynamics of seasonally-dry Amazonian forests. **Biota Neotropica** 5:2. 2005.
- SAMPAIO, M.B. 2006. Ecologia populacional da palmeira *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Brasil Central. **Dissertação de mestrado**, Universidade de Brasília, Brasília.
- SCARANO, F.R. Structure, Function and Floristic Relationships of Plant Communities in Stressful Habitats Marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. **Annals of Botany** 90: 517-524, 2002.
- SCARANO, F.R. Plant community structure and function in a swampy forest within the Atlantic Rain Forest complex: a synthesis. **Rodriguesia** 57: 491–502, 2006.

- SCHLEUTER, D.; DAUFRESNE, M.; MASSOL, F.; ARGILLIER, C. A user's guide to functional diversity indices. **Ecological Monographs**, v. 80, n. 3, p. 469-484, 2010.
- SHIPLEY, B., LECHOWICZ, M.J., WRIGHT, I. & REICH, P.B. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. **Ecology**, 87, 535–541, 2006.
- SILVA, LUCIANO MOREIRA; FISCH, SIMEY THURY VIEIRA. Utilização de Palmeiras nativas da Floresta pela comunidade do entorno do Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP. **Revista Biociências**, Taubaté, v.18, n. especial, p. 77-85, 2012.
- da Silva, J.M.C., Tabarelli, M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404, 72-74.
- SILVERTOWN, J., DODD, M., GOWING, D., LAWSON, C. & MCCONWAY, K. (2006) Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity. **Ecology**, 87, S39–S49
- SIEBERT SF. The abundance and distribution of rattan over an elevation gradient in Sulawesi, Indonesia. **Forest Ecology and Management** 210: 143– 158. 2005.
- SILVA, M.D.G.C.P.C.; MARTINI, A.M.Z. & ARAÚJO, Q.R.D. Estrutura populacional de *Euterpe edulis* Mart. no Sul da Bahia, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 32(2): 393-403, 2009.
- SILVA MATOS, D.M. Herbivore and plant demography: a case study in a fragment of semi-deciduous forest in Brazil. **Journal of Tropical Ecology** 16(1): 159-165, 2000.
- SILVA MATOS, D.M. & ALVES, L.F. Palm species distribution and soil moisture in a swampy area of the atlantic forest, south-eastern brazil. **Ecotropica** 14: 69-4, 2008.
- SPASOJEVIC, M.J., YABLON, E.A., OBERLE, B. & MYERS, J.A. Ontogenetic trait variation influences tree community assembly across environmental gradients. **Ecosphere**, 5, 1–20, 2014.
- STERCK FJ, POORTER L, SCHIEVING F Leaf traits determine the growth-survival trade-off across rain forest tree species. **Am Nat** 167:758–765, 2006.
- Sterck, F., Markesteijn, L., Schieving, F., Poorter, L., Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA** 51. 2011.
- SOUZA A.F., MARTINS F.R. AND SILVA MATOS D.M. Detecting ontogenetic stages of the palm *Attalea humilis* Mart. ex Spreng. in fragments of the Brazilian Atlantic Forest. **Canadian Journal of Botany** 78: 1227–1237, 2000.
- SOUZA, A. F.; MARTINS, F. R. Spatial distribution of an undergrowth palm in fragments of the Brazilian Atlantic Forest. **Plant Ecology**, v.164, p. 141–155, 2002.
- SOUZA, A. F.; MARTINS, F.R. Microsite specialization and spatial distribution of *Geonoma brevispatha*, a clonal palm in south-eastern Brazil. **Ecological Research**, v. 19, p. 521-532, 2004.
- SOUZA, A. F.; MARTINS, F. Population structure and dynamics of a neotropical palm in fire impacted fragments of the Brazilian Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 1611-1632, 2004.
- SUGUIO, K.; MARTIN, L.; BITTENCOURT, A.C.S.P. Flutuações do nível relativo do mar durante o Quaternário Superior ao longo do litoral brasileiro e suas implicações na sedimentação costeira, 1985.
- SUGUIO, K.; MARTIN, L. Geomorfologia das restingas. Pp. 185-205. In: 2º **Simposio de ecossistema da costa Sul e Sudeste brasileira: estrutura, função e manejo**. Águas de Lindóia, ACIESP, 1990.
- SUZUKI, S. NOBLE, A.D. RUAYSOONGNERN, S. CHINABUT, N. Improvement in water-holding capacity and structural stability of a sandy soil in northeast Thailand. **Arid land research and management**. Volume 21, 2007.
- SVENNING JC. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. **Journal of Ecology** 87: 55–65, 1999a.
- SVENNING JC. Recruitment of tall arborescent palms in the Yasuni National Park, Amazonian Ecuador: are large treefall gaps important? **Journal of Tropical Ecology** 15: 355 –366, 1999b.
- SVENNING, J. C. Environmental heterogeneity, recruitment limitation, and the mesoscale distribution of palms in a tropical montane rain forest (Maquipucuna, Ecuador). **Journal of Tropical Ecology** 17:97–113, 2001.

- SVENNING JC, KINNER DA, STALLARD RF, ENGELBRECHT BMJ, WRIGHT SJ. Ecological determinism in plant community structure across a tropical forest landscape. **Ecology** 85: 2526–2538, 2004.
- SWENSON, N. G., AND B. J. ENQUIST. Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. **Ecology** 90: 2161–2170, 2009.
- SWENSON, N.G. & ENQUIST, B. The assembly of tropical tree communities – the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analysis. **Ecography** 36-264:276, 2013.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. Fisiologia vegetal. 5. ed. Porto Alegre: **Artmed**, 2013.
- THOMAZI, R.D.; ROCHA, R.T.; OLIVEIRA, M.V.; BRUNO, A.S.; SILVA, A.G. Um panorama da vegetação das restingas do Espírito Santo no contexto do litoral brasileiro. **Natureza on line**, v. 11, n.1, p.1-6, 2013.
- VALLADARES, F., LAANISTO, L., NIINEMETS, Ü., ZAVALA, M.A., VALLADARES, F., LAANISTO, L., NIINEMETS, Ü., ZAVALA, M.A., VALLADARES, F. & LAANISTO, L. Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life. **Plant Ecology & Diversity**, 874, 1–15, 2016.
- VENDRAMI, J.L. Diversidade Funcional em uma floresta de Restinga. **Dissertação de mestrado**. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, 2010.
- VILLÉGER, S., MASON, N.W.H., MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology** 89: 2290-2301, 2008.
- VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos** 116: 882892, 2007.
- VORMISTO, J., TUOMISTO, H. & OKSANEN, J. Palm distribution patterns in Amazonian rainforests: What is the role of topographic variation? **Journal of Vegetation Science**, 15, 485–494, 2004.
- WEIHER, E.; CLARKE, G.D.P.; KEDDY, P.A. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. **Oikos**, v. 81, p. 309–322, 1998.
- WEIHER, E.; KEDDY, P. A. **Ecological Assembly Rules – Perspectives, advances, retreats**. Cambridge: Cambridge University Press. 418p, 1999.
- WEIHER, E. et al. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. **Philos. Trans.R. Soc. Lond. B: Biol Sci.** 366, 2403–2413, 2011.
- WRIGHT, I. J., AND M. WESTOBY. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. **New Phytologist** 155:403–416, 2002.
- WRIGHT, I.J., REICH, P.B., WESTOBY, M., ACKERLY, D.D., BARUCH, Z., BONGERS, F. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, 428, 821– 827, 2004.
- WRIGHT, S. J., et al. Functional traits and the growth– mortality trade-off in tropical trees. **Ecology** 91:3664–3674, 2010.