

UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos
Trópicos

LAYS KLÉCIA SILVA LINS

**VARIAÇÃO DE TRAÇOS FUNCIONAIS QUE ESTRUTURAM COMUNIDADES
VEGETAIS EM RESTINGAS**

MACEIÓ - ALAGOAS
Março/ 2017

LAYS KLÉCIA SILVA LINS

**VARIAÇÃO DE TRAÇOS FUNCIONAIS QUE ESTRUTURAM COMUNIDADES
VEGETAIS EM RESTINGAS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do título de Mestre em DIVERSIDADE BIOLÓGICA, área de concentração em Conservação da Biodiversidade Tropical.

Orientação: Profa. Dra. Flávia de Barros Prado
Moura
Prof. Dr. Gilberto Costa Justino

MACEIÓ - ALAGOAS
Março/2017

Catálogo na fonte
Universidade Federal de Alagoas
Biblioteca Central

Bibliotecário Responsável: Valter dos Santos Andrade

L759v Lins, Lays Klécia Silva.
Variação de traços funcionais que estruturam comunidades vegetais em restingas / Lays Klécia Silva. – 2017.
55 f. : il.

Orientadora: Flávia de Barros Prado Moura.
Coorientador: Gilberto Costa Justino.

Dissertação (Mestrado em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos) – Universidade Federal de Alagoas. Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde. Maceió, 2017.

Inclui bibliografias.

1. Diversidade genética. 2. Restingas – Litoral sul - Alagoas.
3. Ecologia de plantas. I. Título.

CDU: 581.5

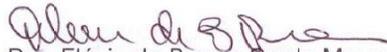
Folha de aprovação

Lays Klécia Silva Lins

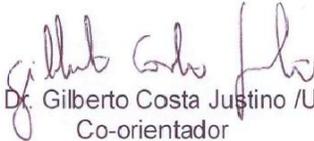
**OS TRAÇOS FUNCIONAIS QUE ESTRUTURAM
COMUNIDADES VEGETAIS EM RESTINGAS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de concentração em Conservação da Biodiversidade Tropical.

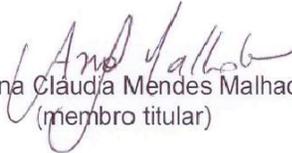
Dissertação aprovada em 31 de março de 2017.



Profa. Dra. Flávia de Barros Prado Moura/UFAL
Orientadora



Prof. Dr. Gilberto Costa Justino /UFAL
Co-orientador



Profa. Dra. Ana Cláudia Mendes Malhado-UFAL
(membro titular)



Prof. Dr. Adauto de Souza Ribeiro-UFS
(membro titular)



Prof. Dr. Marcos Vinicius Carneiro Vital-UFAL
(membro titular)

À todos os que sempre me apoiaram na vida acadêmica, em especial ao meu pai Márcio e minha mãe Cleomara e minha avó Eliete. Ao meu noivo Vinicius que pacientemente suportou comigo os desafios deste mestrado. Ao professor Gilberto Costa Justino que não mediu esforços para a conclusão do mesmo, dedico.

AGRADECIMENTOS

A Deus por me guiar durante essa nova etapa, e por não me deixar desistir nos momentos mais difíceis.

Aos meus pais, por todo incentivo e por fazerem de mim o que sou hoje. À minha avó, que sempre esteve comigo mesmo longe, rezando para que tudo desse certo.

Ao meu noivo Vinicius que pacientemente suportou comigo os desafios deste mestrado.

À minha irmã, por sempre torcer pelo meu sucesso.

Às minhas amigas Rosicleide, Mônica, Marizete, Waltyane por sempre ouvirem minhas queixas e me ajudarem a continuar caminhando.

Ao me co-orientador Gilberto Costa Justino que participou fortemente no andamento desse e de outros projetos importantes para minha formação acadêmica.

À minha orientadora Flávia que foi a pessoa que primeiro me incentivou a fazer o mestrado. Por ter depositado sua confiança em mim mesmo distante do país.

À professora profa. Ana Malhado (madrinha de mestrado) que muito colaborou com minhas análises, me ajudou emocionalmente e até cedeu seu laboratório para conclusão do mestrado. Serei eternamente grata por tudo que fez por mim.

Ao professor Marcos Vital que sempre ajudou com os “entraves” no R.

Ao Francesco de Bello que me indicou o melhor caminho para análise dos dados.

Ao Ricardo Correia que me ajudou a processar os dados de forma brilhante.

Ao professor Laurício Endres que cedeu os equipamentos para medição dos traços

Ao professor Gilson Moura que fez questão de me ensinar e ajudar nas análises nutricionais sem reclamar da hora que saía do laboratório por conta disso. Jamais esquecerei de suas piadas rsrs.

Aos amigos de campo Juliana Pinheiro, Eládio Santana, Agberto (Cariri) por terem me ajudado tanto nas árduas coletas dos traços funcionais.

Aos motoristas Lucas, Maurício, Marcos e Jeferson que nos conduziam à campo.

Ao Erickson que se disponibilizou a ajudar numa das coletas quando os meninos estavam em período de avaliação e à sua esposa profa. Aliete por ter disponibilizado sua casa para apoio nas coletas.

Aos professores Ana Malhado, Marcos Vital e Adauto Ribeiro, por fazerem parte da minha banca de avaliação continuada e de defesa, apresentando sugestões indispensáveis para o andamento e conclusão deste trabalho.

À Julliene, secretária do programa de Pós-graduação, por toda a ajuda dispensada.

Aos professores do programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, pelos conhecimentos transmitidos.

A todos que contribuíram direta ou indiretamente com a realização desse projeto.

Agradeço

RESUMO

Recentes estudos em traços funcionais têm focado em análises para detecção da filtragem ambiental observada em gradientes ambientais. Tais análises permitem a quantificação da resposta funcional das comunidades de plantas às mudanças ambientais que ocorrem num gradiente, respondendo a “drivers” abióticos e bióticos. Evidências sugerem que a variação intraespecífica, decorrente da plasticidade fenotípica ou da diversidade genética e a diferença na composição das espécies em gradientes (isto é, o *turnover* da espécie), deve desempenhar um papel crucial na condução das relações valores de traços na comunidade vs ambiente. Baseado nisso, esta dissertação apresenta uma avaliação da variação de traços funcionais de espécies de plantas em resposta a filtros ambientais em gradientes de Restingas do Litoral Sul de Alagoas bem como a contribuição da variação intraespecífica e do *turnover* das espécies na comunidade. Para tanto, foram medidos 11 traços funcionais em espécies de Restinga ao longo de um gradiente edáfico por meio de transectos. As espécies foram agrupadas de acordo com as zonas do gradiente e os valores médios de traços funcionais por zona foram comparados por meio de ANOVA. Depois, foram calculadas as contribuições do *turnover* de espécies e da variação intraespecífica nas respectivas zonas. Foram encontradas diferenças nas características funcionais das espécies entre as zonas. Avaliando a influência do *turnover* de espécies e da variação intraespecífica sobre as médias de cada característica encontrada na zona, a decomposição da variação total mostrou que o *turnover* das espécies representou uma maior proporção da variação total da característica em comparação com a variação intraespecífica. Nossos resultados revelam, então, que a montagem da comunidade é limitada por filtros ambientais.

Palavras-chave: plasticidade fenotípica, variabilidade ,Restinga

ABSTRACT

Functional trait-based approaches are increasingly used in plant ecology to analyse the environmental filtration observed in environmental gradients. Such analyses allow a quantification of the functional response of plant communities to changes occurring in a gradient, responding to abiotic and biotic drivers. Evidence suggests that intraspecific variation, due to phenotypic plasticity or genetic diversity and a difference in the composition of the species in question, should play a crucial role in driving the relationship of trait values in community vs. environment. Based on this, this dissertation presents an evaluation of the variation of functional traits of plant species in response to environmental filters in Restingas slopes of the South Coast of Alagoas as well as a contribution of the intraspecific variation and the turnover of the species in the gradient. For this, we measured 11 functional traits in Restinga species along a gradient by transects. We grouped plant species according to zones of gradient (zone a to zone c) and zone d (flood) and compared individual's traits by ANOVA. Our second analysis partitioned the contributions of species turnover and intraspecific variation to among-site variation in functional traits. Significant differences were found between averages of traits in the zones. Evaluating the influence of species turnover and intraspecific variation on the average of each characteristic found in the zone, a decomposition of the total variation showed that the turnover of the species represents a greater proportion of the total variation of the characteristics in an intraspecific variation. Our results reveal that a community assembly is limited by environmental filters.

Key-word: Phenotypic plasticity, variability, Restinga

LISTA DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Fig. 1: Description of Site 1 (A) divided into three zones (corresponding to zones a, b and c) and Site 2 (B) divided in zones a, b and d..... | 43 |
| Fig. 2: Averages values of plant height, SPAD index, Fv/Fm, water potential, foliar area, dry mass by zone of Restinga. | 47 |
| Fig. 3: Averages values of SLA, nitrogen total (N total), phosphorus (P), sodium (Na) and Potassium (K) concentration in the leaves by zones of Restinga..... | 48 |
| Fig. 4: Decomposition of total variability in individual traits studied..... | 49 |

LISTA DE TABELAS

| | |
|---|----|
| Table 1: Summary of attributes measured and their respective units..... | 44 |
|---|----|

SUMÁRIO

| | |
|---|-----------|
| 1. Apresentação..... | 15 |
| Referências..... | 17 |
| 2. Revisão da literatura..... | 18 |
| 2.1 Os traços funcionais e a dinâmica de comunidades..... | 18 |
| 2.1.1Traços funcionais ao longo de gradientes: avaliação da variabilidade intraespecífica x turnover..... | 19 |
| 2.1.2Traços funcionais analisados em plantas..... | 23 |
| 2.1.2.1Traços funcionais – morfologia..... | 23 |
| 2.1.2.2Traços funcionais – fisiologia..... | 24 |
| 2.2 Caracterização da Restinga | 26 |
| 2.2.1Conceito de Restinga..... | 26 |
| 2.2.2 Principais formações vegetacionais da Restinga..... | 27 |
| 2.2.3 Aspectos das formações vegetacionais de Restinga..... | 29 |
| Referências..... | 31 |
| 3. Plant traits distributions in coastal zones- what is more influence: turnover or intraspecific variation? | 38 |
| 3.1Abstract | |
| 3.2 Introduction..... | 39 |
| 3.3 Material and methods..... | 41 |
| 3.3.1 Study area..... | 41 |
| 3.3.2 Experimental design and data..... | 41 |
| 3.3.3 Selection and measurements of functional traits..... | 42 |
| 3.3.4 Data analisys..... | 43 |
| 3.4 Results..... | 46 |
| 3.5 Discussion..... | 51 |
| Referências..... | 53 |

1 APRESENTAÇÃO

Os traços funcionais podem ser definidos como atributos que influenciam no estabelecimento, sobrevivência e adequação das espécies em seus habitats (REICH et al., 2003; VIOLLE et al., 2007). Abordagens baseadas no estudo de traços funcionais têm sido frequentemente utilizadas na ecologia de plantas para compreensão dos mecanismos relacionados à estrutura e à dinâmica de comunidades. Ao capturar aspectos essenciais da morfologia e ecofisiologia das espécies, estes oferecem uma ligação entre os processos biológicos fundamentais e a dinâmica da comunidade (ADLER et al., 2013; DIAZ et al., 2016).

Recentes estudos em traços funcionais têm focado nas análises para detectar a filtragem ambiental observada em gradientes ambientais (DELHAYE et al., 2016; KRAFT et al., 2015). Tais análises permitem a quantificação da resposta funcional das comunidades de plantas às mudanças ambientais que ocorrem num gradiente, respondendo a “drivers” abióticos e bióticos. Evidências crescentes sugerem que a variação intraespecífica, decorrente da plasticidade fenotípica ou da diversidade genética e a diferença na composição das espécies em gradientes (isto é, o *turnover* da espécie., deve desempenhar um papel crucial na condução das relações valores de traços na comunidade x ambiente (DE BELLO et al., 2011; LEPŠ et al., 2011).

Esta dissertação apresenta uma avaliação da variação de traços funcionais de espécies de plantas em resposta a filtros ambientais em gradientes de Restingas do Litoral Sul de Alagoas. Para esta finalidade, iniciamos a dissertação com uma revisão da literatura, onde apresentamos as bases conceituais dos traços funcionais e da dinâmica de comunidades e a caracterização da Restinga.

A segunda parte da dissertação refere-se ao manuscrito intitulado: “Plant traits distributions in Coastal Zones- what is more influence: Turnover or intraspecific variation?”, cujo objetivo foi avaliar a variação de traços funcionais que ocorrem nas distintas zonas de Restinga e testar a importância relativa do *turnover* e da variação intraespecífica ao longo de um gradiente edáfico.

REFERÊNCIAS

ADLER, P. B. *et al.* Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology letters*, 2013. v. 16, p. 1294–1306.

BELLO, F. DE *et al.* Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in ecology and evolution*, 2011. v. 2, n. 2, p. 163–174.

DELHAYE, G. *et al.* Community variation in plant traits along copper and cobalt gradients. *Journal of vegetation science*, 2016. v. 27, n. 4, p. 854–864.

DIAZ, S. *et al.* The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2016. v. 529, n. 7585, p. 167–171.

KRAFT, N. J. B. *et al.* Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional ecology*, 2015. v. 29, n. 5, p. 592–599.

LEPŠ, J. *et al.* Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, 2011. v. 34, n. 5, p. 856–863.

REICH, P. B. *et al.* The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International journal of plant sciences*. Disponível em: <<http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-0038267328&partnerID=tZOtx3y1>>.

VIOLLE, C. *et al.* Let the concept of trait be functional! 2007. n. January, p. 882–892.

2 REVISÃO DA LITERATURA

2.1 Os traços funcionais e a dinâmica de comunidades

Grande parte da ecologia de plantas tem investido em estudos que levem à compreensão do funcionamento das comunidades e seus padrões através de suas características funcionais. Ao capturar aspectos essenciais da morfologia e ecofisiologia das espécies, estes oferecem uma ligação entre os processos biológicos fundamentais e a dinâmica da comunidade (ADLER et al., 2013; DIAZ et al., 2016; LOREAU et al., 2001). As abordagens atuais baseadas em traços funcionais focam nas análises dos padrões para detectar a filtragem ambiental afim de corroborar com a teoria da repartição do nicho e levar a uma compreensão dos processos que ocorrem nos nichos fundamental e realizado sendo capaz de explicar quais os traços mais importantes e como os fatores ambientais variam entre os sistemas (KRAFT et al., 2015; MCGILL et al., 2006; PESCADOR et al., 2015).

Evidências para filtragem ambiental vêm sendo observadas a partir de correlações entre gradientes ambientais e as características apresentadas pelas espécies (exemplo Russo et al. 2005; Kraft et al. 2008; Malhado et al. 2009; He and Bertness 2014; Sakschewski et al. 2015). Estes estudos fornecem evidências convincentes de que a variação na característica influencia a coexistência de espécies. A lógica é que, ao longo de um gradiente ambiental, espécies com diferentes características podem ter diferentes requisitos de recursos ou de habitats e irão competir menos intensamente do que as espécies com características semelhantes (ADLER et al., 2013).

Entretanto, explicar a manutenção da biodiversidade de espécies dentro das comunidades é um desafio permanente em ecologia, o que leva à discussão de teorias contrárias. Neste contexto, Hubbell (2001) através da teoria neutra da biodiversidade fornece uma explicação simples e intuitiva de padrões de diversidade de espécies e um tanto contrária à teoria de repartição de nicho. Com base na hipótese de que todos os indivíduos de todas as espécies em uma comunidade troficamente delimitada têm probabilidades per capita idênticas de nascimento, morte, dispersão e especiação, a teoria de Hubbell prevê que todas as espécies possuem igual capacidade de colonizar os ambientes, sendo limitadas apenas por eventos estocásticos associados à dispersão.

Usando uma abordagem baseada em características funcionais, Kraft et al. (2008) encontraram evidências de processos baseados em nichos conhecidos por terem efeitos estabilizadores sobre a diversidade em uma das mais ricas florestas tropicais. Embora a magnitude desses processos ainda precise ser quantificada, a sua existência indica que as forças incluídas na teoria neutra (como estocasticidade demográfica e limitação de dispersão) podem não ser suficientes para explicar a distribuição das espécies e para a manutenção da diversidade na floresta, mesmo que eles estejam ocorrendo. Tomados em conjunto, seus resultados suportam a visão baseada em nicho da dinâmica de florestas tropicais em que sutil, mas pervasiva especialização habitat e diferenciação estratégia contribuem para a coexistência das espécies.

2.1.1 Traços funcionais ao longo de gradientes: avaliação da variabilidade instraespecífica vs turnover

As características funcionais de um organismo influenciam diretamente suas respostas e efeitos no ambiente. Assim, a informação sobre os traços de indivíduos em uma comunidade (isto é, distribuições dos valores de traços numa comunidade) oferece *insights* sobre os mecanismos de assembléia da comunidade e pode ser usada para prever sua composição (LAVOREL; GARNIER, 2002). Entender como as distribuições de traços e, mais especificamente, os valores de traços médios ponderados pela comunidade respondem à variação ambiental, é, portanto, um foco principal na ecologia de comunidades (SHIPLEY B; GARNIER, 2006).

A maioria dos estudos que examinam as relações valores de traço vs ambiente em comunidades de plantas atribui o mesmo valor de cada traço para todos os indivíduos da espécie para todos os habitats onde a espécie é encontrada. Na literatura, esse valor médio é conhecido como *traço fixo* (LEPŠ et al., 2011; SIEFERT; FRIDLEY; RITCHIE, 2014) e é calculado da seguinte forma:

$$\sum_{i=1}^S = p_i x_i$$

Onde p_i é a proporção da espécie (por exemplo, com base no número de indivíduos) em uma dada comunidade, S é o número de espécies em uma comunidade e x_i é o valor da característica média fixa da espécie para todas as comunidades onde a espécie é encontrada.

No entanto, o uso de valores de traços fixos negligencia completamente a extensão da variabilidade de traços intraspecíficos entre os habitats (LEPŠ et al.,

2011). Alguns autores, então, propuseram a utilização de valores de traço por espécie medidos em diferentes condições ambientais para melhor refletir as propriedades das médias de traços da comunidade e da estrutura da comunidade em geral (exemplo SUDING et al., (2008); VIOLLE et al.(2007)), valores conhecidos como *médias específicas*. Assim, as "médias específicas" podem ser calculadas utilizando valores de traços medidos sob diferentes condições ambientais:

$$\sum_{i=1}^S p_i x_{i_habitat}$$

Onde $x_{i_habitat}$ é o valor específico da característica média da espécie, que é válido apenas para um determinado habitat amostrado (diferente para diferentes tipos de habitat).

Com esta última abordagem, a resposta das médias de traços da comunidade pode ser causada por mudanças na composição de espécies e variabilidade de traços intraespecíficos, resultando em maior incerteza para o efeito real de cada um na resposta das comunidades às mudanças ambientais. Ao estudar a resposta da composição das características da comunidade às condições ambientais, deve-se levar em consideração que as mudanças nas médias de traços podem ser causadas: 1) pela variabilidade de traços intraespecíficos (por exemplo, a composição das espécies permanece inalterada, mas os indivíduos das espécies são mais altos em determinado hábitat), 2) por uma mudança na composição da espécie (por exemplo, a altura dos indivíduos é constante dentro de uma espécie, mas as espécies mais altas dominam

determinado hábitat ou 3) pela combinação desses dois efeitos (LEPŠ et al., 2011).

Como a variação ao longo dos gradientes ambientais pode ser causada pelo turnover de espécies e pela variabilidade de traços intraespecíficos, é necessário separar o papel de ambos os componentes para a análise da variabilidade de traços da comunidade. LEPŠ et al. (2011), propõe um modelo capaz de decompor tais fatores e avaliar a contribuição do turnover da variação intraespecífica na média agregada da comunidade.

O método proposto baseia-se nos seguintes princípios: Se existe diferenças entre os habitats em médias de traços baseadas em valores de traços fixos (isto é, "médias fixas"), a diferença pode ser causada apenas pela diferença na composição de espécies (isto é, o turnover de espécies). A diferença nas médias baseadas em valores específicos de habitat (isto é, "médias específicas") pode ser causada quer por diferenças na composição de espécies ou variação de traço intraespecífico (ou por ambos). A diferença entre médias específicas e fixas pode ser causada apenas pela variação de traços intraespecíficos. O método, então, combina as análises dos valores de traços fixos e específicos e sua diferença.

Resultados de trabalhos baseados em LEPŠ et al. (2011) mostram que a decomposição da variabilidade difere marcadamente entre as características estudadas e têm demonstrado que tanto o efeito da variabilidade de traços intraespecíficos quanto o turnover de espécies devem ser levados em conta ao avaliar o papel funcional da estrutura de traços da comunidade (DELHAYE et al., 2016; PESCADOR et al., 2015; SIEFERT; FRIDLEY; RITCHIE, 2014).

2.1.2 Traços funcionais analisados em plantas

Espécies de plantas vasculares estão envolvidas em processos de investimento e reinvestimento de carbono e nutrientes minerais que são inerentes à natureza econômica destas em diversos habitats. Compreender como os mesmos variam entre as espécies, tipos funcionais de plantas e a vegetação de diferentes biomas é um objetivo importante para a ecologia vegetal (WRIGHT et al., 2004). A quantificação de estratégias ecológicas em folhas, caules, raízes e caracteres da planta como um todo através da medição de características funcionais, que captam os aspectos chave da fisiologia e da morfologia das espécies constitui uma ferramenta importante para tal compreensão (BARALOTO et al., 2010; WRIGHT et al., 2006). Nesta revisão apenas os traços funcionais mais frequentemente considerados para definir os grupos funcionais de plantas são descritos, com ênfase na morfologia e na fisiologia.

2.1.2.1 Traços funcionais – morfologia

Altura- é a distância entre o limite superior de tecidos fotossintetizantes e o solo da planta expressa em metros. Depende de uma série de variáveis, incluindo a fertilidade do solo, temperatura, luz solar disponível e precipitação (Krebs 1972). Constitui uma estratégia de ganho de carbono de uma espécie, porque a altura é um dos principais determinantes da capacidade de uma planta para competir por luz.

Área foliar- é a métrica mais comum para o tamanho da folha e é definida como a área de uma face ou projetado de uma folha individual, expressa em mm². Em folhas menores, o tamanho pequeno da folha ajuda a manter a temperatura da folha e maior eficiência fotossintética e do uso da água sob a combinação de alta radiação solar e baixa disponibilidade de água (ACKERLY et al., 2002).

2.1.2.2 Traços funcionais – fisiologia

Área foliar específica – consiste na área de um lado de uma folha fresca, dividida pela sua massa seca. Diminui com o aumento de tempo de vida da folha (REICH; WALTERS; ELLSWORTH, 1992). As plantas cultivadas em luz alta geralmente têm as folhas grossas com um índice de área foliar baixo (Bjorkman, 1981), em parte devido a camadas extras de células paliçádicas ou células paliçádicas mais longas (Hanson 1917). Isto aumenta o número de cloroplastos e a quantidade de enzimas fotossintéticas e assim aumenta a capacidade fotossintética por unidade de área foliar. No entanto, por ter mais biomassa em uma determinada área, o aumento da capacidade fotossintética das folhas de alta luz vem a um custo de ter de captura de luz menor por unidade de biomassa em irradiâncias mais baixas (POORTER et al., 2009).

Teor de clorofila: Clorofilas absorvem a energia da luz e transferem-na para o aparato fotossintético. Desta forma, sua quantificação pode fornecer informações valiosas sobre o desempenho fisiológico das folhas (SIMS; GAMON, 2002). Segundo Kramer & Kozlowski (1979), a clorofila é constantemente sintetizada e destruída (foto-oxidação) em presença de luz, mas sob intensidades luminosas muito altas, a velocidade de decomposição é maior, sendo o equilíbrio estabelecido a uma concentração mais baixa, assim como, Boardman. (1977) salienta que as folhas de sombra apresentam maior concentração de clorofila (mg/g) do que folhas de sol. Alta incidência solar em folhas em comparação com aqueles de pouca luz apresenta: (i) menor teor de clorofila por unidade de nitrogênio; (ii) uma maior razão clorofila a: b; (iii) uma maior capacidade de transporte de elétrons por unidade de clorofila; (iv) uma proporção ligeiramente maior de capacidade de transporte de elétrons para a atividade de Rubisco. (EVANS; POORTER, 2001).

Fluorescência da clorofila (Fv/Fm): A razão entre a fluorescência variável e a máxima (Fv/Fm) é uma medida da eficiência dos centros de reação na utilização dos fótons capturados em reações fotoquímicas primárias do fotossistema II. Como o estresse hídrico afeta o funcionamento do fotossistema II (PSII) direta ou indiretamente, a fluorescência da clorofila pode ser usada como uma ferramenta para quantificar a resposta das plantas ao estresse. Bolhàr-Nordenkamp et al. (1989) relatam que, quando a planta está com seu aparelho fotossintético intacto, a razão Fv/Fm deve variar entre 0,75 e 0,85 enquanto uma queda nesta razão reflete a presença de dano fotoinibitório nos centros de reação do PSII. Razões Fv/Fm sob estresse hídrico pode ser um indicativo de eficiência no uso da radiação pela fotoquímica e, conseqüentemente, a assimilação de carbono (Tester & Bacic, 2005). O estresse salino causa efeito complexo sobre o metabolismo, resultando em toxicidade iônica (Werner & Finkelstein, 1995). Essa provável ação fitotóxica do NaCl é, em parte, causada por desequilíbrio de aquisição de nutrientes pelas raízes. Os efeitos indiretos da salinidade ocorrem devido à concentração elevada de sódio ou outros cátions na solução, que interferem nas condições físicas do solo ou na disponibilidade de outros elementos, afetando o indiretamente o desenvolvimento das plantas.

Potencial hídrico: força motriz para a circulação de água em estado líquido na planta. O potencial de água na folha é um indicador simples do estado da água da folha; quanto mais negativo o valor, mais desidratada a folha. O potencial hídrico da folha tende a diminuir à medida que a demanda evaporativa (potencial de evapotranspiração) aumenta (BRÉDA et al., 2006). De acordo com (BRÉDA et al., 2006) o déficit hidráulico resulta em diminuição do crescimento e desenvolvimento. (BARTLETT; SCOFFONI; SACK, 2012) demonstraram que o potencial hídrico foi fortemente correlacionado com a disponibilidade de água dentro e entre biomas, indicando poder para antecipar as respostas à seca.

2.2 Caracterização da Restinga

2.2.1 Conceito de Restinga

Nas regiões costeiras brasileiras ocorrem planícies formadas por sedimentos do Terciário e do Quaternário cuja formação é atribuída principalmente aos eventos flutuações do nível do mar, disponibilidade de sedimentos arenosos, correntes de deriva e aos obstáculos que possibilitaram o aprisionamento desses sedimentos (SUGUIO; MARTIN, 1990). Estas feições são comumente denominadas na literatura como planícies costeiras e, frequentemente, o termo “Restinga” cujo significado ainda é de difícil consenso está associado a estas feições (SUGUIO; TESSLER, 1984).

O vocábulo “Restinga” apresenta vários significados, tendo sido utilizado de diversas maneiras por geólogos, geomorfólogos, geógrafos, biólogos, ecólogos, engenheiros e juristas (SOUZA et al., 2008). No Brasil, a referência mais antiga encontrada para a definição de Restinga é encontrada em um dicionário geográfico (PINTO, 1899) onde a mesma é tratada como “baixio de areia ou pedra que, a partir da costa, se prolonga para o mar, quer seja constantemente visível, quer só se manifeste na baixa-mar”.(SILVEIRA, 1964), sobre as unidades geomorfológicas da costa brasileira, utiliza o termo “Litoral de Restingas” para se referir aos vários segmentos da costa brasileira onde são encontradas planícies litorâneas. Também com base nessa conotação geomorfológica, Suguio e Martin (1990) definiram restinga referindo-se aos vários tipos de depósitos arenosos costeiros, de origem bastante variada como, por exemplo, cristas praias, praias barreiras, barras, esporões e tômbulos.

Em outra visão, botânicos e ecólogos comumente utilizam o termo “Restinga” para se referir a todos os tipos de vegetação que ocorrem nas planícies costeiras. ULE (1901) foi possivelmente o primeiro botânico a utilizar o termo para designar

as diferentes formações do mosaico vegetacional (SOUZA et al., 2008). SAMPAIO et al. (2005), define a restinga como “termo usual para designar o ecossistema que ocupa as planícies do litoral do Brasil, formadas por sedimentos de origem marinha”.

Notam-se, nessas definições, confusões de conceitos e de aplicação do termo, usado tanto para se referir a comunidades vegetais diversas, como a ambientes físicos sobre os quais essas vegetações se desenvolvem (SOUZA et al., 2008). Tal confusão é incorporada pela Legislação Federal Brasileira. De acordo com a resolução 003/CONAMA a restinga é definida como “Depósito arenoso paralelo à linha da costa, de forma geralmente alongada, produzido por processos de sedimentação, onde se encontram diferentes comunidades que recebem influência marinha, também consideradas comunidades edáficas por dependerem mais da natureza do substrato do que do clima. A cobertura vegetal nas Restingas ocorre em mosaico e encontra-se em praias, cordões arenosos, dunas e depressões, apresentando, de acordo com o estágio sucessional, estrato herbáceo, arbustivo e arbóreo, este último mais interiorizado”.

2.2.2 Principais formações vegetacionais da Restinga

Independentemente das diferentes abordagens adotadas pelos vários autores que preocuparam-se em descrever fisionômica, florística e/ou estruturalmente a vegetação das restingas brasileiras, percebe-se que trata-se de um conjunto de formas vegetacionais distintas não só em escalas mais detalhadas, regionais ou locais, como também quando considera-se toda sua área de ocorrência ao longo da costa brasileira (GIARETTA; MENEZES; PEREIRA, 2013). Os diferentes tipos de vegetação ocorrentes nas restingas brasileiras variam desde formações herbáceas, passando por formações arbustivas, abertas ou fechadas podendo haver formações vegetais.

Formações herbáceas: as formações herbáceas ocorrem principalmente nas faixas de praia e antedunas, em locais que eventualmente podem ser atingidos pelas marés mais altas, ou então em depressões alagáveis (CASTANHO; PRADO, 2014), situação em que comumente são denominadas de “brejos” ou “banhados.

Formações arbustivas: para muitos autores constituem a restinga propriamente dita, isto é, um tipo de vegetação própria (MARQUES; SWAINE; LIEBSCH, 2011; SCARANO, 2002). São os tipos vegetacionais que mais chamam a atenção no litoral brasileiro, tanto pelo seu aspecto peculiar, com fisionomia variando desde densos emaranhados de arbustos misturados a trepadeiras, bromélias terrícolas e cactáceas, até moitas com extensão e altura variáveis, intercaladas por áreas abertas que em muitos locais expõem diretamente a areia, principal constituinte do substrato nestas formações. Um aspecto muito peculiar e interessante relativo às formações arbustivas da restinga é a ocorrência de áreas onde o aspecto predominante da vegetação é de um conjunto de “moitas” de extensão e forma variadas, em meio às quais ocorrem áreas abertas, onde podem ocorrer espécies herbáceas rizomatosas, eretas e cespitosas. O termo “moita” aqui empregado segue definição dada por RIBAS et al. (1994), como um “aglomerado” de plantas de hábito arbustivo e/ou arbóreo, com copas separadas de outras plantas por espécies de outras formas de vida ou por áreas desnudas. As áreas abertas entre as moitas podem apresentar cobertura vegetal variada, constituída tanto por espécies herbáceas, conforme citado acima, como por “tapetes” mais ou menos extensos de musgos ou agrupamentos de líquens arborescentes

Formações florestais: as formações florestais ocorrentes na planície litorânea do Brasil são bastante variáveis ao longo de toda a costa, tanto nos seus aspectos florísticos como estruturais, variações geralmente atribuídas às influências florísticas das formações vegetacionais adjacentes e às características do substrato (ASSUMPÇÃO; NASCIMENTO, 2000; COGLIATTI-CARVALHO et al.,

2001) Estas florestas variam desde formações com altura do estrato superior a partir de 5m, em geral livres de inundações periódicas decorrentes da ascensão do lençol freático durante os períodos mais chuvosos, até formações mais desenvolvidas, com alturas em torno de 15-20m, muitas vezes associadas a solos hidromórficos e/ou orgânicos

2.2.3 Aspectos das formações vegetacionais de Restinga

Variações fisionômicas são observadas desde a região pós-praia até as áreas mais interiores da planície costeira (MELO-JÚNIOR; BOEGER, 2015). Assim, estas comunidades vegetais podem ser subdivididas em diferentes zonas, caracterizadas pela topografia, fisionomia e florística. De acordo com Reinert et al. (1997) a sucessão e a variedade de fitofisionomias na restinga é dependente dos fatores edáficos, e de uma massa crítica de vegetação necessária para estabilizar as relações de nutrientes do sistema. Alguns trabalhos têm sido realizados com comunidades vegetais em restingas, buscando compreender o padrão de zonação das espécies e diferentes fatores (COGLIATTI-CARVALHO et al., 2001; MAGNAGO et al., 2013).

Estudos a partir de análises multivariadas têm sugerido que a distribuição das espécies ao longo de áreas de restinga é influenciada por fatores edáficos, tais como pH, teor em alumínio e quantidade de matéria orgânica (SANTOS-FILHO; ALMEIDA JR; ZICKEL, 2013). O conhecimento sobre as influências pedológicas como fatores ambientais condicionantes ao desenvolvimento das comunidades vegetais em ambientes de restinga tem reforçado o pressuposto de que tais comunidades dependem mais da natureza do solo do que do clima (MELO-JÚNIOR; BOEGER, 2015). Magnago et al. (2012); (2013) ao relacionar as mudanças na estrutura e diversidade de espécies de acordo com os tipo de solo e regime de inundações em um gradiente de tipos de floresta, observaram

que as variações na estrutura e da diversidade entre estes foram correlacionados com o regime de inundação, assim como com características químicas e físicas do solo.

Além dos fatores edáficos já descritos, a distribuição das espécies de plantas da restinga é também atribuída a fatores como a fertilidade do solo e a salinidade (GIARETTA; MENEZES; PEREIRA, 2013). A hipótese de que o posicionamento da espécie é relativo a salinidade e fertilidade foi testada por Lourenço Junior et al. (2013) em duas espécies localizadas, respectivamente, perto e longe da costa (*Canavalia rosea* e *Passiflora mucronata*) através da aplicação de um gradiente de sal (soluções de NaCl crescente) e um gradiente nutricional (diferentes proporções de solução Hoagland). Nenhuma das espécies sobreviveu em soluções de mais de 200 mM de NaCl. Os brotos de *P. mucronata* mostraram crescimento negativo na primeira semana de exposição a soluções salinas. As raízes de *C. rosea* mostraram grande sensibilidade à salinidade. *C. rosea* cresceu melhor na solução deficiente em nutrientes, enquanto *P. mucronata* respondeu melhor à solução rica em nutrientes levando à conclusão dos autores a especular que a fertilidade é o único fator que limita o posicionamento das espécies na restinga.

De acordo com Lourenço-Junior et al.(2007) há geralmente um decréscimo no crescimento e na produção com o aumento da salinidade. Dentre os efeitos impostos pelo sal, as restrições hídricas e nutricionais merecem destaque, tendo em vista que o mecanismo que controla a partição de biomassa para as raízes e parte aérea é grandemente influenciado pela disponibilidade de nutrientes.

REFERÊNCIAS

ACKERLY, D. *et al.* Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 2002. v. 130, n. 3, p. 449–457. Disponível em: <<http://link.springer.com/10.1007/s004420100805>>.

ADLER, P. B. *et al.* Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology letters*, 2013. v. 16, p. 1294–1306.

ASSUMPÇÃO, J.; NASCIMENTO, M. T. Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de restinga no complexo lagunar grussaí/iQUIPARI, SÃO JOÃO DA BARRA, RJ, BRASIL. *Acta botanica brasílica*.

BARALOTO, C. *et al.* Functional trait variation and sampling strategies in species-rich plant communities. *Functional ecology*, 2010. v. 24, n. 1, p. 208–216.

BARTLETT, M. K.; SCOFFONI, C.; SACK, L. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecology letters*, 2012. v. 15, p. 393–405.

BELLO, F. DE; LEPS, J.; SEBASTIAN, M. T. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography*, 2006. v. 29, n. 6, p. 801–810.

BRÉDA, N. *et al.* Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of forest science*, 2006. v. 63, n. 6, p. 625–644. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/820>>.

CASTANHO, C. D. T.; PRADO, P. I. Benefit of shading by nurse plant does not change along a stress gradient in a coastal dune. *Plos one*, 2014. v. 9, n. 8, p. e105082. Disponível em: <<http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0105082>>.

COGLIATTI-CARVALHO, L. *et al.* Variação na estrutura e na composição de bromeliaceae em cinco zonas de restinga no parque nacional da restinga de

jurubatiba , macaé , rj. 2001. p. 1–9.

DELHAYE, G. *et al.* Community variation in plant traits along copper and cobalt gradients. *Journal of vegetation science*, 2016. v. 27, n. 4, p. 854–864.

DIAZ, S. *et al.* The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of vegetation science*, 2004. v. 15, n. 3, p. 295–304.

WHIGTH *et al.* The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2016. v. 529, n. 7585, p. 167–171.

DIAZ; CABIDO, M.; CASANOVES, F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of vegetation science*, 1998. v. 9, n. 1, p. 113–122..

EVANS, J. R.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, cell and environment*, 2001. v. 24, n. 8, p. 755–767.

FAJARDO, A.; SIEFERT, A. Phenological variation of leaf functional traits within species. *Oecologia*, 2016. v. 180, n. 4, p. 951–959.

GIARETTA, A.; MENEZES, L. F. T. De; PEREIRA, O. J. Structure and floristic pattern of a coastal dunes in southeastern brazil. *Acta botanica brasílica*, 2013. v. 27, n. 1, p. 87–107. Disponível em: <<http://www.scielo.br/pdf/abb/v27n1/v27n1a11.pdf>>.

HE, Q.; BERTNESS, M. D. Extreme stresses, niches, and positive species interactions along stress gradients. *Ecology*, jun. 2014. v. 95, n. 6, p. 1437–43. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/25039207>>. Acesso em: 19 maio 2015.

HUBBELL, S. P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton university press, princeton, nj, 2001. v. 32, n. 3, p. 375.

KRAFT, N. J. B. *et al.* Community assembly, coexistence and the environmental

filtering metaphor. *Functional ecology*, 2015. v. 29, n. 5, p. 592–599.

_____; VALENCIA, R.; ACKERLY, D. D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an amazonian forest. *Science (new york, n.y.)*, 24 out. 2008. v. 322, n. 5901, p. 580–582. Disponível em: <<http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-54949111699&partnerID=tZOtx3y1>>. Acesso em: 9 jul. 2014.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the holy grail. *Functional ecology*, 2002. v. 16, n. Essay Review, p. 545–556.

LEPŠ, J. *et al.* Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, 2011. v. 34, n. 5, p. 856–863.

LOREAU, M. *et al.* Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Ecology*, 2001. v. 294, p. 804–808.

LOURENÇO-JUNIOR, J. *et al.* A salinidade como fator de zonação em plantas de restinga. *Revista brasileira de biociências*, 2007. v. 5, n. 2, p. 981–983.

LOURENÇO JUNIOR, J. *et al.* Effects that nutritional and saline gradients have on the growth of *passiflora mucronata* lam. and *canavalia rosea* (sw.) dc. found in the restinga of brazil. *Acta botanica brasílica*, 2013. v. 27, n. 2, p. 318–326.

MAGNAGO, L. F. S. *et al.* Structure and diversity of restingas along a flood gradient in southeastern brazil. *Acta bot. bras.*, 2013. v. 27, n. 4, p. 801–809. Disponível em: <scielo.php?script=sci_arttext&pid=&lang=pt>.

MAGNAGO, L. F. S. S. *et al.* Restinga forests of the brazilian coast: richness and abundance of tree species on different soils. *Anais da academia brasileira de ciências*, set. 2012. v. 84, n. 3, p. 807–22. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0001-37652012000300023&lng=en&nrm=iso&tlng=en>. Acesso em: 6 maio 2015.

MALHADO, A. C. M. *et al.* Spatial distribution and functional significance of leaf

lamina shape in amazonian forest trees. *Biogeosciences*, 2009. v. 6, n. 8, p. 1577–1590.

MARQUES, M. C. M.; SWAINE, M. D.; LIEBSCH, D. Diversity distribution and floristic differentiation of the coastal lowland vegetation: implications for the conservation of the brazilian atlantic forest. 2011. p. 153–168.

MCGILL, B. J. *et al.* Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, abr. 2006. v. 21, n. 4, p. 178–85. Disponível em: <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534706000334>>. Acesso em: 9 jul. 2014.

MELO-JÚNIOR, J. C. F. De; BOEGER, M. R. T. Riqueza, estrutura e interações edáficas em um gradiente de restinga do parque estadual do acarai, estado de santa catarina, brasil. *Hoehnea*, 2015. v. 42, n. 2, p. 207–232.

MINDEN, V.; KLEYER, M. Ecosystem multifunctionality of coastal marshes is determined by key plant traits. *Journal of vegetation science*, 2015. v. 26, n. 4, p. 651–662. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jvs.12276/abstract>>.

MOLES, A. T. *et al.* Global patterns in plant height. *Journal of ecology*, 2009. v. 97, n. 5, p. 923–932.

MUNNS, R. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, cell & environment*, 2002. v. 25, n. 2, p. 239–250. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11841667>>.

PAINE, C. E. T. *et al.* Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos*, 2011. v. 120, n. 5, p. 720–727.

PESCADOR, D. S. *et al.* Plant trait variation along an altitudinal gradient in mediterranean high mountain grasslands: controlling the species turnover effect. *Plos one*, 2015. v. 10, n. 3, p. 1–16.

PINTO, A. . Dicionario geographico do brazil. Rio de Janeiro: [s.n.], 1899.

POORTER, H. *et al.* Causes and consequences of variation in leaf mass per area (lma): a meta-analysis. 2009. p. 565–588.

REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological monographs*, 1992. v. 62, n. 3, p. 365–392.

REINERT, F. *et al.* Gradation in nutrient composition and photosynthetic pathways across the restinga vegetation of brazil. *Botanica acta*, 1997. v. 110, n. 2, p. 135–142.

RUSSO, S. E. *et al.* Soil-related performance variation and distributions of tree species in a bornean rain forest. *Journal of ecology*, 2005. v. 93, n. 5, p. 879–889.

SAKSCHEWSKI, B. *et al.* Leaf and stem economics spectra drive diversity of functional plant traits in a dynamic global vegetation model. *Global change biology*, 2015. p. 2711–2725.

SAMPAIO, D. *et al.* Árvores da restinga. guia ilustrado para a identificação das espécies da ilha do cardoso. São Paulo: Editora Neotrópica, 2005.

SANTOS-FILHO, F. S.; ALMEIDA JR, E.; ZICKEL, C. S. Do edaphic aspects alter vegetation structures in the brazilian restinga? *Acta botanica brasílica*, 2013. v. 27, n. 3, p. 613–623.

SCARANO, F. R. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the brazilian atlantic rainforest. *Annals of botany*, 4 set. 2002. v. 90, n. 4, p. 517–524. Disponível em: <<http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-0036800737&partnerID=tZOtx3y1>>. Acesso em: 14 mar. 2015.

SHIPLEY B, V. D.; GARNIER, E. From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science*, 2006. v. 314, p. 812–814.

SIEFERT, A.; FRIDLEY, J. D.; RITCHIE, M. E. Community functional responses to soil and climate at multiple spatial scales: when does intraspecific variation matter? *Plos one*, 2014. v. 9, n. 10.

SILVEIRA, J. D. Morfologia do litoral. *In*: AZEVEDO, A. (Org.). Terra e o homem. São Paulo: Cia. Editora Nacional, 1964, p. 253–305.

SIMS, D. A.; GAMON, J. A. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote sensing of environment*, 2002. v. 81, n. 2–3, p. 337–354.

SOUZA, C. R. D. G. *et al.* “restinga” - conceitos e empregos do termo no brasil e implicações na legislação ambiental. São Paulo: [s.n.], 2008.

SUDING, K. N. *et al.* Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global change biology*, 2008. v. 14, n. 5, p. 1125–1140. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x>>.

SUGUIO, K.; MARTIN, L. Geomorfologia das restingas. Águas de Lindóia, São Paulo: ACIESP, 1990. p. 185–205.

SUGUIO; TESSLER, M. G. Planícies de cordões litorâneos do brasil: origem e nomenclatura. *In*: LACERDA, L. D. *et al.* (Org.). Restingas: origem estruturas e processos. Niterói: CEUFF, 1984, p. 195–216.

ULE, E. Die vegetation von cabo frio an der küste von brasilien. *Botanische jahrbucher*, 1901. v. 28, p. 511–528.

VIOLLE, C. *et al.* Let the concept of trait be functional ! 2007. n. January, p. 882–892.

WRIGHT, I. J. *et al.* The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 22 abr. 2004. v. 428, n. 6985, p. 821–7. Disponível em: <<http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-11144357645&partnerID=tZOtx3y1>>. Acesso em: 19 nov. 2014.

WRIGHT, J. P. *et al.* Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology letters*, 2006. v. 9, n. 2, p. 111–120. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461->

0248.2005.00850.x>.

3. PLANT TRAITS DISTRIBUTIONS IN COASTAL ZONES- WHAT IS MORE INFLUENCE: TURNOVER OR INTRASPECIFIC VARIATION?

Abstract

Functional trait-based approaches are increasingly used in plant ecology to analyse the environmental filtration observed in environmental gradients. Such analyzes allow a quantification of the functional response of plant communities to changes occurring in a gradient, responding to abiotic and biotic drivers. Evidence suggests that intraspecific variation, due to phenotypic plasticity or genetic diversity and a difference in the composition of the species in question, should play a crucial role in driving the relationship of trait values in community vs. environment. Based on this, this dissertation presents an evaluation of the variation of functional traits of plant species in response to environmental filters in Restingas slopes of the South Coast of Alagoas as well as a contribution of the instraespecific variation and the turnover of the species in the gradient. For this, we measured 11 functional traits in Restinga species along a gradient by transects. We grouped plant species according to zones of gradient (zone a to zone c) and zone 4 flood and compared individual's traits by ANOVA. Our second analysis partitioned the contributions of species turnover and intraspecific variation to among-site variation in functional traits. Significant differences were found between averages of traits in the zones. Evaluating the influence of species turnover and intraspecific variation on the average of each characteristic found in the zone, a decomposition of the total variation showed that the turnover of the species represents a greater proportion of the total variation of the characteristics in an intraspecific variation. Our results reveal that a community assembly is limited by environmental filters.

Key-word: Phenotypic plasticity, variability, Restinga

3.1 Introduction

A central goal of ecology is to understand the processes that influence community assembly (MCGILL et al., 2006), including vegetation responses to temporal and spatial environmental variation (DÍAZ et al., 2007; MINDEN; KLEYER, 2015; SUDING et al., 2008). A way forward to investigate these processes is by examining functional traits (BISWAS et al., 2016; CHAPIN et al., 2000; CORNELISSEN et al., 2003; KATTGE et al., 2011). Functional traits can be defined as attributes that has potentially significant influence in the establishment, survival or fitness of a species in its natural environment (REICH et al., 2003; VIOLLE et al., 2007; WRIGHT et al., 2004).

Species presence in an assemblage is determined by successive environmental filters that exclude all but a select sub-group of species from the total pool of potential colonizers. Such filtering is deterministic on the basis of adaptation to local abiotic/biotic conditions (KRAFT et al., 2015). Functional traits are the external manifestation of adaptations and the outcome of the filtering process will therefore be reflected in the distribution of traits in the assemblage (BOCHET; GARCÍA-FAYOS, 2015). Thus, community trait distributions may change along environmental gradients through a combination of species turnover (changes in species presence and relative abundance) and intraspecific trait responses (SIEFERT; FRIDLEY; RITCHIE, 2014). Old studies examining trait-environment relationships in plant communities assessed only for trait variation due to species turnover and ignored intraspecific variation (CIANCIARUSO et al., 2009; LEPŠ et al., 2011). But, recent studies have shown that intraspecific variation may also play an important role in community trait responses to environmental variation (DE BELLO et al., 2011; LEPŠ et al., 2011; SIEFERT et al., 2015; SIEFERT; FRIDLEY; RITCHIE, 2014).

In heterogeneous environments, plants with higher levels of adaptive phenotypic plasticity promote the formation of ecotypes, especially in environments with an edaphic gradient (CARDOSO; LOMÔNACO, 2003) such ecotypes can be seen in the plant communities of the coastal zones of Brazil . These environments are promising for comparison between the variation generated by the individuals and the variation generated by the species turnover allows to evaluate the "intensity" of the environmental filtration.

The coastline of Brazil has a mosaic of plants communities collectively known as the *restinga*. Restinga communities are subject to a wide array of adverse environmental conditions, such high temperatures, flooding, drought, constant wind, high salinity and lack nutrients (ASSUMPÇÃO; NASCIMENTO, 2000; SCARANO, 2002). Distinct vegetation zones (ecotypes) are associated with the level of exposure, edaphic factors, and critical mass of vegetation required to stabilize nutrient relations of the system (REINERT et al., 1997). However, the processes of traits distributions in these zones are not understood. Here, we compare the traits of plants in the zones of Restinga and testing the relative importance of turnover vs. intraspecific variation of patterns of community traits along edaphic gradient.

3.2 Material and methods

3.2.1 Study area

Two sites located in Santa Rita Sustainable Development Reserve, in Northeast Brazil (9°42'S 35°47'O – site study 1 ; 9°47'S 35°52'O- site study 2) were studied. This area has a typical tropical climate and the mean annual temperature is around 24.7 °C and mean annual precipitation is 1726 mm.

The natural vegetation is characterized by a mosaic of plant communities that occupy sandy plains formed by marine deposits in the late Quaternary and which lie between the sea and the Atlantic forest (SCARANO, 2002). The first vegetation along the beach-to-inland gradient is a narrow strip of beach community, in which creeping psammophytes grow on the shifting sands of the upper part of the beach. Behind these embryo dunes is the foredune, a slightly higher and older beach ridge dominated by grasses (CASTANHO; OLIVEIRA; INA, 2012).

Studies sites were divided into zones based on edaphic factors and non-vegetation type according to Reinert et al. (1997) and Souza et al.(2008), as follows: zone a) nearest the sea, composed of psammophilous and halophyte species, predominantly rhizomatous, cespitose, and creepy herbaceous; zone b) formed by dense 0.5 to 1 m high shrub mosaics; zone c) - farthest from the sea, composed by shrubs and trees between 2 and 5 m high and zone d) flooded area.

3.2.2 Experimental design and data

We collected data between March and June of 2016. The study was conducted at the peak standing biomass of the community. Site 1 was divided into three zones (corresponding to zones a, b and c) and Site 2 was divided in zones a, b and d (Figure 1). In each site, we sampled 50 individuals making a total of four sampling points through transects in zones.

3.2.3 Selection and measurements of functional traits

The trait-based community analysis requires the selection of traits that are critical to the community processes of interest (BARALOTO et al., 2010; CORNELISSEN et al., 2003). Our selection of traits (Table 1) connected to leaves and overall life form of each species covers a range of traits frequently deemed essential to plants of extreme environments (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

We measured laminar surface area (10 leaves per individuals) with LAI 3000 (Li-Cor) a. Laminar dry mass was measured following drying to constant mass at 60° C (around 72 h), and specific leaf area (SLA) was calculated for each lamina as the ratio of leaf surface area to leaf mass. Leaf SPAD index was estimated using five values per lamina from a Minolta SPAD 502DL meter (Spectrum Technologies, Plainfield, IL, USA). Maximum quantum efficiency of PSII (Fv/Fm) was determined after 20 min of leaf dark adaptation period using the saturation pulse of actinic light (8000 Imol m^{-2}) of modulated fluorometer (PAM 2500). Leaf water potential was measured near to 12:00 PM using a Scholander pressure chamber.. In the leaves, Phosphorus (P), sodium (Na^+) and potassium (K^+) were extracted according to a methodology recommended by EMBRAPA (Carmo *et al.* 2000).

3.2.4 Data analysis

We grouped plant species according to zones of gradient (zone a to zone b) and zone d (flood) and compared individual's traits by ANOVA using Tukey's test, with a 5% significance level. Because the variation of these traits along environmental gradients (here, zones) can be caused by both species turnover and intraspecific trait variability, it is necessary to disentangle the role of both components to community variability. For this, we used the method proposed for LEPŠ et al., (2011).

First, we calculated trait averages from 'fixed' trait values (i.e. a single mean trait value for individual species used for all habitats where the species is found) and trait values for individual species specific to each habitat where the species is found. The changes in fixed averages across environments reflect species turnover, while changes in specific traits reflect both species turnover and within-species variability in traits. (LEPŠ et al., 2011). The method combines together the analyses of the fixed and specific trait values and their difference. First, a new community parameter is computed to estimate the effects of the intraspecific trait variability as follow:

$$\text{Intraspecific variability effect} = \text{Specific average} - \text{fixed average}$$

Thus, the partitioning method is based on the decomposition of the sum of squares of the trait variation along the gradient. To assess the respective contribution of species turnover and intraspecific variability, we used function "trait.flex.anova" developed by the authors for the R software (R Development Core Team).

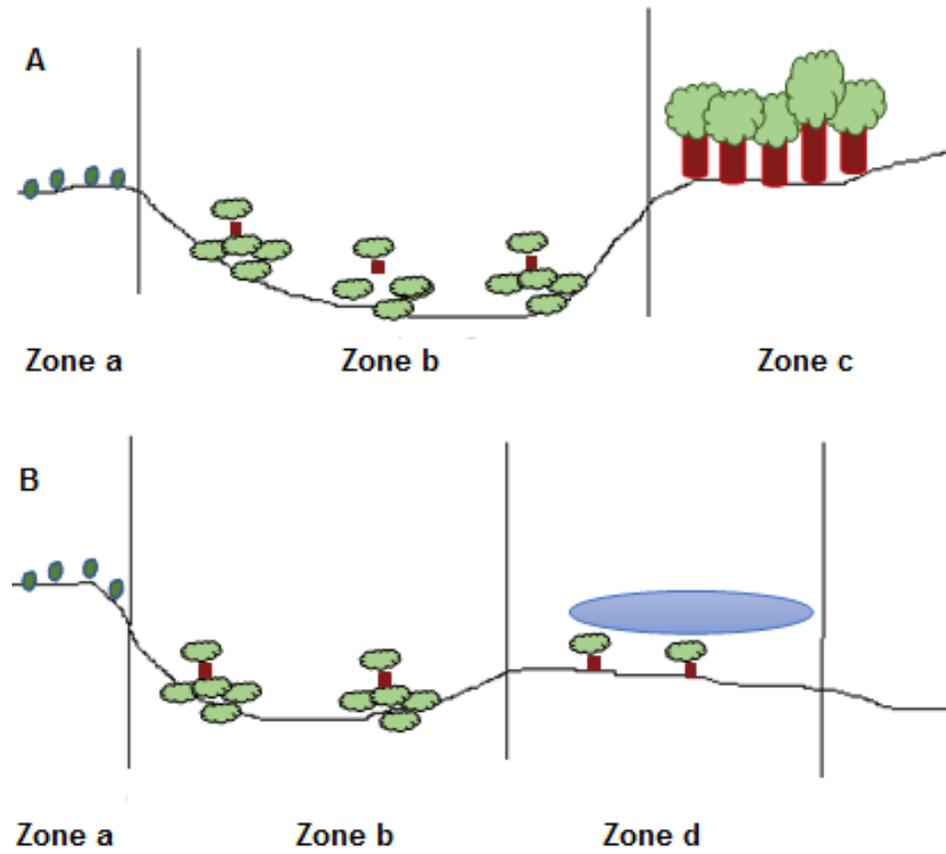


Fig. 1: Description of Site 1 (A) divided into three zones (corresponding to zones a, b and c) and Site 2 (B) divided in zones a, b and d.

Table 1: Summary of attributes measured and their respective units.

| Attribute | Unit |
|---|--------------------------------------|
| Plant height | m |
| Foliar area | cm² |
| Dry matter | g |
| Specific Leaf Area (SLA) | cm² g⁻¹ |
| SPAD index | μ g mm⁻² |
| Maximum quantum efficiency of PSII (F_v/F_m) | |
| Water potential | MPa |
| Sodium concentration | mg g⁻¹ |
| Potassium concentration | mg g⁻¹ |
| Phosphorus concentration | mg g⁻¹ |
| Nitrogen concentration | mg g⁻¹ |

3.3 Results

We found significant differences between averages of traits in the zones for all traits ($p < 0.05$) (Fig. 2 and 3). In Fig. 2, we observed that the average height increased producing a gradient beach-to-inland (from zone a to zone c). Smaller species (with average of 0.2 m) were found closest to the beach (zone a) and species with 1.5 m found in inland (zone c). The flood area (zone d) has values close to those found in prevailing shrubby (zone b). We observe that water potential showed the same distribution on gradient. In opposition, plants located closest to the beach showed higher SPAD index, while plants located in zone c exhibited lower values. Averages of foliar area, dry mass and nitrogen concentration too decreased on the gradient. A decrease in ratio of maximum quantum efficiency of PSII (F_v/F_m) reflects the presence of photoinhibitory damage to the PSII reaction center. The zone a showed median of 0.62, this is the region more affected. We observed that there is a small reduction of F_v/F_m in other zones.

We observed in Fig. 3 that higher values of SLA were found in the zone a and the lower values in the zone d. Plants located closest to the beach showed higher concentration of nitrogen that decrease in the gradient. We found the lowest concentrations of phosphorus (P) in the flood region and the regions with the highest P values were in areas of forests (zone c) and shrubs (zone b). We observed high values of sodium in zone a and low values in zone 3. Potassium concentration is 2 times higher in zone a than in zone b and decrease along the gradient.

Evaluating the influence of turnover and intraspecific variation on the averages for each trait found in the zones, the decomposition of total variation showed that species turnover accounted for a larger proportion of total trait

variation compared with intraspecific variation (Fig. 4). The turnover component varied between ~80 and 100 times higher than intraspecific variability. For foliar area, potassium, sodium and nitrogen concentration, all variation was due to species turnover. There was positive covariation between species turnover and intraspecific variation for dry mass, Fv/Fm, height and SLA, indicating that the effects of species turnover and intraspecific variation reinforced each other (i.e., sites dominated by species with high values of those traits also tended to have individuals with high trait values for their species). Co-variation between intraspecific variation and turnover was negative for SPAD index, phosphorus and water potential.

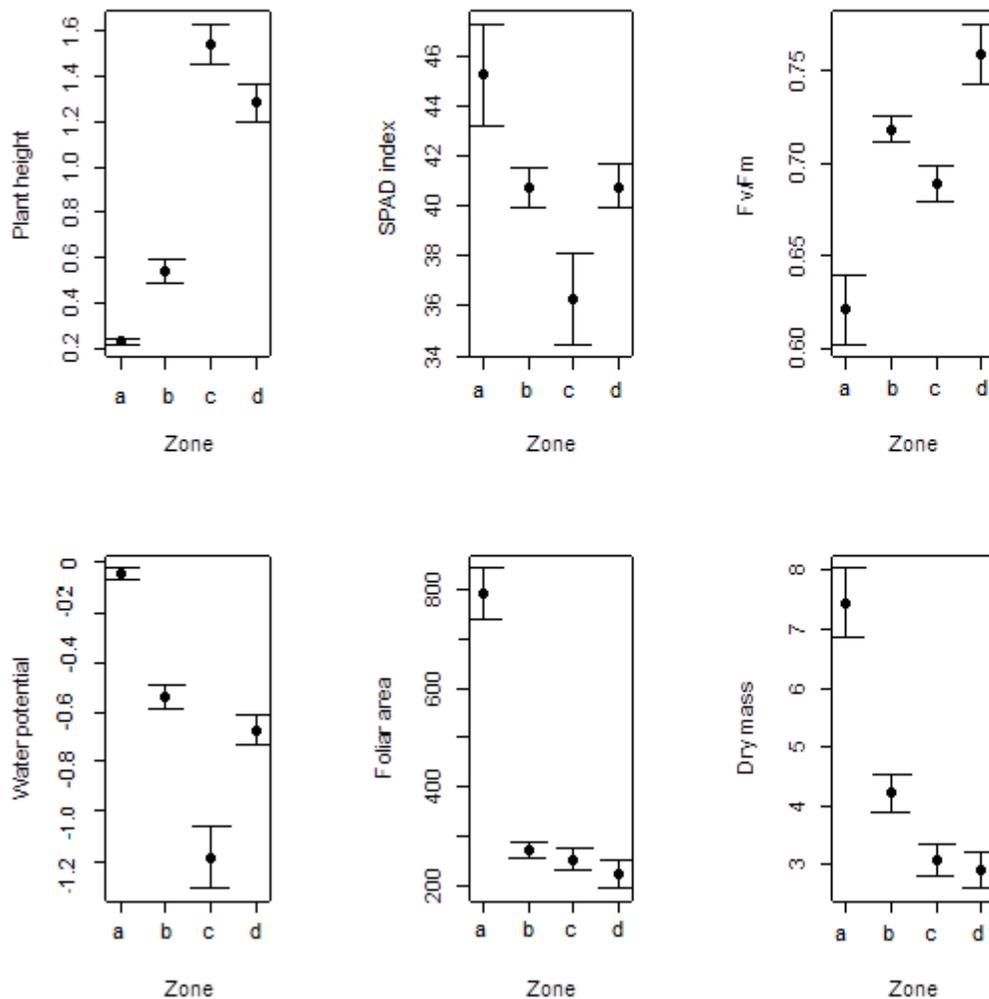


Fig. 2 Averages values of plant height, SPAD index, Fv/Fm, water potential, foliar area, dry mass by zone of Restinga.

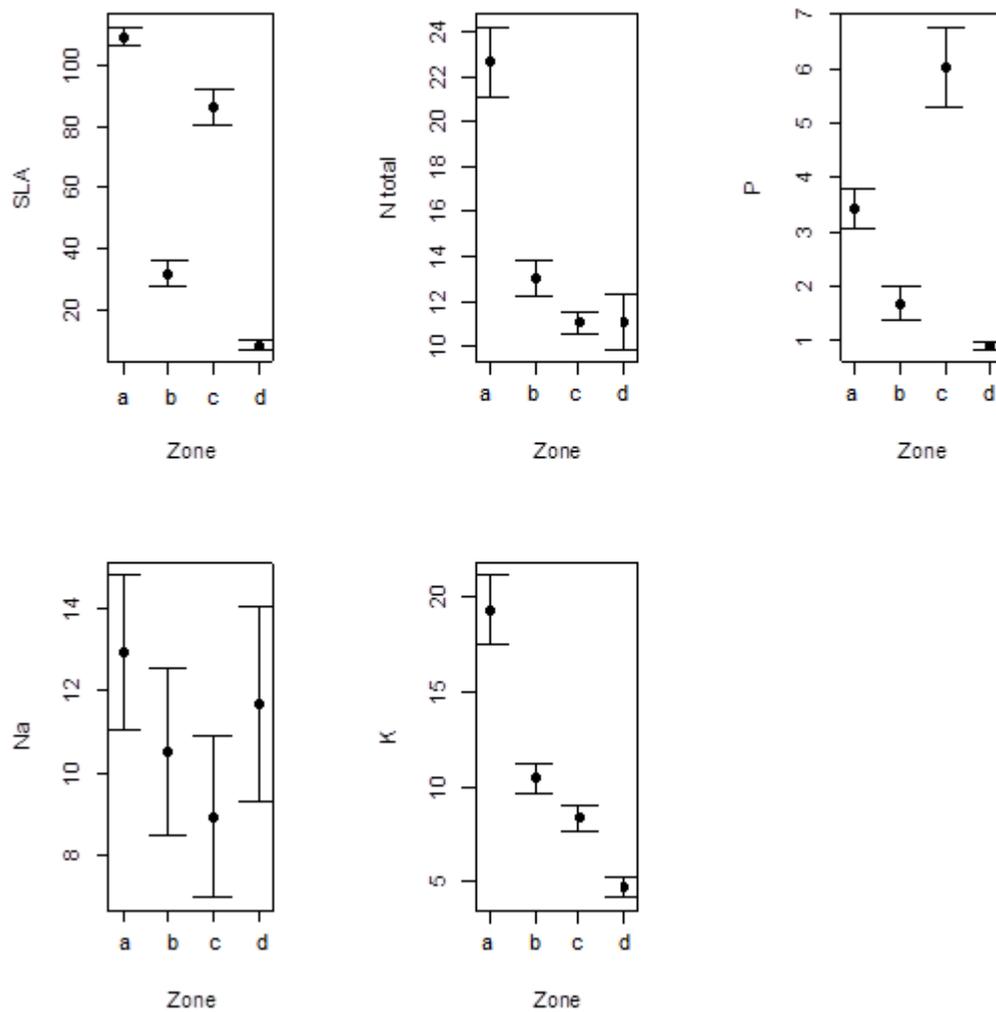


Fig. 3 Averages values of SLA, nitrogen total (N total), phosphorus (P), sodium (Na) and Potassium (K) concentration in the leaves by zones of Restinga.

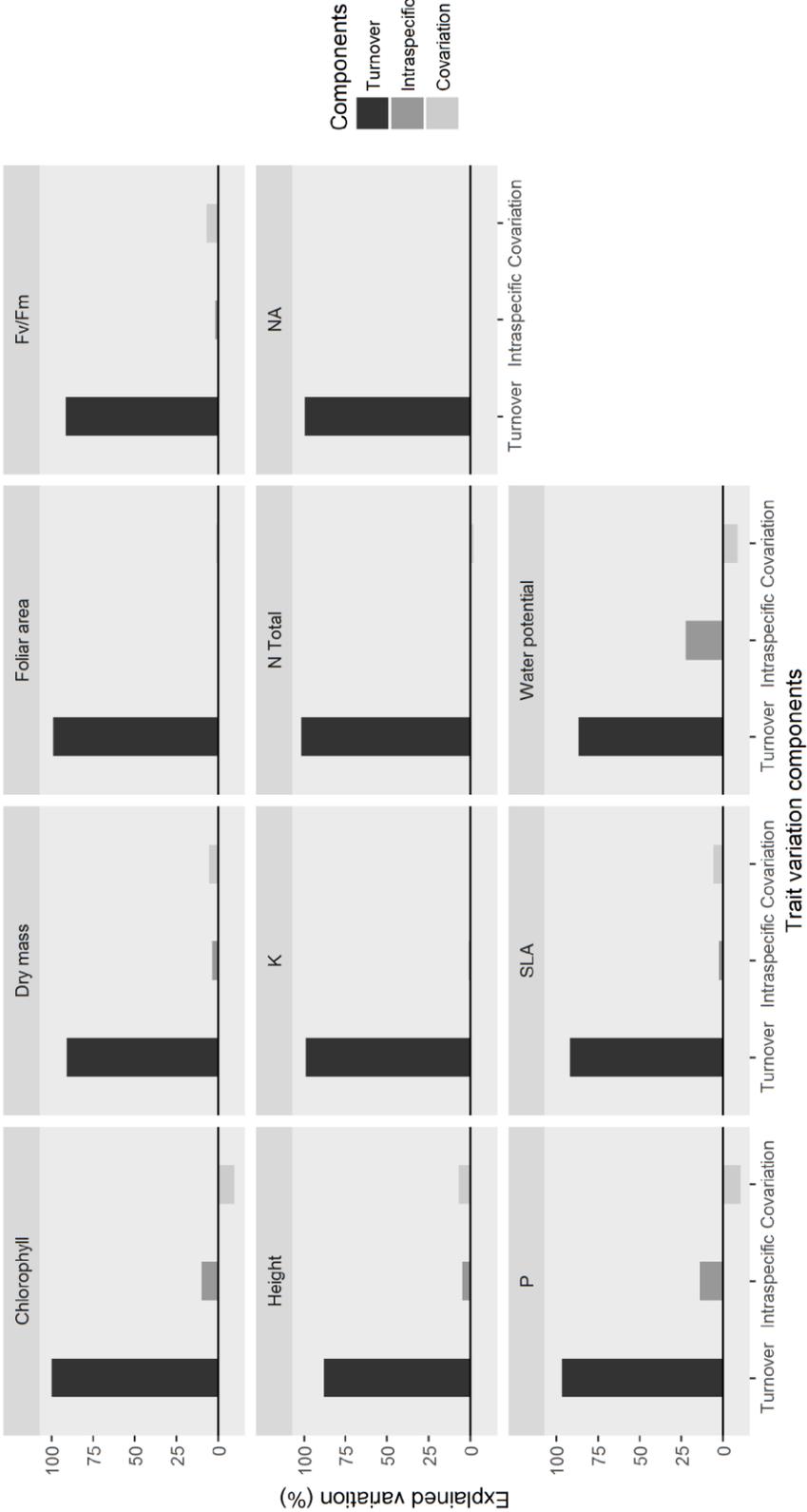


Fig. 4: Decomposition of total variability in individual traits studied.

3.4 Discussion

Edaphic factors structure plant communities in Restingas (MAGNAGO et al., 2013; SANTOS-FILHO; ALMEIDA JR; ZICKEL, 2013). Results of MELO-JÚNIOR; BOEGER (2015) show that the species of Restinga were able to develop responses to variations imposed by the environment in zones. Thus, the differences in the averages found in the zones are probably related to the soil characteristics. However, more studies are needed to better correlate these data.

The results show that species turnover is the main driver of community-level variations for all eleven traits along our gradient. In contrast to our results, Albert et al. (2011) suggested that intraspecific effects are more important in short environmental gradients, where changes in species composition are small. In response to environmental conditions, plant communities could modify the intraspecific functional response between sites and/or change species composition (i.e. composition turnover), as well as the abundance of coexisting species. It would be possible to achieve a new functional configuration as a response to novel conditions (PESCADOR et al., 2015). According LEPŠ et al. (2011) species turnover should reflect processes linked to the effect of resilience and the marked response of communities to long-term and intense environmental changes. Thus, our results probably revealing that community assembly is constrained by strong environmental filter.

Other authors also found the predominance of species turnover (i.g Lepš et al.(2011), Siefert et al.(2015)) but, compared with studies, our intraspecific variability is remarkably lower compared with species turnover. Delhaye et al. (2016) presented results with low contribution of the intraspecific variation similar to ours in plant traits along copper and cobalt gradients, an environment that also appears stressful.

The contribution of intraspecific variability and turnover can vary strongly among traits (JUNG et al. (2010); KICHENIN et al. (2013); NEYRET et al. (2016). Leaf traits with SLA show less intraspecific variation, while traits such as height have greater intraspecific variation (SIEFERT et al., 2015). Despite the low intraspecific variation in our study, we observed this relation. Siefert et al. (2015) estimate that intraspecific variation was relatively high for chemical and morphological characteristics linked to the leaf economy spectrum (eg. N and P leaf, SLA, dry mass). It is relatively consistent with our results, because P, SLA and dry mass presented greater intraspecific variation compared to the other traits evaluated. The values calculated for nitrogen, however, do not corroborate these data.

This study has important implications for understanding how traits distribution influence the structure of Coastal Zones. We demonstrated that community assembly is constrained by strong environmental filters in the zones. However, we indicate that further studies correlate the characteristics of the zones with these values obtained.

REFERENCES

ALBERT, C. H. *et al.* When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? Perspectives in plant ecology, evolution and systematics, 2011. v. 13, n. 3, p. 217–225.

ASSUMPÇÃO, J.; NASCIMENTO, M. T. Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de restinga no complexo lagunar grossaí/iquipari, são João da barra, rj, brasil. Acta botanica brasílica.

BARALOTO, C. *et al.* Functional trait variation and sampling strategies in species-rich plant communities. Functional ecology, 2010. v. 24, n. 1, p. 208–216.

BELLO, F. DE *et al.* Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. Methods in ecology and evolution, 2011. v. 2, n. 2, p. 163–174.

BISWAS, S. R. *et al.* A conceptual framework for the spatial analysis of functional trait diversity. Oikos, 2016. n. April 2015, p. 192–200.

BOCHET, E.; GARCÍA-FAYOS, P. Identifying plant traits: a key aspect for species selection in restoration of eroded roadsides in semiarid environments. Ecological engineering, 2015. v. 83, p. 444–451. Disponível em: <<http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0925857415300793>>.

CARDOSO, G.; LOMÔNACO, C. Variações fenotípicas e potencial plástico de *eugenia calycina* cambess. (myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. rev bras botânica. Rev bras botânica, 2003. v. 26, p. 131–140.

CASTANHO, C. T.; OLIVEIRA, A. A.; INA, P. The importance of plant life form on spatial associations along a subtropical coastal dune gradient. 2012. v. 23, p. 952–961.

CHAPIN, F. S. *et al.* Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 2000. v. 405, n. 6783, p. 234–242.

CIANCIARUSO, M. V. *et al.* Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology*, 2009. v. 90, n. 1, p. 81–89.

CORNELISSEN, J. H. C. *et al.* A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of botany*, 2003. v. 51, n. 4, p. 335–380.

DELHAYE, G. *et al.* Community variation in plant traits along copper and cobalt gradients. *Journal of vegetation science*, 2016. v. 27, n. 4, p. 854–864.

DÍAZ, S. *et al.* Plant trait responses to grazing ? a global synthesis. *Global change biology*, 2007. v. 13, n. 2, p. 313–341. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2486.2006.01288.x>>.

JUNG, V. *et al.* Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of ecology*, 2010. v. 98, n. 5, p. 1134–1140.

KATTGE, J. *et al.* Try – a global database of plant traits. 2011. p. 2905–2935.

KICHENIN, E. *et al.* Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. *Functional*

ecology, 2013. v. 27, n. 5, p. 1254–1261.

KRAFT, N. J. B. *et al.* Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional ecology*, 2015. v. 29, n. 5, p. 592–599.

LEPŠ, J. *et al.* Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, 2011. v. 34, n. 5, p. 856–863.

MAGNAGO, L. F. S. *et al.* Structure and diversity of restingas along a flood gradient in southeastern brazil. *Acta bot. bras.*, 2013. v. 27, n. 4, p. 801–809. Disponível em: <scielo.php?script=sci_arttext&pid=&lang=pt>.

MCGILL, B. J. *et al.* Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, abr. 2006. v. 21, n. 4, p. 178–85. Disponível em: <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534706000334>>. Acesso em: 9 jul. 2014.

MELO-JÚNIOR, J. C. F. De; BOEGER, M. R. T. Riqueza, estrutura e interações edáficas em um gradiente de restinga do parque estadual do acaraí, estado de santa catarina, brasil. *Hoehnea*, 2015. v. 42, n. 2, p. 207–232.

MINDEN, V.; KLEYER, M. Ecosystem multifunctionality of coastal marshes is determined by key plant traits. *Journal of vegetation science*, 2015. v. 26, n. 4, p. 651–662. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jvs.12276/abstract>>.

NEYRET, M. *et al.* Examining variation in the leaf mass per area of dominant

species across two contrasting tropical gradients in light of community assembly. *Ecology and evolution*, 2016. v. 6, n. 16, p. 5674–5689.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. *et al.* New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of botany*, 2013. v. 61, n. 3, p. 167–234.

PESCADOR, D. S. *et al.* Plant trait variation along an altitudinal gradient in mediterranean high mountain grasslands: controlling the species turnover effect. *Plos one*, 2015. v. 10, n. 3, p. 1–16.

REICH, P. B. *et al.* The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International journal of plant sciences*. Disponível em: <<http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-0038267328&partnerID=tZOtx3y1>>.

REINERT, F. *et al.* Gradation in nutrient composition and photosynthetic pathways across the restinga vegetation of brazil. *Botanica acta*, 1997. v. 110, n. 2, p. 135–142.

SANTOS-FILHO, F. S.; ALMEIDA JR, E.; ZICKEL, C. S. Do edaphic aspects alter vegetation structures in the brazilian restinga? *Acta botanica brasílica*, 2013. v. 27, n. 3, p. 613–623.

SCARANO, F. R. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the brazilian atlantic rainforest. *Annals of botany*, 4 set. 2002. v. 90, n. 4, p. 517–524. Disponível em: <<http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0->

0036800737&partnerID=tZOtx3y1>. Acesso em: 14 mar. 2015.

SIEFERT, A. *et al.* A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology letters*, 2015. v. 18, n. 12, p. 1406–1419.

FRIDLEY, J. D.; RITCHIE, M. E. Community functional responses to soil and climate at multiple spatial scales: when does intraspecific variation matter? *Plos one*, 2014. v. 9, n. 10.

SOUZA, C. R. D. G. *et al.* “restinga” - conceitos e empregos do termo no brasil e implicações na legislação ambiental. São Paulo: [s.n.], 2008.

SUDING, K. N. *et al.* Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global change biology*, 2008. v. 14, n. 5, p. 1125–1140. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2486.2008.01557.x>>.

VIOLLE, C. *et al.* Let the concept of trait be functional! 2007. n. January, p. 882–892.

WRIGHT, I. J. *et al.* The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 22 abr. 2004. v. 428, n. 6985, p. 821–7. Disponível em: <<http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-11144357645&partnerID=tZOtx3y1>>. Acesso em: 19 nov. 2014.