



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E INOVAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
BOTÂNICA TROPICAL



HANDRIA DE JESUS ARAUJO DA SILVA

**ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS E ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE ESPÉCIES
LENHOSAS DE FLORESTA DE RESTINGA**

**BELÉM
2019**

**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E INOVAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
BOTÂNICA TROPICAL**

HANDRIA DE JESUS ARAUJO DA SILVA

**ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS E ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE ESPÉCIES
LENHOSAS DE FLORESTA DE RESTINGA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia e ao Museu Paraense Emílio Goeldi, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração Botânica Tropical para obtenção do título de Mestre.

Orientadora: Dra. Grazielle Sales Teodoro
Coorientadora: Dra. Ely Simone Cajueiro Gurgel

**BELÉM
2019**

Silva, Handria de Jesus Araújo da

Estratégias ecológicas e atributos funcionais de espécies lenhosas de floresta de restinga. /
Handria de Jesus Araújo da Silva; orientação de Grazielle Sales Teodoro – Belém, 2019.

55 f.: il.

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ciências
Biológicas – Botânica Tropical da Universidade Federal Rural da Amazônia e Museu Paraense
Emílio Goeldi, para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

1. Madeira - anatomia. 2. Floresta de restinga – Algodoal (Maracanã, PA). 3. Teoria
CRS. I. Teodoro, Grazielle Sales, orient. II. Título.

CDD 574.526.42

HANDRIA DE JESUS ARAUJO DA SILVA

**ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS E ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE ESPÉCIES
LENHOSAS DE FLORESTA DE RESTINGA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia e ao Museu Paraense Emílio Goeldi, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração Botânica Tropical, para a obtenção do título de Mestre.

Orientadora: Dra. Grazielle Sales Teodoro

Aprovado em fevereiro de 2019

BANCA EXAMINADORA

Grazielle Sales Teodoro

Dra. Grazielle Sales Teodoro - Orientadora
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ - UFPA

Thaís Sala Michelon

Dra. Thaís Sala Michelon - 1º Examinadora
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ - UFPA

Markus Gastauer

Dr. Markus Gastauer - 2º Examinador
INSTITUTO TECNOLÓGICO VALE - ITV

Bárbara Dunck Oliveira

Dra. Bárbara Dunck Oliveira - 3º Examinadora
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ - UFPA

João Ubiratan Moreira dos Santos

Dr. João Ubiratan Moreira dos Santos - 4º Examinador
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI - MPEG

AGRADECIMENTOS

A Deus por ter me concedido força e coragem para enfrentar todas as dificuldades e por todas as suas bênçãos e promessas cumpridas em minha vida.

A minha família pelo apoio e incentivo em todos os momentos, sem os quais não teria alcançado este objetivo.

Ao Museu Paraense Emílio Goeldi e a Universidade Federal Rural da Amazônia por manterem o curso de Pós-Graduação em Botânica, no qual tive a honra de ingressar.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) pelo apoio financeiro, necessário para que o presente trabalho fosse realizado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de Mestrado.

A minha orientadora Dra. Grazielle Sales Teodoro por todo conhecimento, confiança e paciência, que no decorrer de dois anos mostrou-se uma excelente orientadora e amiga, um exemplo de profissional e ser humano, serei sempre grata por tudo.

A minha Coorientadora Dra. Ely Simone Cajueiro Gurgel por sua disposição e apoio em me auxiliar, por seus conhecimentos partilhados e suas contribuições indispensáveis para realização deste trabalho.

Ao Dr. João Ubiratan Moreira dos Santos e ao projeto Pró - Amazônia, pelo financiamento e todas as contribuições para execução deste trabalho.

Ao Dr. Dário Dantas do Amaral pelos dados fitossociológicos da área de estudo e por toda a ajuda, na qual foram fundamentais desde a elaboração do projeto.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia de Produtores (ECOPRO), pela amizade, apoio, conversas, viagens, risadas, ajuda braçal e intelectual. Especialmente, ao Alexandre Motta, Beatriz Barbosa, Estefany Cordovil, Liziane Vasconcelos, Luane Botelho e Lucas Colares.

Aos demais professores do PPG Ciências Biológicas - Botânica e pesquisadores do MPEG que contribuíram de alguma forma para mais esta etapa em minha jornada em busca de conhecimentos.

Aos demais funcionários, técnicos, bolsistas e voluntários, pelos momentos compartilhados, e que contribuíram de alguma forma para a realização deste trabalho, o meu:

MUITO OBRIGADA!!

Ao meu filho Diego Araujo Silva, minha motivação, força e coragem
no decorrer desta caminhada e as lutas de cada dia.

Dedico!

“O sucesso nasce do querer, da determinação e persistência em se chegar a um objetivo. Mesmo não atingindo o alvo, quem busca e vence obstáculos, no mínimo fará coisas admiráveis.”

(José de Alencar)

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa de localização da área estudada. **(A)** Ilha de Algodoal/PA **(B)** Fisionomia Floresta de restinga, área onde todas as coletas deste estudo foram realizadas.....23
- Figura 2.** Curva Pressão-Volume obtida em *Anacardium occidentale* a partir da relação entre o inverso do potencial hídrico e 100 - conteúdo relativo de água (100 – CRA %). A região curvilínea da curva P-V mostra o efeito dos potenciais de turgor e osmóticos dentro das células. No Ψ de ponto perda de turgor celular (seta), os declínios de potencial hídrico se devem apenas a ação do potencial osmótico (região linear).....26
- Figura 3.** Ilustração da mensuração dos caracteres anatômicos de *Pouteria ramiflora* a partir do software IMAGEJ. **(A)** Imagem original, **(B)** Imagem processada para análise.....27
- Figura 4.** Médias (\pm D.P) de atributos foliares, AFE - área foliar específica **(A)**, CMSF - conteúdo de massa seca foliar **(B)** e SUC - suculência **(C)**, de nove espécies arbóreas de floresta de restinga, Algodoal/PA. *Anacardium occidentale* (AO), *Clusia hoffmannseggiana* (CH), *Copaifera martii* (CM), *Himathanthus articulatus* (HA), *Hirtella racemosa* (HR), *Pagamea guianensis* (PG), *Pouteria ramiflora* (PR), *Protium heptaphyllum* (PH) e *Tapirira guianensis* (TG). Os valores de F e P (ANOVA) são fornecidos. Os níveis de significância indicado da seguinte forma: P <0,001 ***. Diferenças significativas entre as espécies são indicadas por letras diferentes (Tukey HSD, p <0,05).....29
- Figura 5.** Médias (\pm D.P) de atributos fisiológicos, Ψ TLP - potencial hídrico no ponto de perda de turgor **(A)**, CFT - capacidade foliar antes da perda de turgor **(B)** e ϵ - módulo de elasticidade foliar **(C)**, de nove espécies arbóreas de floresta de restinga, Algodoal/PA. *Anacardium occidentale* (AO), *Clusia hoffmannseggiana* (CH), *Copaifera martii* (CM), *Himathanthus articulatus* (HA), *Hirtella racemosa* (HR), *Pagamea guianensis* (PG), *Pouteria ramiflora* (PR), *Protium heptaphyllum* (PH) e *Tapirira guianensis* (TG). Os valores de F e P (ANOVA), H e P (Kruskall wallis) são fornecidos. Os níveis de significância indicado da seguinte forma: P <0,001 ***, >0,05°. Diferenças significativas entre as espécies são indicadas por letras diferentes (Tukey HSD, p <0,05).....30
- Figura 6.** Médias (\pm D.P) de atributos de madeira, DM - densidade da madeira **(A)**, AV - área dos vasos **(B)**, IV - índice de vulnerabilidade **(C)**, de nove espécies arbóreas de floresta de restinga, Algodoal/PA. *Anacardium occidentale* (AO), *Clusia hoffmannseggiana* (CH), *Copaifera martii* (CM), *Himathanthus articulatus* (HA), *Hirtella racemosa* (HR), *Pagamea guianensis* (PG), *Pouteria ramiflora* (PR), *Protium heptaphyllum* (PH) e *Tapirira guianensis* (TG). Os valores de F e P (ANOVA), H e P (Kruskall wallis) são fornecidos. Os níveis de significância indicado da seguinte forma: P <0,05 *, <0,001 ***. Diferenças significativas entre as espécies são indicadas por letras diferentes (Tukey HSD, p <0,05).....31

Figura 7. Ordenação de análise de componentes principais baseada em nove atributos funcionais e nove espécies. Sendo três foliares: área foliar específica (AFE), conteúdo de massa seca foliar (CMSF) e suculência (SUC); três teciduais: capacitância foliar antes da perda de turgor (CFT), elasticidade foliar (ϵ) e ponto de perda de turgor (Ψ_{TLP}); e três atributos dos ramos: área de vasos do xilema (AV), densidade da madeira (DM) e índice de vulnerabilidade (IV). Os eixos PC 1 e PC 2 correspondem a 74% da variação dos dados.....33

Figura 8. Proporção relativa de estratégias C, S e R (%), para nove espécies lenhosas da floresta de restinga, Algodoal /PA. Estratégia estimada usando a ferramenta de análise CSR (StrateFy). As cores estão representando as espécies conforme legenda.....35

Figura 9. Relação não significativa ($P > 0,05$) entre valores de C% (A), S% (B) e PC 1 (C), PC 2 (D) e os valores de abundância para nove espécies lenhosas de floresta de restinga, Algodoal/PA.....36

Figura 10. Características anatômicas do ramo (A-I) de nove espécies da floresta de restinga, Algodoal/PA. *Hirtella racemosa* (A), *Pagamea guanensis* (B), *Anacardium occidentale* (C), *Pouteria ramiflora* (D), *Tapirira guianensis* (E), *Clusia hoffmannseggiana* (F), *Copaifera martii* (G), *Protium heptaphyllum* (H), *Himathanthus articulatus* (I).....54

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Família, abundância (AB) e valores de importância (VI) das espécies coletadas que ocorrem na fisionomia floresta de restinga em Algodoal/PA.....	24
Tabela 2. Coeficiente de correlação de Pearson entre pares de variáveis. Nesta matriz de correlação foram adicionados os dados referentes às estratégias CSR e aos dados de abundância das espécies. Correlações significativas ($p<0,05$) mostradas em negrito.....	32
Tabela 3. Abundância relativa e proporções de estratégias CSR (%) para nove espécies lenhosas de floresta de restinga na planície costeira de Algodoal (PA). Espécies são classificadas com base em seus valores S%	36
Tabela 4. Valores médios e desvio padrão de atributos foliares estimados para cada espécie (N=3). Área foliar específica (AFE), conteúdo de massa seca foliar (CMSF) e suculência (SUC). Valores seguidos de letras diferentes indicam diferença significativa ($p<0,05$) entre as espécies.....	49
Tabela 5. Valores médios e desvio padrão de atributos fisiológicos estimados a partir da curva Pressão-Volume para cada espécie (N=3). Ponto de perda de turgor (Ψ_{TLP}), elasticidade foliar (ϵ) e capacidade foliar antes da perda de turgor (CFT). Valores seguidos de letras diferentes indicam diferença significativa ($p<0,05$) entre as espécies.....	50
Tabela 6. Valores médios e desvio padrão de densidade da madeira (DM) e atributos anatômicos do ramo estimados para cada espécie (N=3). Área dos vasos do xilema (AV), e índice de vulnerabilidade (IV). Valores seguidos por diferentes letras indicam diferença significativa ($p<0,05$) entre as espécies.....	51
Tabela 7 Autovalores de dois eixos de uma análise de componentes principais (PCA) obtidas a partir de uma matriz de nove características e nove espécies. Valores em porcentagem indicam variação contida em cada eixo. Em negrito estão os representados os maiores valores em cada eixo.....	52

ABREVIATURAS UTILIZADAS

Abreviatura	Definição	Unidade
AB	Abundância	s/u
VI	Valor de importância	s/u
AF	Área Foliar	cm ²
AFE	Área foliar específica	m ² .g ⁻¹
CMSF	Conteúdo de massa seca foliar	g
SUC	Suculência foliar	g.m ⁻²
DM	Densidade da madeira	g.cm ⁻³
AV	Área de vasos	µm ⁻²
IV	Índice de vulnerabilidade	µm mm ⁻²
ΨTLP	Potencial hídrico foliar no ponto de perda de turgor	MPa
€	Módulo elástico volumétrico	MPa
CFT	Capacitância foliar antes do ponto de perda de turgor	MPa ⁻¹
CRA	Conteúdo relativo de água	%

SUMÁRIO

RESUMO.....	12
ABSTRACT.....	13
1. CONTEXTUALIZAÇÃO.....	14
1.1. Referencial Teórico.....	16
1.1.1 Atributos funcionais morfofisiológicos.....	16
1.1.2 Estratégias adaptativas - A Teoria CSR.....	17
1.1.3 Caracterização das planícies costeiras paraenses.....	18
2. ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS E ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE ESPÉCIES LENHOSAS DE FLORESTA DE RESTINGA.....	20
2.1. INTRODUÇÃO.....	20
2.2. MATERIAL E MÉTODOS.....	22
2.2.1 Área de estudo e espécies coletadas.....	22
2.2.2 Atributos funcionais foliares.....	25
2.2.3 Atributos funcionais fisiológicos.....	25
2.2.4 Atributos funcionais de madeira.....	26
2.2.5 Análise de Dados.....	28
2.3. RESULTADOS.....	29
2.3.1 Atributos funcionais foliares.....	29
2.3.2 Atributos funcionais fisiológicos.....	30
2.3.3 Atributos funcionais de madeira.....	31
2.3.4 Análise de Componentes Principais (PCA).....	33
2.3.5 Análise de Estratégias Ecológicas CSR.....	35
2.4. DISCUSSÃO.....	37
2.5. CONCLUSÃO.....	41
2.6. REFERÊNCIAS.....	41
2.7. ANEXOS.....	49

RESUMO

O desempenho ecológico de uma espécie em determinado ecossistema está relacionada aos seus atributos funcionais, ou seja, suas características morfofisiológicas que lhes confere a capacidade de crescer, colonizar, sobreviver e reproduzir em um ambiente, por meio de suas estratégias de aquisição, investimento e uso de recursos. Em ambientes pobres em recursos e com condições ambientais adversas, como a restinga, as plantas apresentam estratégias ecológicas para otimizar a aquisição e uso de recursos. Diante disso a teoria CSR aponta três tipos principais de estratégias ecológicas em plantas: competidoras (“C”); tolerantes a estresses (“S”) e ruderais (“R”). O objetivo desse trabalho foi avaliar: i) quais os atributos funcionais que mais caracterizam as estratégias ecológicas das espécies; ii) quais as estratégias ecológicas utilizadas pelas espécies mais abundantes em ambientes de restinga e se, iii) o conjunto de atributos funcionais ou as proporções de estratégias CSR explicam a abundância das espécies na restinga. O estudo foi realizado em uma floresta de restinga localizada na Ilha de Algodoal, Maracanã, Pará. Para responder as questões propostas avaliamos três conjuntos de atributos funcionais em nove espécies com maior abundância de indivíduos na área estudada, sendo eles: atributos foliares (área foliar específica - AFE, conteúdo de massa seca foliar - CMSF e suculência - SUC), de madeira (densidade da madeira - DM, área dos vasos do xilema - AV e índice de vulnerabilidade - IV) e fisiológicos (ponto de perda de turgor - Ψ TLP, módulo de elasticidade foliar - ϵ e capacidade foliar - CFT). Testamos se houve correlações entre os atributos analisados e se houve agrupamentos de espécies com base nas respostas ecológicas frente à limitação de recursos. Também foram calculadas as proporções relativas de estratégias CSR utilizando a ferramenta StrateFy ao conjunto de dados. Segundo o modelo CSR analisado, as espécies de floresta de restinga são altamente tolerantes ao estresse (S/CS), sendo que algumas espécies também são boas competidoras (CS) e apresentam diferentes conjuntos de atributos que influenciam em seu desempenho. Na qual, há uma variação desde espécies com atributos que garantem uma alta resistência ambiental, a partir de atributos de defesas estruturais (alta CMSF e DM), espécies que investem em atributos que garantem maior capacidade de estocagem de água (alta SUC e ϵ) a espécies com tendências aquisitivas (alta AV e AFE). As proporções de estratégias ecológicas CSR não explicaram a abundância das espécies na restinga. Deste modo, nossos resultados mostram que embora haja uma convergência nas estratégias CSR para as espécies estudadas, há uma diversidade de atributos funcionais que lhes conferem tolerância ao estresse e capacidade competitiva.

Palavras-chave: Atributos morfofisiológicos. Teoria CSR. Anatomia da madeira.

ABSTRACT

The ecological performance of a species in a given ecosystem is related to its functional traits, that is, its morphophysiological characteristics which gives them the ability to grow, colonize, survive and reproduce in an environment. In resource-poor environments with adverse environmental conditions, such as the restinga, the plants present ecological strategies to optimize the acquisition and use of resources. In view of this the CSR theory points out three main types of ecological strategies in plants: competitors ("C"); tolerant stresses ("S") and ruderals ("R"). The objective of this work was to evaluate: i) which are the functional traits most associated with the plants ecological strategies; ii) what are the CSR strategies used by dominant species in *restinga* environments; iii) do the functional traits or percentage of CSR strategies explain species abundance? The study was carried out in a restinga forest on the island of Algodoal, Maracanã, Pará. In order to answer these questions, we evaluated three sets of functional traits in nine (9) abundant species in the studied area: leaf traits (specific leaf area - SLA, leaf dry mass content - LDMC e succulence - SUC); stem traits (wood density - WD, xylem vessel area- VA and vulnerability index - VI); and physiological (turgor loss point - Ψ TLP, modulus of elasticity - \mathbb{E} and leaf capacitance - CFT). We tested if there were correlations between the analyzed attributes and if there were species groups based on their functional traits. We also calculated the relative proportions of CSR strategies using the StrateFy tool. The species of *restinga* forest, according to the CSR model, are highly stress tolerant (S / CS), some species are also competing (CS) and present different sets of attributes that influence their performance. In that, there is a variation from species with traits that guarantee a high environmental resistance, showing traits related to structural defenses (high LDMC and WD), to species that invest in attributes that guarantee higher capacity of water storage (high SUC and \mathbb{E}). Furthermore, there are species with a tendency to acquisitive strategies (high VA and SLA). The percentage of CSR did not explain the species abundance in *restinga*. Our results showed that despite the convergency in CSR strategies, there are a diversity of traits that give stress tolerance and competitive hability.

Key words: Morphophysiological traits. CSR Teory. Wood anatomy.

1. CONTEXTUALIZAÇÃO

Compreender a funcionalidade de um sistema ecológico, entendendo os inúmeros processos responsáveis na determinação dos padrões de diversidade dos organismos, como distribuição, abundância, composição e coexistência de espécies em comunidades naturais tem sido um grande desafio para a ecologia vegetal (GRIME, 2001; GÖTZENBERGER et al., 2012; SWENSON, 2013; PIERCE et al., 2017). Diante disto muitos autores tem buscado utilizar métodos capazes de descrever as possíveis respostas das espécies frente a condições abióticas distintas e suas relações ecológicas (GRIME, 1977; TILMAN, 1988, REICH et al. 1992; WARDLE et al. 1998; GARNIER et al., 2001; EVINER & CHAPIN, 2003; FYNNE et al. 2005; LEBRIJA-TREJOS et al., 2010; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

A abordagem funcional refere-se às características morfofisiológicas que estejam relacionadas com o desempenho ecológico da planta, ou seja, seus atributos funcionais (KEDDY, 1992; DE MATTOS et al., 2004; ROCHE et al., 2004; VIOLLE et al., 2007; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Os atributos funcionais são bons descritores das estratégias de aquisição e investimento de recursos, estando diretamente associados à capacidade da planta de investimento de recursos em uma determinada característica. Portanto, pode-se afirmar que diferentes adaptações morfofisiológicas ou o conjunto de atributos funcionais das espécies de uma determinada comunidade vegetal, garantem as respostas à heterogeneidade ambiental, definindo a variabilidade de estratégias e o desempenho ecológico dos indivíduos no ecossistema, ou seja, refletem a eficiência adaptativa do comportamento dos indivíduos em resposta às condições do ambiente (CORNELISSEN et al., 2003; WRIGHT et al., 2004; ROSADO & DE MATTOS, 2007; VIOLLE et al., 2007; DONOVAN et al., 2011; REICH, 2014).

As respostas de um organismo frente ao gradiente de fatores ambientais demandam um custo. Para a planta, esse custo pode ser energético ou nutricional e só será vantajoso se o benefício igualar ou sobrepujar o custo, o que é chamado de demandas conflitantes ou *trade-off* (LAMBERS et al., 2008; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). De acordo com Westoby (1998) um *trade-off* é a correlação negativa entre atributos que uma planta não pode otimizar simultaneamente, assim plantas podem investir mais em um determinado atributo em detrimento de outro. Esta alocação diferencial de recursos faz com que as espécies exibam diferentes estratégias ecológicas, garantindo sua capacidade de crescer, colonizar, competir e coexistir no ambiente (KEDDY, 1992; AMARASEKARE, 2003; SILVERTOWN, 2004; KNEITEL & CHASE, 2004; VIOLLE et al., 2007). Em um contexto evolutivo, os *trade-offs* permitem vários padrões de associações de atributos e consequente diferenciação de nichos ao longo de múltiplos gradientes de disponibilidade de recursos (STERCK et al., 2006; WRIGHT et al., 2010).

Para compreender como processos ecológicos e evolutivos modulam as estratégias de espécies de plantas foi proposto a teoria CSR que visa a compreensão da interação entre estresses e distúrbios que estariam associadas à evolução de três tipos principais de estratégias ecológicas: as espécies que possuem habilidade de competir por recursos (competidoras - C); de tolerar estresses ambientais (tolerantes a estresses - S) e espécies de ambientes expostos a distúrbios frequentes (ruderais – R) (GRIME, 1977; GRIME, 2001). Sabendo que muitas espécies de plantas são plásticas e podem responder às variações ambientais devido as suas adaptações específicas, Grime (2001) sugere que de acordo com os grupos da teoria CSR espécies de plantas possuem conjuntos de atributos comuns, que lhes conferem respostas similares a estresses e distúrbios em diferentes ecossistemas.

As restingas são ambientes que ocupam os solos arenosos de origem marinha nas planícies costeiras do litoral brasileiro, formando um complexo de tipos vegetacionais (RIZZINI, 1997; SCARANO, 2002). Em resposta aos solos arenosos esse ambiente apresenta condições abióticas definidas pela baixa disponibilidade de recursos, por conseguinte, são ambientes pobres em recurso devido à dificuldade de retenção de água e nutrientes (HENRIQUE et al., 1986; ARAUJO et al., 2004). Sua cobertura vegetal encontra - se em praias, cordões arenosos, dunas e depressões (SANTOS et al., 2014), constituindo um complexo mosaico de fisionomias vegetacionais herbáceas, arbustivas e arbóreas, que variam conforme a distância do mar (ARAUJO & LACERDA, 1987; ASSIS et al., 2004).

Neste contexto este trabalho teve por objetivo responder as seguintes questões: 1) Quais os atributos funcionais que mais determinam as estratégias ecológicas adaptativas? 2) Baseado na teoria CSR, quais as estratégias ecológicas utilizadas pelas espécies mais abundantes na restinga paraense? 3) Os atributos funcionais ou porcentagem das estratégias CSR explicam a abundância das espécies na restinga? As hipóteses a serem testadas são: ocorre variação nos atributos funcionais entre as espécies e os atributos fisiológicos integradores do funcionamento da planta melhor caracterizam as estratégias das espécies. Nas restingas as espécies vegetais mais abundantes apresentam em maior proporção a estratégia de tolerância ao estresse (S%) e o conjunto de atributos funcionais pode explicar a abundância das espécies.

1.1. Referencial Teórico

1.1.1 Atributos funcionais morfofisiológicos

Características foliares, anatômicas e fisiológicas têm sido amplamente utilizadas em estudos que visam caracterizar o desempenho ecofisiológico de espécies vegetais (GARNIER et al., 2001; ROCHE et al., 2004; BHASKAR & ACKERLY, 2006; LEBRIJA-TREJOS et al., 2010; BARTLETT et al., 2012; APGAUA, 2015; ROSADO & DE MATTOS, 2017; MORRIS, 2018). Atributos funcionais solucionam diferentes problemas quanto à aquisição e uso dos recursos, visando garantir a sobrevivência, crescimento e reprodução dos indivíduos (VIOLLE et al., 2007; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

Atributos foliares relacionados à estrutura e fisiologia foliar como área foliar específica (AFE) são bastante utilizados em abordagens funcionais dentro do contexto: *espectro econômico foliar* (WRIGHT et al. 2004), onde são fortemente expressos pelo *trade-off* entre a capacidade de adquirir recursos e crescer rapidamente, e de conservar recursos em tecidos bem protegidos e duráveis, ou seja, esse espectro consiste desde espécies com estratégias mais aquisitivas, que crescem rápido, produzindo folhas de baixo custo e com altas taxas fotossintéticas, mas que têm curto tempo de vida; até espécies com estratégias mais conservativas, que crescem lentamente e produzem folhas com um alto custo, mas que são mais resistentes a danos físicos e têm maior longevidade (WESTOBY et al., 2002; WRIGHT et al., 2004; POORTER & BONGERS, 2006; DONOVAN et al., 2011). No entanto outros atributos não estão correlacionados ao espectro econômico foliar, como a área foliar (AF) e a suculência foliar (SUC) e expressam outras dimensões ecológicas vegetais como a capacidade de adquirir recursos rapidamente em ambientes produtivos (e.g altos AF) e de resistir a estresses hídricos e nutricionais por meio do armazenamento de recursos, principalmente água (e.g altos SUC) (GRIME, 2001; CORNELISSEN et al., 2003; PIERCE et al., 2013; LAUGHLIN, 2013).

Além de atributos foliares, características fisiológicas e anatômicas revelam outras dimensões ecológicas (LAUGHLIN, 2013). Ambos diretamente associados à manutenção do balanço hídrico e eficiência na condutividade hidráulica das plantas, respectivamente. Atributos fisiológicos atuam nos processos de regulação do fluxo de água no contínuo solo-planta-atmosfera. O potencial hídrico (Ψ) e o módulo elástico volumétrico (ϵ) da planta são de extrema importância para a compreensão de inúmeros mecanismos do metabolismo e funcionamento vegetal a partir das relações hídricas e ajustes osmóticos e elásticos a nível celular na planta (BOYER, 1989; LARCHER, 2000; ACKERLY, 2004; BHASKAR & ACKERLY, 2006;

BARTLETT et al., 2012). Em situações de deficiência hídrica, a capacidade de resistência das plantas está diretamente associada a mecanismos que reduzem o risco de cavitação nos vasos xilemáticos. Nesse âmbito, atributos como densidade da madeira (DM), área do lúmen dos vasos (AV), número de vasos por unidade de área, ou densidade dos vasos (DV) refletem um *trade-off* entre a eficiência de condutividade hidráulica e a resistência à cavitação em solos muito secos (HACKE et al., 2001; WESTOBY & WRIGHT, 2006).

1.1.2 Estratégias adaptativas - A Teoria CSR

A Teoria CSR é uma das mais antigas teorias de estratégias ecológicas adaptativas, que visa à compreensão dos processos ecológicos e evolutivos que moldam as estratégias de espécies de plantas e a estrutura de comunidades vegetais (GRIME, 1977, 2001). De acordo com Philip Grime (1997), dois fatores externos limitam a quantidade de biomassa vegetal em qualquer habitat: estresses e distúrbios. O estresse restringe o crescimento vegetal, a partir de restrições na produção fotossintética das plantas, na limitação de recursos (i.e. luz, água e nutrientes minerais) ou de temperaturas extremas; e os distúrbios, estão associados à perda parcial ou total de biomassa vegetal, por ocasião de herbivoria, patógenos, atividades antrópicas, além de fenômenos naturais (e.g. inundações, seca). Desta forma, a interação entre estresses e distúrbios, irá limitar de diferentes formas a produção de biomassa e definiria a pressão seletiva de um determinado habitat na evolução de estratégias ecológicas vegetais (GRIME, 1977, 2001).

A teoria proposta por Philip Grime (1977) resulta de combinações entre níveis altos e baixos de estresses e distúrbios, apontando três tipos principais de estratégias ecológicas em plantas: competidoras (“C”), que dominam ambientes com alta disponibilidade de recursos e baixa intensidade de distúrbios; tolerantes a estresses (“S”, do inglês, *stress-tolerators*), que ocupam ambientes estressantes com baixo nível de distúrbio; e ruderais (“R”), que mantém populações em áreas expostas a frequentes distúrbios, sendo que com alta disponibilidade de recursos (i.e. baixo estresse). No entanto, estas três estratégias só serão viáveis em habitats que não são expostos a distúrbios frequentes e estresses ambientais constantes, pois tornam inviável o desenvolvimento vegetal. As estratégias CSR representariam extremos da especialização evolutiva das plantas, de forma que estratégias intermediárias também são consideradas, dependendo do grau de estresses e distúrbios (GRIME, 1977, 2001).

Segundo Grime (2001), mesmo que as plantas apresentem adaptações específicas de acordo com cada contexto ambiental, estas também possuem conjuntos de atributos comuns, que lhes conferem respostas similares a estresses e distúrbios em diferentes ecossistemas. Plantas

ruderais possuem ciclos de vida curto, com um desenvolvimento reprodutivo precoce e prolongado, que lhes garante sucesso ecológico em ambientes expostos a distúrbios intensos e frequentes. Plantas competitivas e tolerantes a estresses são comumente encontradas em ambientes caracterizados por uma baixa intensidade de distúrbios. Assim, a diferença entre plantas competitivas (“C”) e plantas tolerantes a estresses (“S”), são que, as que apresentam a estratégia (“C”) são adaptadas às variações espaciais na disponibilidade de recursos, e as plantas com estratégia (“S”) são adaptadas a habitats com variações temporais na disponibilidade de recursos (GRIME, 1977, 2001).

1.1.3 Caracterização das planícies costeiras paraenses

A Restinga é um conjunto ecossistêmico relacionado com o oceano quanto a sua origem e os processos nele atuantes, possuindo características específicas com relação à composição florística, estrutura da comunidade vegetal, funcionamento e interações com o sistema solo-atmosfera (SILVA, 1990). Neste contexto, para a Ecologia Vegetal, Restingas são ambientes geologicamente recentes que surgiram no quaternário e são constituídos por diferentes tipos vegetacionais estabelecidos sobre solos arenosos que ocorrem na região das planícies costeiras distribuídas ao longo do litoral brasileiro e as espécies que as colonizam, são em sua maioria, provenientes de outros ecossistemas adjacentes (AZEVEDO et al., 2014). Seus cordões arenosos têm origem ao longo do processo de formação deste ambiente, predominantemente por deposição marinha nas fases de recuo do nível do mar em diferentes períodos geológicos (SUGUIO & TESSLER, 1984; FREIRE, 1990; RIZZINI, 1997).

Ao longo do litoral brasileiro, a cobertura vegetal nas restingas encontra - se distribuída entre praias, cordões arenosos, dunas e depressões, e se diferencia de acordo com o estágio sucessional em estrato herbáceo, arbustivo e arbóreo (SANTOS & BASTOS, 2014). Podemos destacar três fatores principais para a definição dos tipos de vegetação que se estabelecem nessa região: 1) a *distância do mar*, onde as condições ambientais variam de acordo com a salinidade e temperatura; 2) a *topografia do terreno*, que está relacionado a seus cordões arenosos depositados paralelos ao mar ao longo do processo de formação deste ambiente, associado também aos processos de deposição e remoção de material arenoso nessas regiões, que proporciona um gradiente ambiental em função de seus solos possuírem a baixa capacidade de retenção de água e de nutrientes; 3) trata-se da *própria vegetação* que ao se estabelecer no solo arenoso modifica as condições ambientais, permitindo que outras plantas possam se estabelecer (ARAUJO et al., 2004; AZEVEDO et al., 2014).

No litoral amazônico ou equatorial, que abrange os Estados do Pará, Amapá e Maranhão (SUGUIO & TESSLER, 1984), as restingas ocupam uma área estimada de 1.000 km², o que corresponde a menos de 0,1% da cobertura vegetacional dos estados citados (AMARAL et al., 2008). Esse ecossistema no Pará apresenta sete fisionomias: a formação vegetal *Halófila* (halo = sal, fila = afinidade); *Psamófila reptante* (Psamo = areia, fila = afinidade, reptante = que se arrasta); *Brejo herbáceo*; *Vegetação sobre dunas*; *Campo entre dunas*; *Formação arbustiva aberta* e a fisionomia *Floresta de restinga* que localiza se em áreas planas ou sobre dunas, possui uma baixa riqueza de espécies e abundância de indivíduos, é composta por arbustos e árvores de 3 a 5m de altura, podendo ser encontrada espécies que chegam até 10m de altura. Esta formação faz limite com manguezais e vegetação secundária, também chamada de capoeira (BASTOS, 1996; AMARAL et al., 2008; SANTOS & BASTOS, 2014).

2. ESTRATÉGIAS ECOLÓGICAS E ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE ESPÉCIES LENHOSAS DE FLORESTA DE RESTINGA

2.1. INTRODUÇÃO

O desempenho ecológico das plantas está diretamente relacionado com suas características morfológicas e fisiológicas, ou seja, seus atributos funcionais, o que lhes confere a capacidade de crescer, colonizar, competir e coexistir no ambiente (KEDDY, 1992; DE MATTOS et al., 2004; ROCHE et al., 2004; VIOILLE et al., 2007; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Os atributos funcionais são bons descritores das estratégias de aquisição, investimento e uso de recursos influenciando no padrão de distribuição das espécies e na produtividade dos ecossistemas (WRIGHT et al., 2004; REICH, 2014). Desta forma, a diversidade de respostas das espécies, ou suas táticas de sobrevivência no ambiente constituem suas estratégias ecológicas (REICH et al., 1992; GRIME, 1977).

Alguns atributos funcionais têm sido amplamente utilizados buscando descrever estratégias e podem estar positivamente associados a abundância e dominância das espécies nas comunidades vegetacionais (WESTOBY et al., 2002; CORNELISSEN et al. 2003; BHASKAR & ACKERLY, 2006; ROSADO & DE MATTOS, 2010; BARTLETT et al., 2012; APGAUA et al., 2015; ROSADO & DE MATTOS, 2017). Dentre esses, destacam-se os atributos foliares tais como o conteúdo de massa seca foliar (CMSF), que indica o investimento de carbono da planta em defesas estruturais nas folhas (WRIGHT et al., 2004); a suculência (SUC) que está relacionada a capacidade de estocagem de água nas folhas e outros. Características da madeira e do ramo, como a densidade da madeira (DM), podem ser utilizadas para avaliar a resistência física, suporte mecânico das espécies e também podem influenciar no transporte hídrico (CHAVE et al., 2009). Também destacam-se os atributos fisiológicos, como o potencial hídrico no ponto de perda de turgor (Ψ_{TLP}), que reflete o estado termodinâmico da água na planta no momento de perda de turgescência foliar e o módulo de elasticidade (\mathbb{E}) associado a capacidade de absorção e armazenamento de água baseado na rigidez da parede celular das folhas (BARTLETT et al., 2012). Esses são ótimos descritores de estratégias e podem estar positivamente associados a abundância e dominância das espécies nas comunidades vegetacionais (WESTOBY et al., 2002; CORNELISSEN et al. 2003; BHASKAR & ACKERLY, 2006; ROSADO & DE MATTOS, 2010; BARTLETT et al., 2012; APGAUA et al., 2015; ROSADO & DE MATTOS, 2017).

O investimento em recursos nas plantas é determinado pelos *trade-offs* entre a capacidade de adquirir recursos e crescer rapidamente; e de conservar recursos em tecidos bem protegidos, resistentes e duráveis, caracterizando, dessa forma, estratégias aquisitivas vs conservativas,

respectivamente. Nesse sentido, espécies com uma estratégia aquisitiva tenderiam a apresentar maior área foliar específica (AFE), menor conteúdo de matéria seca nas folhas (CMSF), menor DM e vasos maiores, uma vez que essas espécies investem em atributos que lhes garantem maior aquisição de recursos (WRIGHT et al., 2004; CHAVE et al., 2009; APGAUA et al., 2015). Por outro lado, as espécies mais conservativas, geralmente possuem um crescimento mais lento, investindo em tecidos com um alto custo (menor AFE, maior CMSF e DM), mas que são mais resistentes a danos físicos e têm maior longevidade (WESTOBY et al., 2002; WRIGHT et al., 2004; POORTER & BONGERS, 2006; DONOVAN et al., 2011).

Para compreender como processos ecológicos e evolutivos modulam as estratégias de espécies de plantas foi proposto a teoria CSR. Esta teoria visa à compreensão da interação entre estresses e distúrbios que estariam associadas à evolução de três tipos principais de estratégias ecológicas em plantas, isto é, as espécies podem ser classificadas quanto à habilidade de competir por recursos (competidoras – C); de tolerar estresses ambientais (tolerantes a estresses – S); e espécies de ambientes expostos a distúrbios frequentes (ruderais – R) (GRIME, 1977; GRIME, 2001). Sabe - se que muitas espécies de plantas são plásticas e podem responder às variações ambientais devido as suas adaptações específicas em diferentes ambientes. No entanto, Grime (2001) sugere que espécies de plantas de acordo com os grupos da teoria CSR possuem conjuntos de atributos comuns, que lhes conferem respostas similares a estresses e distúrbios em diferentes ecossistemas. Deste modo, visando compreender cada vez mais e de modo mais amplo os processos ecológicos que determinam as estratégias de plantas, Pierce et al. (2017), desenvolveram um método de classificação CSR em escala global com base em três atributos foliares de fácil mensuração (área foliar - AF, área foliar específica - AFE e conteúdo de massa seca foliar - CMSF) e com padrões de covariação reconhecidos. O método proposto tem sua base em análises matemáticas complexas, a partir de um software (STRATEFY) que permite a definição de um percentual de estratégias C, S e R para cada espécie (PIERCE et al. 2017).

Ecossistemas costeiros como as restingas em resposta aos solos arenosos apresentam condições abióticas definidas pela baixa disponibilidade de recursos, por conseguinte, são ambientes pobres em recurso devido à dificuldade de retenção de água e nutrientes (HENRIQUE et al., 1986; ARAUJO et al., 2004). As restingas são ambientes relacionados com o oceano quanto a sua origem e os processos nele atuantes, ocupam os solos arenosos nas planícies costeiras do litoral brasileiro, constituindo um complexo mosaico de fisionomias vegetacionais herbáceas, arbustivas e arbóreas, que variam conforme a distância do mar (ARAUJO & LACERDA, 1987; SILVA, 1990; RIZZINI, 1997; SCARANO, 2002; ASSIS et al., 2004). Sua cobertura vegetal encontra - se em praias, cordões arenosos, dunas e depressões (ALMEIDA et al., 2009). No Pará

esse ecossistema apresenta sete fisionomias variando de formações abertas a fisionomias florestais, sendo elas, a formação vegetal Halófila, Psamófila reptante, Brejo herbáceo, Vegetação sobre dunas, Campo entre dunas, Formação arbustiva aberta e Floresta de restinga (BASTOS, 1996; AMARAL et al., 2008; SANTOS et al., 2014).

Neste contexto, avaliamos um conjunto de atributos funcionais foliares, de madeira e fisiológicos das espécies mais abundantes em Floresta de restinga, na qual buscamos responder: i) quais os atributos funcionais que mais caracterizam as estratégias ecológicas das espécies; ii) quais as estratégias ecológicas CSR utilizadas pelas espécies mais abundantes em ambientes de restinga; iii) o conjunto de atributos funcionais ou as porcentagens CSR explicam a abundância das espécies na restinga. Para o objetivo i, esperamos que exista variação nos atributos funcionais entre as espécies e que os atributos fisiológicos melhor caracterizem as estratégias das espécies. Para o objetivo ii, esperamos que nas restingas, as espécies vegetais abundantes mostrem uma maior proporção da estratégia de tolerância ao estresse (S%) e, por fim, para o objetivo iii, esperamos que a abundância das espécies esteja relacionada aos atributos funcionais ou as proporções de estratégias CSR apresentados por elas.

2.2. MATERIAL E MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo e espécies coletadas

O estudo foi realizado na área de restinga “Proteção Ambiental Algodoal-Maiandeua” que está localizada no município de Maracanã, no litoral nordeste do Estado do Pará sob as coordenadas geográficas 00°38'29"S e 47°31'54"W (Figura 1A). A região apresenta clima tropical úmido do tipo Aw da classificação de Köppen, com temperatura média anual de 31,7 °C e mínima anual de 25,2 °C, com um valor acumulado anual de índice pluviométrico em torno 2.800 mm (BASTOS & LOBATO, 1996). A formação florestal estudada foi a Floresta de restinga (Figura 1B), com nível topográfico de pouco plano a ondulado; solo muito arenoso; luminosidade regular; biomassa foliar elevada sob a superfície do solo (SENNA & BASTOS, 2009).

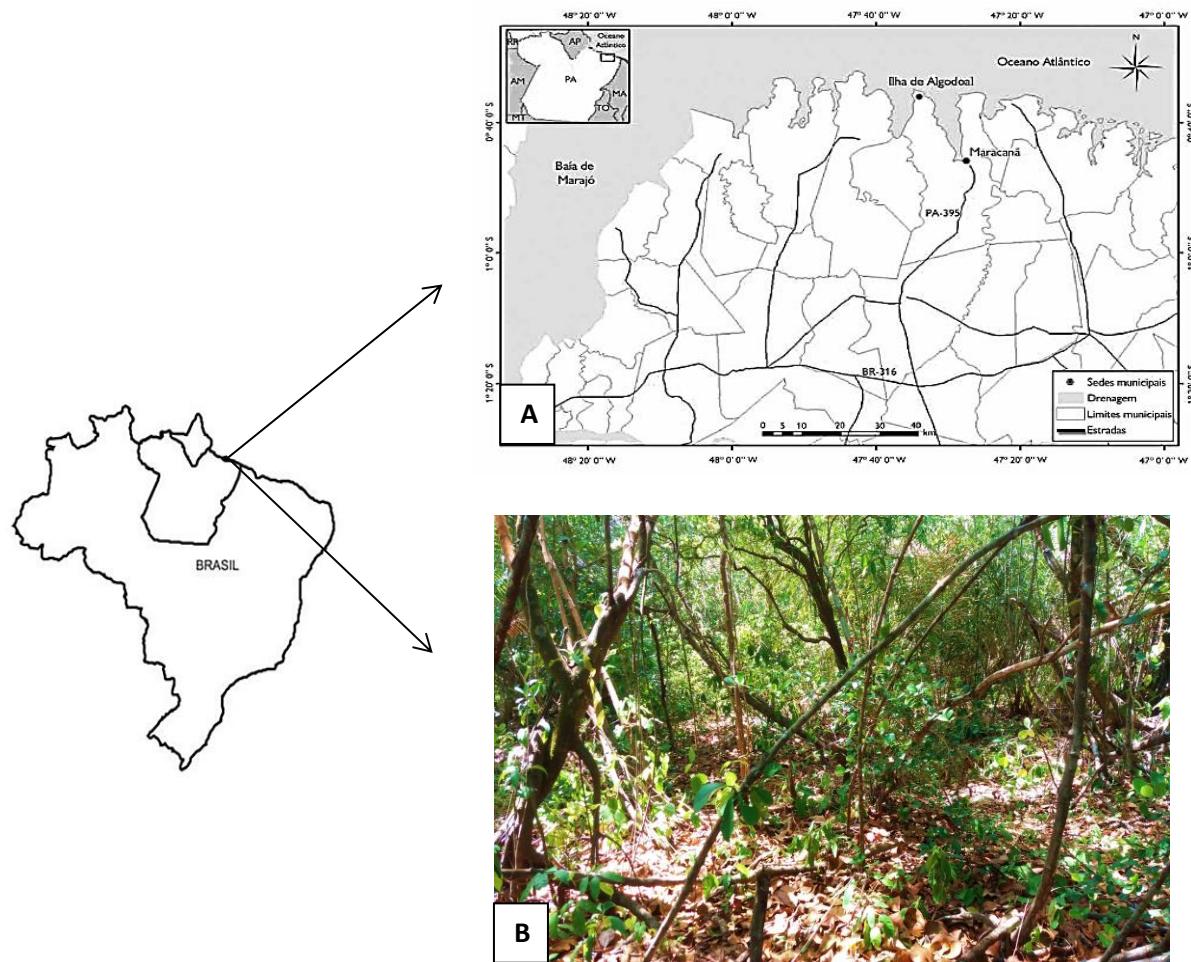


Figura 1. Mapa de localização da área estudada. **(A)** Ilha de Algodoal/PA **(B)** Fisionomia Floresta de restinga, área onde todas as coletas deste estudo foram realizadas.

Foram selecionadas 9 espécies arbóreas dentre as espécies com maior abundância (AB) e maiores valores de importância fitossociológica (VI). As espécies selecionadas foram *Anacardium occidentale* L., *Tapirira guianensis* Aubl. (ANARCADIACEAE), *Himatanthus articulatus* (Vahl) Woodson (APOCYNACEAE), *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (BURSERACEAE), *Clusia hoffmannseggiana* Schltdl (CLUSIACEAE), *Copaifera martii* Hayne, (FABACEAE), *Pouteria ramiflora* (Mart.) Radlk. (SAPOTACEAE), *Hirtella racemosa* Lam. (CHRYSOBALANACEAE), *Pagamea guianensis* Aubl. (RUBIACEAE) (Tabela 1).

Tabela 1. Família, abundância (AB) e valores de importância (VI) das espécies coletadas que ocorrem na fisionomia floresta de restinga em Algodoal/PA.

Espécies	Família	AB	VI
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Anarcadiaceae	11	5,8
<i>Pagamea guianensis</i> Aubl.	Rubiaceae	18	8,1
<i>Anacardium occidentale</i> L.	Anarcadiaceae	20	17,7
<i>Copaifera martii</i> Hayne	Fabaceae	14	7,27
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	Sapotaceae	11	8,6
<i>Himatanthus articulatus</i> (Vahl) Woodson	Apocynaceae	8	5,6
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	Burseraceae	5	3,2
<i>Clusia hoffmannseggiana</i> Schltl	Clusiaceae	11	6,5
<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	Chrysobalanaceae	19	7,2

As coletas foram realizadas em 14 parcelas permanentes, previamente inventariadas (AMARAL et al. em preparação). Nessas parcelas selecionamos três indivíduos para o estudo. Para cada indivíduo selecionado, foi coletado o ramo mais alto possível, a ser alcançado com um podão, com folhas totalmente expandidas e que estivessem completamente expostas à radiação solar, evitando folhas muito novas, com muita herbivoria ou aparentemente doentes (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). As espécies foram devidamente marcadas em campo e os ramos foram acondicionados em sacos plásticos fechados para minimizar a desidratação e serem analisados posteriormente. A partir dos ramos coletados foram mensurados atributos funcionais foliares, do ramo (madeira) e atributos fisiológicos ou integradores do funcionamento da planta.

2.2.2 Atributos funcionais foliares

De cada espécie foram coletadas 15 folhas por indivíduo (N=3 ind.), dos quais calculamos três atributos funcionais: Área Foliar Específica (AFE), Conteúdo de Massa Seca Foliar (CMSF) e Suculência foliar (SUC).

Ainda em campo após serem coletadas, as folhas selecionadas foram acondicionadas em um recipiente com água por 1 hora para a reidratação, para serem fotografadas com uma câmera digital. As faces adaxiais das folhas foram analisadas no software IMAGEJ (RASBAND, 2007) para a mensuração da área foliar (AF). As folhas também foram pesadas em uma balança digital com precisão de 0,0001g para a obtenção da massa saturada e posteriormente colocadas em estufa a 70 °C por 48h. Após este período as folhas novamente foram pesadas em balança digital (0,0001g) para a obtenção da massa seca foliar. A partir disto foi calculada a área foliar específica (AFE) ($m^2 \cdot g^{-1}$), razão entre a área foliar e a massa seca das folhas; o Conteúdo de Massa Seca Foliar (CMSF) (g), razão entre a massa seca e a massa saturada foliar e a suculência (SUC) ($g \cdot m^{-2}$), resultado da diferença entre a massa saturada e a massa seca, dividida pela área foliar; (WITKOWSKI & LAMONT, 1991; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

2.2.3 Atributos funcionais fisiológicos

Os atributos fisiológicos foram obtidos a partir das curvas Pressão-volume (P-V), que denotam a capacidade de ajuste e/ou manutenção do equilíbrio hídrico das plantas. Para construção dessas curvas foram coletados ramos de 3 indivíduos por espécie e selecionadas de 3 a 5 folhas para as medições. Após a coleta, os ramos foram colocados em sacos plásticos fechados e bem umedecidos para minimizar a transpiração das folhas. Em laboratório, o pecíolo das folhas foi cortado debaixo d'água, para evitar cavitação nos vasos no pecíolo, e colocados em recipientes com água por um período mínimo de 24 horas. Após este período, antes de iniciar as medidas cada folha foi retirada do recipiente, o pecíolo novamente cortado e a folha foi pesada em uma balança digital (0,0001 g) para a obtenção da massa saturada da folha (g), e posteriormente inserida em uma câmara de pressão (Bomba de Scholander) para estimativa do potencial hídrico correspondente (Mpa) (BARTLETT et al., 2012). As folhas foram deixadas sobre a bancada para desidratarem, e o mesmo procedimento de pesagem da massa foliar e medida de potencial hídrico foi repetido até que a massa da folha não oscilasse mais. Para cada curva P-V exigiu-se o mínimo de dez pontos e valores finais de potencial hídrico entre -3,5 e -4,0 Mpa. Ao final do processo as folhas foram colocadas em estufa com temperatura de 70°C por 48 horas e pesadas para determinar o conteúdo relativo de água (CRA). Os atributos obtidos a partir das curvas P-V foram: o potencial hídrico no ponto de perda de turgor (Ψ_{TLP}) (Mpa), estimado a partir dos declínios de potencial hídrico ao longo da região curvilínea da curva P-V, que mostra o efeito dos potenciais de turgor (Ψ_T) e osmóticos (Ψ_π) dentro das células, no potencial hídrico (Ψ) de ponto de perda de turgor celular os declínios de potencial hídrico se devem apenas a ação do potencial osmótico

(região linear) (Figura 2); a capacidade antes do ponto de perda de turgor (CFT) (MPa^{-1}), calculados a partir da CRA e Ψ antes da perda de turgor das folhas e o módulo de elasticidade volumétrico (ϵ) (Mpa) que reflete o grau de rigidez da parede celular, que foi obtido a partir da relação entre o volume de água e a pressão potencial de turgor na célula (BHASKAR & ACKERLY, 2006; BARTLETT et al., 2012).

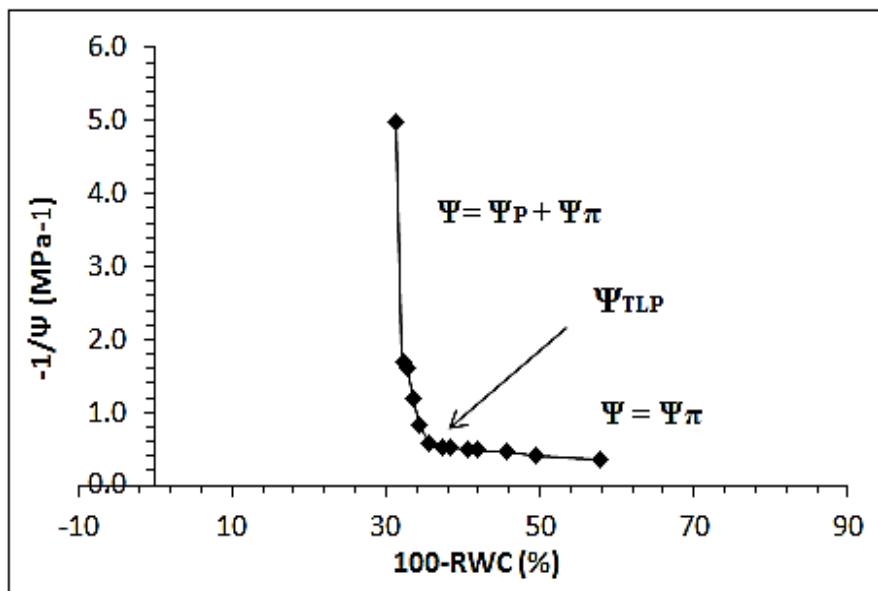


Figura 2. Curva Pressão-Volume obtida em *Anacardium occidentale* a partir da relação entre o inverso do potencial hídrico e 100 - conteúdo relativo de água (100 – CRA %). A região curvilínea da curva P-V mostra o efeito dos potenciais de turgor e osmóticos dentro das células. No Ψ de ponto perda de turgor celular (seta), os declínios de potencial hídrico se devem apenas a ação do potencial osmótico (região linear).

2.2.4 Atributos funcionais de madeira

O atributo densidade do ramo (DM) foi obtido a partir da divisão da massa seca pelo volume do ramo coletado. Sendo assim, para o cálculo da DM foram separadas duas secções do ramo coletado, para cada indivíduo ($N=3$ ind.), medindo em torno de 3 a 5 cm, com diâmetros em média de 5 mm. De cada secção do ramo coletado foi removida a casca e foram submersos em água por 48h para reidratação. Após a hidratação as amostras foram imersas em um recipiente, contendo água e disposto em uma balança digital (0,0001g) a partir do qual seus valores foram quantificados para a obtenção do volume através do princípio de Arquimedes (Empuxo). De acordo com o princípio de Arquimedes, a medida de massa da água deslocada é igual ao volume da amostra e por fim as secções dos ramos foram desidratadas em estufa a 70°C por 72 horas para obtenção da massa seca (BITTENCOURT et al., 2016).

Também foram separadas duas secções do ramo (N=3 ind.) para análises das características anatômicas. Estas secções foram fixadas em solução contendo etanol 45%, água 40%, 10% de formalina e 5% de ácido acético (FAA), para posteriormente serem realizados cortes histológicos com espessura de 40 a 100 μ m da secção transversal do ramo com auxílio de um micrótomo de deslize. Os cortes histológicos transversais foram submetidos a um processo de clarificação em solução de hipoclorito de sódio (NaClO), corados em azul de Toluidina 1% e Safranina 1%, para contrastar suas estruturas celulares, por um período de 2 minutos, retirando-se o excesso com água destilada e dando prosseguimento a desidratação em série alcoólica etílica crescente de 50%, 70%, 92% e 100%. Posteriormente, o material foi disposto entre lâmina e lamínula com glicerina 50% ($C_3H_8O_3$), vedadas com esmalte incolor para obtenção de lâminas semipermanentes, posteriormente fotografadas em microscópio com câmera acoplada (BURGER & RICHTER, 1991; KRAUS & ARDUIN, 1997). As imagens obtidas foram analisadas no software IMAGEJ (Figura 3) possibilitando a mensuração de dois atributos funcionais da madeira: tamanho do lúmen dos vasos ou Área de vasos (AV) (μ m $^{-2}$) e Índice de vulnerabilidade (IV) (μ m mm $^{-2}$) que foi obtido pela razão entre o diâmetro dos vasos e a frequência de vasos por unidade de área (SCHOLZ et al., 2013; COSME et al., 2017).

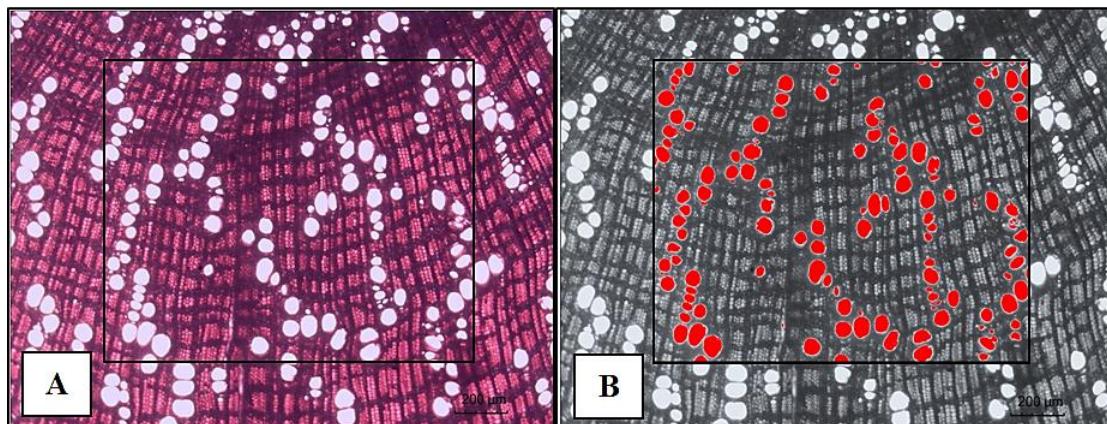


Figura 3. Ilustração da mensuração dos caracteres anatômicos de *Pouteria ramiflora* a partir do software IMAGEJ. **(A)** Imagem original, **(B)** Imagem processada para análise.

2.2.5 Análise dos dados

Foram aplicados testes de normalidade (Shapiro-Wilk) e homogeneidade (Levene) dos dados de acordo com os pressupostos para uso das análises paramétricas.

Para responder o primeiro objetivo, mostramos os valores médios obtidos de todos os atributos funcionais e avaliamos se houve correlação entre os atributos estudados, a partir de uma matriz de correlação de Pearson, apresentando desta forma os *trade-offs* utilizados pelas espécies. Posteriormente os parâmetros foram testados a partir de uma Análise de Variância (ANOVA) com teste *post-hoc* de Tukey e para dados não paramétricos a partir do teste Kruskall Wallis. Os dados foram organizados em uma matriz de média de atributos por espécie, que foram submetidos a uma análise de componentes principais (PCA), de acordo com o critério Broken-Stick, para identificar possíveis combinações e agrupamentos de atributos e espécies. (ZAR, 2010; GOTELLI, 2011; LEGENDRE & LEGENDRE, 2012).

Para responder o segundo objetivo calculou-se as proporções relativas de estratégias CSR para cada espécie com base nos seus valores de Área Foliar Específica (AFE), Conteúdo de Massa Seca Foliar (CMSF) e Área Foliar (AF) utilizando a ferramenta StrateFy ao conjunto de dados. Os atributos funcionais AFE e CMSF foram gerados automaticamente no software StrateFy, a partir da inserção dos valores de AF, massa saturada e massa seca das folhas (PIERCE et al., 2017). E para responder ao terceiro objetivo, utilizamos regressões lineares entre as porcentagens C%, S%, scores da PCA para espécie (como uma medida de consolidação dos atributos) e os dados de abundância das espécies analisadas, assim como também testamos as associações entre as proporções relativas de C% e S% e todo o conjunto de atributos funcionais medidos no presente estudo a partir de correlações de Pearson, onde avaliamos quais as variáveis mais associadas às estratégias C-S e que poderiam explicar a dominância das espécies (ROSADO & DE MATTOS, 2017). Todas as análises estatísticas e gráficas foram realizadas utilizando o programa R e PAST considerando um nível de significância de $\alpha = 0,05$.

2.3. RESULTADOS

2.3.1 Atributos funcionais foliares

O atributo AFE diferiu entre as espécies ($F= 46,6$; $p<0,001$), variando de $0,0031 \pm 0,0008$ em *C. hoffmannseggiana* a $0,0137 \pm 0,0014 \text{ m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ em *H. racemosa* (Tabela 4 - Material Suplementar; Figura 4A). Para o CMSF, os valores variaram de $0,31 \pm 0,023$ em *P. guianensis* a $0,62 \pm 0,043 \text{ g}$ em *C. martii*, diferindo entre as espécies ($F= 46,6$; $p<0,001$) (Figura 4B). Para SUC, a espécie que apresentou menor valor foi *H. racemosa* ($56,9 \pm 4,9 \text{ g.m}^{-2}$), diferindo das demais espécies ($F= 29,2$; $p<0,001$) (Figura 4C). Observou-se uma correlação negativa entre os atributos CMSF e SUC ($R= -0,87$; $p=0,001$) (Tabela 2).

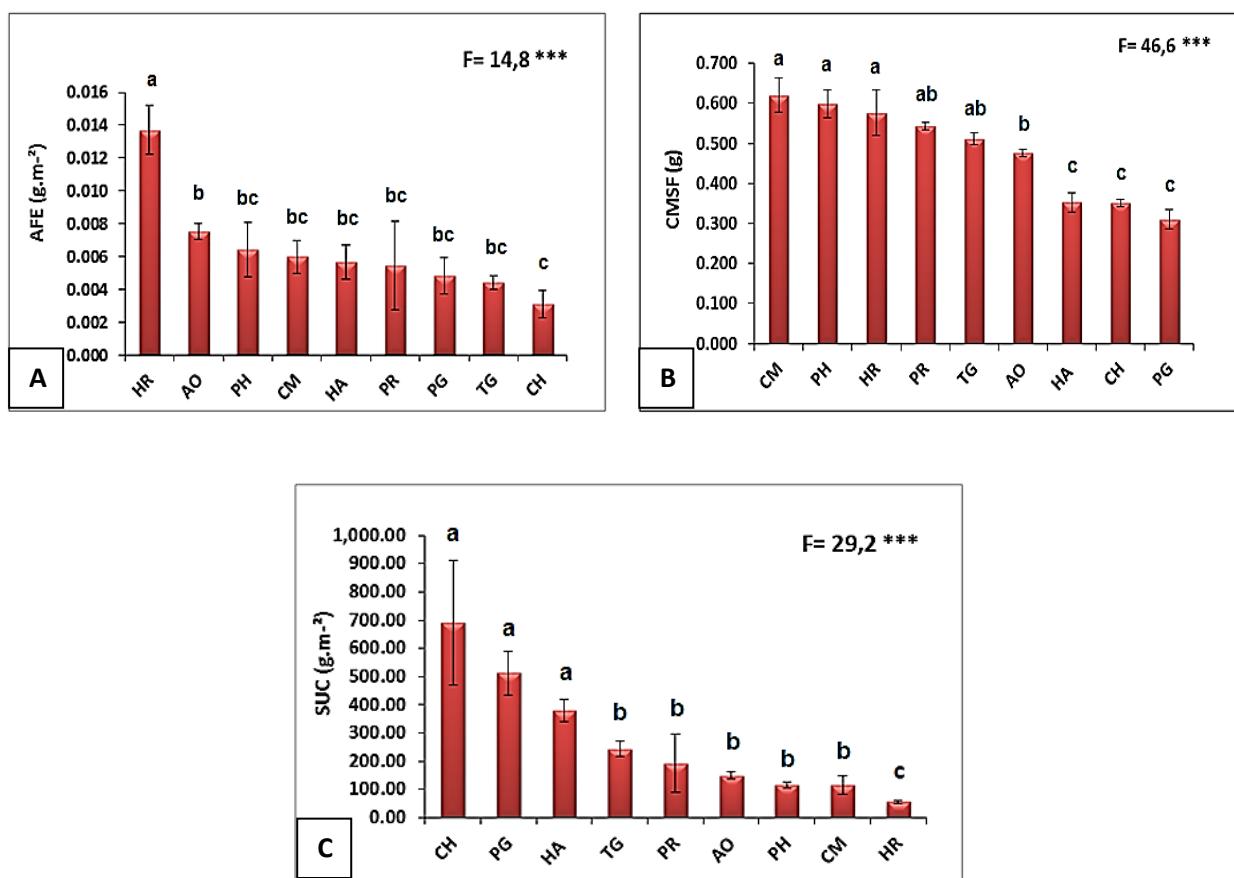


Figura 4. Médias ($\pm \text{D.P.}$) de atributos foliares, AFE - área foliar específica (A), CMSF - conteúdo de massa seca foliar (B) e SUC - suculência (C), de nove espécies arbóreas de floresta de restinga, Algodoal/PA. *Anacardium occidentale* (AO), *Clusia hoffmannseggiana* (CH), *Copaifera martii* (CM), *Himathanthus articulatus* (HA), *Hirtella racemosa* (HR), *Pagamea guianensis* (PG), *Pouteria ramiflora* (PR), *Protium heptaphyllum* (PH) e *Tapirira guianensis* (TG). Os valores de F e P (ANOVA) são fornecidos. Os níveis de significância indicado da seguinte forma: P <0,001 ***. Diferenças significativas entre as espécies são indicadas por letras diferentes (Tukey HSD, $p <0,05$).

2.3.2 Atributos funcionais fisiológicos

O atributo Ψ_{TLP} variou de $-3,06 \pm 0,24$ em *P. ramiflora* a $-1,29 \pm 0,27$ MPa em *P. heptaphyllum*, apresentando diferenças significativas entre as espécies ($F=11,8$; $p<0,001$) (Tabela 5 - Material Suplementar; Figura 5A). No atributo CFT, *C. hoffmannseggiana* apresentou a menor capacidade ($0,02 \pm 0,004$) e *H. racemosa* a maior capacidade ($0,21 \pm 0,18$) (MPa $^{-1}$), no entanto, a diferença apresentada pelas espécies não foi significativa ($H=15,6$; $p>0,05$) (Figura 5B). A ϵ também não diferiu entre as espécies ($F=2,2$; $p=0,07$) (Figura 5C), com um valor médio de $16,0 \pm 12,2$ (Mpa). Houve correlação positiva entre AFE e CFT ($R=0,94$; $p=0,0001$), SUC e ϵ ($R=0,85$; $p=0,003$). O módulo de elasticidade (ϵ) apresentou uma relação negativa com a CMSF ($R= -0,76$; $p=0,01$) (Tabela 2).

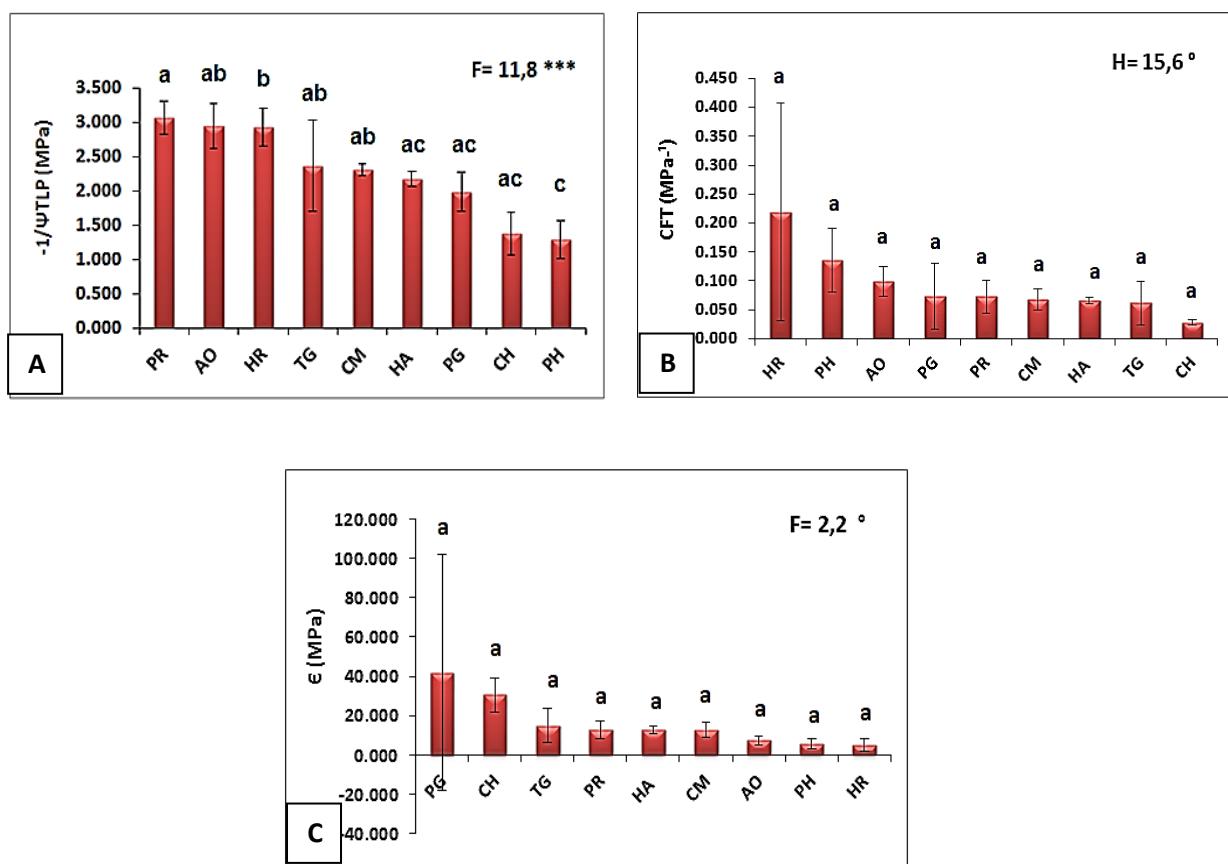


Figura 5. Médias (\pm D.P) de atributos fisiológicos, Ψ_{TLP} - potencial hídrico no ponto de perda de turgor (A), CFT - capacidade foliar antes da perda de turgor (B) e ϵ - módulo de elasticidade foliar (C), de nove espécies arbóreas de floresta de restinga, Algodoal/PA. *Anacardium occidentale* (AO), *Clusia hoffmannseggiana* (CH), *Copaifera martii* (CM), *Himathanthus articulatus* (HA), *Hirtella racemosa* (HR), *Pagamea guianensis* (PG), *Pouteria ramiflora* (PR), *Protium heptaphyllum* (PH) e *Tapirira guianensis* (TG). Os valores de F e P (ANOVA), H e P (Kruskall wallis) são fornecidos. Os níveis de significância indicados da seguinte forma: P <0,001 ***, >0,05°. Diferenças significativas entre as espécies são indicadas por letras diferentes (Tukey HSD, p <0,05).

2.3.3 Atributos funcionais de madeira

Os atributos do ramo variaram entre a maioria das espécies (Tabela 6 - Material Suplementar). A DM variou entre as espécies estudadas ($F=16,0$; $p<0,001$), com *H. racemosa* apresentando a maior densidade da madeira ($0,73 \pm 0,020 \text{ g.cm}^{-3}$) e *C. Hoffmannseggiana* e *H. articulatus* os menores valores (Figura 6A). A média da área dos vasos (AV) do xilema variou de $824,1 \pm 74,7$ a $2416,7 \pm 308,2 \text{ } (\mu\text{m}^{-2})$ em *P. guianensis* e *C. martii*, respectivamente, no qual houve diferenças entre as espécies estudadas ($F=6,4$; $p<0,001$) (Figura 6B). O IV diferiu entre as espécies ($H=23,2$; $p=0,003$), na qual os maiores valores foram observados em *A. occidentale* ($245,1 \pm 137,5 \text{ } (\mu\text{m mm}^{-2})$) diferindo de todas as demais espécies (Figura 6C). Uma correlação negativa foi observada entre AV e Ψ_{TLP} ($R= -0,75$; $p=0,01$). A DM não apresentou correlação com as demais variáveis estimadas neste estudo (Tabela 2).

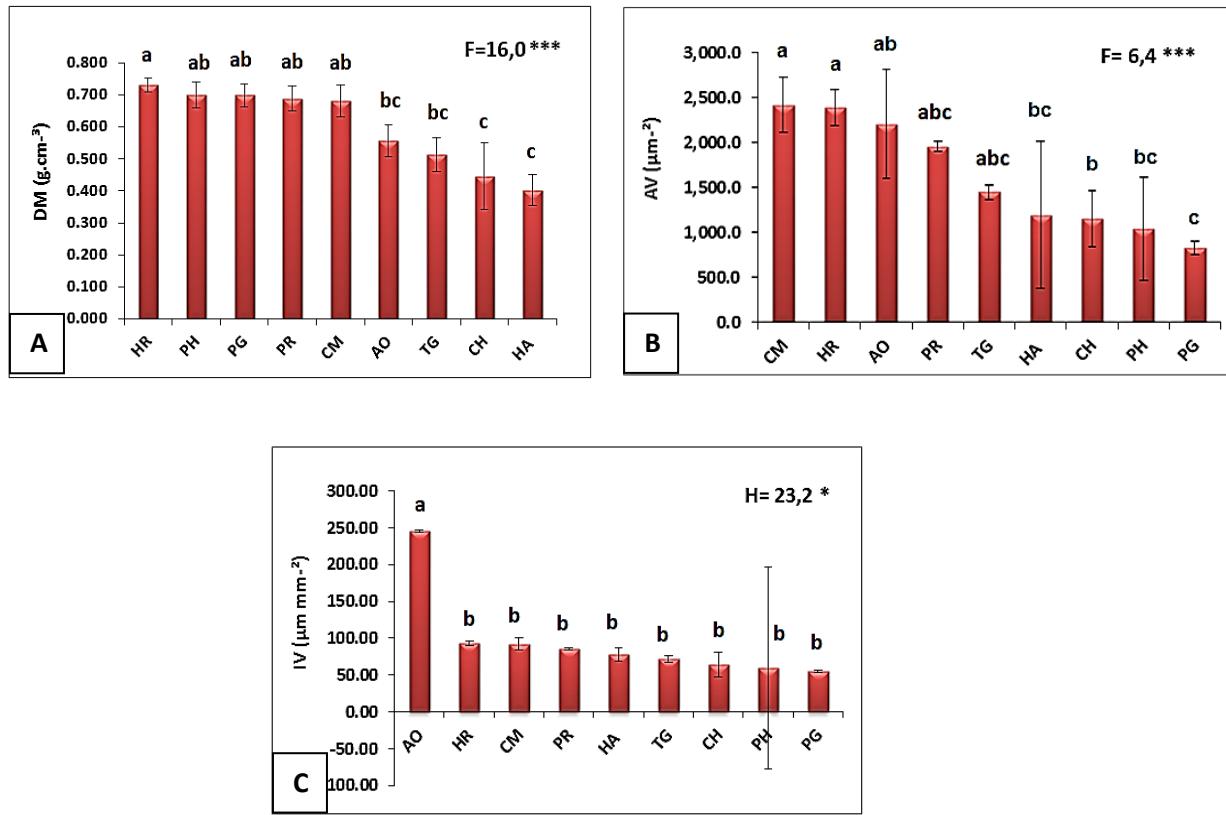


Figura 6. Médias (\pm D.P) de atributos de madeira, DM - densidade da madeira (A), AV - área dos vasos (B), IV - índice de vulnerabilidade (C), de nove espécies arbóreas de floresta de restinga, Algodoal/PA. *Anacardium occidentale* (AO), *Clusia hoffmannseggiana* (CH), *Copaifera martii* (CM), *Himathanthus articulatus* (HA), *Hirtella racemosa* (HR), *Pagamea guianensis* (PG), *Pouteria ramiflora* (PR), *Protium heptaphyllum* (PH) e *Tapirira guianensis* (TG). Os valores de F e P (ANOVA), H e P (Kruskall wallis) são fornecidos. Os níveis de significância indicado da seguinte forma: P <0,05 *, <0,001 **. Diferenças significativas entre as espécies são indicadas por letras diferentes (Tukey HSD, p <0,05).

Tabela 2. Coeficiente de correlação de Pearson entre pares de variáveis. Nesta matriz de correlação foram adicionados os dados referentes às estratégias CSR e aos dados de abundância das espécies. Correlações significativas ($p<0,05$) mostradas em negrito.

C (%)	S (%)	AB	CMSF	AFE	SUC	ΨTLP	€	CFT	DM	VA	IV
C (%)	0,00036622	0,088457	0,57033	0,081511	0,67419	0,55998	0,95236	0,022977	0,068462	0,97087	0,55785
S (%)	-0,92421		0,17913	0,74916	0,42532	0,97597	0,19108	0,71504	0,173	0,088081	0,57265
AB	0,59875	-0,4914		0,71585	0,27136	0,99947	0,55637	0,46796	0,21417	0,86219	0,96547
CMSF	-0,21954	0,12474	-0,14184		0,21326	0,0018291	0,44372	0,01665	0,16578	0,1044	0,056815
AFE	-0,60936	0,30469	-0,41135	0,4596		0,05761	0,1568	0,10696	0,00011587	0,18622	0,084898
SUC	0,16353	-0,011795	0,00025963	-0,87841	-0,6509		0,13363	0,0036205	0,052516	0,12042	0,041006
ΨTLP	-0,22531	0,47991	-0,22733	0,29328	-0,51411	0,53975		0,28346	0,40371	0,53893	0,018973
€	0,023397	0,14225	0,27855	-0,76354	-0,57278	0,85103	0,40201		0,11797	0,73312	0,084296
CFT	-0,73878	0,49746	-0,45879	0,50477	0,94578	-0,66111	0,31839	-0,55861		0,095557	0,28064
DM	-0,63092	0,59931	-0,067905	0,57621	0,48453	-0,55557	0,23717	-0,13294	0,58843		0,387
VA	0,014302	-0,21826	-0,016953	0,65245	0,60412	-0,68677	-0,75382	-0,60504	0,40417	0,32921	
IV	0,2265	-0,28576	0,26389	0,11619	0,27401	-0,35384	0,54527	-0,39473	0,13555	-0,09095	0,55071

2.3.3 Análise de componentes principais (PCA)

O primeiro eixo da PCA explicou 56,9% da variação total dos dados, este eixo está mais associado à alocação de recursos em parâmetros ligados ao investimento em carbono (CMSF, AFE e DM) e a capacidade de armazenamento de água (SUC e CFT) pelas espécies. Na região negativa do primeiro eixo (PC1), *C. hoffmannseggiana*, *H. articulatus* apresentaram folhas com maior suculência (SUC) (Figura 7). Na região positiva do eixo encontram-se as espécies *P. heptaphyllum* e *H. racemosa* que possuem folhas com maior CMSF, capacidade e possuem maiores DM. O eixo dois corresponde a 17% da variação dos dados. O conjunto de atributos mais associados a esse eixo (PC2) refere-se à condutividade hidráulica (AV e IV) e atributos teciduais (ΨTLP e módulo de elasticidade) (Tabela 7 - Material Suplementar; Figura 7). A espécie *A. occidentale* apresentou uma maior área de vasos do xilema (AV) e maior índice de vulnerabilidade (IV). Já *P. guianensis* apresentou valores intermediários de ΨTLP (Figura 7). Observou - se uma tendência de agrupamento para as espécies *C. hoffmannseggiana* e *P. guianensis*, a partir do investimento em atributos associados à capacidade de armazenamento de água. Além disso, *C. martii*, *P. ramiflora*, *P. heptaphyllum* e *T. guianensis* tendem a agrupar-se a partir de características estruturais ligadas ao investimento em carbono e parâmetros ligados ao sistema hidráulico das plantas. As espécies *A. occidentale* e *H. racemosa* não estão agrupadas com outras.

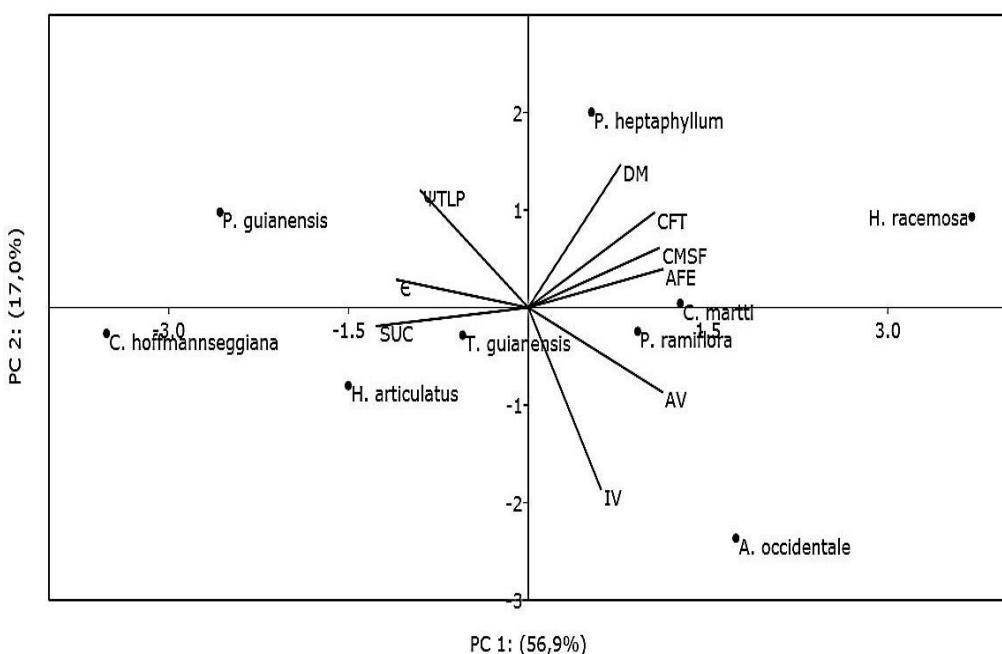


Figura 7. Ordenação de análise de componentes principais baseada em nove atributos funcionais e nove espécies. Sendo três foliares: área foliar específica (AFE), conteúdo de massa seca foliar (CMSF) e suculência (SUC); três teciduais: capacidade foliar antes da perda de turgor (CFT), elasticidade foliar (ϵ) e ponto de perda de turgor (Ψ TLP); e três atributos dos ramos: área de vasos

do xilema (AV), densidade da madeira (DM) e índice de vulnerabilidade (IV). Os eixos PC 1 e PC 2 correspondem a 74% da variação dos dados.

3.3.4 Análise de estratégias CSR

Todas as espécies analisadas são tolerantes ao estresse, a maioria das espécies exibiu a estratégia S/CS, com uma maior proporção de S% (variando de 58 a 74%) e menor de C% (variando de 21 a 42%) (Tabela 3). No entanto, *T. guianensis*, *A. occidentale*, *H. articulatus* e *P. heptaphyllum* apresentaram estratégias CS (Tabela 3; Figura 9), sendo espécies tolerantes ao estresse e que competem por recursos. Espécies mais abundantes como *T. guianensis* e *A. occidentale* foram classificadas mais como competidoras (CS), enquanto espécies com menor abundância como *C. hoffmannseggiana* e *H. racemosa* são altamente tolerantes ao estresse (S/CS). Apenas uma das espécies exibiu ruderalismo, *Hirtella racemosa* (9%) (Tabela 3).

Não foram encontradas relações significativas entre as proporções relativas C% ($y = -0,1523x + 18,178$; $R^2 = 0,04$; $p > 0,05$) e S% ($y = 0,0377x + 10,55$; $R^2 = 0,001$; $p > 0,05$) (Figura 10) e os dados de abundância das espécies analisadas e nem ao conjunto de atributos funcionais medidos no presente estudo, PC 1 ($y = 2,124x + 9,1569$; $R^2 = 0,24$; $p > 0,05$) e PC 2 ($y = 3,0068x + 10,357$; $R^2 = 0,22$; $p > 0,05$) (Figura 10).

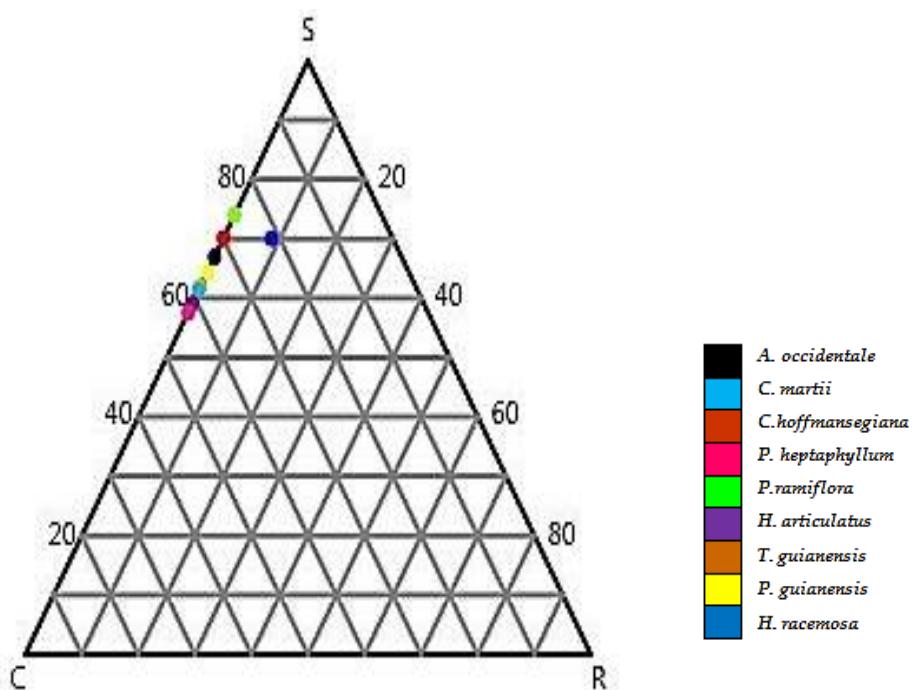


Figura 9. Proporção relativa de C, S e R (%), para nove espécies lenhosas da floresta de restinga, Algodoal/PA. Estratégia estimada usando a ferramenta de análise CSR (StrateFy). As cores estão representando as espécies conforme legenda.

Tabela 3. Abundância relativa e proporções de estratégias CSR (%) para nove espécies lenhosas de floresta de restinga na planície costeira de Algodoal (PA). Espécies são classificadas com base em seus valores S%.

Espécies	AB	C (%)	S (%)	R (%)	Estratégia
<i>Pagamea guianensis</i>	120	29.9	70.1	0.0	S/CS
<i>Copaifera martii</i>	103	35.5	64.5	0.0	S/CS
<i>Pouteria ramiflora</i>	70	38.8	61.2	0.0	S/CS
<i>Clusia hoffmannseggiana</i>	37	33.1	66.9	0.0	S/CS
<i>Hirtella racemosa</i>	24	21.4	70.0	8.5	S/CS
<i>Himatanthus articulatus</i>	67	40.9	59.1	0.0	CS
<i>Protium heptaphyllum</i>	43	26.0	74.0	0.0	CS
<i>Tapirira guianensis</i>	131	42.4	57.6	0.0	CS
<i>Anacardium occidentale</i>	111	38.1	61.9	0.0	CS

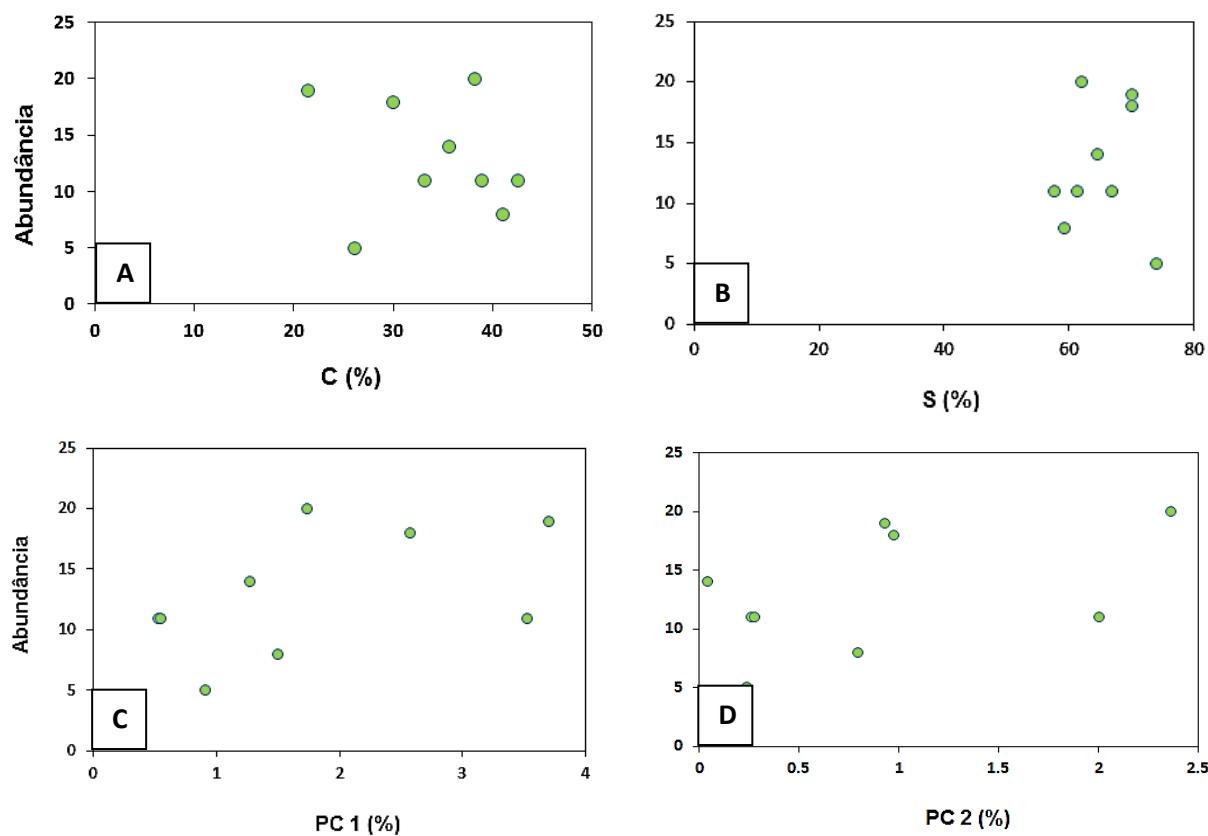


Figura 10. Relação não significativa ($P > 0,05$) entre valores de C% (A), S% (B) e PC 1 (C), PC 2 (D) e os valores de abundância para nove espécies lenhosas de floresta de restinga, Algodoal/PA.

2.4. DISCUSSÃO

Mostramos que as espécies de restinga apresentam uma convergência em suas estratégias ecológicas, visto que são tolerantes ao estresse e competidoras. Mesmo apresentando a convergência nas estratégias, as espécies apresentam diferentes conjuntos de atributos que influenciam em seu desempenho. Na qual, há uma variação desde espécies com atributos que garantem uma alta resistência ambiental, apresentando folhas com alto investimento em carbono e duráveis (maiores valores de CMSF e baixa AFE) e alta densidade da madeira, como *C. martii*, a espécies que investem em atributos que garantem alta capacidade de armazenamento de água, a partir de altos valores de SUC e um alto grau de rigidez da parede celular das folhas (*C. hoffmannseggiana* e *P. guianensis*). Assim como, há espécies com tendências mais aquisitivas, apresentando vasos maiores, densidade da madeira intermediária e maiores valores de AFE, como *A. occidentale*. Além disso, observamos uma correlação negativa entre o Ψ_{TLP} e a área de vasos (Tabela 2), que indica que algumas espécies podem compensar o sistema hidráulico mais vulnerável, porém mais eficiente no transporte de água, com folhas que apresentam um ponto de perda de turgor mais negativo.

Atributos foliares associados à economia de recursos são bons descritores das respostas ecológicas de assembleias de plantas, relacionados a variações na disponibilidade de recursos (WESTOBY, 1998; WILSON et al., 1999; HODGSON et al., 2011). Dentre as espécies estudadas, *A. occidentale* e *H. racemosa* apresentaram os maiores valores de AFE (Tabela 4; Figura 4A). O atributo área foliar específica (AFE) é um importante preditor das respostas relacionadas à variação nutricional dos solos. Espécies que ocupam ambientes ricos em recursos tendem a apresentar, em média, maior AFE, altas taxas de crescimento e baixas taxas de sobrevivência uma vez que este atributo reflete o *trade-off* entre crescimento e sobrevivência da planta, a partir da sua capacidade de adquirir recurso e crescer rapidamente (WESTOBY, 1998; POORTER & BONGERS, 2006; LAUGHLIN et al., 2010; KATABUCHI et al., 2012; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al. 2013).

Houve uma correlação negativa entre os atributos SUC/CMSF (Tabela 2), indicando que espécies que apresentam tecidos com alta capacidade de armazenamento de água, possuem um menor investimento em carbono para produção das folhas. Além disso, observamos também uma correlação positiva entre a SUC/€ (Tabela 2). As espécies *C. hoffmannseggiana* e *P. guianensis*, apresentaram os menores valores de CMSF (Figura 4B), no entanto, são espécies muito suculentas e com alta elasticidade da parede celular foliar, agrupando-se a partir de atributos de estocagem de água (Figura 8). Esses atributos conferem uma resposta ao solo arenoso que disponibiliza a água em períodos muito curtos durante o ano, garantindo uma maior tolerância à escassez hídrica (CORNELISSEN et al., 2003; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Associado a isso, essas

espécies também apresentam vasos menores e menor índice de vulnerabilidade, indicando uma estratégia de resistência no transporte hídrico (CHAVE et al. 2009; COSME et al. 2017).

Nesse sentido, os atributos fisiológicos e de madeira mostram-se altamente importantes para predizer respostas ecológicas em relação ao efeito da disponibilidade de água na estrutura anatômica da madeira e no funcionamento da planta dentro do contínuo solo-planta-atmosfera. Atributos como AV, DM e IV estão diretamente associados ao transporte hídrico, sendo bons descritores da eficiência hidráulica e dos *trade-offs* apresentados pelas plantas frente à limitação do recurso hídrico (BITTENCOURT et al., 2016, APGAUA et al. 2017; MORRIS et al. 2018). A estrutura do xilema secundário das espécies lenhosas sofre influência direta da disponibilidade de água em ambientes que apresentam condições limitantes quanto a esse recurso, representado pelo *trade-off* entre eficiência de condutividade hidráulica e a resistência à cavitação em solos muito secos, na qual espécies com vasos maiores são mais eficientes no transporte, mas apresentam maiores riscos de falha hidráulica (HACKE et al., 2001; BAAS et al., 2004; WESTOBY & WRIGHT, 2006; CHAVE et al., 2009).

A espécie *A. occidentale* apresentou valores intermediários de CMSF e densidade da madeira e vasos do xilema maiores (Figura 7), exibindo uma estratégia mais aquisitiva de recursos, principalmente água, mostrando-se altamente eficiente no transporte hídrico, porém com um xilema bastante vulnerável a falhas (maior IV observado). Já as espécies *C. martii* e *P. ramiflora* apresentaram estratégias conservativas no uso de recursos, com alta CMSF, DM e tolerando potenciais hídricos bem negativos (Ψ TLP). Essas espécies são favorecidas em ambientes sob estresse nutricional por reterem nutrientes na biomassa, produzindo folhas densas, bem protegidas e longevas, reduzindo perdas com a queda de folhas ou danos por herbívoros (GIVNISH, 2002; CERABOLINI et al., 2010; HOGDSON et al., 2011 PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013; PIERCE et al., 2013). Assim como, a alta DM também proporciona maior resistência física e a patógenos sendo vantajoso em um ambiente limitante de recursos (CORNELISSEN et al., 2003).

Nossos resultados mostraram que as espécies com maiores valores de CMSF (Figura 4B), apresentaram em média valores altos de AV (Figura 6B), quando comparado às demais espécies analisadas neste estudo. Além disso, essas espécies são mais suscetíveis à cavitação, como demonstrado pelos seus índices de vulnerabilidade (IV) (Tabela 6) e possuem potenciais hídricos mais negativos no ponto de perda de turgor (Ψ TLP). Deste modo estas espécies tendem a investir mais em eficiência na condutividade hidráulica e, por terem um sistema hidráulico mais vulnerável, tendem a compensar com folhas mais resistentes, capazes de tolerar potenciais hídricos mais negativos. Dessa forma, as espécies garantem uma aquisição eficiente de água quando está disponível e tolera potenciais hídricos mais baixos em períodos de escassez de água. Portanto, considerando

nossa primeira pergunta, vimos que cada espécie ou conjunto de espécies estão mais associadas a determinados atributos. Dessa forma, rejeitamos a nossa hipótese de que os atributos fisiológicos seriam os melhores para caracterizar as estratégias das espécies.

As espécies mais abundantes na floresta de restinga analisada, conforme nossa predição (objetivo ii), de fato, obtiveram as maiores proporções de valores S%, evidenciando a alta capacidade das espécies de lidarem com a filtragem ambiental apresentada pelas condições edáficas da restinga. A maioria das espécies apresentou estratégia S/CS. No entanto *T. guianensis*, *A. occidentale*, *H. articulatus* e *P. heptaphyllum* apresentaram estratégias CS (Tabela 3), sendo espécies tolerantes ao estresse, mas que por sua vez também competem por recursos, diferindo dos resultados observados por Rosado (2017), onde todas as espécies da restinga de Jurubatiba (RJ) apresentaram estratégias S/CS de acordo com o modelo CSR. Essa diferença entre as áreas de restinga pode ser explicada por como o filtro ambiental e as interações bióticas atuam na comunidade, uma vez que atuando em conjunto e em mesma intensidade podem produzir um padrão semelhante de respostas estratégicas e dominância das espécies (WEBB et al., 2002; SWENSON & ENQUIST, 2009). As interações bióticas no ambiente como a competição podem gerar padrões de diversidade de espécies distintos aos encontrados pela filtragem ambiental, a competição em uma comunidade é responsável por gerar uma variabilidade fenotípica de atributos, uma vez que os indivíduos teriam capacidade de adquirir recursos de forma temporal e espacialmente diferentes (TILMAN et al., 1997; GRIME, 2006), o que é corroborado com os resultados obtidos neste estudo, onde houve variação no conjunto de atributos funcionais das espécies, garantindo estratégias desde mais aquisitivas a mais conservativas.

Plantas competitadoras e tolerantes a estresses são comumente encontradas em ambientes caracterizados por uma baixa intensidade de distúrbios. Assim, a diferença entre plantas competitadoras (“C”) e plantas tolerantes a estresses (“S”), são que, as que apresentam a estratégia (“C”) são adaptadas às variações espaciais na disponibilidade de recursos através do investimento de recursos em crescimento vegetativo continuado e rápido para otimizar a obtenção de recursos, e as plantas com estratégia (“S”) protegem o desempenho metabólico em ambientes variáveis e com poucos recursos por investindo principalmente na capacidade de reter recursos e reparar componentes celulares em tecidos densos e persistentes, sendo adaptadas a habitats com variações temporais na disponibilidade de recursos (GRIME, 1977, 2001; PIERCE et al. 2017). A espécie *H. racemosa* foi a que apresentou maior variação no conjunto de características funcionais (Figura 11) e apresentou 8,5% de ruderalismo (Tabela 3). Plantas ruderais possuem crescimento rápido, ciclos de vida curto, com um desenvolvimento reprodutivo precoce e prolongado (PIERCE et al. 2017), *H. racemosa* demonstra ser uma espécie que tolera variações ambientais, tendo um comportamento bastante generalista.

A ausência de correlações entre as proporções de estratégias C% - S% aos dados de abundância e ao conjunto de características morfológicas analisados pode ser explicado pelo fato de o padrão de dominância das espécies não ser satisfatoriamente explicado pelo conjunto de atributos foliares (AFE, CMSF e AF) usados no cálculo de proporções relativas de estratégias usados no StrateFy. Assim como também, a ausência de um padrão de combinações de características entre espécies que adotaram a mesma estratégia (S/CS ou CS), existindo múltiplos fenótipos dentro de uma mesma estratégia (GRIME & PIERCE 2012), como observado em *P. guianensis* e *C. martii*, onde ambas apresentam estratégia S/CS. Porém, diferem entre atributos mais voltados para garantir uma maior estocagem de água e atributos de alto custo de carbono para maior resistência ambiental. Ressaltando que diferentes combinações de características entre espécies estão associadas à capacidade de lidar com a variação na disponibilidade de recursos (BHASKAR & ACKERLY 2006; PIVOVAROFF et al. 2016), portanto, possivelmente conjuntos de atributos observados isoladamente, como apenas atributos foliares, não sejam capazes de explicar a dominância de espécies.

2.5. CONCLUSÃO

O estudo demonstrou que existe variação no conjunto de atributos apresentados pelas espécies, no entanto, não foi evidenciado que atributos fisiológicos são os que melhor caracterizam as estratégias. É importante ressaltar que diferentes combinações de características estão associadas à filtragem estabelecida em florestas de restinga, ou seja, a capacidade de lidar com a limitação de recursos. As espécies responderam ao *trade-off* entre aquisição e investimento de recurso de maneiras diferentes, no qual, espécies com um sistema hidráulico mais eficiente na aquisição de recurso hídrico (maiores vasos), porém mais vulnerável, apresentaram um maior investimento de carbono em folhas e potenciais hídricos no ponto de perda de turgor mais negativos. Já espécies que possuem um sistema hidráulico mais seguro, investiram em atributos teciduais visando maior capacidade de estocagem de água.

Na floresta de restinga estudada as espécies são altamente tolerantes ao estresse. Apesar da praticidade de descrever estratégias de plantas baseadas apenas em algumas características morfológicas, tais como AFE, CMSF e AF, o mais eficiente para definir estratégias ecológicas seria uma integração de atributos morfológicos, anatômicos e fisiológicos, uma vez que todos estes atributos estão fortemente correlacionados as respostas das espécies e podem representar melhor os padrões de convergência das estratégias.

2.6. REFERÊNCIAS

- ACKERLY, D. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. **Ecological Monographs**, 74, 25-44, 2004.
- ALMEIDA, JR. E. B.; OLIVO, M. A.; ARAÚJO, E. L.; ZICKEL, C. S. Caracterização da vegetação de restinga da RPPN de Maracaípe, PE, Brasil, com base na fisionomia, flora, nutrientes do solo e lençol freático. **Acta Botânica Brasílica**, 23 (1): 36-48. 2009.
- AMARAL, D. D.; PROST, M. T.; BASTOS, M. N. C.; NETO, S. V. C.; SANTOS, J. U. M. Restingas do litoral amazônico, estados do Pará e Amapá, Brasil. **Bol. Mus. Pará. Emilio Goeldi**, 3: 35-67. 2008.
- AMARASEKARE, P. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. **Ecology Letters** 6: 1109-1122. 2003.
- APGAUA, D. M. G.; ISHIDA, F. Y.; TNG, D. Y. P.; LAIDLAW, M. J.; SANTOS, R. M.; RUMMAN, R.; et al. Functional Traits and Water Transport Strategies in Lowland Tropical Rainforest Trees. **PLOS one** 10(6): e0130799. 2015.
- ARAUJO, D. S. D. & LACERDA, L. D. A natureza da restinga. **Ciência Hoje**, 6: 42–48. 1987.
- ARAUJO, D. S. D.; PEREIRA, M.C.A. & PIMENTEL, M. **Flora e estrutura de comunidades na Restinga de Jurubatiba - Síntese dos conhecimentos com enfoque especial para a Formação Aberta de Clusia**. Pp. 59-76. In: C.F.D. Rocha. 2004.
- ASSIS, A. M., THOMAZ, L. D. & PEREIRA, O. J. Florística de um trecho de floresta de restinga no município de Guarapari, Espírito Santo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 18: 191-201. 2004.
- AZEVEDO, N. H., MARTINI, A. M. Z., OLIVEIRA, A. A., SCARPA, D. L. **Ecologia na restinga: uma sequência didática argumentativa**. Petrobras: USP, IB, LabTrop/BioIn (org.). 1ed. São Paulo. 140p. 2014.
- 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**, 15, 393–405. 2012.
- BAAS, P.; EWERS, F.W.; DAVIS, S. D.; WHEELER, E. A. Evolution of xylem physiology. In: Hemsley AR, Poole I, eds. The evolution of plant physiology. London, UK, San Diego, CA, USA: Elsevier Academic Press, 273–295. 2004.
- BASTOS, M. N. C. **Caracterização das formações vegetais da restinga da Princesa, Ilha de Algodoal, Pará**. Tese (Doutorado em Botânica) - Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém. 1996.

BASTOS, M. N. C.; LOBATO, L. C. B. Estudos fitossociológicos em áreas de bosque de mangue na praia do Crispim e Ilha de Algodoal – Pará. **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi**, 8, 157-167, 1996.

BITTENCOURT, R., PAULO & PEREIRA, LUCIANO & OLIVEIRA. On xylem hydraulic efficiencies, wood space-use and the safety - efficiency tradeoff. **New Phytologist**, 211: 1152–1155.2016.

BHASKAR, R. & ACKERLY, D. Ecological relevance of minimum seasonal water potential. **Physiologia Plantarum**, 127: 353–359, 2006.

BOYER, J. S. Water potential and plant metabolism: comments on Dr P. J. Kramer's article "Changing concepts regarding plant water relations", Volume 11, Number 7, pp. 565-568, and Dr J. B. Passioura's Response, pp. 569-571. **Plant Cell and Environment**, 12, 213-216. 1989.

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

BURGER, L.M.; RICHTER, H.G. **Anatomia da madeira**. São Paulo: Nobel, 154p.1991.

CERABOLINI, B.; BRUSA, G.; CERIANI, R.M.; DE ANDREIS, R.; LUZZARO, A. & PIERCE, S. Can CSR classification be generally applied outside Britain? **Plant Ecology**, 210. 253–261. 2010.

CHAVE, J.; COOMES, D.; JANSEN, S.; LEWIS, S.L.; SWENSON, N.G. & ZANNE, A.E. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, 12. 351-366. 2009.

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

COSME L. H. M.; SCHIETTI J.; COSTA F. R. C. & RAFAEL S. OLIVEIRA. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. **New Phytologist** 215: 113–125 113.2017.

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

DONOVAN, L. A.; MAHERALI, H.; CARUSO, C. M.; HUBER, H.; KROON, H. The evolution off worldwide leaf economics spectrum. **Trends in Ecology & Evolution** 26: 88-95. 2011.

EVINER, V. T. & CHAPIN, F. S. Functional matrix: a conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystems process. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 34, 455-485, 2003.

FYNN, R. W. S., MORRIS, C. D. e KIRKMAN, K. P. Plant strategies and trait tradeoffs influence trends in competitive ability along gradients of soil fertility and disturbance. **Journal of Ecology** 93, 384-394, 2005.

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

GIVNISH, T.J. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica* 36: 703-743. 2002.

GOTELLI, N.J. & ELLISON, A.M. **Princípios de estatística em ecologia**. Artmed, 528p. 2011.

GÖTZENBERGER, L., DE BELLO, F., BRÅTHEN, K.A., DAVISON, J., DUBUIS, A., GUISAN, A., LEPŠ, J., LINDBORG, R., MOORA, M., PÄRTEL, M., PELLISSIER, L., POTTIER, J., VITTOZ, P., ZOBEL, K., ZOBEL, M. Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. **Biol Rev** 87:111–127, 2012.

GRIME, J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **American Naturalist**, 111. 169-194, 1977.

GRIME, J.P. **Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties**, 2nd edn. Wiley, Chichester, pp. 417, 2001.

GRIME, J.P., HODGSON, J.G. & HUNT, R. **Comparative Plant Ecology: a Functional Approach to Common British Species**, 2nd edn. Castlepoint Press, Colvend, UK. 2007.

HACKE, U.G.; SPERRY, J. S; POCKMAN, W.T.; DAVIS, S.D. & MCCULLOH, K.A. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia**, 126. 457-461. 2001.

HENRIQUE, R.P.B.; ARAÚJO, D.S.D. & HAY, J.D. Descrição e classificação dos tipos de vegetação da restinga de Carapebús, Rio de Janeiro. **Revista Brasileira de Botânica**, 9: 173-189, 1986.

HODGSON, J.G.; MONTSERRAT-MARTÍ, G.; CHARLES, M., JONES, G.; WILSON, P.; SHIPLEY, B.; SHARAFI, M.; CERABOLINI, B.E.L.; CORNELISSEN, J. H. C.; BAND, S.R.; BOGARD, A.; CASTRO-DÍEZ, P.; GUERRERO-CAMPO, J.; PALMER, C.; PÉREZ-RONTOMÉ, M.C.; CARTER, G.; HYND, A.; ROMO-DÍEZ, A.; DE TORRES ESPUNY, L.; ROYO PLA, F. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? **Annals of Botany** 108: 1337–1345. 2011.

KATABUCHI, M.; KUROKAWA, H.; DAVIES, S.J.; TAN, S. & NAKASHIZUKA, T. Soil resource availability shapes community trait structure in a species-rich dipterocarp forest. **Journal of Ecology** 100: 643–651. 2012.

KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, 3: 157-165,1992.

KNEITEL, J. M. & CHASE, J. M. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. **Ecology Letters**, 7. 69-80. 2004.

KRAMER, P. J. Changing concepts regarding plant water relations. **Plant Cell and Environment** 11, 565-568. 1988.

KRAUS. J. E.; ARDUIN. M. **Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal** – Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Seropédica – RJ: EDUR. 1997.

KRAFT, N.J.B.; VALENCIA, R. & ACKERLY, D.D. Functional traits and niche-based tree community assembly in Amazonian forest. **Science** 322: 580-582. 2008.

LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.S. & PONS, T. L. **Plant Physiological Ecology**. 2^a Ed. 605p. 2008.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. RiMa Artes e textos. 2000.

LAUGHLIN, D.C. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. **Journal of Ecology**, v. 102, p. 186–193. 2013.

LEBRIJA-TREJOS, E., PÉREZ-GARCÍA, E.A., MEAVE, J.A., BONGERS, F. & POORTER, L. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. **Ecology**, 91: 386–398. 2010.

LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. Elsevier, Amsterdam. 2012.

LORTIE, C.J.; BROOKER, R.W.; CHOLER, P.; KIKVIDZE, Z.; MICHALET, R.; PUGNAIRE, F.I. & CALLAWAY, R. M. Rethinking plant community theory. **Oikos** 107: 433-438. 2004.

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

MORRIS, H.; GILLINGHAM, M. A. F.; PLAVCOVÁ, L.; GLEASON, S. M.; OLSON, M. E.; COOMES, D. A.; FICHTLER, E.; KLEPSCH, M. M.; MARTINEZ-CABRERA, H. I.; MCGLINN, D. J.; WHEELER, E. A.; ZHENG, Z.; ZIEMINSKA, K.; JANSEN, S. Vessel diameter is related to amount and spatial arrangement of axial parenchyma in woody angiosperms. **Plant Cell Environ.** 41: 245–260. 2018.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; DÍAZ, S.; GARNIER, E.; LAVOREL, S.; POORTER, H.; JAUREGIBERRY, P.; BRET-HARTE, M. S.; CARNWELL, 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.; BUCHMANN, A. C. DE VOS, N.; FUNES, G.; QUÉTIER, F.; HODGSON, J. G.; THOMPSON, K.; MORGAN, H. D.; STEEGE, H. TER; HEIJDEN, M.G. A. VAN DER; SACK, L.; BLONDER, B.; POSCHLOD, P.; VAIERETTI, M. V.; CONTI, G.; STAVER, A. C.; AQUINO S.; CORNELISSEN J. H. C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of botany**, v. 61, p. 167-234, Apr. 2013.

PIERCE, S., BRUSA, G., VAGGE, I., CERABOLINI, B. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. **Functional Ecology**, 27. 1002-1010. 2013.

PIERCE, S. ET AL. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. **Functional Ecology**, 31: 444-457. 2017.

PIVOVAROFF A.L., PASQUINI S.C., DE GUZMAN M.E., ALSTAD K.P., STEMKE J.S. & SANTIAGO L.S. Multiple strategies for drought survival among woody plant species. **Functional Ecology** 30: 517–526. 2016.

POORTER, L., BONGERS, L. & BONGERS, F. Architecture of 54 moist forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. **Ecology**, v. 87, p. 1289–1301. 2006.

RASBAND, W.S. *ImageJ*. Versão 1.42q. **National Institute of Health**, USA. 2007.

REICH, P.B., WALTERS, M.B. & ELLSWORTH, D.S. Leaf lifespan in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. **Ecological Monographs**, 62: 365-392, 1992.

REICH, P.B. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, 102, 275-301, 2014.

RIZZINI, C.T. **Tratado de Fitogeografia do Brasil**. Rio de Janeiro, Âmbito Cultural Edições. 1997.

ROCHE, P.; DÍAZ-BURLINSON & GACHET, S. Congruency analysis of species ordination based on leaf traits: which traits are the more reliable. **Plant Ecology**, 174: 37-48, 2004.

ROSADO, B.H.P. & DE MATTOS, E.A. Variação temporal de características morfológicas de folhas em dez espécies do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, 21: 741–752, 2007.

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

ROSADO, B.H.P. & DE MATTOS, E.A. On the relative importance of CSR ecological strategies and integrative traits to explain species dominance at local scales. **Functional Ecology**, 31. 1969 - 1974. 2017.

SANTOS, U.M.; BASTOS, M. N. C. **Flores e frutos das restingas do Estado do Pará**. Belém, PA, Universidade Federal Rural da Amazônia, 246p. 2014.

SENNA, C. S. F.; BASTOS, M. N. C. Caracterização dos gradiente florísticos. In: M. A. G. Jardim. (org.). **Diversidade biológica das áreas de proteção ambiental Ilhas do Combu e Algodoal-Maiandeua, Pará, Brasil**. Belém: MPEG/MCT/CNPq (Coleção Adolpho Ducke). p.381-393. 2009.

SILVA, T. S. **Composição florística de um trecho de floresta da restinga na ilha do Mel, município de Paranaguá-Pr**. 146 f. Dissertação (Mestrado) - Unicamp, São Paulo. 1990.

SILVERTOWN, J. Plant coexistence and the niche. **Trends in Ecology and Evolution** 19(11), 605-611, 2004.

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.

SCHOLZ, A., KLEPSCH, M., KARIMI, Z., & JANSEN, S. How to quantify conduits in wood? **Frontiers in Plant Science**, 4, 56. (2013).

STERCK, F. J.; POORTER, L.; SCHIEVING, F. Leaf Traits Determine the Growth-Survival Trade-Off across Rain Forest Tree Species. **The American Naturalist**, v. 167, n. 5, p. 758-765, May 2006.

SUGUIO, K. & TESSLER, M.G. **Planícies de cordões litorâneos quaternários do Brasil: origem e nomenclatura**. Pp. In: L.D.D. Lacerda; R. Cerqueira & B. Turcq (eds.). Restingas: origem, estrutura, processos. Niterói, CEUFF. 1984.

SULTAN, S.E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in plant science**, Oxford, v.5, p.537-542, 2000.

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

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

TILMAN, D. **Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities**. Princeton University Press, Princeton.1988.

TILMAN, D.; KNOPS, J.; WEDIN, D.; REICH, P.; RITCHIE, M. & SIEMANN, E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. **Science** 277: 1300-1302. 1997.

TING, I.P. **Monotropic CO₂ fixation and crassulacean acid metabolism.** In: Hatch, M.D., Osmond, C.B. & Slatyer, R.O. (Eds.) *Photosynthesis and photorespiration*. Wiley Interscience, New York, p. 169-185. 1971.

VIOLE, C., NAVAS, M-L., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I.; GARNIER, E. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, 116, 882-892, 2007.

VIOLE, C.; ENQUIST, B.J. JIANG, L.; ALBERT, C.H.; HULSHOF, C.; JUNG, V. & MESSIER, J. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology and Evolution* 27: 244-252. 2012.

WARDLE, D. A., BARKER, G. M., BONNER, K. I. e NICHOLSON, K. S. Can comparative approaches based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems? **Journal of Ecology** 86, 405-420, 1998.

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; MCPEEK, M. A. & DONOGHUE, M. J. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics** 33: 475-505. 2002.

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

WESTOBY, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. **Plant and Soil**, 199: 213-227. 1998.

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

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

WITKOWSKI, E.T.F. & LAMONT, B.B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, 88. 486-493. 1991.

WRIGHT, I. J., REICH, P., WESTOBY, M., ACKERLY, D., BARUCH, Z., BONGERS, F., CAVENDER-BARES, J., CHAPIN, T., CORNELISSEN, J. H. C., DIEMER, M., FLEXAS, J., GARNIER, E., GROOM, P. H., GULIAS, J., HIKOSAKA, K., LAMONT, B., LEE, T., LUSK, C., MIDGLEY, J. J., LAURE-NAVAS, M., NIINEMETS, Ü., OLEKSYN, J., OSADA, N., POORTER, H., POOT, P., PRIOR, L., PYANKOV, V., ROUMET, C., THOMAS, S. C., TJOELKER, M. G., VENEKLAAS, E. J. e VILLAR, R. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature** 428, 821-827, 2004.

WRIGHT. S. J.; KITAJIMA, K.; KRAFT, N. J. B.; REICH, P. B.; WRIGHT, I. J.; BUNKER, D. E.; CONDIT, R.; DALLING, J. W.; DAVIES, S. J.; DÍAZ, S.; ENGELBRECHT, B. M. J.; HARMS, K. E.; HUBBELL, S. P.; MARKS, C. O.; RUIZ-JAEN, M. C.; SALVADOR, C. M.; ZANNE, A. E.

Functional traits and the growth-mortality tradeoff in tropical trees. **Ecology**, v. 91, n. 2, p.3664-3674, Dec. 2010.

WILSON, P.J., THOMPSON, K., HODGSON, J.G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143: 155–162. 1999.

ZAR, J. H. **Biostatistical Analysis**. 5 ed. New Jersey: Prentice Hall, 944p. 2010.

2.7. ANEXOS

Tabela 4. Valores médios e desvio padrão de atributos foliares estimados para cada espécie (N=3). Área Foliar Específica (AFE), Conteúdo de Massa Seca da Folha (CMSF) e Suculência (SUC). Valores seguidos de letras diferentes indicam diferença significativa (p<0,05) entre as espécies.

Espécie	AFE (m ² . g ⁻¹)	CMSF (g)	SUC (g.m ²)
<i>Anacardium occidentale</i>	0,0075 ± 0,0004 b	0,47 ± 0,009 b	149,2 ± 13,5 b
<i>Tapirira guianensis</i>	0,0044 ± 0,0004 bc	0,51 ± 0,016 ab	243,2 ± 26,9 b
<i>Pouteria ramiflora</i>	0,0055 ± 0,0026 bc	0,54 ± 0,009 ab	192,1 ± 102,8 b
<i>Pagamea guianensis</i>	0,0048 ± 0,0010 bc	0,31 ± 0,023 c	512,7 ± 77,7 a
<i>Copaifera martii</i>	0,0060 ± 0,0009 bc	0,62 ± 0,043 a	115,8 ± 34,0 b
<i>Himatanthus articulatus</i>	0,0057 ± 0,0010 bc	0,35 ± 0,024 c	379,1 ± 39,8 a
<i>Clusia hoffmannseggiana</i>	0,0031 ± 0,0008 c	0,35 ± 0,008c	690,8 ± 220,5 a
<i>Protium heptaphyllum</i>	0,0064 ± 0,0016 bc	0,59 ± 0,034 a	116,1 ± 11,8 b
<i>Hirtella racemosa</i>	0,0137 ± 0,0014 a	0,57 ± 0,056 a	56,9 ± 4,9 c

Tabela 5. Valores médios e desvio padrão de atributos fisiológicos estimados a partir da curva Pressão-Volume para cada espécie (N=3). Ponto de Perda de Turgor (Ψ TLP), Elasticidade foliar (ϵ) e Capacitância antes da perda de turgor (CFT). Valores seguidos de letras diferentes indicam diferença significativa ($p<0,05$) entre as espécies.

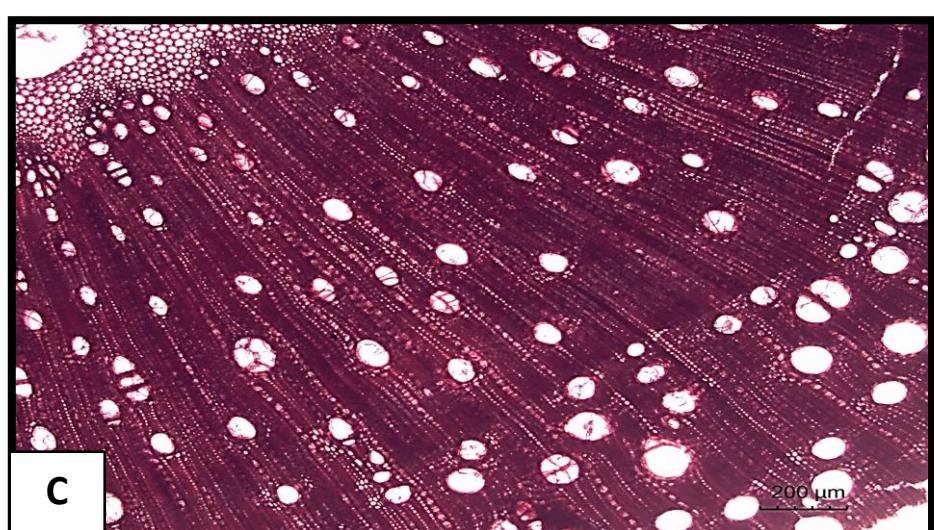
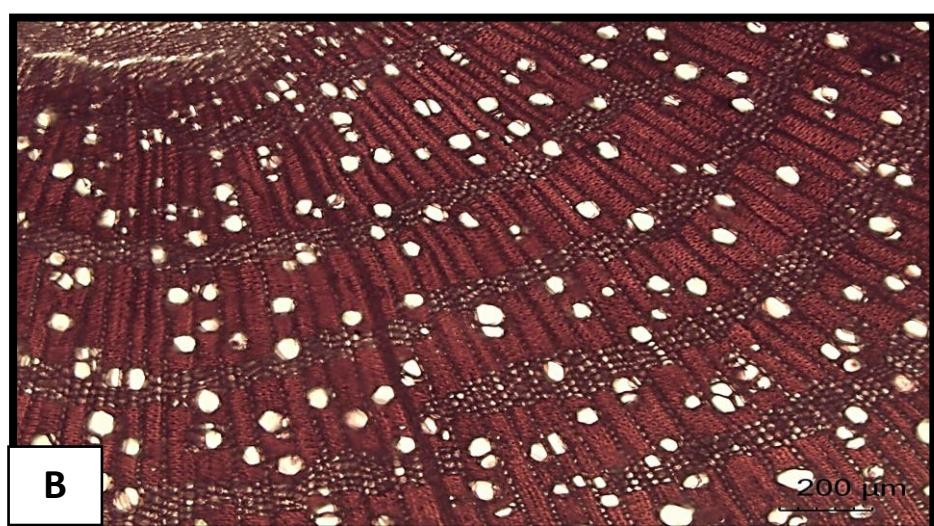
Espécie	Ψ TLP (MPa)	ϵ (MPa)	CFT (MPa $^{-1}$)
<i>Anacardium occidentale</i>	$-2,94 \pm 0,33$ ab	$7,55 \pm 2,30$ a	$0,09 \pm 0,02$ a
<i>Tapirira guianensis</i>	$-2,36 \pm 0,66$ ab	$14,96 \pm 8,76$ a	$0,06 \pm 0,03$ a
<i>Pouteria ramiflora</i>	$-3,06 \pm 0,24$ a	$12,94 \pm 4,59$ a	$0,07 \pm 0,02$ a
<i>Pagamea guianensis</i>	$-1,98 \pm 0,28$ ac	$41,74 \pm 60,08$ a	$0,07 \pm 0,05$ a
<i>Copaifera martii</i>	$-2,30 \pm 0,08$ ab	$12,69 \pm 3,88$ a	$0,06 \pm 0,01$ a
<i>Himatanthus articulatus</i>	$-2,17 \pm 0,11$ ac	$12,84 \pm 1,70$ a	$0,06 \pm 0,005$ a
<i>Clusia hoffmannseggiana</i>	$-1,37 \pm 0,30$ ac	$30,65 \pm 8,73$ a	$0,02 \pm 0,004$ a
<i>Protium heptaphyllum</i>	$-1,29 \pm 0,27$ c	$5,75 \pm 2,79$ a	$0,13 \pm 0,05$ a
<i>Hirtella racemosa</i>	$-2,92 \pm 0,27$ b	$5,06 \pm 3,17$ a	$0,21 \pm 0,18$ a

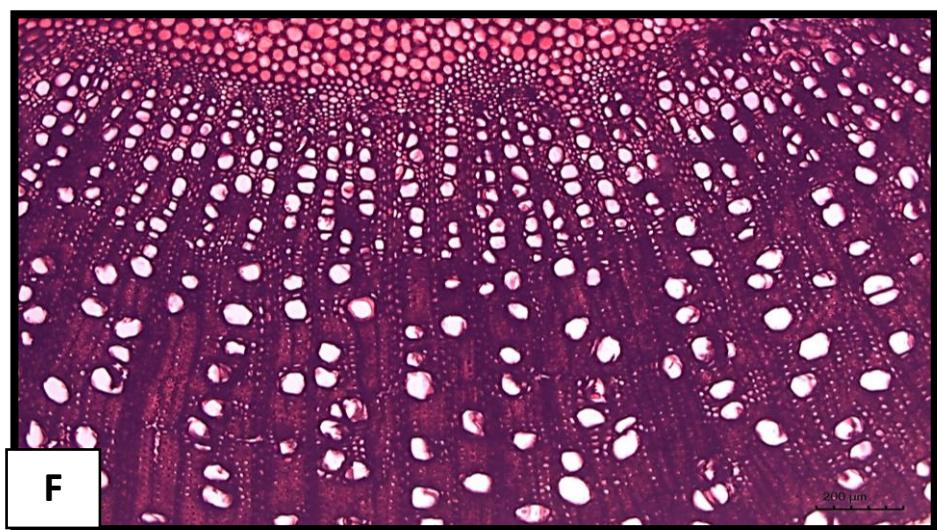
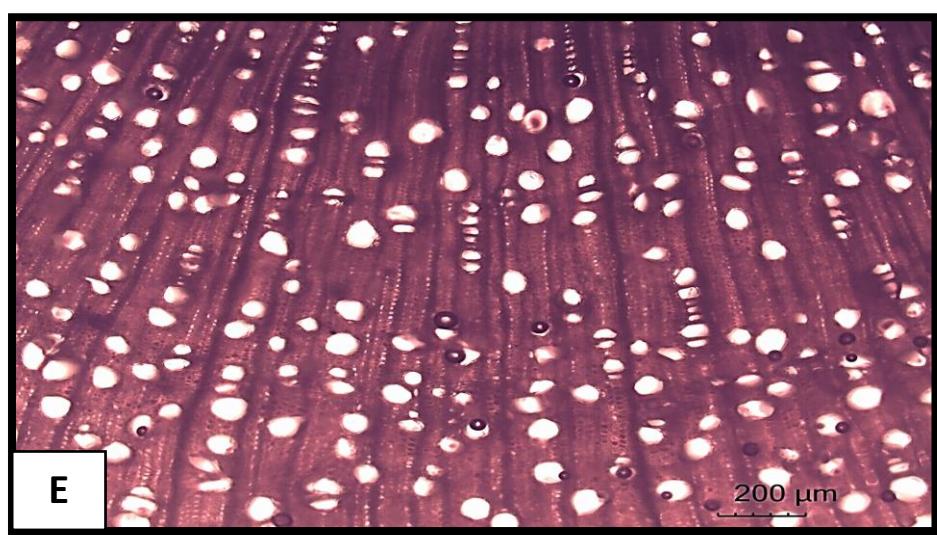
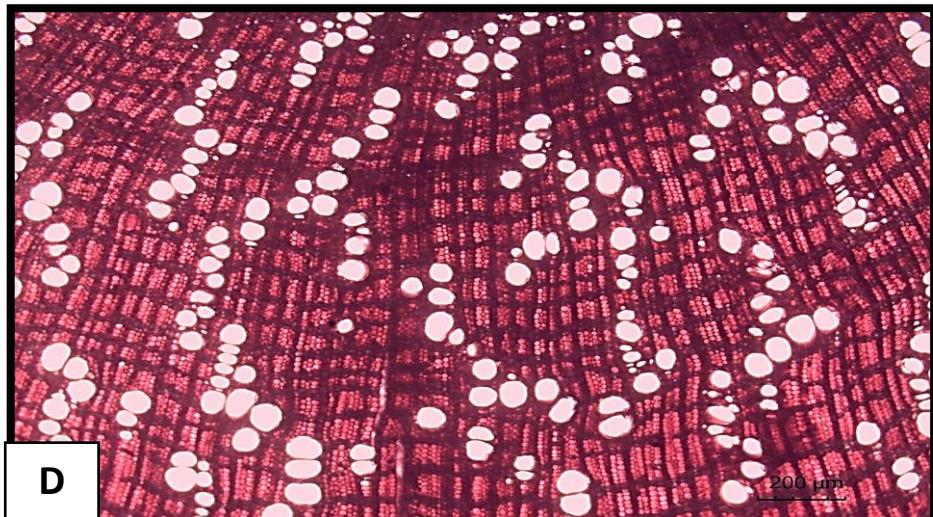
Tabela 6. Valores médios e desvio padrão de Densidade da Madeira (DM) e atributos anatômicos do ramo estimados para cada espécie (N=3). Área dos Vasos (AV), e Índice de Vulnerabilidade (IV). Valores seguidos por diferentes letras indicam diferença significativa ($p<0,05$) entre as espécies.

Espécie	DM (g.cm ⁻³)	AV (μm^{-2})	IV ($\mu\text{m mm}^{-2}$)
<i>Anacardium occidentale</i>	$0,55 \pm 0,049$ bc	$2206,9 \pm 609,6$ ab	$245,1 \pm 137,5$ a
<i>Copaifera martii</i>	$0,68 \pm 0,050$ ab	$2416,7 \pm 308,2$ a	$92,2 \pm 9,1$ b
<i>Clusia hoffmannseggiana</i>	$0,44 \pm 0,103$ c	$1153,5 \pm 315,8$ b	$64,1 \pm 8,5$ b
<i>Protium heptaphyllum</i>	$0,69 \pm 0,041$ ab	$1038,6 \pm 576,9$ bc	$59,7 \pm 16,6$ b
<i>Pouteria ramiflora</i>	$0,68 \pm 0,039$ ab	$1956,0 \pm 54,9$ abc	$85,1 \pm 1,3$ b
<i>Himatanthus articulatus</i>	$0,40 \pm 0,046$ c	$1195,0 \pm 814,8$ bc	$78,1 \pm 1,7$ b
<i>Tapirira guianensis</i>	$0,51 \pm 0,053$ bc	$1446,6 \pm 83,3$ abc	$72,0 \pm 1,7$ b
<i>Pagamea guianensis</i>	$0,69 \pm 0,036$ ab	$824,1 \pm 74,7$ c	$54,7 \pm 3,2$ b
<i>Hirtella racemosa</i>	$0,73 \pm 0,020$ a	$2386,8 \pm 203,6$ a	$93,4 \pm 4,6$ b

Tabela 7. Autovalores de dois eixos de uma análise de componentes principais (PCA) obtidas a partir de uma matriz de nove características e nove espécies. Valores em porcentagem indicam variação contida em cada eixo. Em negrito estão os representados os maiores valores em cada eixo.

Variável	PC1 (57%)	PC2 (17%)
CMSF	0.35656	0.19948
AFE	0.36644	0.12847
SUC	-0.413	-0.06191
ΨTLP	-0.29401	0.39221
€	-0.35792	0.092985
CFT	0.34329	0.3175
DM	0.25091	0.47631
AV	0.36536	-0.28279
IV	0.19794	-0.60806





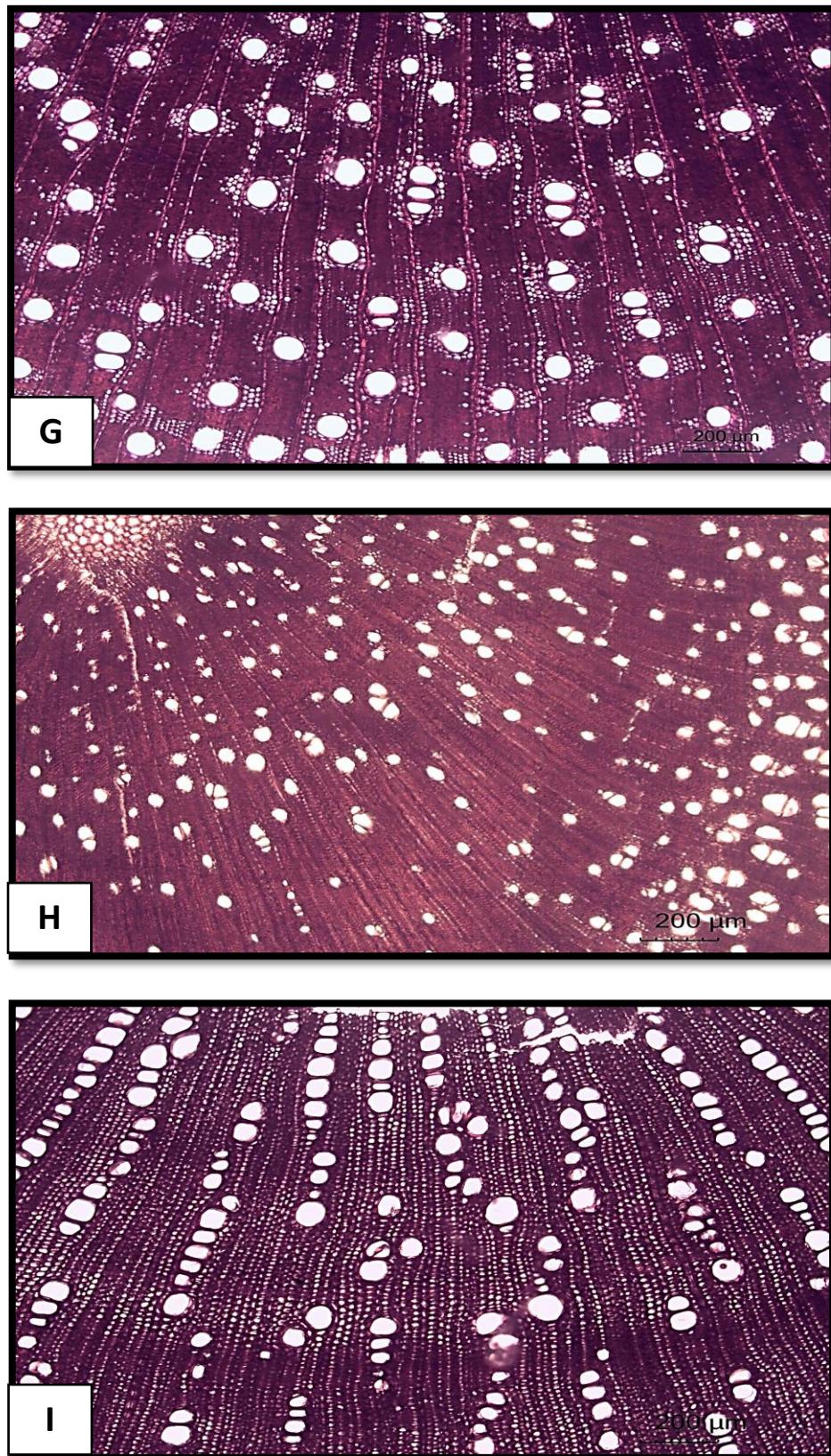


Figura 12. Características anatômicas do ramo (A-I) de nove espécies da floresta de restinga, Algodoal/PA. *Hirtella racemosa* (A), *Pagamea guanensis* (B), *Anacardium occidentale* (C), *Pouteria ramiflora* (D), *Tapirira guianensis* (E), *Clusia hoffmannseggiana* (F), *Copaifera martii* (G), *Protium heptaphyllum* (H), *Himathanthus articulatus* (I).