

**Universidade Federal do Rio de Janeiro**

**Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Conservação**

**Análise da estrutura taxonômica, filogenética e funcional da  
Formação Arbustiva Aberta de *Clusia* no Parque Nacional da  
Restinga de Jurubatiba**

Luís Eduardo Guerra Domingos Nogueira

**Universidade Federal do Rio de Janeiro**

*Campus Macaé*

**Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais e Conservação**

**Análise da estrutura taxonômica, filogenética e funcional da  
Formação Arbustiva Aberta de *Clusia* no Parque Nacional da  
Restinga de Jurubatiba**

**Luís Eduardo Guerra Domingos Nogueira**

Tese apresentada ao programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais e Conservação, Universidade Federal do Rio de Janeiro, *Campus Macaé*, para a obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais e Conservação.

Orientador: **Dr. Rodrigo Lemes Martins**

**Macaé, 2020**

**Análise da estrutura taxonômica, filogenética e funcional da  
Formação Arbustiva Aberta de *Clusia* no Parque Nacional da  
Restinga de Jurubatiba**

**Luís Eduardo Guerra Domingos Nogueira**

Tese apresentada ao programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais e Conservação, Universidade Federal do Rio de Janeiro, *Campus Macaé*, para a obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais e Conservação.

Orientador: **Prof. Dr. Rodrigo Lemes Martins**

---

Dr. Rodrigo Lemes Martins (Presidente da banca / Orientador)

---

Dr. Bruno Henrique Pimentel Rosado

---

Dr. Fábio Rubio Scarano

---

Dr. Heitor Monteiro Duarte

---

Dra. Tatiana Ungaretti Paleo Konno

**Macaé, 2020**

### CIP - Catalogação na Publicação

NA532a Nogueira, Luís Eduardo Guerra Domingos  
Análise da estrutura taxonômica, filogenética e funcional da Formação Arbustiva Aberta de Clusia no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba / Luís Eduardo Guerra Domingos Nogueira. -- Rio de Janeiro, 2020.  
88 f.

Orientador: Rodrigo Lemes Martins.  
Tese (doutorado) - Universidade Federal do Rio de Janeiro, Campus Macaé Professor Aloísio Teixeira, Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Conservação, 2020.

1. Diversidade funcional. 2. Diversidade taxonomica. 3. Diversidade filogenética. I. Martins, Rodrigo Lemes , orient. II. Título.

*Cada fase da vida é uma edição  
que corrige a anterior  
e que também será corrigida,  
até a edição final,  
que o editor dá de graça aos vermes.*

***Machado de Assis  
Memórias Póstumas de Brás Cubas***

## **Agradecimentos**

Com imensurável amor, agradeço, em primeiro lugar, ao meu pai, Sr. Luís Roberto Nogueira e a minha companheira ao longo dos últimos e felizes doze anos, Gabrielle Souza de Araujo, por todo subsídio, carinho, amor, compreensão e apoio para trilhar os caminhos que venho escolhendo. Muito obrigado!

Há tantos relatos sobre relações conflituosas entre orientadores e orientandos que mal posso acreditar na sorte que tive em encontrar o Professor Rodrigo Lemes Martins. A partir de suas próprias palavras tomo a liberdade de considerá-lo não um amigo, mas irmão. Nosso primeiro contato se deu por um e-mail escrito por este remetente e, até então, mestre recente, ávido por progredir em sua carreira acadêmica, e um reticente professor universitário, ainda não tão certo se deveria encarar sua primeira orientação de doutorado. Após um primeiro e cordial encontro presencial, ambos decidimos embarcar nesta (tese) empreitada. Desde então, não só tive todo o suporte logístico necessário – muitas vezes obtido à “duras penas” e viabilizado por ele –, como também fui contemplado por riquíssimas discussões teóricas e oportunidades acadêmicas, que são fundamentais em minha formação e calçaram parte da estrada que os pesquisadores percorremos a fim de repassar eficientemente o conhecimento acumulado. Através dele tive a oportunidade ímpar de vivenciar um intercâmbio junto ao Dr. Francesco de Bello (*university of South Bohemia – Czech Republic*), pesquisador expoente no domínio da Ecologia de Comunidades com quem adquiri imenso conhecimento teórico e vivência acadêmica. Se não bastasse, as contingências da vida me impuseram um percalço psíquico e fisiológico, transposto com a ajuda do Rodrigo e seu empenho em obter um tratamento junto ao Dr. Joelson Tavares Rodrigues, cuja assistência psicológica e médica me retiraram de um estado que eu julgava ser – erroneamente – de anomia permanente. A todos, digo muito obrigado! Muito obrigado, Rodrigo!

Por mais que a vida acadêmica seja por vezes solitária, um trabalho de pesquisa não se concretiza sem colaborações. Este trabalho não seria viável sem a anuência de Marcelo Pessanha, Marcos Cezar dos Santos e Neilton dos Santos, respectivamente, chefe, subchefe e mecânico do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. Marcelo e Marcos Cezar, encorajados pela moralidade e reputação do Professor Rodrigo Lemes Martins, sempre me proveram abrigo e locomoção automotiva para realizar os trabalhos de campo, enquanto Neilton, disponível sempre que necessário, proveu-me a assistência mecânica algumas vezes requerida. A eles se juntam a equipe da Guarda Ambiental de Carapebus, que me forneceu abrigo por semanas em sua guarita, e a Dra. Tatiana Konno, que, com extrema boa vontade, compartilhou sua locação para aulas de campo em João Francisco (Quissamã) comigo. Culpo-me por não lembrar o nome de todos os guardas ambientais com quem compartilhei guarita. Ainda assim, muito obrigado!

Institucionalmente, devo, também, agradecer aos Professores Francisco de Assis Esteves, Marcos Paulo Figueiredo de Barros e Marco Antônio Lopes Cruz, já que sem a estrutura dos laboratórios de Limnologia e Biotecnologia, o material coletado não poderia ser processado. Acima de tudo, uma tese é feita de ideias e argumentos. Por isso, não devo deixar de agradecer ao Professor Heitor Monteiro Duarte e ao técnico Msc. Bruno Forte por todas as discussões e contribuições técnicas.

Ademais, é igualmente importante agradecer aos membros do conselho pela compreensão, haja vista as circunstâncias que atrasaram o término deste trabalho, além da CAPES, responsável por uma bolsa nacional e outra internacional, que me garantiram dedicação integral à pesquisa. Obviamente, nenhuma delas teria sido possível sem o emergente respaldo do Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais e Conservação.

Embora possa parecer tolo ou aviltante para alguns, por fim, agradeço à Jurubeba, ao Doidão e à Sofia (*rip*) e ao Candango, respectivamente, meus cachorros e gato, cuja companhia e carinho mútuos, em inúmeros momentos de solidão ou pensamentos autodestrutivos, deram-me a força necessária para agarrar-me a qualquer quinhão de esperança. Muito obrigado!

## Resumo

A planície arenosa ao longo da costa brasileira é ocupada por uma formação arbustiva e arbórea conhecida como restinga, cuja composição taxonômica é proveniente de ecossistemas circundantes, como a Floresta Atlântica, e de ecossistemas do interior, como o Cerrado e a Caatinga. Sua origem remete ao período quaternário, quando houve a regressão do nível do mar (20000 anos antes do presente) e a consequente deposição de um substrato arenoso posteriormente colonizado. Dadas as variações topográficas, que podem resultar em áreas mais ou menos próximas do lençol freático, distintas formações vegetais emergiram como consequência deste processo geológico. A intrigante Formação Arbustiva Aberta de *Clusia* (FAAC) é a formação vegetal objeto de estudo, porque ocorre em áreas mais elevadas dos depósitos marinhos, onde a composição vegetal está exposta a maior deficiência hídrica e nutricional, que implicam em adensamentos de vegetação circunscritos por areia nua (moitas). O Parque Nacional (PARNA) da Restinga de Jurubatiba abriga a mais extensa e bem preservada área de restinga do Brasil, estudada ao longo de 30 anos. *Clusia hilariana* é uma espécie com metabolismo ácido das Crassulaceae que ocorre nos neotrópicos, e a dinâmica ecológica da FAAC vem sendo descrita em sua função, porque sua produtividade de biomassa, dominância e capacidade de manter recursos no sistema elegeram-na como potencial espécie facilitadora. Dessa forma, o conhecimento da ecologia de restinga foi descrito à luz da fisiologia e ecologia de populações. O atual paradigma atesta que *Clusia*, uma vez estabelecida, facilita a entrada das demais espécies C3 no sistema. Com base no esposto amostramos moitas ao longo de toda a restinga as as formações abertas de *Clusia* do PARNA, a fim de verificar se as diversidades taxonômica, filogenética e funcional estão relacionadas à presença de *Clusia*. Ademais, correlacionamos estes dados de diversidade com variáveis ambientais (edáficas e estruturais). O padrão emergente observado permite ser avaliado tanto em função de processos determinísticos quanto neutros, demonstrando que a flora da FAAC provém de um processo de convergência evolutiva e que *Clusia*, assim como variáveis ambientais, não influenciam as diversidades taxonômica, filogenética e funcional das moitas de vegetação. Ao final, propôs-se uma nova dinâmica ecológica para a FAAC que concilia a teoria de nicho e neutra, uma vez que ambas podem gerar os mesmos padrões e, provavelmente, atuam conjuntamente na FAAC, promovendo a coexistência de espécies funcionalmente equivalentes.

**Palavras Chave:** Diversidade, Ecologia funcional, Restingas Norte Fluminense, Comunidades



## **Abstract**

The sand plains along the Brazilian coast was colonized by trees and scrubs, which formed an ecosystem known as restinga, composed by species from the surrounding ecosystems (Atlantic Forest, Cerrado and Caatinga). That ecosystem is strictly related to advances and retreats of sea level during the quaternary period (20000 years ago) when the substrate ("soil") was deposited and colonized. Considering the topographic variation, which is related to the proximity of the water table, different vegetational formations may occur. An interesting one is the Open Clusia Scrub Land (OCSL) that is correlated with areas farthest from the water table, where the species are exposed to water and nutritional deficits that impose a vegetational cluster surrounded by bare sand. The restinga de Jurubatiba National Park is the most extensive and well-protected restinga area of Brazil, which has been studied for the last 30 years. Clusia is the only CAM species on the neotropics and its metabolism is usually linked to the ecological dynamic on the OCSL, because its biomass productivity, dominance and ability to maintain resources in the system made it a potential facilitative species. In this way, the restinga ecological knowledge has been built based on physiology and population ecology. The current paradigm states that Clusia facilitates the entry of other C3 species into the system. Based on this assumption we surveyed vegetational patches in sites of open formations along all the protected area, in order to verify whether the taxonomic, phylogenetic and functional diversity data with environmental variables (edaphic and structural). The pattern that emerged were evaluated in terms of deterministic and neutral processes, demonstrating that the OCSL flora comes from a process of evolutionary convergence and that Clusia, as well as environmental variables, does not influence the taxonomic, phylogenetic and functional diversity of vegetation. Finally, we propose a new ecological dynamic approach to the OCSL that harmonizes niche and neutral theory without denying one or another but demonstrating that both, probably, take some part structuring the OCSL, leading to the coexistence of functional equivalent species.

**Key words:** Diversity, Functional Ecology, Restingas Norte Fluminense, Community ecology

## Índice

Apresentação .....	15
Introdução Geral .....	17
<i>Breve contexto histórico do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba</i> .....	17
<i>O ecossistema de restinga do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba</i> .....	18
<i>Formação Arbustiva Aberta de Clusia</i> .....	19
<i>Facetas da diversidade biológica</i> .....	19
<i>Neutralidade versus Nicho</i> .....	21
Referências bibliográficas .....	23

### Capítulo 1 – Análise da estrutura da Formação Arbustiva Aberta de *Clusia*, considerando suas diferentes ocorrências ao longo da maior extensão do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba

Introdução .....	30
Metodologia .....	32
<i>Área de estudo</i> .....	32
<i>Coleta de dados</i> .....	33
<i>Análises estatísticas</i> .....	34
<i>Área das moitas</i> .....	34
<i>Estrutura da vegetação e composição</i> .....	34
<i>Relação entre a cobertura de C. hilariana e riqueza</i> .....	35
<i>Composição de moitas com e sem C. hilariana</i> .....	35
<i>Associação entre espécies</i> .....	35
Resultados .....	36
<i>Estrutura da vegetação e composição</i> .....	36
<i>Relação entre a cobertura de C. hilariana e riqueza</i> .....	43
<i>Composição de moitas com e sem C. hilariana</i> .....	43
<i>Associação entre espécies</i> .....	43
Discussão .....	44
Referências bibliográficas .....	47

Capítulo 2 – Quando um não quer, dois não brigam: nicho e neutralidade na Formação Arbustiva Aberta de *Clusia*.

<b>Introdução</b> .....	52
<b>Metodologia</b> .....	54
<i>Área de estudo</i> .....	54
<i>Sistema de estudo</i> .....	55
<i>Levantamento da vegetação</i> .....	56
<i>Traits e dados filogenéticos</i> .....	56
<i>Variáveis ambientais</i> .....	57
<i>Análises estatísticas</i> .....	57
<i>Diversidade funcional e filogenética</i> .....	58
<i>Estrutura filogenética da Formação Arbustiva Aberta de Clusia</i> .....	58
<i>Convergência/divergência funcional e filogenética</i> .....	58
<i>Sinal filogenético</i> .....	59
<i>Variabilidade intraespecífica dos traits e turnover</i> .....	59
<i>Influência de variáveis ambientais sobre a composição funcional</i> .....	60
<b>Resultados</b> .....	60
<b>Discussão</b> .....	64
<i>Estrutura filogenética e funcional</i> .....	64
<i>A neutralidade como produto de processo determinístico ou neutro</i> .....	66
<i>O papel de Clusia no sistema</i> .....	68
<i>Variabilidade intraespecífica e substituição de espécies ao longo do eixo costeiro sul-norte</i> ..	71
<b>Conclusão</b> .....	72
<b>Considerações Finais</b> .....	74
<b>Referências bibliográficas</b> .....	80

## Lista de Figuras

### Apresentação

**Figura 1:** Diagrama demonstrando a lógica aplicada à análise dos dados desta tese.

### Capítulo 1

**Figura 1:** Áreas de estudo na faixa costeira do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba (delimitado nas suas porções norte e sul por linhas amarelas), região Norte-Fluminense, estado do Rio de Janeiro, Brasil. Em destaque as áreas do Lagomar (A), PELD (B), Carapebus (C), João Francisco (D) e Visgueiro (E).

**Figura 2:** Diagrama representativo da projeção da área de uma moita de vegetação, obtida a partir de pares ordenados provenientes do levantamento da cobertura da vegetação realizado com o método *cover pin frame*.

**Figura 3:** Curvas de dominância para as áreas estudadas e para todo o Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, com base no número de toques (cobertura) por espécie.

**Figura 4:** Dendograma proveniente da análise de similaridade (distância de Bray-Curtis) baseada na cobertura das espécies por sítio. Apenas as áreas Lagomar e PELD não possuem composições significativamente distintas ( $p = 0.38$ ).

**Figura 5:** Dendograma proveniente da análise de similaridade (*Unweighted pair-group average* - distância de Bray-Curtis) baseada na presença e ausência das espécies por área segundo adaptação do critério adotado por Garbin et al. (2016). Os valores do dendograma representam a proporção de vezes em que as divisões se mantiveram após 1000 aleatorizações da matriz.

**Figura 6:** Associações par a par de espécies incluindo as moitas do sítio Visgueiro, com cobertura incipiente de *Clusia hilariana* e ausência de *Protium Icicariba*.

**Figura 7:** Associações par a par de espécies excluindo as moitas do Visgueiro. É importante ressaltar que o número de associações positivas e negativas diminui como reflexo da particularidade do sítio situado no extremo norte do eixo costeiro sul-norte latitudinal.

### Capítulo 2

**Figura 1:** *Standardized effect size* após 9999 aleatorizações. Os resultados estão separados por área e cenários (*single trait* e *multitrait*).

**Figura 2:** *Standardized effect size* após 9999 aleatorizações para cada uma das moitas dentro de cada área e ao longo eixo costeiro sul-norte, para os cenários (*single trait* e *multitrait*).

**Figura 3:** Variabilidade intra e interespecífica e a covariância entre estas para cada uma dos *traits* mensurados de 42 espécies ao longo do eixo costeiro sul-norte. As barras pretas indicam se as variações nos *traits* tendem a se reforçar ou anular. Se sua posição está acima da barra (independente da coloração), a covariância é positiva e os efeitos são aditivos, ao passo que o contrário indica que as variações tendem a anular-se. O asterisco (\*) indica a significância das variáveis representadas.

**Figura 4:** Diagrama representativo da dinâmica ecológica na Formação Arbustiva Aberta de *Clusia* (FAAC). Espécies filogeneticamente distantes, mas funcionalmente semelhantes, foram selecionadas (transpuseram o filtro ambiental) a partir dos ecossistemas circundantes, originando um cenário de convergência evolutiva. Ao longo do eixo costeiro sul-norte, em vista da homogeneidade ambiental da FAAC e da equivalência funcional das espécies, não há padrão convergente ou divergente, já que estão todas aptas a sobreviver, independente da localidade. Filogeneticamente, o cenário de convergência evolutiva pode produzir padrões aleatórios ou divergentes. A mesma lógica se aplica quando se diminui a escala de observação, seja para as moitas em cada área ou ao longo da restinga. A equivalência funcional pode emergir a partir de um processo puramente neutro, quando as espécies formadoras das moitas são ecologicamente semelhantes e incapazes de sobrepor-se em relação as outras, ou ser oriunda de um processo determinístico, em que há a exclusão dos competidores mais fracos e remanescem as funcionalmente equivalentes. De uma forma ou de outra, produz-se um padrão neutro. *Clusia hilariana* não exerce papel facilitador ou influencia esta dinâmica.

## Lista de Tabelas

### Capítulo 1

**Tabela 1:** Espécies identificadas durante o levantamento ao longo da faixa costeira do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e os respectivos números de toques ( $\sum$  NT) e números de moitas (Moitas) onde ocorreram.

**Tabela 2:** Espécies presentes em ao menos 20% das moitas (Moita) e com 2% ou mais do total de número de toques (NT) no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.

**Tabela 3:** Espécies presentes em ao menos 20% das moitas (Moita) e com 2% ou mais total de número de toques (NT) para cada uma das áreas ao longo da faixa costeira do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.

**Tabela 4:** Moda da altura do toque (m) para as espécies que ocorreram em ao menos 10 moitas e registraram 0.6% ( $\approx$  185 toques) ou mais do total de toques.

### Capítulo 2

**Tabela 1:** Blomberg K valores e a significância do teste referente ao sinal filogenético para cada um dos *traits* após 999 aleatorizações dos valores dos *traits* ao longo dos ramos terminais da árvore filogenética.

**Tabela 2:** Proporção/número de moitas que apresentaram valores de SES convergentes ou divergentes para cada um dos *traits* e para o cenário *multitrait*, dentro de cada área e ao longo do eixo costeiro sul-norte. AFE – Área Foliar Específica; SUC – Suculência; PHF – Potencial Hídrico Foliar; - DBM – Densidade Básica da Madeira; C – Convergente; D – Divergente.

**Tabela3:** Análise de redundância e análise de redundância parcial com a *Community weighted mean* para os quatro *traits* estudados como variável resposta das 20 variáveis ambientais (incluindo a comunidade como variável categórica). “Jurubatiba” refere-se ao eixo costeiro sul-norte (89 moitas presentes ao longo das comunidades), enquanto o nome das comunidades diz respeito às análises realizadas apenas com as moitas levantadas localmente. MO – Matéria orgânica; CAPC – Capacidade de Campo; Comunidade – Local de coleta; Área – área das moitas (m<sup>2</sup>).

**Tabela 4:** Espécies que ocorreram em ao menos 10% das moitas pequenas sem a presença de *Clusia*. As destacadas em negrito estão entre as espécies mais representativas ao longo do eixo costeiro sul-norte. NMPSC – Número de Moitas Pequenas sem *Clusia*; PMPSC – Proporção de

Moitas Pequenas sem *Clusia*; NT – Proporção do Número Total de Toques correspondente a cada espécie; PNTM – Proporção do Número Total de Moitas ocupadas por cada espécie.

## Apresentação

O presente trabalho é o primeiro levantamento em larga escala da vegetação que compõe a Formação Arbustiva Aberta de *Clusia* (FAAC), considerando os 44 km de costa que abrigam o Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. Cabe aqui definir que a formação foi identificada com base na ocorrência de moitas esparsas de vegetação arbustiva, que cobrem até 40% do terreno do parque (Oliveira-Galvão et al. 1990), em uma matriz arenosa que apresenta apenas espécies herbáceas. As áreas de FAAC também se concentram em regiões topográficas mais elevadas das planícies arenosas costeiras, portanto em solo bem drenado. Essas duas características - solos bem drenados em áreas topográficas mais elevadas e moitas de vegetação em áreas onde o componente herbáceo não forma uma matriz- foram os critérios que permitiram, distinguir, de forma mais precisa, a FAAC da Formação Arbustiva Aberta de Ericacea (FAAE), de porte similar e também considerada uma formação aberta. O trabalho se concentrou em compreender o fenômeno de estruturação em moitas, portanto avaliou o componente arbustivo arbóreo da Formação. Ao todo 89 moitas de vegetação foram amostradas, metro a metro, totalizando 7659 m<sup>2</sup> de área amostrada. Também foram consideradas moitas pequenas, médias e grandes (mínimo = 19 m<sup>2</sup>; máximo = 285 m<sup>2</sup>).

O trabalho considera o tema da estrutura das moitas de forma multiescalar, considerando inclusive a influência do entorno na definição da estrutura das moitas. O estudo considera portanto, as escalas apresentadas na figura 1. Nesta figura, a primeira elipse representa o pool de potenciais espécies colonizadoras que podem ter sido submetidas ao filtro ambiental imposto pelas areias depositadas nos episódios recentes transgressão e regressão marinha. A segunda elipse retrata as espécies que foram capazes de lidar com os rigores da Formação Arbustiva Aberta de *Clusia* (FAAC) e atualmente formam sua flora. As cinco elipses da terceira linha da figura representam a diversidade das áreas estudadas, enquanto a quarta e quinta linhas são formadas por círculos que retratam a diversidade das moitas de vegetação ao longo do eixo costeiro sul-norte e dentro das áreas estudadas, respectivamente. Enquanto o primeiro passo (primeira seta) está restrito à análise filogenética – haja visto o grande número de espécies e a ausência de dados funcionais para a maior parte –, os demais foram explorados sob as perspectivas taxonômica, filogenética e funcional. Taxonomicamente, a segunda seta simboliza a distribuição do pool da FAAC distribuído entre as cinco áreas, enquanto filogenética e funcionalmente reflete um possível cenário de divergência ou convergência. Na escala das moitas, a segunda e terceira setas seguem a mesma lógica.



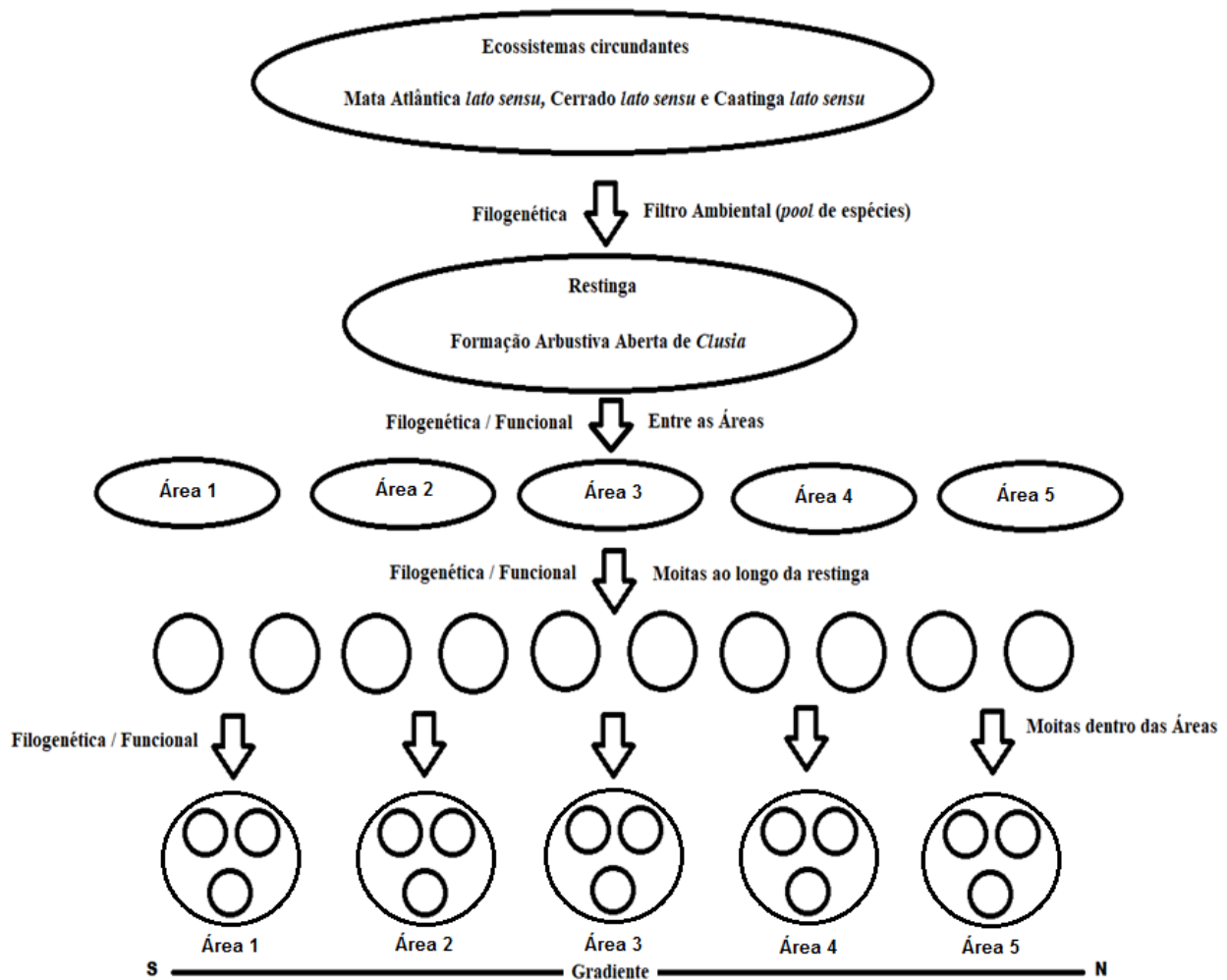


Figura 1: Diagrama demonstrando a lógica aplicada à análise dos dados desta tese.

Por fim, o trabalho está estruturado não em função da escala espacial, mas de forma a contemplar todas as facetas da diversidade biológica (taxonômica, filogenética e funcional). No primeiro capítulo me ative à caracterização taxonômica das áreas, comparando-as, explorando possíveis padrões de coocorrência e a influência de *Clusia* sobre a riqueza das moitas, além dos estratos ocupados pelas espécies e sua possível relação com a dominância específica.

No segundo capítulo, foi feito um levantamento de todas as espécies de árvores e arbustos que ocorrem nos ecossistemas circundantes, para caracterizar, a partir de dados filogenéticos, o processo de seleção (divergente ou convergente) da flora formadora da FAAC. Após, avaliar 4 características funcionais para as 42 espécies levantadas ao longo das áreas estudada, num total de 1680 amostras, foi calculado o sinal filogenético das características funcionais para relacioná-las às variáveis ambientais, determinar se na FAAC as diversidades filogenética e funcional são redundantes e explorar padrões emergentes. Também comparei as métricas de diversidade entre as áreas para, então, analisá-las na escala das moitas dentro de cada uma das áreas e ao longo do eixo costeiro sul-norte. Também foi analisado a influência das variáveis ambientais sobre a composição

funcional dentro de cada área e ao longo do eixo costeiro sul-norte, sempre adotando as moitas como réplicas e controlando o efeito da área, da presença de *Clusia* e a localização. Para mensurar a influência da substituição de espécies e da variabilidade intraespecífica sobre a média das características funcionais das áreas analisadas, foi coletada réplicas, para cada espécie, em todas as áreas. Isso é, se uma espécie ocorre em duas áreas, sua caracterização funcional foi realizada para cada uma destas. Por isso, ao fazer a relação das variáveis ambientais à caracterização funcional das áreas, foi calculada a média das características funcionais com as réplicas localmente coletadas.

## **Introdução geral**

### ***Breve contexto histórico do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba***

O Parque Nacional (PARNA) da Restinga de Jurubatiba é a única unidade de conservação federal que visa proteger exclusivamente os ecossistemas de restinga, além de constituir a mais extensa área protegida desta formação vegetal ao longo da costa brasileira, o que garante a preservação de grande diversidade de habitats.

Historicamente, o PARNA de Jurubatiba é importante por representar o testemunho mais relevante e semelhante ao que os colonizadores do norte fluminense encontraram em suas primeiras expedições, que visavam colonizar a antiga Capitania de São Tomé, situada entre o rio Itapemirim (ES) e o rio Macaé (RJ). A grande resistência do povo Goitacá fez com que a ocupação dessa parte do território brasileiro ocorresse tardiamente, concretizando-se apenas em 1627, quando os ditos "Sete Capitães", militares que serviram à coroa portuguesa em guerras nas Capitanias de São Sebastião do Rio de Janeiro e de São Vicente, receberam as terras abandonadas como recompensa pelos serviços prestados ao longo de 30 anos, iniciando, assim, a divisão de suas sesmarias e a colonização do Norte Fluminense (Soffiati – *Comentários 2012 in Roteiro dos Sete Capitães - Documentos e Ensaio*).

Após a chegada dos sete capitães, as principais alterações e impactos sobre a restinga foram decorrentes da necessidade de facilitar o transporte pela planície arenosa e pântanos da região. Inúmeros canais, que confluíam para lagoas e rios, foram abertos para drenar as planícies aluviais adjacentes às restingas. Destaca-se na região o canal Campos – Macaé, construído ao longo de 28 anos (1844 a 1872) por mão de obra escrava, idealizado com o objetivo de escoar a produção de cana de açúcar e carne para Macaé, de onde era enviada para o abastecimento da capital Rio de Janeiro. É o segundo maior canal do mundo (aproximadamente 105 quilômetros) (Teixeira & Vieira 2005; Soffiati 2007; Penha 2014), atrás apenas do canal de Suez. A partir de 1874, com a inauguração da estrada de ferro Macaé – Campos, o canal passou a ser gradativamente abandonado e perdeu a importância comercial de outrora (Teixeira & Vieira 2005; Soffiati 2007; Penha 2014).

As alterações na paisagem do norte fluminense acentuaram-se desde as primeiras décadas do século XIX até meados do século XX oriundas do cultivo de cana de açúcar, milho, feijão mandioca e pecuária; no entanto, com a proeminência da cultura açucareira, a pecuária perdeu relevância, fato extremamente importante para que parte considerável da restinga de Jurubatiba permanecesse quase intacta (Soffiati – O Nome do Parque Nacional Costeiro do Norte Fluminense 2015 *in* Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba). O solo arenoso com pequeno potencial agrícola, as lagoas costeiras com águas escuras – devido à alta concentração de substâncias húmicas – e as condições bravias das praias da região também foram fatores determinantes para que as condições originais das restingas se mantivessem até a criação do PARNA (Esteves 2011).

### ***O ecossistema de restinga do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba***

O PARNA da Restinga de Jurubatiba abriga um mosaico de comunidades vegetais típicas das planícies arenosas costeiras, formadas por depósitos marinhos do final do período Quaternário (120.000 a 5.000 anos), localizado entre o mar e as cadeias de montanhas da Floresta Atlântica (Esteves 1998; Scarano et al. 2002). A maior parte de suas espécies tem origem na Mata Atlântica, Cerrado e Caatinga (Esteves 2011). Em vista da proximidade com o oceano, a vegetação está exposta a condições limitantes, como exposição ao vento, salinidade, temperatura da areia, escassez de água e nutrientes (Scarano *et al.* 2002). Outra característica marcante do PARNA são suas lagoas, que possuem origens distintas (represamento de rios antigos, isolamentos de pequenas baías ou acúmulo de águas da chuva e/ou do mar) e podem variar de 18 a 14, de acordo com o período de chuvas, que promove a elevação do lençol freático e a emergência de lagoas e poças temporárias (Esteves 2011).

Para o PARNA da Restinga de Jurubatiba foram descritos dez tipos de formações vegetacionais (Araujo & Henriques 1984), que variam consideravelmente em densidade de plantas e presença de espécies arbóreas, arbustivas e herbáceas. Assim, podemos reconhecer diferentes fitofisionomias que ocupam as faixas arenosas características da região. As mais frequentes na paisagem do PARNA, em ordem decrescente de extensão, são a Formação Aberta Arbustiva de *Clusia* (FAAC) (32%), Formação Aberta Arbustiva de *Ericaceae* (FAAE) (29,1%), Mata Periodicamente e/ou Permanentemente Inundada (MPI) (15,7%) e a Formação Pós-Praia (FPP) (2,18%) (Caris et al. 2013).

As diferentes fitofisionomias também se distinguem em função da sua organização, estrutura e de outras características abióticas. A FAAC se estabelece em solos com baixa quantidade de matéria orgânica, e sua vegetação encontra-se estruturada em moitas esparsas, dominadas por espécies do estrato arbustivo e comumente nucleadas por *Clusia hilariana*, espécie dominante nessa formação. A FAAE ocorre em solos semelhantes àqueles onde a FAAC está presente, porém com

moitas mais adensadas e sem dominância de *C. hilariana*. A FPP ocupa solos ainda mais pobres em MO, próximos à linha do mar e estruturam-se em moitas esparsas, dominadas por espécies do estrato rasteiro e arbustivo. Por sua vez, a MPI sustenta vegetação predominantemente arbórea e com maior quantidade de biomassa, porque ocorre nas proximidades dos corpos hídricos do PNRJ e, portanto, em solo mais úmido, composto por argila e com maior concentração de MO.

### ***Formação Arbustiva Aberta de Clusia***

A Formação Arbustiva Aberta de *Clusia* (FAAC), que ocupa regiões bem drenadas em topos de faixas de depósitos arenosos, ocupa a maior parte (31.99%) do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba (PNRJ), uma Unidade de Conservação criada para a proteção da maior área de restinga contínua do Brasil (Caris et al. 2013). As plantas que se estabelecem nesse ambiente com baixa capacidade de retenção de água e nutrientes formam moitas de vegetação circunscritas por areia nua, padrão recorrente em ambientes oligotróficos (Scarano et al. 2002; Scarano et al. 2005). Poucas espécies possuem a habilidade de colonizar essas áreas através de propágulos, pois a areia nua pode atingir temperaturas superiores a 70°C durante o pico do verão (Scarano et al. 2002).

As discussões acerca da estruturação das espécies na FAAC foram construídas à luz da teoria da facilitação, e afirma que a colonização da areia nua se dá por poucas espécies (*Allagoptera arenaria* e espécies de Cactaceae), que atenuam os rigores climáticos e viabilizam a entrada de *Clusia hilariana* na formação das moitas de vegetação. *C. hilariana* é uma espécie dominante e que possui o metabolismo ácido das crassuláceas (Scarano et al. 2002; Scarano et al. 2004), via metabólica associada a espécies presentes em ecossistemas com rigores ambientais semelhantes àqueles encontrados na restinga. *C. hilariana*, por sua vez, facilitaria a colonização por outras espécies lenhosas (Scarano et al. 2002; Scarano et al. 2005), todas possuidoras de via fotossintética C3.

Embora existam estudos de florística e fitossociologia realizados no PARNA, os atributos funcionais resultantes dessa estruturação, que permite inferir a ocorrência de processos que explicam a formação em moitas, ainda não são conhecidos. Explorá-los é o objetivo desta tese.

### ***Facetas da diversidade biológica***

Uma das questões centrais em ecologia de comunidades - que persiste como desafio - é a busca pela identificação dos mecanismos e processos que atuam sobre os atributos das espécies, através do tempo e espaço, governando a composição, abundância e estrutura específica em assembleias de comunidades naturais (Gallego-Fernández & Martínez 2011; de Bello 2012).

Diferentes aspectos compõem o conceito de biodiversidade, que inclui a composição taxonômica, filogenética e funcional (Pavoine & Bonsall 2011). Historicamente, a ecologia de

comunidades teve seu foco sobre o estudo da identidade das espécies e sua abundância como forma de compreender padrões de organização das espécies (Magurran & McGill 2011). No entanto, recentemente, a sua ênfase migrou para investigação do papel da diversidade filogenética e funcional como fatores determinantes da estrutura das comunidades (Pavoine & Bonsall 2011; Pavoine et al. 2010; Reynolds et al. 2015; Tucker et al. 2017).

Árvores filogenéticas, a partir das quais a diversidade filogenética pode ser calculada, fornecem informações acerca das relações de parentesco entre espécies (Webb et al. 2002; Mouquet et al. 2012; Araújo et al. 2014), ao passo que a diversidade funcional foca nos atributos das espécies, responsáveis por viabilizar sua existência sob determinadas condições ambientais, independentemente de seu parentesco evolutivo (Chapin et al. 2000; Díaz & Cabido 2001; Cornelissen et al. 2003; Suding et al. 2008; Thuiller et al. 2009).

Embora a diversidade filogenética venha sendo proposta como ferramenta para identificar processos determinísticos, ou seja aqueles ancorados em colonização da área dada a características da espécie e assumindo a premissa de que esse nicho tenda a se conservar (Harvey & Pagel 1991), há o risco de equivocar-se caso a assembleia em estudo seja fruto de convergência evolutiva, ou seja, formada por espécies com nichos similares mas oriundas de linhagens filogenéticas distintas (Ackerly 2004). A prevalência da conservação de nicho através da filogenia das espécies é uma questão controversa (Münkemüller et al. 2015) e teorias alternativas sugerem que a similaridade de nicho entre espécies pode, também, ser resultado não apenas de características ancestrais compartilhadas, mas também de um histórico biogeográfico e de limitações ambientais semelhantes a que diferentes clados foram expostos (Grafen 1989).

Por isso, os ecólogos progressivamente compreenderam que grupos de espécies mais semelhantes entre si, quando avaliadas quanto às suas características morfofisiológicas (Díaz & Cabido 2001; Lepš et al. 2006), permitem que a diversidade possa ser descrita em função da dissimilaridade entre as espécies em uma assembleia (diversidade funcional), a despeito de suas relações filogenéticas (Tilman 2001, Petchey & Gaston 2002). As similaridades emergem na forma de atributos funcionais chave, que surgem por convergência, ou seja, conferindo significância funcional (estratégica ou adaptativa) (Semenova & van der Maarel 2000).

Com base no exposto, atributos funcionais contribuem para a compreensão do papel de fatores ambientais na estruturação de padrões de biodiversidade em escala continental, regional e local (Díaz et al. 1998; Garnier et al. 2004; McGill et al. 2006; Albert et al. 2010; Shipley 2010), bem como refletem adaptações às variações no ambiente abiótico e biótico (McGill et al. 2006; de Bello et al. 2010). Em plantas, os atributos funcionais geralmente são características ecofisiológicas, bioquímicas e regenerativas (de Bello et al. 2010), que facilitam o estabelecimento, crescimento,

sobrevivência e reprodução (Cornelissen et al. 2003) e estão relacionadas com eixo costeiro sul-nortes ambientais, processos sucessionais e estruturação de assembleias de plantas (Keddy 2001).

Grupos funcionais e estratégias de vida em plantas são unidades dentro de um sistema de classificação funcional, definidas como grupos de espécies que compartilham similaridades em seu funcionamento e em relação à forma como respondem (nicho ocupado) a fatores ambientais (grupos funcionais de respostas) e desempenham seus papéis (grupos funcionais de efeito) - ou afetam a dinâmica - nos ecossistemas e biomas (Díaz & Cabido 2001; Cornelissen et al. 2003).

### *Neutralidade versus Nicho*

Há duas teorias atualmente discutidas e defendidas, que se propõem a explicar a coexistência de espécies: i) a primeira e mais antiga, pautada no axioma de Gause (1934) e no conceito de nicho formulado por Hutchinson (1957), assume diferenças entre as espécies quanto ao uso de recursos, o que evitaria competição e viabilizaria a coexistência (Gause 1934; Chesson 2000; Silvertown 2004); ii) a teoria neutra em ecologia, elaborada por Hubbell (2001), postula que não há diferenças de nicho entre espécies e que a estrutura da comunidade pode ser descrita em função da aleatoriedade de processos de colonização, migração e extinção (Bell 2000; Hubbell 2001; Volkov et al. 2003; Hubbell 2005; Gotelli 2006).

É necessário ressaltar que a teoria neutra não nega a existência de nichos. Segundo as palavras do próprio Hubbell:

“Probably no ecologist in the world with even a modicum of field experience would seriously question the existence of niche differences among competing species on the same trophic level. The real question, however, is how did these niche differences evolve, how are they maintained ecologically, and what niche differences, if any, matter to the assembly of ecological communities?” (Hubbell 2005).

Há vasta evidência de que espécies diferem significativamente em inúmeros *traits* que afetam a dinâmica e o funcionamento de comunidades (Purves & Pacala 2005), principalmente em escala global e continental, haja vista as variações climáticas envolvidas (Walter 1973, 2002; Archibold 1995), cujo reflexo é a existência de biomas globais e continentais (Purves & Pacala 2005). Contudo, ao reduzir a escala (e.g. comunidades específicas como as formações vegetais do PARNA), não se pode assumir a governança de um ou outro processo. A própria lógica dos filtros ambientais em escala regional que subsidia a teoria de nicho, demonstra a cautela necessária ao estudarem-se padrões de diversidade.

Sob a perspectiva da teoria baseada no conceito de nicho, duas alternativas são frequentemente propostas (Kraft et al. 2008): i) espécies coexistentes seriam mais semelhantes, pois as barreiras impostas pelo ambiente abiótico (filtros ambientais) promovem convergência de características funcionais (Weiher & Keddy 2001; Cornwell et al. 2006; Engelbrecht et al. 2007); ii) espécies coexistentes, a partir da teoria clássica da diferenciação de nicho, exibiriam divergência de estratégias (Silvertown 2004; Stubbs & Wilson 2004). Ambos os cenários podem ser interpretados sequencialmente (Kraft et al. 2008), porque a seleção de habitat e as interações bióticas – principais processos influenciando a estruturação de assembleias de comunidades biológicas – atuam de escalas maiores para menores (de Bello 2012). Enquanto a seleção imposta por habitats/filtros ambientais – trabalhando em escalas espaciais e temporais distintas – tende a reduzir as estratégias ecológicas (convergência funcional) (Poff 1997; Menninger & Palmer 2006; Cornwell et al. 2006; Bruzgul & Hadly 2007), interações bióticas dentro das comunidades tenderiam a maximizar a diferenciação entre as espécies e, por conseguinte, limitar a similaridade entre estas (Petchey et al. 2007; de Bello et al. 2009; Mayfield & Levine 2010).

O paradigma acima descrito era imperativo até a publicação da *Unified Neutral Theory of Biodiversity*, proposta por Hubbel (2001). A dicotomia gerada pela publicação de Hubbell levou os ecólogos a procurarem maneiras de explicar padrões de diversidade sob a perspectiva da teoria neutra. Nesta lógica, é imperativo que o trabalho de Chesson (2000) seja ressaltado, porque propõe e descreve os mecanismos estabilizadores e equalizadores.

A teoria neutra não seria tão contestada se assembleias reais fossem compostas por espécies crípticas e funcionalmente equivalentes, distinguíveis apenas por seu genoma (veja Leibold & McPeck 2006 para exemplos reais) e, por isso, com suas dinâmicas submetidas a um único processo (*ecological drift*) (Purves & Turnbull 2010). No entanto, há variações em *traits* qualitativos e quantitativos (e.g. fixação de nitrogênio, síndrome de dispersão, tamanho da semente, relações alométricas, densidade da madeira e características foliares) (Purves & Turnbull 2010). Nesse sentido, a única maneira de reconciliar o principal dogma da teoria neutra (equivalência funcional) com todas essas variações, é recorrer ao conceito de mecanismo equalizador (Chesson 2000; Turnbull, Rees & Purves 2008; Lin et al. 2009).

Mecanismos estabilizadores implicam em diferenças de nicho entre espécies, que minimizam a competição interespecífica e aumentam a intraespecífica (Adler et al. 2007). Heterogeneidade ambiental, limitações de dispersão ou *trait trade-offs* aumentam a atuação de mecanismos estabilizadores da coexistência, porque mediam a sobreposição de nicho entre as espécies (Amarasekare & Nisbet 2001; Yu & Wilson 2001), enquanto os mecanismos equalizadores estão relacionados ao grau de neutralidade de uma assembleia ao longo do *continuum* nicho – neutralidade (Shoemaker 2017). Se as espécies não são funcionalmente equivalentes, a coexistência

só é viabilizada através da atuação de um forte mecanismo estabilizador (e.g. capacidade fotossintética) – que, necessariamente, implica em diferenciação de nicho para que não haja exclusão competitiva (Purves & Turnbull 2010) –, ao passo que se o contrário ocorre, a mínima atuação de um mecanismo estabilizador promove a coexistência (Chesson 2000; Adler et al. 2007).

A equivalência funcional está restrita a ambientes homogêneos, onde espécies coexistentes possuem características semelhantes de vida (Munoz & Huneman 2016), ainda que interações competitivas possam produzir convergência funcional a partir da exclusão de outras com menor habilidade competitiva, resultando, assim, em uma assembleia composta por remanescentes funcionalmente equivalentes (Grime 2006; Cornwell & Ackerly 2009; terHost & Powell 2010; Zhang et al. 2017).

### **Referências bibliográficas**

Amarasekare, P., & Nisbet, R. M. (2001). Spatial heterogeneity, source-sink dynamics, and the local coexistence of competing species. *The American Naturalist*, 158(6), 572-584.

Adler, P. B., HilleRisLambers, J., & Levine, J. M. (2007). A niche for neutrality. *Ecology letters*, 10(2), 95-104.

Ackerly, D. D. (2004). Evolution of leaf form in the California chaparral: adaptation and community assembly. *American Naturalist*, 163, 654-671.

Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Douzet, R., Aubert, S., & Lavorel, S. (2010). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24(6), 1192-1201.

Archibold, O. W. (1995). *Ecology of World Vegetation*. (Chapman & Hall: London, UK.).

Bell, G. (2000). The distribution of abundance in neutral communities. *The American Naturalist*, 155(5), 606-617.

Breckle, S. W., & Walter, H. (2002). *Walter's vegetation of the earth: the ecological systems of the geo-biosphere*. Springer.

Bruzgul, J. E., & Hadly, E. A. (2007). Non-random patterns in the Yellowstone ecosystem: inferences from mammalian body size, order and biogeographical affinity. *Global Ecology and Biogeography*, 16(2), 139-148.

Campos, R. (2015). *Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba*. Macaé, RJ, Íris Mídia.

Caris, E. A. P., Kurtz, B. C., Cruz, C. B. M., & Scarano, F. R. (2013). Vegetation cover and land use of a protected coastal area and its surroundings, southeast Brazil. *Rodriguésia*, 64(4), 747-755.



- Chapin Iii, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., ... & Mack, M. C. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783), 234.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, v. 31, n. 1, p. 343-366.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., ... & Pausas, J. G. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, 51(4), 335-380.
- Cornwell, W. K., & Ackerly, D. D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79(1), 109-126.
- Cornwell, W. K., Schwilk, D. W., & Ackerly, D. D. (2006). A trait- based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87(6), 1465-1471.
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology & evolution*, 16(11), 646-655.
- Díaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of vegetation science*, 9(1), 113-122.
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J. H., Bardgett, R. D., ... & da Silva, P. M. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2873-2893.
- de Bello, F. (2012). The quest for trait convergence and divergence in community assembly: are null- models the magic wand?. *Global Ecology and Biogeography*, 21(3), 312-317.
- De Bello, F., Thuiller, W., Lepš, J., Choler, P., Clément, J. C., Macek, P., & Lavorel, S. (2009). Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science*, 20(3), 475-486.
- Engelbrecht, B. M., Comita, L. S., Condit, R., Kursar, T. A., Tyree, M. T., Turner, B. L., & Hubbell, S. P. (2007). Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447(7140), 80.
- Esteves, F. D. A. (1998). *Ecologia das lagoas costeiras do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e do Município de Macaé (RJ)*. Departamento de Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro.

- Esteves, F. D. A. (2011). Do índio goitacá à economia do petróleo: uma viagem pela história e ecologia da maior restinga protegida do Brasil. Essentia, Campos dos Goytacazes, RJ.
- Gabriel, A. & Luz, M. (2012). O roteiro dos sete capitães: documentos e ensaios. Macaé: FUNEMAC.
- Gause, G. F. (1934). The struggle for existence. Courier Dover Publications.
- Gallego-Fernández, J. B., & Martínez, M. L. (2011). Environmental filtering and plant functional types on Mexican foredunes along the Gulf of Mexico. *Ecoscience*, 18(1), 52-62.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., & Neill, C. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637.
- Gotelli, N. J., & McGill, B. J. (2006). Null versus neutral models: what's the difference? *Ecography*, 29(5), 793-800.
- Grafen, A. (1989). The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 326(1233), 119-157.
- Grime, J. P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17(2), 255-260.
- Harvey, P. H., & Pagel, M. D. (1991). The comparative method in evolutionary biology (Vol. 239). Oxford: Oxford university press.
- Hubbell, S. P. (2001). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32). Princeton University Press.
- Hubbell, S. P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional ecology*, 19(1), 166-172.
- Hutchinson, G. E. (1957). Cold spring harbor symposium on quantitative biology. Concluding remarks, 22, 415-427.
- Keddy, P.A. Competition (2nd edition) (2001). Kluwer Academic Publishers, Boston. 552 pp.
- Kraft, N. J., Valencia, R., & Ackerly, D. D. (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322(5901), 580-582.
- Leibold, M. A., & McPeck, M. A. (2006). Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, 87(6), 1399-1410.

- Lepš, J., de Bello, F., Lavorel, S., & Berman, S. (2006). Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter.
- Lin, K., Zhang, D. Y., & He, F. (2009). Demographic trade-offs in a neutral model explain death-rate-abundance-rank relationship. *Ecology*, 90(1), 31-38.
- Magurran, A. E., & McGill, B. J. (Eds.). (2011). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press.
- Mayfield, M. M., & Levine, J. M. (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology letters*, 13(9), 1085-1093.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(4), 178-185.
- Menninger, H. L., & Palmer, M. A. (2006). Restoring ecological communities: from theory to practice. *Foundations of restoration ecology*, 88-112.
- Miller, T. E., & Powell, E. (2010). When can competition for resources lead to ecological equivalence?. *Evolutionary Ecology Research*, 12(7), 843-854.
- Mouquet, N., Devictor, V., Meynard, C. N., Munoz, F., Bersier, L. F., Chave, J., ... & Hardy, O. J. (2012). Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological reviews*, 87(4), 769-785.
- Münkemüller, T., Boucher, F. C., Thuiller, W., & Lavergne, S. (2015). Phylogenetic niche conservatism—common pitfalls and ways forward. *Functional ecology*, 29(5), 627-639.
- Oliveira, A. A., Vicentini, A., Chave, J., Castanho, C. D. T., Davies, S. J., Martini, A. M., ... & Souza, V. C. (2014). Habitat specialization and phylogenetic structure of tree species in a coastal Brazilian white-sand forest. *Journal of Plant Ecology*, 7(2), 134-144.
- Oliveira-Galvão ALC, Galvão WS, Carvalho VC (1990) Monitoramento da cobertura vegetal da restinga de Carapebus-Macaé (RJ), a partir de imagens orbitais. In: Watanabe S (ed) II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: Estrutura, função e manejo. ACIESP, São Paulo, pp 442-454.
- Pavoine, S., & Bonsall, M. B. (2011). Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological reviews*, 86(4), 792-812.
- Pavoine, S., Baguette, M., & Bonsall, M. B. (2010). Decomposition of trait diversity among the nodes of a phylogenetic tree. *Ecological Monographs*, 80(3), 485-507.
- Penha, A. L. N. (2014). Nas águas do canal: política e poder na construção do canal Campos-Macaé (1835-1875). *Arquivo Público do Estado do Rio de Janeiro*.

- Petchey, O. L., Evans, K. L., Fishburn, I. S., & Gaston, K. J. (2007). Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 76(5), 977-985.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9(6), 741-758.
- Poff, N. L. (1997). Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the north american Benthological society*, 16(2), 391-409.
- Purves, D. W., & Pacala, S. W. (2005). Ecological drift in niche-structured communities: neutral pattern does not imply neutral process. *Biotic interactions in the tropics*, 107-138.
- Purves, D. W., & Turnbull, L. A. (2010). Different but equal: the implausible assumption at the heart of neutral theory. *Journal of Animal Ecology*, 79(6), 1215-1225.
- Reynolds, P. L., Granados, M., Lee, M., & Schroer, K. (2015). A global, crosstaxa review of how we measure functional diversity. In *Ecological Society of America Annual Meeting*, Baltimore, MD.
- Scarano, F. R. (2002). Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany*, 90(4), 517-524.
- Scarano, F. R., Duarte, H. M., Franco, A. C., Geßler, A., De Mattos, E. A., Rennenberg, H., & Lüttge, U. (2005). Physiological synecology of tree species in relation to geographic distribution and ecophysiological parameters at the Atlantic forest periphery in Brazil: an overview. *Trees*, 19(5), 493-496.
- Semenova, G. V., & van der Maarel, E. (2000). Plant functional types—a strategic perspective. *Journal of Vegetation Science*, 11(6), 917-922.
- Shoemaker, L. G. (2017). *Stabilizing and Equalizing Mechanisms Alter Community Coexistence and Macroevolutionary Diversity Patterns*.
- Shipley, B. (2010). *From plant traits to vegetation structure: chance and selection in the assembly of ecological communities*. Cambridge University Press.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & evolution*, 19(11), 605-611.
- Soffiati, A. (2010). 1.1 Os canais de navegação do século XIX no Norte Fluminense. *Boletim do Observatório Ambiental Alberto Ribeiro Lamego*, 1(2), 13-24.
- Stubbs, W. J., & Bastow Wilson, J. (2004). Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92(4), 557-567.

- Suding, K. N., Lavorel, S., Chapin Iii, F. S., Cornelissen, J. H., Diaz, S., Garnier, E., ... & NAVAS, M. L. (2008). Scaling environmental change through the community- level: a trait- based response- and- effect framework for plants. *Global Change Biology*, 14(5), 1125-1140.
- Swenson, N. G., & Enquist, B. J. (2009). Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 90(8), 2161-2170.
- Teixeira, S. & Vieira, S. D. S. (2005). Um continuum de histórias: o canal Campos-Macaé. *Cadernos de Pesquisa do CDHIS*, 33, 171-180.
- Thuiller, W., Albert, C. H., Dubuis, A., Randin, C., & Guisan, A. (2009). Variation in habitat suitability does not always relate to variation in species' plant functional traits. *Biology Letters*, 6(1), 120-123.
- Tilman, D. (2001). Functional diversity. *Encyclopedia of biodiversity*, 3(1), 109-120.
- Tucker, C. M., Cadotte, M. W., Carvalho, S. B., Davies, T. J., Ferrier, S., Fritz, S. A., ... & Pavoine, S. (2017). A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*, 92(2), 698-715.
- Turnbull, L. A., Rees, M., & Purves, D. W. (2008). Why equalising trade- offs aren't always neutral. *Ecology letters*, 11(10), 1037-1046.
- Volkov, I., Banavar, J. R., Hubbell, S. P., & Maritan, A. (2003). Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, 424(6952), 1035.
- Walter, H. (1973). *Vegetation of the earth in relation to climate and the eco-physiological conditions*. English Universities Press..
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 475-505.
- Weiher, E., & Keddy, P. (Eds.). (2001). *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press.
- Yu, D. W., Wilson, H. B., & Pierce, N. E. (2001). An empirical model of species coexistence in a spatially structured environment. *Ecology*, 82(6), 1761-1771.
- Zhang, S., Huang, Y., & Zang, R. (2017). The assembly and interactions of tree species in tropical forests based on spatial analysis. *Ecosphere*, 8(7), e01903.

# Capítulo 1

**Análise da estrutura da Formação Arbustiva Aberta de *Clusia* considerando suas diferentes ocorrências ao longo da maior extensão do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba**

## Introdução

A restinga pode ser considerada um ambiente marginal do Bioma Mata Atlântica, formado por depósitos marinhos moldados por inúmeros eventos de regressões e transgressões marinhas dos últimos 100.000 anos (Martin et al. 1997). Esse processo deu origem a um mosaico de condições ambientais advindas de ambientes deposicionais distintos que permitiram a instalação de diferentes formações vegetais (Scarano et al. 2002). Essas formações são compostas por plantas que foram eficientes em colonizar este ecossistema com condições extremas, como exposição ao vento, efeito do *spray* salino, temperatura da areia, salinidade e deficiências hídrica e de nutrientes (Araujo 2000; Scarano et al. 2002; Scarano et al. 2005).

O Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba (PNRJ) é uma Unidade de Conservação criada para a proteção de relevante extensão de restingas formadas pelo delta do rio Paraíba do Sul, na região norte do estado do Rio de Janeiro. Uma das formações que se destaca por ocupar 32% dessa unidade de conservação é a Formação Arbustiva Aberta de *Clusia* (FAAC), que ocupa regiões bem drenadas em topos de faixas de depósitos arenosos (Caris et al. 2013). As plantas que se estabeleceram nesse ambiente formam moitas de vegetação circunscritas por areia nua. Conforme a bibliografia sobre as restingas, poucas espécies possuem a habilidade de colonizar essas áreas através de propágulos, pois a areia nua pode atingir temperaturas superiores a 70°C durante o pico do verão (Scarano et al. 2002). Nesse sentido, o paradigma corrente acerca da estruturação das espécies na FAAC vem sendo construído à luz da teoria da facilitação, e afirma que a colonização da areia nua se dá por poucas espécies, que atenuam os rigores climáticos e viabilizam a entrada de *Clusia hilariana* na formação das moitas de vegetação. *Clusia hilariana* é uma espécie dominante e que possui o metabolismo ácido das crassuláceas (Scarano et al. 2002; Scarano et al. 2005; Dias et al. 2005), via metabólica associada a espécies presentes em ecossistemas com rigores ambientais semelhantes àqueles encontrados na restinga. *Clusia hilariana*, por sua vez, facilitaria a colonização por indivíduos das demais espécies lenhosas (Zaluar & Scarano 2000; Scarano et al. 2002; Scarano et al. 2005; Dias et al. 2005), todas possuidoras de via fotossintética C3.

De fato, há evidências sobre o papel das espécies de bromeliaceae na germinação de indivíduos de espécies lenhosas (Macedo & Monteiro 1987; Fialho 1990; Fialho & Furtado 1993; Scarano et al. 2002; Dias & Scarano 2007; Scarano et al. 2009), mas a influência de *C. hilariana* permanece especulativa, assim como conclusões acerca das diferenças entre moitas com e sem *C. hilariana* são ambíguas (Dias & Scarano 2007).

Estudos limnológicos demonstraram que o carbono dissolvido nas lagoas do PNRJ possui assinatura isotópica característica de plantas possuidoras do metabolismo ácido das crassuláceas (Pereira 2008), com papel direto na dinâmica das lagoas (Suhett et al. 2004). Nesse sentido, embora

possua papel significativo na regulação e disponibilização de recursos no ecossistema em vista de sua importância enquanto produtora de biomassa e papel dominante na comunidade, a importância de *Clusia* como estruturadora do ecossistema ainda permanece controversa (Dias et al. 2006).

O atual paradigma, descrito sob a ótica da facilitação e pautado no axioma de Gause (1934) e no conceito de nicho formulado por Hutchinson (1957), assume diferenças entre as espécies quanto ao uso de recursos, o que evitaria competição e viabilizaria a coexistência (Gause 1934; Silvertown 2004). Conquanto durante o processo de colonização da restinga as espécies tenham transposto os mesmos filtros ambientais, a permanência das C3 seria dependente do papel de *Clusia* como atenuadora dos rigores ambientais e promotora da emergência de novos nichos. Por outro lado, a teoria neutra unificada da biodiversidade (TNUB) elaborada por Hubbell (2001, 2005, 2006), sugere que as espécies que compõem uma comunidade estão adaptadas às condições ambientais predominantes, pois sua persistência no ecossistema é reflexo da habilidade de lidar com os filtros ambientais ao longo do processo evolutivo, e que a estocasticidade é um fator-chave que guia os processos de dispersão, colonização, extinção e especiação, determinando a conformação de assembleias de espécies.

Apesar da evidente vantagem adaptativa que plantas CAM possuem em ambientes caracterizados pelos rigores presentes na restinga, a presença das demais espécies em moitas com e sem a presença de *Clusia* não permite concluir sobre o papel desta na manutenção da estrutura da comunidade. Os dados publicados sobre pesquisas realizadas na FAAC são restritos a uma pequena porção do PNRJ, com destaque para o trabalho de Pimentel et al. (2007) que ampliou a de investigação ao considerar uma faixa equivalente a 1/7 da extensão costeira do PNRJ.

Quando se busca observar e explicar padrões, deve-se perguntar em que escala a investigação será feita, uma vez que os conceitos estão intrinsecamente relacionados (Hutchinson 1957), pois a descrição de um padrão é a descrição de uma variação, cuja quantificação requer a determinação de escalas (Levin 1992). Neste trabalho, o objetivo foi descrever a estrutura da vegetação da FAAC considerando uma diversidade de áreas onde a formação ocorre ao longo da maior extensão do PNRJ, visando norte e responder às seguintes questões:

1 – Há diferença na estrutura e composição de espécies entre áreas de FAAC situadas em pontos distintos no maior eixo do PNRJ?

2 – Moitas com *C. hilariana* são mais ricas em espécies, o reforçaria o paradigma vigente que sugere o efeito de facilitação?

3 – Há associação entre espécies?



## Metodologia

### Área de estudo

O Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba é uma unidade de conservação criada em 1998 e que compreende a mais extensa área de restinga preservada da costa brasileira. Abrange a parte costeira dos municípios de Macaé, Carapebus e Quissamã (Araujo & Maciel 1998), cobrindo uma área de 144,5 Km<sup>2</sup> de restingas e lagoas costeiras, ao longo de 44 km de costa. A preservação desse território abriga uma amostragem representativa de ecossistemas costeiros comuns à faixa litorânea formada durante o Pleistoceno e Holoceno (Scarano et al. 2002).

O levantamento da vegetação foi realizado em 5 áreas (Lagomar, Parcela do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração – PELD, Carapebus, João Francisco e Visgueiro), de um extremo ao outro do PNRJ e com intervalos de 7 a 10 km entre áreas, que estão situados a uma distância de 750 m a 1500 m do mar. As áreas do Lagomar, Carapebus, João Francisco e Visgueiro estão nas imediações, respectivamente, das lagoas Jurubatiba, Carapebus, Bezerra/Amarra Boi e Pires. Apenas uma quinta área, localizada entre Lagomar e Carapebus, aqui chamada de área do PELD, não se encontra nas imediações de lagoas do PNRJ (Figura 1).

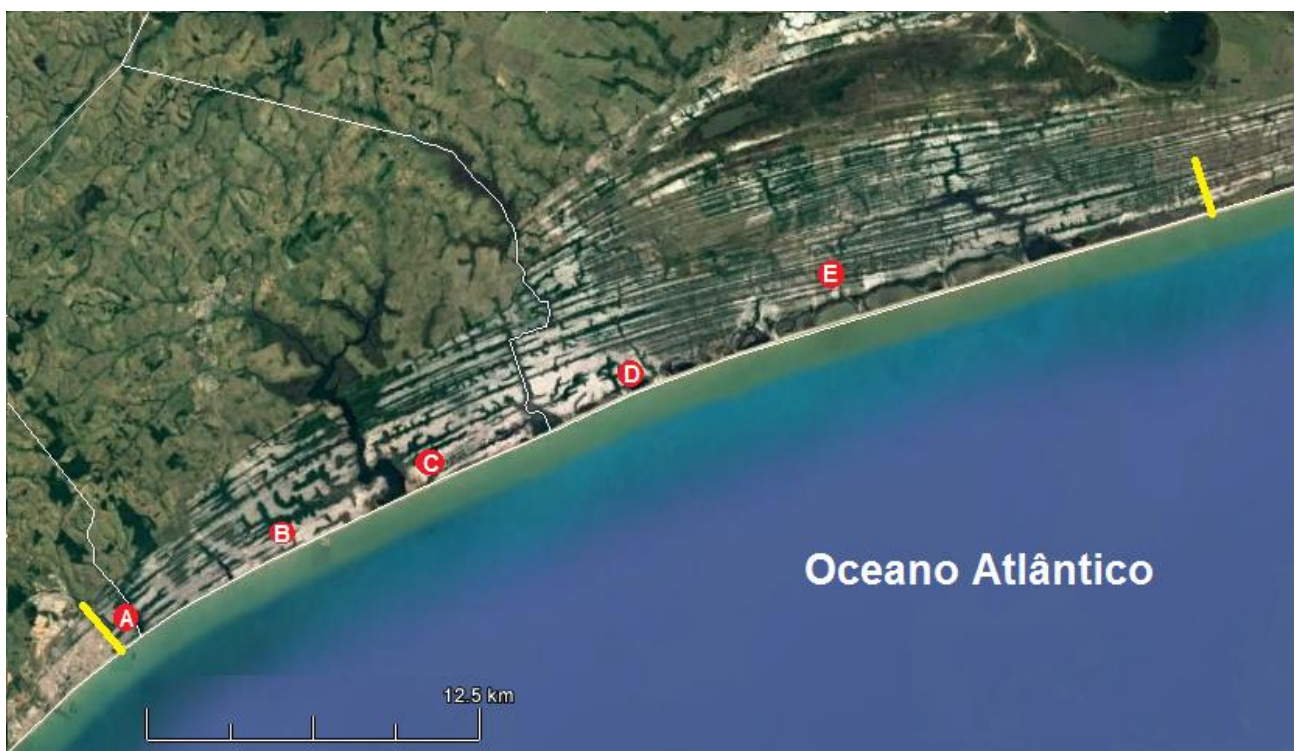


Figura 1: Áreas de estudo na faixa costeira do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba (delimitado nos extremos norte e sul por linhas amarelas), região Norte-Fluminense, estado do Rio de Janeiro, Brasil. Em destaque as áreas avaliadas do Lagomar (A), PELD (B), Carapebus (C), João Francisco (D) e Visgueiro (E).

### ***Coleta de dados***

Os dados foram coletados apenas em área de Formação Arbustiva Aberta de *Clusia*, seguindo definição de áreas de ocorrência das diferentes fitofisionomias comuns nas estingas norte-fluminense, publicado por Caris et al. (2013). Cabe destacar que as áreas abertas aqui definidas se apresentam como áreas bem definidas por Pimentel et al. (2007) e Pimentel (2002) se compondo de trechos em que a vegetação se organiza em moitas em matriz arenosa onde crescem apenas vegetação herbácea. As moitas de vegetação cobrem aproximadamente 40% da área (Oliveira-Galvão et al. 1990) e são dominadas por uma espécie de porte arbóreo arbustivo. A espécie *Clusia hilariana* é tida como a espécie central ou nucleadora dessas formações sendo comumente encontrada nas moitas. Parte das moitas apresenta *C. hilariana* como espécie dominante, parte tem *C. hilariana* como espécie subordinada e parte não tem *C. hilariana*, sendo dominada por espécies C3.

Na área do PELD, 29 moitas foram aleatoriamente selecionadas, 15 onde *C. hilariana* é a planta central e 14 onde está ausente ou não é a espécie dominante. As moitas dominadas por *C. hilariana* incluídas no trabalho, foram aquelas cuja a espécie não apresentava sinais de senescência, identificada pela perda de folhas e aumento da luminosidade no subdossel. Nas demais áreas, 15 moitas entre 30, foram sorteadas para o levantamento da vegetação. Este procedimento não foi possível na área do Visgueiro, porque apenas duas moitas com *C. hilariana* como planta central foram encontradas. Desta forma, exceto para o PELD e Visgueiro, o número de moitas dominadas por *C. hilariana* foi de 7 ou 8. As moitas possuem diâmetro entre 5 e 24 m, podendo ser divididas em três classes de tamanho:  $5\text{ m} \leq \text{maior diâmetro (MD)} \leq 10\text{ m}$ ;  $11\text{ m} \leq \text{MD} \leq 15\text{ m}$ ;  $16\text{ m} \leq \text{MD}$ .

Devido ao hábito arbustivo e escandente de muitas espécies de restinga, o que dificulta a diferenciação entre indivíduos, o levantamento da vegetação foi feito através do método “*cover pin frame*”. Este método proporciona um dado de cobertura obtido através da soma do número de estruturas vegetativas de cada espécie, registrada em pontos dentro da moita. A princípio, a moita foi demarcada com um “*grid*” de 1m X 1m. Com o auxílio de uma haste graduada de 3 m e com 1 cm de diâmetro, em cada ponto onde os marcadores do *grid* se cruzaram, quantificou-se o número de toques por altura e por espécie, do chão à altura máxima do ponto. Quando possível, as identificações botânicas foram realizadas no campo. As demais espécies foram coletadas e identificadas no herbário do Instituto de Bioversidade e Sustentabilidade – Universidade Federal do Rio de Janeiro, por literatura especializada ou consulta aos especialistas da UFRJ/NUPEM (licença de coleta N° 505607 – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade). As listas de espécies foram organizadas através do sistema de classificação botânica APG III (APG III 2009, p.107-118).

## Análises estatísticas

Todas as análises abaixo descritas foram realizadas no software R (R Development Core Team 2013).

### Área das moitas

A área das moitas foi obtida através dos vértices do polígono formado com o método “*cover pin frame*” (Figura 2). Os pacotes *rgeos* (Bivard et al. 2020) e *raster* (Hijmans et al. 2020) foram empregados para a obtenção da área das moitas.

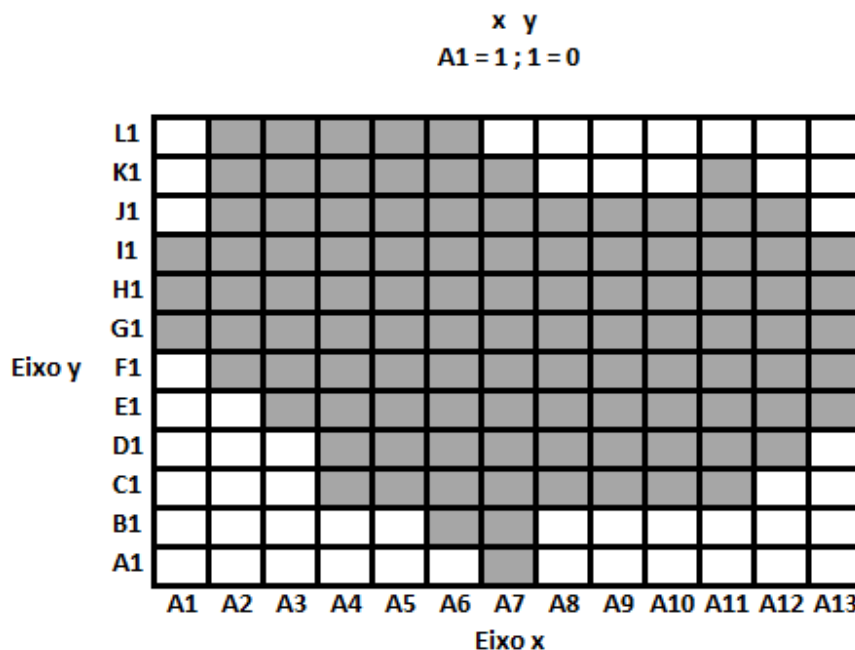


Figura 2: Diagrama representativo da projeção da área de uma moita de vegetação, obtida a partir de pares ordenados provenientes do levantamento da cobertura da vegetação realizado com o método *cover pin frame*.

### Estrutura da vegetação e composição

As espécies foram classificadas em dominantes, subordinadas e transientes segundo uma adaptação da metodologia adotada por Garbin et al. (2016). Estes autores assumiram *C. hilariana*, *P. icicariba* e *O. notata* como espécies dominantes com base em estudos anteriores, e classificaram como subordinadas aquelas presentes em ao menos 20% das moitas e com 2% ou mais do total de toques. As demais foram consideradas transientes. Neste trabalho não assumimos as três referidas espécies como dominantes. Avaliamos igualmente todas as espécies que se enquadraram no critério adotado para classificação das subordinadas (20% das moitas; 2% ou mais do total de toques). As três espécies mais abundantes segundo o critério adotado foram consideradas codominantes.

Para a análise da estrutura da vegetação foram calculadas curvas de dominância para as áreas e para todo o PNRJ (*goevg package*; Goral & Schellenberg 2018). A cobertura de espécies

entre as áreas foi comparada através de uma análise de similaridade não paramétrica pautada na distância de Bray-Curtis e com 1000 aleatorizações (*vegan package*; Oksanen 2019). A composição das espécies selecionadas a partir da adaptação do critério de Garbin et al. (2016) também foi comparada entre as áreas com uma análise de agrupamento (*Unweighted pair-group average* – distância de Bray-Curtis) e 1000 aleatorizações da matriz para verificação dos agrupamentos (*vegan package*; Oksanen 2019).

A identificação do estrato (altura) ocupado por cada espécie foi realizada através do cálculo da moda da altura dos toques. O valor obtido é o estimador que maximiza a densidade de probabilidade de Kernel (*modeest packgae*; Poncet 2019) e foram usados como variáveis explicativas em uma regressão (método dos mínimos quadrados – distribuição Gaussiana) onde o número de toques (cobertura das espécies) foi a variável resposta. O objetivo foi explorar se o estrato ocupado possui influência sobre a abundância das espécies. As regressões foram validadas através da análise do *qqplot* dos resíduos. Os valores foram transformados para logaritmos de base 10.

#### *Relação entre a cobertura de C. hilariana e riqueza*

Para testar a relação entre a cobertura de *C. hilariana* e a riqueza, foram calculados modelos lineares mistos em que a área da moita e a cobertura de *C. hilariana* foram as variáveis explicativas fixas e as áreas (“localidade”) e/ou a proximidade de lagoas (“lagoa”) as variáveis aleatórias. Também foram realizadas regressões (método dos mínimos quadrados) lineares simples (sem considerar as variáveis categóricas “localidade” e “lagoa”) (*lme4 package*; Bates et al. 2020). A regressão linear simples foi adotada, sem a interação entre a cobertura de *C. hilariana* e a área das moitas, já que, assim como os fatores aleatórios, esta não foi significativa. O modelo foi validado através da análise do *qqplot* dos resíduos e a contribuição relativa das variáveis calculada.

#### *Composição de moitas com e sem C. hilariana*

Assim como as áreas, a composição entre moitas com e sem *C. hilariana* foi comparada através de uma análise de similaridade (“*Clusia*” e “localidade” como fatores) não paramétrica pautada na distância de Bray-Curtis com 1000 aleatorizações.

#### *Associação entre espécies*

A associação entre espécies foi explorada a partir de dados de presença e ausência nas moitas. Pares de espécies com probabilidade de coocorrência inferior a 1% foram excluídos da análise. A análise de coocorrência foi realizada considerando as moitas de todas as áreas e/ou excluindo aquelas do Visgueiro, a fim de evitar possíveis efeitos no padrão regional, principalmente

porque possui cobertura incipiente de *Clusia* e ausência de *P. icicariba*. O algoritmo aplica (*coocur* e *ggplot2 packages*; Wickham 2016) o modelo probabilístico de coocorrência (Veech 2013) para um grupo de espécies distribuídas ao longo de áreas de ocorrência e calcula as frequências esperadas e observadas para cada par de espécies. A frequência esperada é calculada com base na distribuição de cada espécie, assumindo que esta seja aleatória e independente das demais. O resultado é a probabilidade de que valores extremos de coocorrência sejam produto do acaso. A associação entres os pares de espécies pode ser classificada com positiva, negativa ou aleatória.

## Resultados

### *Estrutura da vegetação e composição*

As 89 moitas somaram 7659 m<sup>2</sup> (mínimo = 19 m<sup>2</sup>; máximo = 285 m<sup>2</sup>) de área amostrada, sendo 1178 m<sup>2</sup> no Lagomar (mínimo = 25 m<sup>2</sup>; máximo = 192 m<sup>2</sup>), 1640 m<sup>2</sup> no PELD (mínimo = 19 m<sup>2</sup>; máximo = 131 m<sup>2</sup>), 1461 m<sup>2</sup> em Carapebus (mínimo = 24 m<sup>2</sup>; máximo = 181 m<sup>2</sup>), 1533 m<sup>2</sup> em João Francisco (mínimo = 41 m<sup>2</sup>; máximo = 166 m<sup>2</sup>) e 1847 m<sup>2</sup> no Visgueiro (mínimo = 48 m<sup>2</sup>; máximo = 285 m<sup>2</sup>).

Foram encontradas 42 espécies, das quais 40 foram identificadas até o nível de espécie (Tabela 1). As duas não identificadas tiveram o gênero classificado (Tabela 1). Myrtaceae é a família mais representativa, com 10 espécies, enquanto 9 e 14 famílias foram representadas, respectivamente, por 2 e 1 espécies. Treze espécies (28%) ocorreram em todas as áreas, 7 (15%) em quatro, 12 (26%) em duas áreas, enquanto três ocorreram em apenas uma área. A Tabela 2 apresenta as espécies mais abundantes segundo adaptação do critério adotado por Garbin et al. (2016), enquanto a Tabela 3 mostra o mesmo tipo de dado estratificado para as áreas. As curvas de dominância estão apresentadas na Figura 3. As áreas possuem curvas de dominância bastante semelhantes, todavia, caracterizadas por composições diferentes das espécies mais abundantes. A Figura 4 apresenta o dendograma referente à análise de similaridade entre as áreas; apenas Lagomar e PELD não possuem composições distintas ( $p = 0.38$ ). A Figura 5 apresenta o dendograma baseado na análise de similaridade entre as áreas e para todo o PNRJ para as espécies mais abundantes. Após 1000 aleatorizações da matriz, é possível verificar que apenas o Visgueiro possui composição das espécies mais abundantes diferente das demais áreas em relação ao PNRJ.

*C. hilariana* e *C. emarginata* ocupam o estrato acima de 2 m, *O. notata*, *T. guianensis*, *E. uniflora*, *A. pilosa*, *M. floribunda* e *T. brasiliensis* estão presentes entre 1 e 2 metros e *M. parvifolia*, *E. ovalifolium*, *E. umbelliflora*, *C. brasiliensis*, *B. sericea*, *C. alnifolia*, *P. icicariba*, *N. obscura*, *E. subsessile*, *T. bullata*, *H. balsamifera*, *H. perianthomega*, *M. lundiana* e *M. subsericea* ocorrem com maior frequência até 1 m (Tabela 4). O estrato ocupado pelas espécies não explica a abundância das espécies ( $p = 0.42$ ).

Tabela 1: Espécies identificadas durante o levantamento ao longo da faixa costeira do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e os respectivos números de toques ( $\Sigma$  NT) e números de moitas (Moitas) onde ocorreram.

Espécie	Lagomar		PELD		Carapebus		João Francisco		Visgueiro		Jurubatiba	
	$\Sigma$ NT	Moitas	$\Sigma$ NT	Moitas	$\Sigma$ NT	Moitas	$\Sigma$ NT	Moitas	$\Sigma$ NT	Moitas	$\Sigma$ NT	Moitas
<b>Anacardiaceae</b>												
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	23	1	146	2	68	2	420	6	277	6	934	17
<b>Annonaceae</b>												
<i>Xylopia ochrantha</i> Mart.	31	4	-	-	96	4	-	-	-	-	127	8
<b>Bignoniaceae</b>												
<i>Jacaranda bracteata</i> Bureau & K. Schum.	-	-	-	-	-	-	4	1	-	-	4	1
<i>Tabebuia cassinoides</i> (Lam.) DC.	-	-	9	1	-	-	-	-	-	-	9	1
<b>Burseraceae</b>												
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.)	50	4	-	-	1	1	106	3	5	1	162	9
<i>Protium icicariba</i> (DC.) Marchand	1134	10	580	21	376	9	172	10	-	-	2262	50
<b>Calophylaceae</b>												
<i>Kielmeyera membranacea</i> Casar.	-	-	84	4	8	2	-	-	-	-	92	6
<b>Capparaceae</b>												
<i>Capparis flexuosa</i> (L.) L.	-	-	4	2	10	1	32	2	3	1	49	6
<b>Celastraceae</b>												
<i>Maytenus obtusifolia</i> Mart	-	-	-	-	1	1	26	1	41	3	68	5
<b>Clusiaceae</b>												
<i>Clusia hilariana</i> Schlttdl.	1444	14	2034	17	1590	8	1168	7	519	3	6755	49
<b>Erythroxylaceae</b>												
<i>Erythroxylum ovalifolium</i> Peyr.	81	5	107	7	396	11	282	11	64	6	930	40
<i>Erythroxylum subsessile</i> (Mart.) O. E. Schulz	145	9	27	7	-	-	317	13	616	11	1105	40
<b>Fabaceae</b>												
<i>Andira nitida</i> Mart. ex Benth	-	-	-	-	-	-	13	1	-	-	13	1
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms	-	-	-	-	-	-	142	3	98	1	240	4
<b>Humiriaceae</b>												
<i>Humiria balsamifera</i> (Aubl.) A. St.-Hil.	-	-	90	2	-	-	-	-	675	8	765	10

**Lamiaceae**

<i>Vitex polygama</i> Cham.	-	-	-	-	-	-	77	4	26	4	103	8
-----------------------------	---	---	---	---	---	---	----	---	----	---	-----	---

**Lauraceae**

<i>Ocotea notata</i> (Nees) Mez	555	12	466	15	680	10	1234	15	2401	14	5336	66
---------------------------------	-----	----	-----	----	-----	----	------	----	------	----	------	----

**Malpighiaceae**

<i>Byrsonima sericea</i> DC.	314	7	167	7	582	10	108	5	300	8	1471	37
------------------------------	-----	---	-----	---	-----	----	-----	---	-----	---	------	----

<i>Byrsonima</i> spp.	34	1	-	-	12	2	-	-	-	-	46	3
-----------------------	----	---	---	---	----	---	---	---	---	---	----	---

**Myrtaceae**

<i>Calyptanthes brasiliensis</i> Spreng.	19	5	37	7	199	9	115	8	332	11	702	40
--	----	---	----	---	-----	---	-----	---	-----	----	-----	----

<i>Eugenia nitida</i> Cambess.	-	-	160	4	-	-	-	-	-	-	160	4
--------------------------------	---	---	-----	---	---	---	---	---	---	---	-----	---

<i>Eugenia</i> spp.	-	-	20	1	-	-	-	-	5	1	25	2
---------------------	---	---	----	---	---	---	---	---	---	---	----	---

<i>Eugenia</i> spp. 2	-	-	-	-	2	1	-	-	-	-	2	1
-----------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

<i>Eugenia umbelliflora</i> O. Berg	-	-	26	3	463	11	113	5	114	6	716	25
-------------------------------------	---	---	----	---	-----	----	-----	---	-----	---	-----	----

<i>Eugenia uniflora</i> L.	119	4	-	-	171	6			10	1	300	11
----------------------------	-----	---	---	---	-----	---	--	--	----	---	-----	----

<i>Myrcia lundiana</i> Kiarsk.	129	4	372	13	14	1	65	4	173	6	753	28
--------------------------------	-----	---	-----	----	----	---	----	---	-----	---	-----	----

<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg.	-	-	1	1	-	-	32	3	867	11	900	15
--	---	---	---	---	---	---	----	---	-----	----	-----	----

<i>Neomitranthes obscura</i> (DC.) Legrand	4	2	99	13	7	2	197	12	404	11	711	40
--	---	---	----	----	---	---	-----	----	-----	----	-----	----

<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	-	-	7	1	139	2	-	-	56	1	202	4
-----------------------------------	---	---	---	---	-----	---	---	---	----	---	-----	---

**Nyctaginaceae**

<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	17	1	1	1	16	2	35	3	31	2	100	9
---------------------------------------	----	---	---	---	----	---	----	---	----	---	-----	---

**Olacaceae**

<i>Heisteria perianthomega</i> (Vell.) Sleumer	3	1	57	4	152	2	112	7	22	2	346	16
--	---	---	----	---	-----	---	-----	---	----	---	-----	----

**Pentaphragmaceae**

<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess.	227	6	155	8	-	-	-	-	-	-	382	14
---	-----	---	-----	---	---	---	---	---	---	---	-----	----

**Peraceae**

<i>Chaetocarpus myrsinites</i> Baill.	87	3	104	1	-	-	5	1	-	-	196	5
---------------------------------------	----	---	-----	---	---	---	---	---	---	---	-----	---

<i>Pera glabrata</i> Baill	-	-	-	-	1	1	50	1	103	4	154	6
----------------------------	---	---	---	---	---	---	----	---	-----	---	-----	---

**Polygonaceae**

<i>Coccoloba alnifolia</i> Casar	12	3	25	1	-	-	14	2	135	8	186	14
----------------------------------	----	---	----	---	---	---	----	---	-----	---	-----	----

**Primulaceae**

<i>Myrsine parvifolia</i> A. DC.	246	11	73	8	485	14	555	14	1525	15	2884	62
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	-	-	-	-	13	2	46	4	-	-	59	6
<b>Rubiaceae</b>												
<i>Amaioua pilosa</i> K. Schum.	54	2	20	2	452	9	-	-	-	-	526	13
<i>Tocoyena bullata</i> Mart.	39	6	51	11	142	9	116	9	129	12	477	47
<b>Sapindaceae</b>												
<i>Cupania emarginata</i> Cambess.	4	1	-	-	47	3	96	6	43	5	190	15
<b>Sapotaceae</b>												
<i>Manilkara subsericea</i> (Mart.)	12	3	100	5	30	3	16	4	28	4	186	19
<i>Sideroxylon obtusifolium</i> (Roem. & Schult.) T.D. Penn.	-	-	4	1	-	-	-	-	-	-	4	1

---



Tabela 2: Espécies presentes em ao menos 20% das moitas (Moita) e com 2% ou mais do total de número de toques (NT) no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.

Espécie	NT (%)	Moita (%)
<i>Clusia hilariana</i> Schltldl.	22	55
<i>Ocotea notata</i> (Nees) Mez	17	74
<i>Myrsine parvifolia</i> A. DC.	9	70
<i>Protium icicariba</i> (DC.) Marchand	7	56
<i>Byrsonima sericea</i> DC.	5	42
<i>Erythroxylum subsessile</i> (Mart.) O. E. Schulz	4	45
<i>Erythroxylum ovalifolium</i> Peyr.	3	45
<i>Myrcia lundiana</i> Kiarsk.	2	31
<i>Eugenia umbelliflora</i> O. Berg	2	28
<i>Neomitranthes obscura</i> (DC.) Legrand	2	45
<i>Calyptranthes brasiliensis</i> Spreng.	2	45
<i>Tocoyena bullata</i> Mart.	2	53

Tabela 3: Espécies presentes em ao menos 20% das moitas (Moita) e com 2% ou mais do total de número de toques (NT) para cada uma das áreas ao longo da faixa costeira do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.

Área	Espécie	NT (%)	Moita (%)
<b>Lagomar</b>	<i>Clusia hilariana</i> Schltldl.	30	93
	<i>Protium icicariba</i> (DC.) Marchand	24	67
	<i>Ocotea notata</i> (Nees) Mez	12	80
	<i>Byrsonima sericea</i> DC.	7	47
	<i>Myrsine parvifolia</i> A. DC.	5	73
	<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess.	5	40
	<i>Erythroxylum subsessile</i> (Mart.) O. E. Schulz	3	60
	<i>Myrcia lundiana</i> Kiarsk.	3	27
	<i>Eugenia uniflora</i> L.	2	27
	<i>Chaetocarpus myrsinites</i> Baill.	2	20
	<i>Erythroxylum ovalifolium</i> Peyr.	2	33
<b>PELD</b>	<i>Clusia hilariana</i> Schltldl.	40	59
	<i>Protium icicariba</i> (DC.) Marchand	12	72
	<i>Ocotea notata</i> (Nees) Mez	9	52
	<i>Myrcia lundiana</i> Kiarsk.	7	45
	<i>Byrsonima sericea</i> DC.	3	24
	<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess.	3	28
	<i>Erythroxylum ovalifolium</i> Peyr.	2	24
	<i>Neomitranthes obscura</i> (DC.) Legrand	2	45
<b>Carapebus</b>	<i>Clusia hilariana</i> Schltldl.	26	53
	<i>Ocotea notata</i> (Nees) Mez	11	67
	<i>Byrsonima sericea</i> DC.	9	67
	<i>Myrsine parvifolia</i> A. DC.	8	93

	<i>Eugenia umbelliflora</i> O. Berg	8	73
	<i>Amaioua pilosa</i> K. Schum.	7	60
	<i>Erythroxylum ovalifolium</i> Peyr.	6	73
	<i>Protium icicariba</i> (DC.) Marchand	6	60
	<i>Calyptranthes brasiliensis</i> Spreng.	3	60
	<i>Eugenia uniflora</i> L.	3	40
	<i>Tocoyena bullata</i> Mart.	2	60
	<i>Xylopia ochrantha</i> Mart.	2	27
<b>João Francisco</b>	<i>Ocotea notata</i> (Nees) Mez	22	100
	<i>Clusia hilariana</i> Schltldl.	21	47
	<i>Myrsine parvifolia</i> A. DC.	10	93
	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	7	40
	<i>Erythroxylum subsessile</i> (Mart.) O. E. Schulz	6	87
	<i>Erythroxylum ovalifolium</i> Peyr.	5	73
	<i>Neomitranthes obscura</i> (DC.) Legrand	3	80
	<i>Protium icicariba</i> (DC.) Marchand	3	67
	<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms	3	20
	<i>Tocoyena bullata</i> Mart.	2	60
	<i>Calyptranthes brasiliensis</i> Spreng.	2	53
	<i>Eugenia umbelliflora</i> O. Berg	2	33
	<i>Heisteria perianthomega</i> (Vell.) Sleumer	2	47
	<i>Byrsonima sericea</i> DC.	2	33
	<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.)	2	20
	<i>Cupania emarginata</i> Cambess.	2	40
<b>Visgueiro</b>	<i>Ocotea notata</i> (Nees) Mez	27	93
	<i>Myrsine parvifolia</i> A. DC.	17	100
	<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg.	10	73
	<i>Humiria balsamifera</i> (Aubl.) A. St.–Hil.	7	53
	<i>Erythroxylum subsessile</i> (Mart.) O. E. Schulz	7	73
	<i>Clusia hilariana</i> Schltldl.	6	20
	<i>Neomitranthes obscura</i> (DC.) Legrand	4	73
	<i>Calyptranthes brasiliensis</i> Spreng.	4	73
	<i>Byrsonima sericea</i> DC.	3	53
	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	3	40
	<i>Myrcia lundiana</i> Kiarsk.	2	40

---

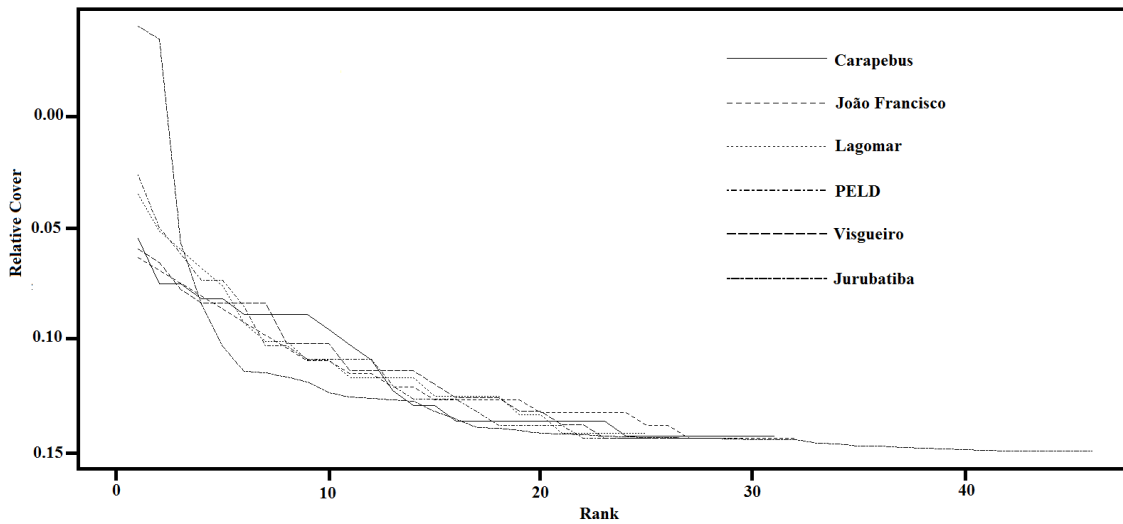


Figura 3: Curvas de dominância para os sítios estudados e para todo o Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, com base no número de toques (cobertura) por espécie.

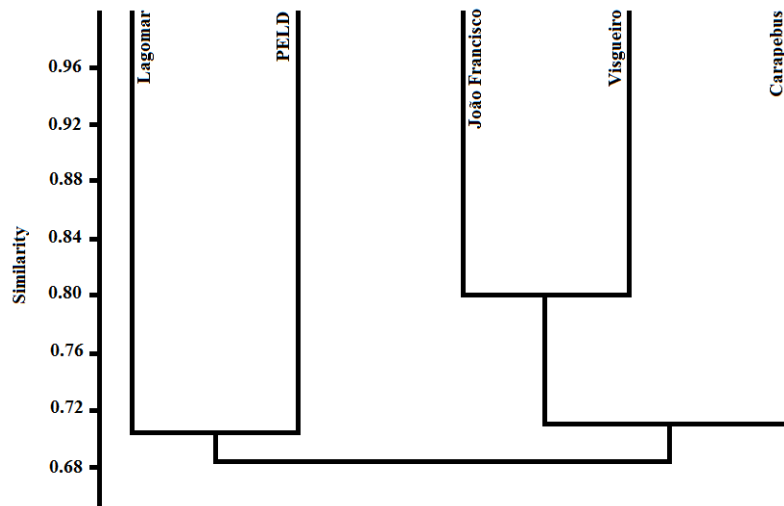


Figura 4: Dendrograma proveniente da análise de similaridade (distância de Bray-Curtis) baseada na cobertura das espécies por sítio. Apenas os sítios Lagomar e PELD não possuem composições significativamente distintas ( $p = 0.38$ ).

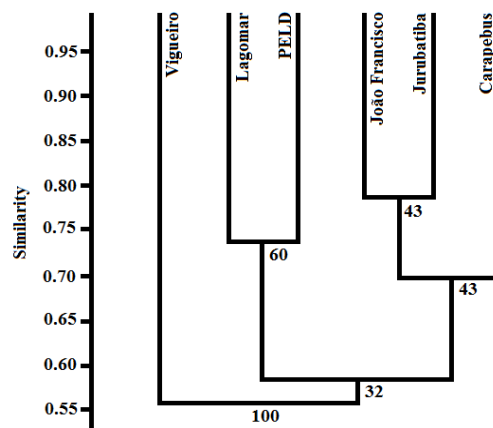


Figura 5: Dendrograma proveniente da análise de similaridade (*Unweighted pair-group average* - distância de Bray-Curtis) baseada na presença e ausência das espécies por sítio. Os valores do dendrograma representam a proporção de vezes em que as divisões se mantiveram após 1000 aleatorizações da matriz.

Tabela 4: Moda da altura do toque (m) para as espécies que ocorreram em ao menos 10 moitas e registraram 0.6% ( $\approx$  185 toques) ou mais do total de toques.

Espécie	Altura do toque	Espécie	Altura do toque
<i>C. hilariana</i>	2.89	<i>C. brasiliensis</i>	0.89
<i>C. emarginata</i>	2.47	<i>B. sericea</i>	0.77
<i>O. notata</i>	1.87	<i>C. alnifolia</i>	0.72
<i>T. guianensis</i>	1.79	<i>P. icicariba</i>	0.66
<i>E. uniflora</i>	1.54	<i>N. obscura</i>	0.52
<i>A. pilosa</i>	1.20	<i>E. subsessile</i>	0.49
<i>M. floribunda</i>	1.20	<i>T. bullata</i>	0.44
<i>T. brasiliensis</i>	1.09	<i>H. balsamifera</i>	0.39
<i>M. parvifolia</i>	0.91	<i>H. perianthomega</i>	0.37
<i>E. ovalifolium</i>	0.91	<i>M. lundiana</i>	0.23
<i>E. umbeliflora</i>	0.90	<i>M. subsericea</i>	0.18

### **Relação entre a cobertura de *C. hilariana* e riqueza**

A área das moitas ( $\beta = 0.065$ ;  $t = 10.72$ ;  $p < 0.0001$ ) e a cobertura de *C. hilariana* ( $\beta = -0.006$ ;  $t = -2.60$ ;  $p < 0.01$ ) explicaram 57.47% da variação da riqueza das moitas. Contudo, 55.45% refletem o efeito da área. A fim de evitar uma eventual influência do sítio Visgueiro, onde *C. hilariana* não é abundante, os mesmos modelos foram gerados excluindo as moitas referentes a esta área. Embora o poder de explicação tenha diminuído (52.71%), o mesmo padrão do modelo com a presença do sítio Visgueiro se manteve. Ou seja, a riqueza de espécies aumenta em função da área das moitas, enquanto a cobertura de *C. hilariana* tem ínfimo efeito negativo.

### **Composição de moitas com e sem *C. hilariana***

Uma vez que a composição entre as áreas foi diferente, a análise de similaridade da composição de espécies C3 em moitas com e sem *C. hilariana* foi realizada com dois fatores (“*Clusia*” e “localidade”), a fim de controlar efeitos de eixo costeiro sul-norte. Não houve diferença significativa entre moitas com e sem *C. hilariana*, seja para dados de cobertura ( $p = 0.59$ ; número de toques) ou presença e ausência ( $p = 0.61$ ).

### **Associação entre espécies**

As associações par-a-par entre as espécies para o conjunto de moitas estudadas, com e sem o Visgueiro, estão representadas, respectivamente, nas Figuras 6 e 7. É interessante ressaltar que quando o Visgueiro é considerado, *Clusia* e *P. icicariba* exibem associações negativas com *H. balsamifera* e *M. floribunda*, espécies abundantes nessa área. A maior parte dos pares possui ocorrência aleatória e *Clusia* possui associação positiva e significativa apenas com *P. icicariba*.

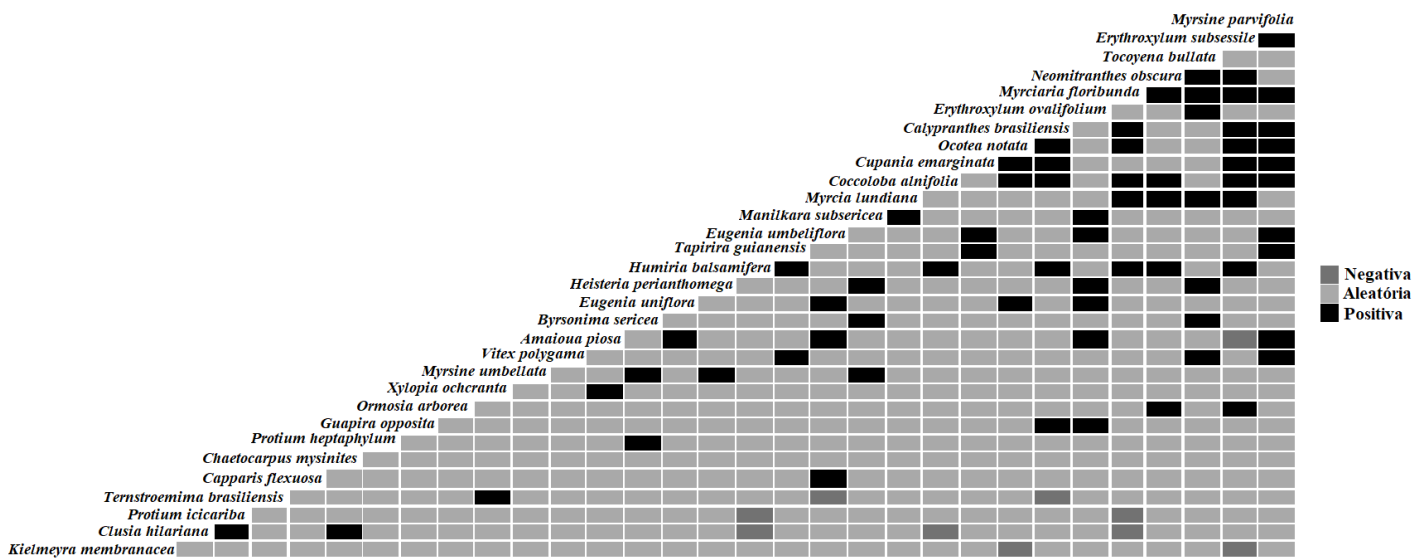


Figura 6: Associações par a par de espécies incluindo as moitas do Visgueiro, com cobertura incipiente de *Clusia hilariana* e ausência de *Protium icariba*.

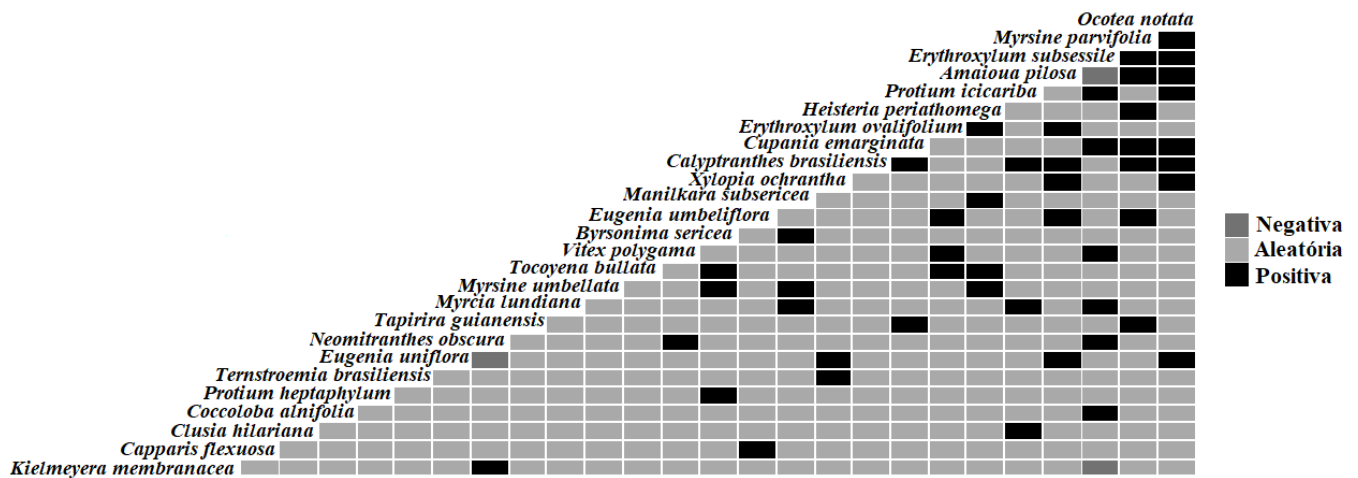


Figura 7: Associações par a par de espécies excluindo as moitas do Visgueiro. É importante ressaltar que o número de associações positivas e negativas diminui como reflexo da particularidade do sítio situado no extremo norte do eixo costeiro sul-norte latitudinal.

## Discussão

As curvas de dominância reforçam o padrão dominante exercido por poucas espécies nas escalas local (áreas) e regional (PNRJ), embora exista substituição de espécies dominantes e subordinadas ao longo da faixa costeira do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. Isto demonstra a necessidade de considerar diferentes escalas na detecção de padrões, já que no

Visgueiro, por exemplo, *C. hilariana* não é uma espécie dominante e sim *O. notata*. *Protium icicariba*, que é tida como codominante na extensa bibliografia produzida para o PARNA (e.g. Araújo 1994; Pimentel et al. 2007; Correia et al. 2010; Garbin et al. 2016), assume este papel apenas nas áreas mais ao sul do PARNA (Lagomar e PELD), sendo substituída por *M. parvifolia* em escala regional. Localmente, *B. sericeae* (Carapebus), *M. parvifolia* (João Francisco e Visgueiro) e *M. floribunda* (Visgueiro) emergem como espécies codominantes ao lado de *C. hilariana* e *O. notata*, a depender da escala e do local em questão. As análises de similaridade entre a composição total das áreas e entre as espécies mais abundantes reforça a diferença entre os padrões locais, tornando evidente, principalmente, a particularidade da área do Visgueiro, no extremo norte do PNRJ. A área do Visgueiro mais uma vez demonstra a necessidade de considerar escalas distintas na identificação de padrões, já que possui composição diferente das demais – inclusive com cobertura incipiente de *C. hilariana* – e, ainda sim, a estruturação em moitas se mantém.

Não há diferença na composição de moitas com e sem *C. hilariana*. Moitas maiores são mais ricas e sua área não é determinada pela presença de *C. hilariana*. Na verdade, o efeito mínimo exercido por *C. hilariana* tende a ser negativo sobre a riqueza de espécies. Dias et al. (2005) e Dias & Scarano (2007) encontraram maior riqueza de plântulas em moitas com *C. hilariana* e, de maneira contrastante, maior taxa de crescimento e germinação de plantas introduzidas (*E. ovalifolium* e *P. icicariba*) em moitas sem *C. hilariana*. Os autores associam a riqueza de plântulas à arquitetura da copa de *C. hilariana*, que é mais alta e conspícua na vegetação (Liebeg et al. 2001) e, por isso, atrairia mais dispersores (aves e morcegos). No entanto, como os próprios autores destacam, embora essas moitas possam aumentar a atividade de dispersores, é possível que *C. hilariana* suprima os indivíduos regenerantes no sub-bosque, pois os melhores ambientes para regeneração podem não ser os ideais para o desenvolvimento das plântulas (Morris & Wood 1989; Walker & Vitousek 1991). Cabe destacar que, embora as espécies pareçam ocupar estratos distintos, algumas se destacando em altura e ocupando todos os estratos, este padrão é reflexo, provavelmente, de estratégias da espécie, com forte base filogenética, e não fruto das dinâmicas de subordinação dada pelas interações entre espécies da moita. Ademais, o estrato ocupado não tem influência sobre a abundância das espécies.

Os dados sobre coocorrência de espécies também não corroboram a tese de que *C. hilariana* exerce um papel facilitador nas moitas de vegetação. A maior parte dos pares de coocorrência se dá aleatoriamente, enquanto os que são significativos não possuem a presença de *C. hilariana*. Caso a espécie exercesse esse papel, não necessariamente a riqueza, mas ao menos a composição de espécies deveria ser distinta entre moitas onde está presente e aquelas onde está ausente. Mesmo ao assumir-se a possibilidade de supressão de algumas espécies a sua sombra, outras deveriam estar

presentes. Caso contrário, moitas com *C. hilariana* não deveriam possuir indivíduos de outras espécies. Assim como a codominância que espécies C3 exercem em conjunto com *C. hilariana*, os poucos pares de associação entre espécies verificados devem estar associados a processos de dispersão, produção e viabilidade de propágulos. Não há dados sobre as espécies de restinga que sejam representativos na escala da comunidade sobre estes processos.

*C. hilariana* exibe coocorrência significativa apenas com *P. icicariba*, como já reportado por outros estudos desenvolvidos na área da lagoa de Jurubatiba e Comprida, ambas na porção sul do PNRJ (Dias et al. 2006; Pimentel et al. 2007; Correia et al. 2010). Este fato reforça que as coocorrências observadas estão provavelmente relacionadas a padrões de dispersão. Essa conclusão é corroborada ao se avaliar o padrão de coocorrência com e sem a inclusão do Visgueiro. *C. hilariana* e *P. icicariba*, respectivamente, com cobertura incipiente e ausente nesta área, exibem associações negativas com *H. balsamifera* e *M. floribunda*, espécies que estão entre as mais abundantes apenas na área do Visgueiro.

Junto ao processo de facilitação, tem-se proposto um mecanismo de sucessão cíclica, em que as espécies presentes no sub-bosque de moitas dominadas por *Clusia* prosseguiriam sua trajetória no sistema após a morte do indivíduo dominante (Scarano et al. 2004; Dias et al. 2007; Correia et al. 2010). No entanto, este cenário parece pouco crível, uma vez que neste trabalho levantamos moitas de distintas classes de tamanho sem qualquer evidência da presença de *Clusia*, mesmo em moitas pequenas. Embora *Clusia* seja a espécie dominante, com biomassa consideravelmente superior, por ser uma planta CAM e, por conseguinte, funcionalmente superior às C3 no contexto ambiental da restinga, os demais *taxa* parecem estar adaptados a lidar com os rigores locais independente de sua presença nas moitas. De um ponto de vista funcional, espécies C3 e CAM são intrinsecamente diferentes e com habilidades adaptativas destoantes quando se considera a escala temporal geológica no processo de colonização da restinga. Desta forma, mesmo que *Clusia* seja competitivamente superior, as demais espécies puderam lidar com os filtros ambientais impostos pela restinga e perpetuar-se no sistema.

É necessário pontuar que não estamos sugerindo que o papel facilitador de *Clusia* possa ser refutado – mesmo porquê nossos dados não suportam tal conclusão-, mas a referida teoria da facilitação parece estar atrelada ao favorecimento de propágulos de forma indistinta, ou seja, não atua no favorecimento de um grupo de espécies que, funcionalmente, difere das demais espécies que compõem o *pool* da FAAC. Por isso, ainda que o dossel de *C. hilariana* possa facilitar a emergência e perpetuação de propágulos, a composição taxonômica e sua abundância não diferem daquelas moitas onde está ausente. Portanto, os testes de associação indicam que não há um grupo de espécies atrelado à *Clusia*, o que indica que as lenonhas C3 compõem o sistema a despeito de qualquer possível efeito facilitador que eventualmente proveja vantagem a indivíduos jovens.

As planícies costeiras arenosas atualmente são cobertas por vegetação composta por espécies que também são encontradas em áreas adjacentes, predominantemente cobertas por florestas tropicais úmidas (Araujo 2000). Embora ocupem estratos distintos, padrão provavelmente relacionado à composição genética dos *taxa*, as espécies ainda assim estão aptas a ocorrer ao longo da planície sem qualquer relação com a presença de *Clusia*. A Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade de Hubbell (2001) sugere que espécies formadoras de uma comunidade são adaptadas às condições ambientais predominantes em um ecossistema, já que sua persistência local se deve à habilidade de lidar com os filtros ambientais após a chegada ao sistema. A grande riqueza de espécies do pool regional determinou um grande número de imigrantes potenciais, que ao longo do Pleistoceno aumentaram as chances de transposição dos filtros ambientais e, por conseguinte, a probabilidade de colonização dos depósitos de areia marinha (Sacarano et al. 2009).

A partir de dados coletados em escala regional demonstramos que moitas com *C. hilariana* não são mais ricas e nem possuem composição distinta daquelas onde a espécie não está presente e que não há associações evidentes de grupos de espécies com outras ditas facilitadoras ou codominantes. Assim, nossa argumentação segue a linha de pensamento de Hubbell (2001, 2005, 2006), que evoca o conceito da navalha de Ockham (*Ockham's razor*) para justificar sua TNUB. Na ausência de evidências experimentais para um número significativo de espécies da comunidade e diante dos dados aqui apresentados, não parece plausível assumir que *C. hilariana* ou outra espécie codominante avaliada – mesmo por conta da arquitetura de copa drasticamente diferente de *C. hilariana* – facilite a entrada das demais espécies lenhosas no sistema.

## Referências bibliográficas

- Araujo, D. S. D. D. (2000). Análise florística e fitogeográfica das restingas do Estado do Rio de Janeiro (Doctoral dissertation, Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, 176p).
- Caris, E. A. P., Kurtz, B. C., Cruz, C. B. M., & Scarano, F. R. (2013). Vegetation cover and land use of a protected coastal area and its surroundings, southeast Brazil. *Rodriguésia*, 64(4), 747-755.
- Casemiro, F.A.S. & Padial, A.A. 2008. Teoria neutra da biodiversidade e biogeografia: aspectos teóricos, impactos na literatura e perspectivas. *Oecologia Brasiliensis*, 12(4):706-719.
- Correia, C. M. B., Dias, A. T. C., & Scarano, F. R. (2010). Plant-plant associations and population structure of four woody plant species in a patchy coastal vegetation of Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 33(4), 607-613.



- Dias, A. T. C., Zaluar, H. L. T., Ganade, G., & Scarano, F. R. (2005). Canopy composition influencing plant patch dynamics in a Brazilian sandy coastal plain. *Journal of Tropical Ecology*, 21(3), 343-347.
- Dias, A. T. C., & Scarano, F. R. (2007). *Clusia* as nurse plant. In *Clusia* (pp. 55-71). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Dias, A. T., de Mattos, E. A., Vieira, S. A., Azeredo, J. V., & Scarano, F. R. (2006). Aboveground biomass stock of native woodland on a Brazilian sandy coastal plain: estimates based on the dominant tree species. *Forest Ecology and Management*, 226(1-3), 364-367.
- Fialho, R. F. (1993). Germination of *Erythroxylum ovalifolium* (Erythroxylaceae) seeds within the terrestrial bromeliad *Neoregelia cruenta*. *Biotropica*, 25(3), 359-362.
- Fialho, R. F. (1990). Seed dispersal by a lizard and a treefrog-effect of dispersal site on seed survivorship. *Biotropica*, 22(4), 423-424.
- Gause, G. F. (1934). *The struggle for existence*. Courier Dover Publications.
- Garbin, M. L., Guidoni-Martins, K. G., Hollunder, R. K., Mariotte, P., Scarano, F. R., & Carrijo, T. T. (2016). Spatial segregation of subordinate species is not controlled by the dominant species in a tropical coastal plant community. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 18, 23-32.
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography* (MPB-32). Princeton University Press.
- Hubbell, S. P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional ecology*, 19(1), 166-172.
- Hubbell, S. P. (2006). Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 87(6), 1387-1398.
- Hutchinson, G. E. (1957). Cold spring harbor symposium on quantitative biology. Concluding remarks, 22, 415-427.
- Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology*, 73(6), 1943-1967.
- Liebig, M., Scarano, F., De Mattos, E., Zaluar, H., & Lüttge, U. (2001). Ecophysiological and floristic implications of sex expression in the dioecious neotropical CAM tree *Clusia hilariana* Schlttdl. *Trees*, 15(5), 278-288.

- Lüttge, U. (2005). Physiological synecology of tree species in relation to geographic distribution and ecophysiological parameters at the Atlantic forest periphery in Brazil: an overview. *Trees*, 19(5), 493-496.
- Martin, L., Suguio, K., Dominguez, J. M. L., & Flexor, J. M. (1997). Geologia do Quaternário costeiro do litoral norte do Rio de Janeiro e do Espírito Santo.
- Macedo, M. V., & Monteiro, R. F. (1987). Germinação e desenvolvimento de plântulas em tanque de *Neoregelia cruenta* (Bromeliaceae) na Restinga de Barra de Maricá, RJ. Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira, 2, 188-190.
- Morris, W. F., & Wood, D. M. (1989). The role of lupine in succession on Mount St. Helens: facilitation or inhibition?. *Ecology*, 70(3), 697-703.
- Pimentel, M. C., Barros, M. J., Cirne, P., Mattos, E. A. D., Oliveira, R. C., Pereira, M. C., & Araujo, D. S. (2007). Spatial variation in the structure and floristic composition of "restinga" vegetation in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 30(3), 543-551.
- Pimentel, M. 2002. Variação espacial na estrutura de comunidades da Formação Aberta Arbustiva de *Clusia* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ. Tese de Doutorado, PPGE, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Scarano, F. R. (2002). Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany*, 90(4), 517-524.
- Scarano, F. R., Duarte, H. M., Franco, A. C., Geßler, A., De Mattos, E. A., Rennenberg, H., & Lüttge, U. (2005). Physiological synecology of tree species in relation to geographic distribution and ecophysiological parameters at the Atlantic forest periphery in Brazil: an overview. *Trees*, 19(5), 493-496.
- Scarano, F. R., Barros, C. F., Loh, R. K. T., Mattos, E. A. D., & Wendt, T. (2009). Plant morphophysiological variation under distinct environmental extremes in restinga vegetation. *Rodriguesia*, 60(1), 221-235.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & evolution*, 19(11), 605-611.
- Suhett, A. L., MacCord, F., Amado, A. M., Farjalla, V. F., & Esteves, F. A. (2004). Photodegradation of dissolved organic carbon in humic coastal lagoons (RJ, Brazil). *Humic Substances and Soil and Water Environment*, 61-63.

The Angiosperm Phylogeny Group. (2009). An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri botanical Garden*, 107-118.

Walker, L. R., & Vitousek, P. M. (1991). An invader alters germination and growth of native dominant tree in Hawai'i. *Ecology*, 72(4), 1449-1455.

Zaluar, H. L. T. (2000). Facilitação em restingas de moitas: um século de buscas por espécies focais. *Ecologia de Restingas e Lagoa Costeiras*, Rio de Janeiro, 3-23.

# Capítulo 2

**Quando um não quer, dois não brigam: nicho e neutralidade  
na Formação Arbustiva Aberta de *Clusia*.**

## Introdução

A ecologia de comunidades visa explicar padrões de biodiversidade observados nos mais variados ambientes a partir de diferentes escalas espaciais e temporais, considerando interações abióticas e bióticas. Nos primórdios de seu desenvolvimento, os ecólogos se concentravam na diversidade taxonômica, embora já houvesse a noção que formas de vida distintas constituíssem grupos funcionais, ainda que, *a priori*, as formas de vida sejam uma classificação menos refinada destes (e.g. Raunkiaer 1907).

A ciência ecológica acompanhou os avanços matemáticos, de métodos estatísticos e filogenéticos – estes baseados em informações genéticas –, fato que permitiu, recentemente, refinar a caracterização dos atributos das espécies e a relação evolutiva entre elas, a fim de responder, assim como formular, questões mais complexas e aprimorar o entendimento dos padrões de biodiversidade. Hoje, essas três facetas da diversidade biológica (taxonômica, filogenética e funcional) são indispensáveis e complementares no estudo de ecologia. Respectivamente, descrevem a composição/dominância de espécies em uma comunidade, a proximidade de suas relações evolutivas e as características morfofisiológicas que as permitem colonizar, sobreviver e reproduzir-se em determinadas circunstâncias ambientais.

A diversidade taxonômica permite agrupar as espécies em gêneros, famílias, classes, ordens e filos, mas não provê informação sobre o tempo de divergência evolutiva. Este complemento é provido pela diversidade filogenética, que traz à luz, junto à diversidade funcional, a Teoria da Conservação de Nicho, cujo postulado diz que as “espécies tendem a reter seu nicho fundamental ao longo do tempo” (Wiens & Graham 2005). Ou seja, teoricamente, espécies irmãs possuiriam nichos bastante similares. Em termos gerais, espera-se que espécies proximamente relacionadas compartilhem *traits* mais similares em relação àquelas filogeneticamente distantes (Blomberg & Garland 2002).

A diversidade filogenética é frequentemente proposta como ferramenta para identificar processos de estruturação de comunidades (Kraft et al. 2007; Kembel 2009; Swenson & Enquist 2009), porque evita a extensiva coleta de informações acerca das características das espécies – o que implica em grande esforço logístico – e elimina o risco de não se mensurar aspectos importantes relacionados às adaptações das espécies ao ambiente onde ocorrem (Violle et al. 2007).

Entretanto, há inúmeros casos de convergência evolutiva relatados, que, inevitavelmente, impõem dúvidas sobre análises puramente filogenéticas, porque, na evolução biológica, grupos que não são monofiléticos podem desenvolver *traits* similares, uma vez que foram expostos a condições ambientais que impuseram adaptações semelhantes (Pianka 2011). Assim, por não produzir dados inequívocos (Blomberg et al. 2003; Cavender-Bares et al. 2009; Losos 2011; Pavoine et al. 2013), é imperativo que a conservação de nicho seja demonstrada para que se adote a diversidade

filogenética como método de descrição dos processos formadores de uma assembleia (Webb et al. 2002; Srivastava et al. 2012). Esta demonstração se dá através da aplicação de métodos estatísticos (e.g. Pagel 1999  $\lambda$ ); Blomberg et al. 2003  $K$ ; de Bello et al. 2017 “*decoupling method*”) que mensuram o sinal filogenético de *traits* – o quanto o grau de semelhança entre atributos funcionais de interesse se deve à retenção de características ancestrais (Harvey & Pagel 1991; Webb et al. 2002; Blomberg et al. 2003).

Desde que se tenha conhecimento sobre a conservação de nicho das espécies que compõem uma assembleia, não há problemas em usar apenas a diversidade filogenética para identificar padrões de biodiversidade e, por conseguinte, inferir os processos e mecanismos geradores. Todavia, essa faceta da biodiversidade não permite inferir quais são os atributos funcionais (*traits*) são as mais relevantes e realmente viabilizam a sobrevivência e mediam a dinâmica ecológica.

Nesse sentido, há mais de uma década os ecólogos já reconhecem que a diversidade funcional permite agrupar espécies eficientemente, uma vez que o agrupamento se dá por características morfofisiológicas que descrevem a diversidade em função da similaridade ecológica que compartilham (Díaz & Cabido 2001; Tilman 2001; Petchey & Gaston 2002; Lepš et al. 2006).

Independente da variável adotada (diversidade filogenética ou funcional), há uma lógica espacialmente hierárquica que guia os estudos em ecologia de comunidades. Dada uma extensão territorial ambientalmente heterogênea, um *pool* regional de espécies é submetido aos filtros dispersivos e abióticos, que selecionam um subgrupo apto a colonizar a área e formar uma assembleia. Uma vez vencidas essas limitações, a interação entre espécies molda a assembleia “final” e permanece regendo sua dinâmica populacional e composição taxonômica.

Predominantemente, esse cenário é, em todas as escalas, interpretado a partir de uma lógica determinística, em que espécies colonizadoras são sequencialmente excluídas através de um processo competitivo e de um mecanismo de limitação de similaridade, cujo resultado é a coexistência de espécies funcionalmente divergentes (Silvertown 2004; Stubbs & Wilson 2004; Cornwell et al. 2006; Engelbrecht et al. 2007; Kraft et al. 2008; de Bello 2012). Isto é, em escala regional, os filtros ambientais agem de forma convergente, selecionando espécies funcionalmente semelhantes, enquanto em escala local, as interações bióticas conduzem à divergência, diminuindo a sobreposição de nicho.

A possibilidade da ocorrência de convergência funcional em escala local, que produz o padrão previsto pela teoria neutra, já vinha sendo aventada na literatura há décadas (e.g. MacArthur e Wilson 1967; Aarssen 1983; Agren & Fagerstrom 1984), mas não era o foco das atenções até a publicação da *Unified Theory of Biodiversity* (UNTB), de Hubbell (2001), que acentuou o número de publicações sobre o tema (Casemiro e Padiál 2008). O debate resultante expôs um fator limitante para a interpretação de padrões de biodiversidade: se não há uma série temporal, a observação de

um padrão neutro pode ser fruto de processos determinísticos ou estar relacionada à estocasticidade de processos e “estrita” equivalência funcional entre espécies, assim como proposto por Hubbell.

Neste trabalho, exploramos a aparente contradição entre as teorias para analisar e propor explicações aos padrões filogenéticos e funcionais que observamos na Formação Arbustiva Aberta de *Clusia* (FAAC). As plantas que se estabelecem nesse ambiente com baixa capacidade de retenção de água e nutrientes são provenientes de ecossistemas circundantes (Amazônia, Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica) e formam moitas de vegetação circunscritas por areia nua, padrão recorrente em ambientes oligotróficos (Scarano et al. 2002; Scarano et al. 2005; Esteves 2011).

Este é o primeiro trabalho a investigar padrões funcionais e filogenéticos em um ecossistema de restinga, onde a vegetação está exposta a condições limitantes, como exposição ao vento, salinidade, temperatura da areia, escassez de água e nutrientes (Scarano *et al.* 2002), seguindo uma lógica espacialmente hierárquica, ou seja, considerando os ecossistemas marginais à restinga (fornecedores da diversidade), as diferentes áreas da restinga de Jurubatiba e os padrões observados dentro destas.

Assim, propusemo-nos a responder as seguintes perguntas:

1 – Tendo em vista que não há endemismos na FAAC e as espécies que a compõem provêm de ecossistemas circundantes, os severos filtros ambientais impostos pela planície costeira arenosa selecionaram um *pool* de espécies filogeneticamente convergentes?

2 – Há variação da diversidade filogenética e funcional em diferentes áreas de FAAC situadas em pontos distintos no maior eixo do PNRJ (sul – norte; uma vez restrito ao *pool* de espécies capaz de sobreviver na FAAC)? Qual a influência da escala espacial?

3 – Variáveis edáficas e estruturais influenciam a composição funcional das moitas de vegetação?

4 – Haja vista o paradigma vigente que atribui à *Clusia hilariana* um papel facilitador, há diferença entre a composição funcional de moitas de vegetação com e sem *Clusia*? Qual o papel da variação funcional intraespecífica?

## **Metodologia**

### ***Área de estudo***

O Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba (PNRJ) é a mais extensa área de restinga protegida ao longo da costa do Brasil e está localizado na região norte do estado do Rio de Janeiro. Formado durante o Pleistoceno e Holoceno, é composto por dez formações vegetais, dezoito lagoas

e cobre 144.5 km<sup>2</sup>. Entre as dez formações vegetais, a Formação Arbustiva Aberta de *Clusia* (FAAC) é a mais abundante (32% da área do PNRJ) e está localizada nas áreas de maior elevação, mais distantes do lençol freático.

Ao longo da FAAC, a partir do extremo sul e em direção ao extremo norte, cinco áreas foram selecionadas (Lagomar, Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração – PELD, Carapebus, João Francisco e Visgueiro). A distância entre os pares mais próximos varia de 7 a 10 quilômetros e as áreas estão de 750 a 1500 metros da linha do mar.

### ***Sistema de estudo***

A estrutura da paisagem da FAAC fornece um ótimo modelo para explorar as teorias vigentes no domínio da ecologia de comunidades e que se propõem a explicar a estruturação de assembleias. A formação de moitas aparentemente independentes – esta suposta independência será discutida – e a extensão de sua ocorrência ao longo da costa norte fluminense fornecem réplicas naturais que viabilizam a discussão da dinâmica ecológica em distintas escalas espaciais.

A FAAC ocupa o topo dos cordões arenosos, onde a vegetação está mais distante dos lençóis freáticos e é composta por moitas esparsas (Araujo et al. 1998). Tendo em vista a homogeneidade do substrato depositado pelo movimento marinho, não parece razoável crer que espécies co-ocorrendo na FAAC – há outras formações vegetais na restinga que existem em função de variações topográficas, mas não do substrato *per se* – ocupem nichos distintos, porque não há variação ambiental suficiente que subsidie esta argumentação.

A dinâmica da FAAC vem sendo descrita à luz da espécie que lhe nomeia (*Clusia hilariana*). Tendo em vista a relação globalmente demonstrada entre espécies CAM e ambientes xerofíticos, o modelo atualmente proposto sugere a existência de uma sucessão ou clímax cíclico (Dias & Scarano 2007; Correia et al. 2010), onde *Clusia*, após a formação de seu dossel, atenuaria os rigores da restinga e facilitaria a colonização das demais espécies lenhosas C3 no sistema. Posteriormente, dada a senescência do organismo central, aquelas estabelecidas sob seu dossel perpetuariam a existência da moita ou estariam fadadas à exclusão do sistema e, por conseguinte, a moita que outrora ocuparam seria extinta. Esse paradigma foi construído a partir de uma premissa fisiológica, em que a planta CAM, necessariamente, é a peça primordial da formação das moitas e, por isso, da assembleia que constitui a FAAC.

No presente trabalho, não partimos da premissa que considera *Clusia* o estopim formador das moitas de vegetação, mas analisamos, funcional e ambientalmente, suas co-ocorrentes à luz de teorias ecológicas. Há uma série de trabalhos que discutem a qualidade do material vegetal produzido por *Clusia hilariana* e sua interferência na ciclagem de nutrientes (Brito et al. 2018), que



tem endossado a importância da espécie para o sistema, mas não partimos de pressupostos com relação a interferência, positiva ou negativa, de *Clusia* sobre a dinâmica biológica.

### ***Levantamento da vegetação***

Na área do PELD, 29 moitas foram aleatoriamente selecionadas, 15 onde *Clusia* é a planta central e 14 onde está ausente ou não é a espécie dominante. Nas demais áreas, 15 moitas entre 30 foram sorteadas para o levantamento da vegetação. Este procedimento não foi possível na área do Visgueiro, porque apenas duas moitas com *Clusia* como planta central foram encontradas. Desta forma, exceto para as áreas do PELD e Visgueiro, o número de moitas dominadas por *Clusia* foi de 7 ou 8. As moitas possuem diâmetro entre 5 m e 24 m e foram divididas em três classes de tamanho: pequenas (5 m a 10 m), médias (11 m a 15 m) e grandes (> 16 m).

Em vista do hábito arbustivo e escandente das espécies de restinga, o que dificulta a diferenciação de indivíduos, realizamos o levantamento da cobertura da vegetação através do método *cover pin frame*. As moitas foram cobertas com um *grid* de 1x1 m e o número de toques de cada espécie registrado com um bastão de 1 cm de diâmetro. As espécies não identificadas em campo foram classificadas após comparação com exsicatas do herbário do Núcleo de Pesquisas em Ecologia e Desenvolvimento Socioambiental de Macaé – Universidade Federal do Rio de Janeiro, por literatura especializada ou consulta aos especialistas do NUPEM/UFRJ.

### ***Traits e dados filogenéticos***

Nós mensuramos 4 *traits* para as espécies levantadas: área foliar específica (AFE – g/mm<sup>2</sup>), suculência (SUC – g de H<sub>2</sub>O/mm<sup>2</sup>), potencial hídrico foliar (PHF – %) e densidade básica da madeira (DBM – g/cm<sup>3</sup>). Os *traits* foram mensurados para cada uma das espécies encontradas nas 5 áreas. Haja vista, dependendo do número de áreas onde uma espécie foi encontrada, nós mensuramos de 5 (espécie presente apenas em uma área) a 25 (espécie presente nas 5 áreas) indivíduos por espécie. Os dados relativos aos *traits* foliares foram coletados a partir de 2 folhas coletadas em 5 indivíduos e adotando-se o seguinte protocolo: 1) coletamos folhas de espécimes presentes em moitas e totalmente expostos ao sol. As folhas estavam completamente expandidas e sem danos. O material foi armazenado em *zip locks* alocados em caixas térmicas com gelo, a fim de evitar a perda de água; 2) no laboratório, secções frescas circulares de 30 mm<sup>2</sup> foram pesadas e hidratadas por 24 horas para atingir a pressão máxima de turgor e, então, pesadas novamente; 3) as secções foram secas e, após, pesadas. A AFE é massa seca por mm<sup>2</sup>, a SUC é a massa fresca menos a massa seca por mm<sup>2</sup> e o PHF é 1 menos a massa fresca dividida pela massa hidratada. Para mensurar a DBM, nós coletamos secções de 10 cm de lenho dos mesmos indivíduos usados para a mensuração dos *traits* foliares, e as armazenamos da mesma forma que as folhas. O volume foi

mensurado através do método de reposição do volume e as secções secas por 3 dias (65° C) em estufa de circulação até serem novamente pesadas, seguindo o protocolo de Cornelissen et al. (2003).

Os *traits* foliares adotados estão diretamente relacionados à taxa de crescimento e capacidade fotossintética das espécies (AFE e SUC), além da eficiência na capacidade de obtenção de água a partir do solo (PHF). A DBM determina a resitência dos troncos e ramos e, por isso, está relacionada à capacidade de resistir a danos físicos impostos por fatores abióticos (e.g. vento), que podem implicar no ataque de patógenos e desbalanceamento fisiológico (e.g. embolia).

Os dados filogenéticos são provenientes da mega filogenia PhytoPhylo (Qian e Jin 2015) – baseada em 7 regiões genéticas (18S rDNA, 26S rDNA, ITS, matK, rbcL, atpB and trnL-F) –, que compila a mais extensa filogenia em nível específico (respectivamente, 51.6% e 98.6% das espécies e gêneros descritos). A árvore filogenética foi gerada usando o método *branch length adjuster approach* através do pacote S.PhyloMaker (Qian & Jin 2016) no software R (R Core Development Team 2017).

### ***Variáveis ambientais***

Coletamos 3 amostras de substrato por moita de vegetação – da borda para o interior – que, posteriormente, foram homogeneizadas para formarem amostras compostas. Segundo os protocolos descritos por Silva (2009; EMBRAPA), 18 variáveis foram mensuradas: pH, P, K, Ca, matéria orgânica, capacidade de troca catiônica, Fe, Cu, Zn, Mn, N e granulometria (areia fina, grossa, média, silte e argila). A capacidade de campo (CAPC) foi determinada a partir do seguinte protocolo: 1) coletamos uma amostra de substrato no centro de cada moita com um cilindro de alumínio (comprimento = 30 cm; diâmetro = 10 cm; volume ~ 0.002 m<sup>3</sup>) para preservar a estrutura; 2) as secções de substrato foram postas para secar até peso constante; 3) uma rede de alumínio foi fixada na parte inferior para impedir o vazamento de areia, mas com porosidade suficiente para permitir a percolação de água; 4) as secções foram mantidas a 20 cm do solo e reidratadas com 1000 ml de água; 5) após o término do processo de percolação as secções foram pesadas novamente e a CC calculada como a proporção de água retida.

O método de levantamento da vegetação (*cover pin frame*) permitiu calcular com acurácia a área das moitas através da aplicação de um esquema de coordenadas (1 m x 1 m grid) no software R (R Core Development Team 2017).

### ***Análises estatísticas***

Todas as análises abaixo descritas foram realizadas no software R (R Development Core Team 2013).

### ***Diversidade funcional e filogenética***

Para cada uma das moitas, calculamos o índice de Rao (*Rao Quadratic Entropy*), que pode ser aplicado para dados taxonômicos, filogenéticos e funcionais, considerando ou não a abundância das espécies (Rao 1982; Lepš et al. 2006; de Bello et al. 2010). Uma vez que a restinga, do ponto de vista geológico, é um ecossistema recente, e as espécies que a compõem ainda não estão completamente adaptadas a um ambiente com alta exposição à luz solar (Scarano et al. 2001), calculamos o índice de Rao “pesado” pela cobertura/abundância, a fim de focar no papel das espécies dominantes. Para a diversidade funcional, o cálculo do índice considerou a variabilidade intraespecífica dos *traits* a partir de uma matriz de dissimilaridade obtida com a função *trova* (de Bello et al. 2013), que considera o grau de sobreposição entre as espécies. A média da dissimilaridade para cada *trait* foi, então, calculada. A diversidade filogenética foi calculada após o cálculo da raiz quadrada para as distâncias entre os pares de espécies (Letten & Cornwell 2015).

### ***Estrutura filogenética da Formação Arbustiva Aberta de Clusia***

A composição florística das restingas é formada por espécies provenientes dos ecossistemas marginais (e.g. Floresta Atlântica lato sensu, cerrado lato sensu e Caatinga lato sensu). Para explorar o processo de filtragem filogenética das espécies que foram capazes de colonizar as planícies costeiras, levantamos 4071 espécies de árvores e arbustos – que incluem as espécies presentes em restingas – a partir da lista de espécies da flora do Brasil (Flora do Brasil 2020). A convergência/divergência filogenética da composição florística da FAAC foi obtida com os seguintes procedimentos: 1) 42 espécies foram levantadas ao longo das 5 áreas de estudo e a diversidade filogenética desta composição calculada; 2) a listagem de espécies dos ecossistemas marginais foi aleatorizada 99999 vezes e, após cada aleatorização, 42 espécies foram amostradas e a diversidade filogenética calculada; 3) *one tail standardized effect size* (SES) foi calculado como:  $(\text{Rao restinga} - \text{média Rao marginal}) / (\text{desvio padrão Rao marginal})$ .

### ***Convergência/divergência funcional e filogenética***

Calculamos a convergência/divergência filogenética e funcional aleatorizando a identidade das espécies nas matrizes de similaridade 9999 para calcular o SES, em três escalas espaciais hierárquicas: 1) cada uma das áreas ao longo do eixo costeiro sul – norte; 2) moitas em cada uma das 5 áreas; 3) moitas ao longo do eixo costeiro sul-norte.

Para o primeiro e segundo testes, a diversidade (Rao) observada foi comparada aos valores obtidos quando espécies de todas as áreas e moitas, respectivamente, são aleatoriamente amostradas. Esta abordagem contempla espécies que, embora ausentes em uma área e/ou moita,

possuem potencial de dispersão e estabelecimento nestas – *dark diversity concept* (Pärtel et al. 2011). Realizamos o terceiro teste aleatorizando as 42 espécies levantadas através das 89 moitas. Ao aleatorizar o nome das espécies, a riqueza, abundância total, frequência, abundância específica e correlação de *traits* são mantidas para as áreas e moitas. A diversidade funcional foi calculada para cada *trait* (*single-trait*) e para o cenário multidimensional (*multitrait*). Para os testes 2 e 3, testamos se o SES difere de zero (Hardy 2008) com um test-t, além de compararmos os valores do SES de moitas com e sem *Clusia*.

### ***Sinal filogenético***

O sinal filogenético dos *traits* foi testado com a métrica K de Blomberg et al. (2003), que compara os valores observados em uma árvore filogenética àqueles esperados a partir de um processo evolutivo segundo o movimento Browniano. Para  $K = 1$ , o valor observado para a distribuição de um *trait* numa árvore filogenética não é diferente do esperado segundo o movimento Browniano; para  $K > 1$  há evidência de sinal filogenético positivo e espécies próximas são mais similares que o esperado segundo o movimento Browniano; para  $K < 1$  há evidência de sinal filogenético negativo e espécies próximas são menos similares que o esperado segundo o movimento Browniano; se K é igual a zero, não há sinal filogenético e espécies próximas não são mais similares que outras filogeneticamente distantes. Uma vez que K é um valor descritivo, testamos sua significância aleatorizando o valor dos *traits* 999 vezes ao longo dos ramos terminais da árvore filogenética.

### ***Variabilidade intraespecífica dos traits e turnover***

Para investigar se a *community weighted mean* varia ao longo do eixo costeiro sul-norte em função da variabilidade intraespecífica ou da substituição de espécies (*turnover*), particionamos a variabilidade dos *traits* entre estas e sua covariância, segundo o método descrito por Lepš et al (2011). A partição foi feita calculando a *community weighted mean* para as moitas com os *traits* mensurados localmente (áreas) e com a média de todos os indivíduos de uma espécie (ao longo das áreas). A diferença entre os valores da *community weighted mean* calculada sob as duas abordagens reflete a variabilidade intraespecífica de um *trait*. Aplicando as duas medidas a cada moita, que atua como fator de aninhamento, é possível separar o efeito do *turnover* e da variabilidade intraespecífica ao longo das 5 áreas. Valores positivos de covariância indicam que o *turnover* e a variabilidade intraespecífica se reforçam, ao passo que valores negativos significam que um efeito cancela ou compensa o outro.

### ***Influência de variáveis ambientais sobre a composição funcional***

Exploramos o efeito das variáveis ambientais sobre a *community weighted mean* ao longo do eixo costeiro sul-norte usando análises de redundância e análises de redundância parcial. A *community weighted mean* foi calculada com os *traits* mensurados localmente (Kleyer et al. 2012). As variáveis foram selecionadas com o método *forward selection*. Realizamos as análises de redundância parcial a fim de controlar o efeito de variáveis edáficas e testar os efeitos promovidos pela cobertura de *Clusia*, área das moitas e cobertura de bromélias. Todos os modelos foram realizados para as moitas em cada uma das áreas e para as moitas ao longo do eixo costeiro sul-norte.

### **Resultados**

As 90 moitas avaliadas totalizaram 7659m<sup>2</sup> de área amostrada (mínimo = 19m<sup>2</sup>; máximo = 285m<sup>2</sup>). Registramos 41 espécies com metabolismo C3, além de *Clusia hilariana* (CAM). 11 espécies foram registradas em todas as áreas, 3 em 4 áreas, 14 em três áreas, 8 em 2 áreas e 5 apenas em uma área.

A composição filogenética da restinga de Jurubatiba não é diferente daquela esperada ao acaso (SES = -1.01; p = 0.15) e os *traits* analisados das 41 espécies C3 não possuem sinal filogenético significativo (tabela 1).

Tabela 1: Blomberg K valores e a significância do teste referente ao sinal filogenético para cada um dos *traits* após 999 aleatorizações dos valores dos *traits* ao longo dos ramos terminais da árvore filogenética.

<b>Traits</b>	<b>Blomberg K</b>	<b>P</b>
Área Foliar Específica	0.24	0.12
Suculência	0.26	0.17
Potencial Hídrico Foliar	0.08	0.88
Densidade da Madeira	0.21	0.18

A diversidade funcional e filogenética, para as 5 áreas (diversidade das áreas comparada à aleatorização entre estas), apresentaram tendências opostas (figura 1) – i.e. convergência para os *traits* (SES negativo) e divergência para a filogenia (SES positivo). Quando analisamos os *traits* conjuntamente (*multitrait*), as áreas ao longo do eixo costeiro sul-norte não exibem estruturação funcional, mas, filogeneticamente, há divergência para João Francisco e Visgueiro (4° e 5° áreas, respectivamente).

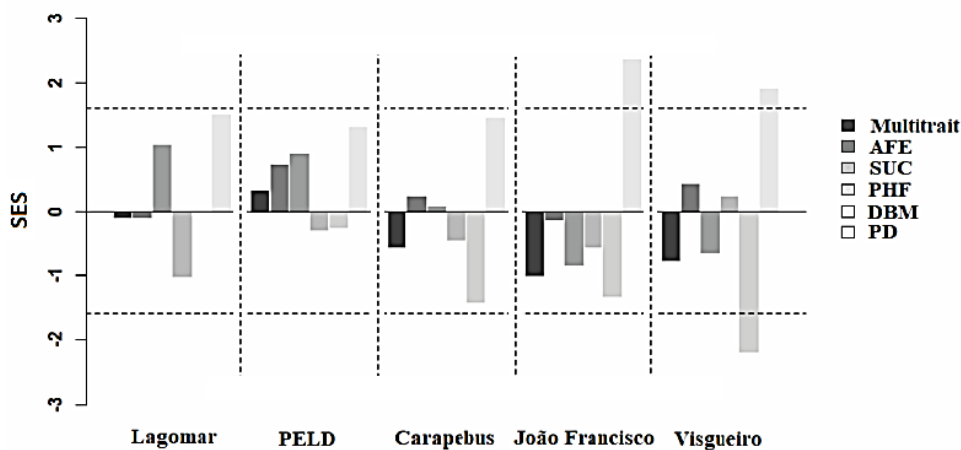


Figura 1: *Standardized effect size* (SES) após 9999 aleatorizações. Os resultados estão separados por área e cenários (*single trait* e *multitrait*). AFE: área foliar específica (g/mm<sup>2</sup>), SUC: suculência (g de H<sub>2</sub>O/mm<sup>2</sup>), PHF: potencial hídrico foliar (%), DBM: densidade básica da madeira (g/cm<sup>3</sup>) e PD: diversidade filogenética. As linhas pontilhadas horizontais representam o limite de significância para o SES positivo (1.96) ou negativo (-1.96).

Se analisados separadamente, apenas a DBM é significativamente convergente para a 5ª área. Ao diminuir a escala de observação (moitas dentro das áreas e ao longo do eixo costeiro sul-norte), apresentaram valores de SES predominantemente aleatórios para as diversidades filogenética e funcional (Figura 2; Tabela 2).

Moitas com e sem *Clusia* não diferem quanto ao SES, seja para a diversidade filogenética ou funcional ( $0.47 \leq p \leq 0.90$ ). As variáveis ambientais e estruturais não explicaram significativamente a composição funcional das moitas (tabela 3).

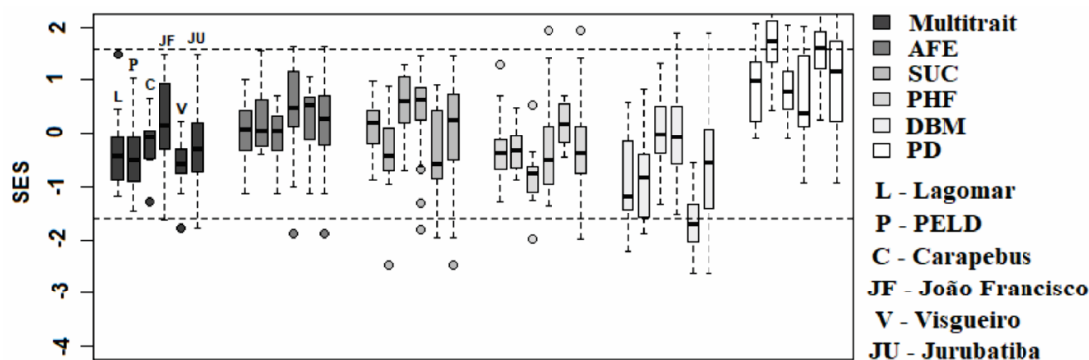


Figura 2: *Standardized effect size* (SES) após 9999 aleatorizações para cada uma das moitas dentro de cada área e ao longo eixo costeiro sul-norte, para os e cenários (*single trait* e *multitrait*). AFE: área foliar específica (g/mm<sup>2</sup>), SUC: suculência (g de H<sub>2</sub>O/mm<sup>2</sup>), PHF: potencial hídrico foliar (%), DBM: densidade básica da madeira (g/cm<sup>3</sup>) e PD: diversidade filogenética. As linhas pontilhadas horizontais representam o limite de significância para o SES positivo (1.96) ou negativo (-1.96).

Tabela 2: Proporção/número de moitas que apresentaram valores de SES convergentes ou divergentes para cada um dos *traits* e para o cenário *multitrait*, dentro de cada área e ao longo do eixo costeiro sul-norte. AFE: área foliar específica (g/mm<sup>2</sup>), SUC: suculência (g de H<sub>2</sub>O/mm<sup>2</sup>), PHF: potencial hídrico foliar (%), DBM: densidade básica da madeira (g/cm<sup>3</sup>), C: Convergente e D: Divergente.

Áreas	Multitrait	AFE	SUC	PHF	DBM
<b>Lagomar</b>	1 D	-	-	-	~ 25 % C
<b>PELD</b>	1 C	-	1 C	-	~ 25% C
<b>Carapebus</b>	-	-	-	1 C	-
<b>João Francisco</b>	-	1 C	1 C	1 D	-
<b>Visgueiro</b>	~ 25% C	-	-	-	~ 50% C
<b>Jurubatiba</b>	-	1 C	1 C	1 D	~ 25% C

Moitas com e sem *Clusia* não diferem quanto ao SES, seja para a diversidade filogenética ou funcional ( $0.47 \leq p \leq 0.90$ ). Nenhuma das variáveis ambientais e estruturais explicou significativamente a composição funcional das moitas (Tabela 3)

Tabela 3: Análise de redundância e análise de redundância parcial com a *Community weighted mean* para os quatro *traits* estudados como variável resposta das 20 variáveis ambientais (incluindo a comunidade como variável categórica). “Jurubatiba” refere-se ao eixo costeiro sul-norte (89 moitas presentes ao longo das comunidades), enquanto o nome das comunidades diz respeito às análises realizadas apenas com as moitas levantadas localmente. MO – Matéria orgânica; CAPC – Capacidade de Campo; Comunidade – Local de coleta; Área – área das moitas (m<sup>2</sup>). As análises realizadas isoladamente para cada uma das áreas não selecionaram variáveis significativas (*forward selection*) e, por isso, apenas o intercepto está representado.

<i>Community Weighted Mean</i>			
	Variáveis	p / r <sup>2</sup>	Modelo Nulo (p)
	~ C + CAPC	C = 0.005*; CAPC = 0.04* / 0.15	0.31
<b>Jurubatiba</b>	~ (Controlando o efeito da MO + CAPC) + Comunidade	0.26 / 0.01	-
	~ (Controlando o efeito da MO + CAPC) + <i>Clusia</i>	0.92 / - 0.009	-
	~ (Controlando o efeito da MO + CAPC) + área	0.51 / - 0.005	-
<b>Lagomar</b>	~ 1	-	-
<b>PELD</b>	~ 1	-	-
<b>Carapebus</b>	~ 1	-	-
<b>João Francisco</b>	~ 1	-	-
<b>Visgueiro</b>	~ 1	-	-



A variabilidade intraespecífica ao longo do eixo costeiro sul-norte não foi significativa para nenhum dos *traits*, mas a variabilidade atribuída à substituição de espécies (*turnover*) foi significativa para a AFE e DBM, ainda que em uma proporção assaz pequena— pouco acima de 10% (figura 3).

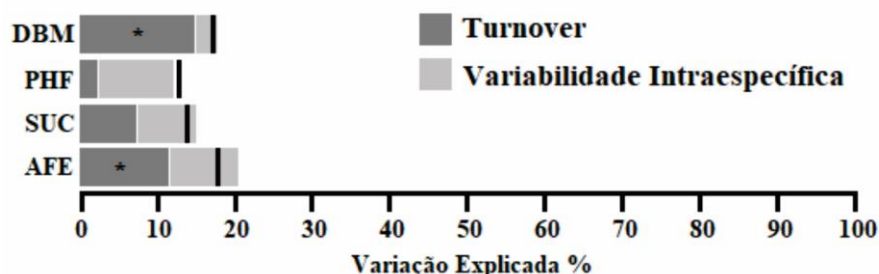


Figura 3: Variabilidade intra e interespecífica e a covariância entre estas para cada uma dos *traits* mensurados de 42 espécies ao longo do eixo costeiro sul-norte. As barras pretas indicam se as variações nos *traits* tendem a se reforçar ou anular. Se sua posição está acima da barra (independente da coloração), a covariância é positiva e os efeitos são aditivos, ao passo que o contrário indica que as variações tendem a anular-se. O asterisco (\*) indica a significância das variáveis representadas. AFE: área foliar específica (g/mm<sup>2</sup>), SUC: suculência (g de H<sub>2</sub>O/mm<sup>2</sup>), PHF: potencial hídrico foliar (%) e DBM: densidade básica da madeira (g/cm<sup>3</sup>).

## Discussão

### *Estrutura filogenética e funcional*

A composição de espécies da restinga de Jurubatiba é resultado de um cenário de convergência evolutiva. As 42 espécies levantadas são um subconjunto de ecossistemas limítrofes, filtradas sob os rigores ambientais característicos do ecossistema de estudo. No entanto, embora funcionalmente semelhantes, não possuem relação filogenética. Se linhagens filogeneticamente próximas fossem mais bem adaptadas às condições ambientais da restinga, a diversidade filogenética seria menor que aquela esperada ao acaso. Apesar de a diversidade filogenética tender a ser convergente, a hipótese não foi confirmada. Em escala regional (cinco localidades), a diversidade funcional, seja para os cenários *single trait* ou *multitrait*, não exhibe padrão convergente ou divergente (à exceção da DBM para o Visgueiro<sup>1</sup>), enquanto a filogenética, quando não é

<sup>1</sup> Não negligenciamos o fato da DBM ser convergente na última localidade (Visgueiro), onde há grande pressão de pastoreio ilegal. Por isso, comparamos a CWM deste *trait* com as demais localidades e constatamos que sua média é significativamente ( $p = 0.02$ ) superior (0.62 g/cm<sup>3</sup>) quando comparada à área do PELD (0.57 g/cm<sup>3</sup>), mas não difere das demais (Lagomar = 0.58 g/cm<sup>3</sup>; PELD = 0.57 g/cm<sup>3</sup>; Carapebus = 0.59 g/cm<sup>3</sup> e João Francisco = 0.59 g/cm<sup>3</sup>). Atribuímos a convergência constatada para este *trait* ao intenso pastoreio, uma vez que lenhos demaior densidade são menos palatáveis para o gado.

diferente daquela esperada ao acaso – padrão aleatório –, é divergente para as duas últimas localidades (João Francisco e Visgueiro).

Estes resultados, atrelados à ausência de sinal filogenético dos *traits*, reforçam o cenário de convergência evolutiva, porque, mesmo que as espécies sejam funcionalmente semelhantes, as adaptações compartilhadas emergiram em ramos distantes da árvore filogenética – não são evolutivamente relacionadas. A convergência evolutiva é um processo comum na biologia (Morris 2003; 2009; 2010), embora não seja necessariamente resultado de adaptações a condições ambientais semelhantes, pois também pode ser produto de comportamento browniano (Losos 2011). Nesse sentido, não é possível dizer se a convergência evolutiva que caracteriza a formação da comunidade em questão é produto de seleção natural imposta em ecossistemas circundantes, ou fruto de deriva genética (Losos 2008). Diante deste panorama, duas conclusões de cunho ecológico/metodológico devem ser destacadas.

A primeira diz respeito à ocorrência das espécies ao longo das planícies costeiras onde as restingas ocorrem. Embora as localidades possuam composição taxonômica distinta (capítulo 1), sob a escala regional, as espécies podem ocorrer indistintamente ao longo de toda a planície costeira arenosa; o fato de ocorrerem numa ou outra localidade não está relacionado à capacidade de lidar com os rigores ambientais locais – essencialmente homogêneos ao longo da restinga –, mas, provavelmente, a processos autóctones de dispersão ou flutuações estocásticas das populações estabelecidas (Hubbell 2001; Hubbell 2005; Hubbell 2006), independente da identidade dos *taxa* (Vellend et al. 2014). Este panorama evidencia a atuação de um processo determinístico de filtragem das espécies dos ecossistemas circundantes, imposto pelo substrato arenoso, déficit hídrico e incidência constante de ventos fortes (Scarano 2002; Silva et al. 2015). No entanto, quando o *pool* selecionado coexiste regionalmente nas planícies costeiras, passa a ser governado por uma dinâmica neutra intrinsecamente relacionada à equivalência ecológica das espécies.

A segunda conclusão demonstra que a diversidade filogenética das restingas não pode ser usada de maneira isolada para compreensão de processos de estruturação e padrões resultantes, porque os *traits* não exibem sinal filogenético e o modelo nulo expõe padrões opostos para as diversidades filogenética e funcional. As duas abordagens são complementares, já que a conservação filogenética dos *traits* não é universal (Blomberg et al. 2003; Cavender-Bares et al. 2009; Losos 2011; Pavoine et al. 2013) e deve ser demonstrada para que a composição filogenética possa ser adequadamente adotada na investigação de processos e padrões em comunidades (Webb et al. 2002; Srivastava et al. 2012). Não são raros os trabalhos que, por conta da proximidade evolutiva entre espécies, assumem similaridade ecológica entre estas – sem apresentar dados da distribuição filogenética dos *traits* – e atribuem a padrões de convergência/divergência filogenética

conclusões acerca dos processos de estruturação das assembleias (Webb et al. 2002; Kraft et al. 2007; Losos 2008).

Quando diminuimos a escala de observação e passamos a analisar a estrutura das moitas de vegetação, os padrões filogenético e funcional seguem sentido semelhante àqueles da escala regional, seja para as moitas ao longo da restinga ou para as moitas de cada localidade. Logo, ou não são diferentes daqueles esperados ao acaso ou apresentam divergência filogenética e convergência funcional. Tendo demonstrado que as diversidades filogenética e funcional não são redundantes nas assembleias estudadas – haja vista o cenário constatado de convergência evolutiva –, o padrão observado será analisado com foco na estrutura funcional, porque a caracterização funcional das espécies exprime a similaridade entre elas (Tilman 2001; Petchey & Gaston 2002), reflete as adaptações às variações ao ambiente abiótico e biótico (Díaz & Cabido 2001; Lepš et al. 2006; McGill et al. 2006; de Bello et al. 2010) e, por conseguinte, contribui para a compreensão de padrões de biodiversidade em escala continental, regional e local (Garnier et al. 2004; McGill et al. 2006; Shipley 2010).

Há dois processos (determinístico e neutro) possíveis para explicar como a estruturação da FAAC ocorre, e estes estão diretamente relacionados à maneira como observamos os resultados, metodológica – estatisticamente falando – e filosoficamente<sup>2</sup>. Em última instância, ambos implicam numa dinâmica neutra da comunidade, mas possuem complexidade distinta. Analisar as moitas de vegetação de maneira hermética – restritas às localidades onde foram descritas – ou ampla – ao longo das cinco localidades –, não exclui um ou outro, mas demonstra como a estrutura da comunidade também não muda nessas escalas. Estes processos serão discutidos no próximo tópico.

### ***A neutralidade como produto de processo determinístico ou neutro***

A partir da abordagem proposta por Hardy (2008), tanto o cenário unidimensional (*single trait*) quanto o multidimensional (*multitrait*) sugerem a possibilidade de atuação de um processo determinístico (SES médio significativamente  $< 0$ ). A detecção de convergência funcional, teoricamente, está atrelada à atuação de filtros ambientais sobre um *pool* de espécies ou a efeitos de facilitação<sup>3</sup> (Ackerly & Cornwell 2007; Götzenberger et al. 2012; Herben & Goldberg 2014), mas

---

<sup>2</sup> Veja Wennekes et al. (2012) para uma discussão mais aprofundada sobre a dicotomia entre instrumentalismo e realismo e seu reflexo na teoria ecológica (nicho vs. neutralidade) e Riesch (2009) para considerações sobre a navalha de Ockham (Ockham's razor).

<sup>3</sup> Conquanto tenhamos demonstrado que o padrão convergente – segundo a abordagem de Hardy (2008) – ocorre em moitas com e sem *Clusia*, o que exclui a atuação de um possível efeito facilitador, o papel (ou ausência dele) desta espécie historicamente atrelada à dinâmica da FAAC será discutido adiante.

também pode ser fruto de um mecanismo equalizador (exclusão do competidor mais fraco) de diversidade (Chesson 2000).

A princípio pode parecer contraintuitivo que espécies coexistam sem necessariamente explorar nichos distintos, pois a seleção imposta pelo habitat/filtros ambientais, que atua em escalas espaciais amplas tenderia a reduzir as estratégias ecológicas (convergência funcional) (Menninger & Palmer 2006; Cornwell et al. 2006; Bruzgul & Hadly 2007), enquanto interações bióticas dentro das assembleias maximizariam a diferenciação entre as espécies, limitando seu grau de similaridade (divergência funcional) (de Bello et al. 2009; Mayfield & Levine 2010). Apesar da escassez de evidências empíricas (Götzenberger et al. 2012), esta lógica espacialmente hierárquica de processos determinísticos que resultam em assembleias formadas por espécies funcionalmente distintas, há muito deixou de ser vista como hipótese para assumir o status de paradigma (Agren & Fagerstrom 1984).

Este não parece ser o caso da restinga (e.g. Oliveira et al. 2014; Silva et al. 2015) ou mesmo de outros ecossistemas (e.g. Kunstler et al. 2012; Bennett et al. 2013; Price & Pärtel 2013). Explicar o padrão convergente observado estritamente segundo a ótica do mecanismo de limitação de similaridade implica em ignorar o processo de formação da restinga. Tendo em vista a homogeneidade do substrato depositado pelo movimento marinho, não é razoável crer que espécies co-ocorrendo na FAAC – há outras formações vegetais na restinga que existem em função de variações topográficas, mas não do substrato *per se* – ocupem nichos distintos, porque não há variação ambiental suficiente que subsidie esta argumentação.

Aarssen (1983) e Agren & Fagerstrom (1984) já chamavam atenção ao fato de que a competição também pode excluir espécies com habilidade competitiva incipiente em relação àquelas com *traits* adaptativamente mais condizentes com o ambiente colonizado, formando, assim, assembleias de espécies ecologicamente equivalentes (Chesson 2000; Grime 2006; Mayfield & Levine 2010). Processos determinísticos pautados pela ocupação de nichos podem levar à exclusão dos competidores mais fracos e, desta forma, produzir cenários convergentes (terHost & Powell 2010), onde as espécies remanescentes, por serem funcionalmente equivalentes, não têm habilidade competitiva suficiente para sobressair em relação às demais (Bell 2000; Hubbell 2001).

No entanto, se observarmos os valores de SES dos *plots* (moitas) isoladamente, para os cenários unidimensional e multidimensional, assim como para a diversidade filogenética, predominantemente (figura 2; tabela 2), a composição funcional das moitas não é diferente do que se espera ao acaso. Haja vista a neutralidade constatada em escala regional, também é razoável aplicar o princípio da parcimônia e assumir que a FAAC é regida por uma dinâmica puramente neutra. Além dos ecossistemas do redor, as próprias formações vegetais da restinga são fonte de processos estocásticos de dispersão, que introduzem indivíduos de espécies incapazes de manter

populações viáveis em médio ou longo prazo quando submetidas às condições abióticas da FAAC. Moitas que excepcionalmente apresentaram estrutura funcional convergente ou divergente representam, ao menos nesta pontual caracterização temporal, composição transiente (divergência funcional) ou o reflexo da atuação de dois processos adiante discutidos.

Intuitiva e tradicionalmente os ecólogos propõem explicações pautadas no conceito de nicho para descrever padrões de diversidade, porque o determinismo ecológico seria mais refinado (realista) que a teoria neutra, cuja essência aparente é generalista (instrumental) por, teoricamente, não refinar a descrição dos mecanismos geradores da diversidade.

Hubbell (2005) evoca o conceito da navalha de Ockham (*Ockham's razor*) para propor a teoria neutra em ecologia, o que significa, segundo esta visão, adotar explicações parcimoniosas – mais simples, porém não simplistas – para um padrão observado. É necessário ressaltar que a neutralidade não implica em negação do conceito de nicho, mas considera-o em uma escala ampla, regional. Ou seja, espécies adaptadas a uma formação vegetal atrelada a características abióticas particulares, por óbvio não ocorrem ou mantêm populações viáveis noutra onde seu desenvolvimento não é ótimo, como ocorre com as formações vegetais na restinga. Espécies que coexistem numa comunidade tendem a ser equivalentes porque são adaptadas às condições ambientais predominantes (Hubbell 2001; 2005; 2006). Nesse sentido, sendo parcimonioso, é possível excluir um “passo” – exclusão competitiva – dentro do mesmo raciocínio e, ainda sim, ir de encontro à neutralidade.

Teórica, argumentativa e parcimoniosamente é plausível assumir que o filtro imposto em escala regional – migração das espécies das formações e ecossistemas do redor – permanece atuando localmente e, por isso, não haveria espécies fadadas à exclusão por outras mais aptas a lidar com os rigores locais (exclusão do competidor mais fraco).

De fato, o que ocorre na FAAC são dois processos – determinístico ou puramente neutro –, que, à mercê do tempo, inevitavelmente atuam na composição de moitas fadadas à equivalência funcional, e assim, à deriva ecológica (*ecological drift*). Silva et al. (2015) já haviam demonstrado numa restinga do nordeste que se pode considerar que as vegetações das planícies costeiras brasileiras são, predominantemente, neutras e dominadas pela deriva ecológica. De quando em vez, o padrão pode não se confirmar por um acaso atrelado ao capricho de processos dispersivos de propágulos. Contudo, hora ou outra, o equilíbrio expresso pela neutralidade será retomado.

### ***O papel de Clusia no sistema***

Tendo abordado os processos que regem a dinâmica das moitas de vegetação, é necessário que nos atenhamos à espécie que nomeia a formação vegetal objeto desta pesquisa. Propôs-se uma dinâmica cíclica (Scarano et al. 2007; Dias & Scarano 2007; Correia et al. 2010), onde *Clusia*, após

a formação de seu dossel, atenuaria os rigores da restinga e facilitaria a colonização das demais espécies lenhosas C3 no sistema. Posteriormente à morte de *Clusia*, aquelas estabelecidas sob seu dossel permaneceriam formando uma moita. Cabe ressaltar que muitas inferências sobre o papel facilitador podem ser elencadas (Brito et al. 2018, Vilela et al. 2020), porém estudos de dinâmica ainda não foram realizados e alguns resultados não contribuem para a comprovação desse processo. Por exemplo, Dias et al. (2006), apesar de verificarem maior riqueza de plântulas em moitas com *Clusia* nos primeiros 50 cm do estrato vertical, não verificou diferença nos estratos superiores ocupados por indivíduos maduros. Dias & Scarano (2007) também constataram maior riqueza de plântulas em moitas com *Clusia*, porém ao introduzirem propágulos de *E. ovalifolium* e *P. icicariba* em moitas com e sem *Clusia*, obtiveram maior taxa de germinação e desenvolvimento naquelas onde esta espécie não estava presente. Baseados em precedentes (e.g. Morris & Wood 1989; Walker & Vitousek 1991), os autores argumentam que *Clusia* age como um poleiro natural por ser mais alta e conspícua na vegetação (Liebeg et al. 2001), o que maximiza a entrada de propágulos mas não necessariamente constitui ambiente propício ao desenvolvimento das plântulas.

Excetuando as áreas de restinga que apresentam em baixadas e canais produzidas pelos processos de transgressões e regressões marinhas no norte fluminense (Martin et al. 1997; Scarano et al. 2002) e que apresentam solo um pouco mais argiloso (Brito et al. 2018) os cordões arenosos da restinga formam um substrato homogêneo onde a FAAC se formou. Essa homogeneidade edáfica, atrelada às variáveis estruturais coletadas (cobertura de *Clusia*, área das moitas e cobertura de bromélias) corroboram o padrão neutro expresso nas análises de redundância realizadas (tabela 3), que não demonstraram qualquer influência sobre a *community weighted mean*. No entanto, é necessário ressaltar que não é possível distinguir os processos (neutro ou exclusão competitiva) responsáveis pelo padrão aleatório.

Duas espécies podem exercer pressões competitivas relativamente iguais e manterem-se por reciprocidade competitiva (habilidade competitiva combinada); mesmo que seus nichos não se sobreponham completamente, a coexistência pode ser consequência de igual habilidade competitiva na região de sobreposição bem como da seleção relacionada à região onde a competição pode ser evitada (Aarssen 1983). A “simples” exclusão competitiva (*winning it/losing it*) ou a ausência de um competidor (*avoiding it*) não reflete completamente os resultados do processo competitivo, porque a seleção natural também pode permitir a coexistência ao longo do tempo (*continuation of the match*) (Aarssen 1983).

O determinismo ecológico é baseado na concepção de que o aumento da heterogeneidade do habitat promove maior variabilidade de nichos (Laliberté et al. 2009; Legendre et al. 2009; Brown et al. 2011; De Caceres et al. 2012; Baldeck et al. 2013). Por conseguinte, as espécies de uma assembleia não teriam nichos sobrepostos e sua coexistência estaria viabilizada. Regionalmente,

haja vista a variedade de formações vegetais da restinga de Jurubatiba, este cenário é evidente, pois a composição florística e os *traits* das espécies que as compõem são distintos. Contudo, quando nos restringimos à FAAC, *Clusia* passa a ser a única fonte de variação promotora de variabilidade ambiental. Ao considerar-se que esta não exerce efeito sobre a estrutura funcional, filogenética ou taxonômica (capítulo 1) das moitas de vegetação – estatisticamente indistintas –, independente da cobertura de bromélias ou área das moitas, pode-se descartar sua influência como espécie mantenedora da diversidade de indivíduos maduros/estabelecidos, fato também discutido no capítulo 1.

Espécies devem diferir em algum aspecto, caso contrário, não poderiam ser consideradas entidades taxonômicas diferentes e, por isso, não é lógico sustentar que sejam “perfeitamente” equivalentes quanto aos seus aspectos fenotípicos e características ecológicas (Leibold & McPeck 2006). Mesmo que seus *traits* de resposta ao ambiente abiótico – como os abordados neste trabalho – sejam similares ou *quasi* equivalentes, presumivelmente as diferenças devem emergir quando se analisa suas características reprodutivas (Leibold & McPeck 2006) ou de defesa.

Ao estudarem uma área de 2 hectares na restinga de Jurubatiba, Garbin et al. (2016) demonstraram que há diferenças entre espécies subordinadas e entre estas e dominantes para o número de sementes produzidas, capacidade de dispersão e defesa contra herbívoros, embora tenham trabalhado com apenas 5 espécies classificadas como subordinadas e definido *a priori* as espécies dominantes (*Clusia hilariana*, *Protium icicariba* e *Ocotea notata*). Espécies dominantes apresentaram maior capacidade de produção de sementes e dispersão, enquanto as subordinadas diferiram também quanto à produção de sementes, além da presença de látex, característica associada à defesa contra herbívoros.

Dentre as 21 espécies que Garbin et al. levantaram, 13 foram consideradas transientes e não foram incluídas nas análises. Obviamente, há influência da escala espacial e do número de assembleias quando se compara este trabalho ao de Garbin et al. (2016), mesmo porque 7 das espécies consideradas transientes pelos autores são subordinadas ou mesmo dominantes em ao menos uma das localidades estudadas neste trabalho. Interessante e curiosamente, o estudo de Garbin et al (2016) também não encontrou relação entre os *traits* reprodutivos, de defesa e dispersão de espécies subordinadas com a presença de *Clusia* em moitas de vegetação. A neutralidade não impõe que as espécies sejam diferentes em absolutamente todos os aspectos, porque diferenças em *traits* relacionados a suas histórias de vida não levam necessariamente a diferenças de *fitness* (Lin et al. 2009).

A área do Visgueiro é particularmente interessante, pois ressalta a importância de trabalhar em escalas distintas, já que possui cobertura incipiente de *Clusia* (capítulo 1) e, ainda sim, a estruturação em moitas, bem como os padrões de diversidade funcional e filogenética, não diferem

das outras assembleias. Ademais, a alternância de espécies dominantes, subordinadas e transientes ao longo do eixo costeiro sul-norte, sem alteração nas estruturas filogenética e funcional, reforça a equivalência ou a *quasi* equivalência dos *taxa* quanto aos *traits* de resposta ao ambiente são analisados.

### ***Variabilidade intraespecífica e substituição de espécies ao longo do eixo costeiro sul-norte***

A variabilidade intraespecífica ao longo do eixo costeiro sul-norte não é significativa para nenhum dos *traits*, mas a AFE e a DBM são afetadas pela substituição de espécies, por mais que a variabilidade seja baixa – pouco acima de 10% (figura 3). Considerada a já tão ressaltada homogeneidade ambiental da FAAC e a baixa variabilidade quantificada para a AFE e DBM<sup>4</sup> – atribuída à variação da composição taxonômica –, a ausência de significância relacionada à variabilidade intraespecífica corrobora o fato de que as espécies da FAAC não estão sujeitas a alguma variação ambiental que influencie significativamente a resposta dos *traits* de indivíduos de uma mesma espécie, independente da área de ocorrência no eixo costeiro sul-norte.

Por outro lado, a variabilidade relacionada à composição taxonômica faz novamente emergir a importância de trabalhar-se em escalas espaciais hierárquicas. Os trabalhos realizados na restinga de Jurubatiba usualmente assumem as mesmas espécies como dominantes (*Clusia hilariana*, *Protium icicariba* e *Ocotea notata*) da assembleia – o mesmo ocorre para a maior parte das subordinadas. A partir da perspectiva funcional, a cobertura ou ocorrência de *Clusia* não deveria ser considerada junto às espécies lenhosas C3, haja vista que possui metabolismo CAM – o que implica em vantagem competitiva sob as condições da restinga – e, *a priori*, já não pode compor o mesmo grupo funcional das demais. As espécies dominantes, subordinadas e transientes não são as mesmas ao longo da restinga.

Nesse sentido, dada a vasta possibilidade de combinações das 42 espécies levantadas e a amplitude amostral deste trabalho (número e área de moitas), a *quasi* equivalência (Leibold & McPeck 2006) funcional e o caráter transiente de *taxa* que nem mesmo são característicos da FAAC, provavelmente, respondem pela significativa – porém incipiente – variabilidade da AFE e DBM ao longo das 89 moitas amostradas.

---

<sup>4</sup> A AFE e a DBM são *traits* que possuem correlação negativa largamente documentada na literatura. Quando consideramos que FAAC é formada por árvores e arbustos, encontramos outra fonte de variação que pode explicar os resultados, a diferença entre a cobertura relativa de espécies de arbustos em cada localidade. Arbustos são assaz ramificados, o que implica em investir em madeiras mais densas e na possibilidade de desenvolver ramos laterais (Horn 1971) e fustes mais finos e resistentes (Niklas 1994), bem como suportar copas mais pesadas e maior proporção de biomassa foliar.



Rosado & Mattos (2017), baseados nos dados de valor de importância de Araujo et al. (2004), investigaram como 10 espécies, entre dominantes (*Clusia hilariana* e *Protium icicariba*) e subordinadas (*Myrsine parvifolia*, *Ocotea notata*, *Eugenia umbelliflora*, *Ternstroemia brasiliensis*, *Erythroxylum ovalifolium*, *Manilkara subsericea*, *Byrsonima sericea* e *Maytenus obtusifolia*), adequar-se-iam às estratégias (CSR) propostas por Grime (1974; 1977). Embora os *traits* (ligeiramente) e abordagens metodológicas sejam distintos, seus resultados demonstraram que a AFE, área foliar e conteúdo seco de massa foliar (mensurados pelos autores) não foram capazes de distinguir estratégias, uma vez que todas as espécies preencheram o *range* entre *stress-tolerant* e *competitors*, sem relação alguma com as respectivas abundâncias. O foco do presente trabalho está galgado no paradigma vigente que classifica *Clusia* como espécie facilitadora das C3, o que torna ainda mais surpreendente que esta não se tenha destacado como a única *stress-tolerant*, segundo a hipótese não confirmada de Rosado & Mattos (2017).

Se um grupo menor de espécies são indistinguíveis segundo os critérios de Grime (1974; 1977), a baixa variabilidade funcional identificada em dois dos quatro *traits* não refuta a hipótese de que as moitas são formadas, predominantemente, por espécies com substancial sobreposição de nicho. Na verdade, é provável que as diferenças de abundância e ocorrência observadas sejam guiadas por processos dispersivos autóctones, capacidade de germinação, produção e manutenção dos propágulos sob as severas condições da restinga (Braz & Mattos 2010; Garbin et al. 2016). Ou seja, uma vez estabelecidas, são incapazes de formarem manchas de vegetação dominadas por apenas um *táxon* com superioridade competitiva, o que implica em moitas funcionalmente neutras, sem importar o processo – determinístico/realista (exclusão do competidor mais fraco) ou neutro/instrumental – regente da neutralidade final.

Considerar a variabilidade intraespecífica é fundamental para se compreender como a variabilidade ambiental interfere na composição funcional (Lepš et al. 2011), porque, embora alguns *traits* geralmente não variem intraespecificamente (para plantas, tipicamente, a forma de vida ou a habilidade de fixar nitrogênio, por exemplo), aqueles quantitativos podem ser altamente variáveis para um mesmo *táxon* (Westoby et al. 2002, Cornelissen et al. 2003, Albert et al. 2010, Thuiller et al. 2010). O valor de um dado *trait* coletado em determinado ambiente ou estação pode variar e exibir padrões diferentes ao longo de um eixo costeiro sul-norte (Violle et al. 2007; Cianciaruso et al. 2009). Assim, a composição taxonômica ao longo de um eixo costeiro sul-norte ambiental pode ser marcante sobre o conjunto de *traits* de um grupo de espécies, ao mesmo tempo em que a variabilidade intraespecífica pode afetar as interpretações de padrões predominantes (Lepš et al. 2011).

## **Conclusão**

Integrar análises taxonômicas, filogenéticas e funcionais, em diferentes escalas espaciais, trouxe-nos a possibilidade de concatenar teorias e enxergar a restinga – especificamente a FAAC – além do paradigma vigente. Os padrões filogenético e funcional, em todas as escalas estudadas, expuseram uma assembleia evolutivamente convergente. Todas as espécies levantadas são aptas a ocorrer ao longo da FAAC – independente de sua identidade taxonômica/filogenética – porque são funcionalmente equivalentes e coexistem em um ambiente homogêneo.

A homogeneidade ambiental e a equivalência funcional são os fatores que determinam, em todas as escalas estudadas, a neutralidade da FAAC. Localmente ou na escala das moitas, o padrão neutro regionalmente observado prevalece, embora não se possa afirmar que seja oriundo de um processo neutro ou determinístico. Padrões neutros podem emergir de processos neutros ou determinísticos e ambos ocorrem na FAAC, pois, ainda que a flora seja funcionalmente *quasi* equivalente, pode haver vantagens competitivas entre as possíveis combinações durante a formação de uma moita. É possível que o padrão neutro emergja através da exclusão do competidor mais fraco – quando espécies com menor vantagem competitiva não sobrevivem – ou do acaso, quando espécies, mesmo que tenham transposto o filtro local, são incapazes de sobrepor-se àquelas que colonizaram a mesma moita.

Ainda que a presença de uma espécie CAM se desenvolvendo de forma conspícua na comunidade seja a única fonte de variação ambiental relevante, a influencia de *Clusia* não pôde ser relacionada à composição taxonômica, filogenética e funcional das moitas. O *pool* de espécies está apto a ocorrer sob sua sombra ou não, haja vista que moitas poderiam, considerando apenas os atributos funcionais elencados, se formar sem a sua presença e a diversidade resultante não é distinta daquelas onde *Clusia* está presente como planta focal. As espécies co-ocorrem aleatoriamente e as escassas associações positivas poderiam estar associadas a processos de dispersão ou à presença/ausência de um táxon ao longo das áreas. Esse último caso serio o obtido, por exemplo, para *Protium icicariba* e *Chaetocarpus myrsinites*, únicas espécies a apresentarem associação positiva com *Clusia hilariana*.

Discutidos os possíveis e prováveis processos que regem a estruturação funcional das moitas da FAAC e como sua estruturação filogenética não os reflete, resta explicar – sem necessariamente invocar o papel de espécies nucleadoras/facilitadoras – por que a FAAC é formada por moitas. O quê impede que a FAAC seja formada por um contínuo de biomassa vegetal, contradizendo seu nome e compondo uma formação vegetal cuja flexão de gênero do adjetivo “aberto” não seria necessária? A seguir, durante as considerações finais, proponho uma resposta para essas perguntas subsidiada por nossos dados e um diagrama representativo da dinâmica ecológica na Formação Arbustiva Aberta de *Clusia* (FAAC).

## Considerações Finais

Ao considerar-se a idade geológica da restinga (200.000 anos atrás), é plausível crer que houve tempo suficiente para que o substrato arenoso marinho fosse “colonizado por inteiro”. Porém, como explicar o fato da biomassa vegetal da FAAC não ser contínua? Essa formação vegetal ocupa o topo dos cordões arenosos, onde a vegetação está mais distante dos lençóis freáticos e é composta por moitas esparsas (Araujo et al. 1998 *In* Comunidades vegetais do Parque Nacional de Restinga de Jurubatiba). É claro que a distância do lençol freático ajuda a justificar quão rarefeita é a cobertura vegetal da FAAC, mas não explica a estruturação em moitas. Registros históricos e etnográficos (Soffiati – Comentários 2012 *in* Roteiro dos Sete Capitães - Documentos e Ensaios), mas também científicos (Araújo 2000), não deixam dúvidas sobre o fato de que essa estrutura aberta não parece estar relacionada a um processo de interferência pelo uso humano.

Visual e analiticamente, não se pode negar que a dominante *Clusia hilariana* forma um eixo costeiro sul-norte ao longo das áreas de estudo, tendendo desaparecer no Visgueiro, porém outras formações de moitas são encontradas em outras restingas e *C. hilariana* não figura como espécie dominante. Cabe destacar que *C. hilariana* também não figura como uma espécie comum ou presente nos registros palinológicos da restinga de Jurubatiba (Luz et al. 2015), de forma a complicar ainda mais o quadro sobre a evolução da comunidade ou mesmo sobre a origem das moitas a partir da facilitação feita por *C. hilariana*. A espécie que parece dominar as áreas de Formação Arbustiva Aberta até 5.710 +/- 40 anos AP (6.489 +/- 81 cal anos AP) é *Clusia lanceolata* Cambess (Luz et al. 2015). Cabe destacar que *C. lanceolata* ocorre atualmente somente ao sul no município de Maricá, não ocorrendo no litoral norte fluminense (Araújo, 2000), e que a espécie é filogeneticamente relacionada à *C. hilariana* (Vaasen 2002), sendo considerada, com base em características morfológicas, uma ancestral (Vesque 1983).

Diante do exposto, podemos argumentar que a presença de *Clusia* pode não afeta a diversidade taxonômica, filogenética e funcional, de forma que sua presença não é estopim imperativo da formação de moitas. A descrição da diversidade biológica ao longo do eixo costeiro sul-norte, bem como a influência de *Clusia* sobre esta, são os cernes das questões que esta tese se propôs a responder. Dadas as conclusões a que chegamos, propomo-nos a fornecer uma explicação para a existência de moitas e não de um contínuo de vegetação no topo dos cordões arenosos (FAAC).

Há moitas com presença de *Clusia* onde esta não domina o dossel. No entanto, a plasticidade fotossintética que *Clusia* apresenta, ainda que seja uma espécie CAM, permite-lhe crescer sob variados regimes de luz (Franco et a. 1996; Franco 1999; Lüttge 1999). Logo, não há fundamento incontestado que justifique indivíduos jovens provenientes de adultos que tenham sido responsáveis,

teoricamente, pela formação de uma moita. Na verdade, nada exclui que seja um jovem oriundo de um propágulo exógeno a uma determinada moita, probabilidade plenamente atribuível a qualquer outra espécie, desde que apta a responder às limitações da restinga. A plasticidade fotossintética de *Clusia* permite iniciar moitas, mas também colonizar o sub-bosque de outras já formadas.

Não há dúvidas que, intuitivamente, atribuir-se-ia à única espécie lenhosa CAM que compõem a biodiversidade de um ecossistema rigoroso como a restinga e domina proporcionalmente a biomassa total – o que, de fato, não se questiona –, papel facilitador em relação às C3. No entanto, a capacidade de sobreviver sob os rigores da restinga formaram espécies ou genótipos de outras já existentes e que são filogeneticamente distantes. Portanto, anos de seleção natural – dentro e/ou fora da restinga –, habilitaram espécies C3 a colonizar o ecossistema, ainda que com eficiência inferior (número de indivíduos e carbono fixado) à planta CAM.

Se nos ativermos apenas às moitas pequenas sem *Clusia*, 18 espécies das 42 levantadas emergem como potenciais colonizadoras do substrato e, por conseguinte, formadoras de moitas (tabela 8). Destas, 9 estão entre as 11 (excluindo *Clusia*) mais representativas ao longo da restinga de Jurubatiba (tabela 4). Ademais, como demonstramos no capítulo 1, 84% (incluindo a área do Visgueiro) e 82% (excluindo a área do Visgueiro) das associações entre espécies são aleatórias e apenas *Protium icicariba* possui associação positiva com *Clusia* (capítulo 1; figuras 6 e 7). As poucas associações negativas se dão entre pares de espécies onde ao menos uma é transiente ou entre aquelas que são mais representativas dentro ou fora do Visgueiro, enquanto as positivas, provavelmente, estão atreladas a processos dispersivos. Nesse sentido, a elevada proporção de aleatoriedade corrobora a coexistência neutra entre as espécies.

Seja pela presença ou não de *Clusia*, o fato é que a FAAC é composta por moitas e, a partir dos dados que levantamos, cremos que esta conformação é indissociável dos processos (neutro e determinístico) que regem sua dinâmica. Tendo em vista que tais unidades de vegetação estão fadadas à neutralidade, ou seja, são compostas por um conjunto de espécies, desde o princípio, *quasi* equivalentes, ou resultantes da incapacidade de excluírem as remanescentes por um processo de “exclusão do competidor mais fraco”, parece haver um mecanismo autofágico e, em parte, de retroalimentação (produção e consumo dos nutrientes da serrapilheira), que impede, junto às limitações abióticas, que as moitas se expandam indiscriminadamente a fim de formar um *continuum* de vegetação.

Assumpção (2004), ao analisar imagens de satélite das restingas do Rio de Janeiro entre 1976 e 2000, demonstrou que as moitas se mantêm estáveis em sua cobertura ou apresentam fraca tendência ao aumento de área. Mesmo que seu foco não tenha sido na estrutura da vegetação, seus resultados são plenamente atreláveis ao cenário autofágico e de retroalimentação que propomos. Nossos dados são apenas uma “fotografia” de certo momento de um sistema dinâmico, mas nossa

resposta à pergunta que abre este tópico encontra respaldo nos dados de Assumpção (2004) no que diz respeito à área e cobertura das moitas.

A relativa estabilidade destas variáveis provavelmente está relacionada à dinâmica que aqui propomos. Haja vista a grande sobreposição de nicho entre as espécies (mesmo considerando *Clusia*; e.g. Rosado & Mattos 2017) e que algumas, sim, possuam maior biomassa (dominância), estas não são mais adaptadas a ponto de excluir as demais. Os *outliers*, sejam eles divergentes ou convergentes, representam estágios intermediários que, invariavelmente, durante certa quantidade de tempo, formarão moitas “puramente” neutras e destinadas a existir sob esta condição particular e intrínseca à FAAC.

Conquanto haja áreas de areia nua entre as moitas, abaixo da superfície do substrato da FAAC existe um emaranhado de raízes, que são indistinguíveis em campo e limitam as pesquisas existentes fundamentalmente a *traits* coletados acima do substrato. Experimentos de laboratório que mensurem a *specific root length*<sup>5</sup>(m/g) podem ajudar a reforçar ou complementar o entendimento dos processos que descrevemos, já que diferentes *traits* podem assumir distintas respostas ao ambiente (neutra ou determinística) e influenciar, por exemplo, a abundância das espécies de um ecossistema. Um pequeno grupo de plantas que, por exemplo, possua *traits* relacionados à estrutura das raízes que permitam alcançar o lençol freático e disponibilizar água na superfície, poderia promover a nucleação observada e, através da monopolização de recursos criar estes “oásis” com espaços vazios entre moitas. *Seria a specific root length* um possível mecanismo estabilizador como o proposto por Chesson (2000)?

Por que as moitas não se fecham? Como se dá a dinâmica ecológica na FAAC? Após 30 anos de pesquisa (Esteves 2011) focada na ecofisiologia de uma suposta planta focal, ninguém havia explicitamente formulado e se proposto a responder estas perguntas. Pois bem. Terminamos reafirmando a *quasi* equivalência das espécies, que permite, seja por um processo determinístico ou neutro, a existência das ilhas (moitas) de vegetação da FAAC, compostas por espécies que exploram nichos iguais ou semelhantes – extremamente sobrepostos –, em virtude da invariabilidade ambiental e, por isso, são incapazes de excluírem-se e coexistem em ambiente tão severo. A figura 4 apresenta um diagrama do que acreditamos ser uma síntese da dinâmica ecológica na FAAC.

Independentemente do grau de manipulação de um experimento ou de quão evidente seja uma relação de causa e efeito, sempre haverá um grau de subjetividade nas descrições relativas à

---

<sup>5</sup> *Specific root length* (SRL) é um *trait* análogo à área foliar específica que descreve a quantidade de tecido destinado à absorção empregado por unidade de massa; plantas com alta SRL possuem taxas mais rápidas de alongamento de alongamento das raízes, maior capacidade de absorção de água e nutrientes, renovação mais rápida de suas raízes, são mais resistentes ao déficit hídrico do substrato e possuem taxas mais efetivas de transporte de água ao longo de suas raízes, embora requeiram mais recursos para sua formação e manutenção (Cornelissen et al. 2003).

maneira como uma assembleia, comunidade ou ecossistema se mantêm. É algo inerente à ciência ecológica, porque, dentro da biologia, talvez seja o campo com menor conhecimento ou controle sobre as inúmeras variáveis que podem guiar uma conclusão. A solidez de um paradigma ecológico é produto da relação subjetividade/objetividade, argumentativa e estatisticamente aceitas. A hipótese que propusemos para a dinâmica da FAAC e, principalmente, sua conformação em moitas, demonstra que o “produto” da relação (subjetividade/objetividade) ainda não é ao menos igual a 1, mas fornece uma nova perspectiva – obviamente passível de discussão e aprimoramento – para abordar a biodiversidade ímpar da restinga.

Por fim, é impossível negligenciar a influência que os Goitacaz por certo tiveram sobre a restinga. Embora estejamos destrinchando ecologicamente aquilo que presenciamos e descrevemos sob a ótica científica, é bastante provável que, apesar do papel da indústria açucareira nos últimos 50 ou 60 anos, ainda haja resquícios – para dizer o mínimo – da paisagem vislumbrada pelos famosos setes capitães (Soffiati – *Comentários 2012 in Roteiro dos Sete Capitães - Documentos e Ensaio*). O sábio Ailton Krenak, no documentário “Guerras do Brasil” (Bologesi 2019), ressalta que “quando os europeus chegaram aqui, os naturalistas e viajantes piraram com a Mata Atlântica, que era o produto de alguns milhares de anos de interação com seres humanos que fizeram esse jardim” cuja diversidade, hoje, intriga-nos enquanto ecólogos que tentamos descrevê-la a partir de uma cosmovisão, na maior parte das vezes egocêntrica e sinônimo da lógica científica.

Tabela 4: Espécies que ocorreram em ao menos 10% das moitas pequenas sem a presença de *Clusia*. As destacadas em negrito estão entre as espécies mais representativas ao longo do eixo costeiro sul-norte. NMPSC – Número de Moitas Pequenas sem *Clusia*; PMPSC – Proporção de Moitas Pequenas sem *Clusia*; NT – Proporção do Número Total de Toques correspondente a cada espécie; PNTM – Proporção do Número Total de Moitas ocupadas por cada espécie.

<b>Espécie</b>	<b>NMPSC</b>	<b>PMPSC (%)</b>	<b>NT (%)</b>	<b>PNTM (%)</b>
<b><i>Myrsine parvifolia</i></b>	17	61	9	70
<b><i>Ocotea notata</i></b>	17	61	17	74
<b><i>Tocoyena bullata</i></b>	12	43	2	53
<b><i>Erythroxylum subsessile</i></b>	10	36	4	45
<b><i>Protium icicariba</i></b>	10	36	7	56
<b><i>Byrsonima sericea</i></b>	9	32	5	42
<b><i>Neomitranthes obscura</i></b>	8	29	2	45
<b><i>Erythroxylum ovalifolium</i></b>	7	25	3	45
<b><i>Calypttranthes brasiliensis</i></b>	6	21	2	45
<b><i>Myrcia lundiana</i></b>	6	21	2	31
<b><i>Eugenia umbeliflora</i></b>	5	18	2	28
<b><i>Ternstroemia brasiliensis</i></b>	5	18	1	16
<b><i>Amaioua pilosa</i></b>	4	14	2	15
<b><i>Myrciaria floribunda</i></b>	4	14	3	17
<b><i>Tapirira guianensis</i></b>	4	14	3	19
<b><i>Coccoloba alnifolia</i></b>	3	11	1	16
<b><i>Manilkara subsericea</i></b>	3	11	1	19
<b><i>Protium heptaphyllum</i></b>	3	11	1	10

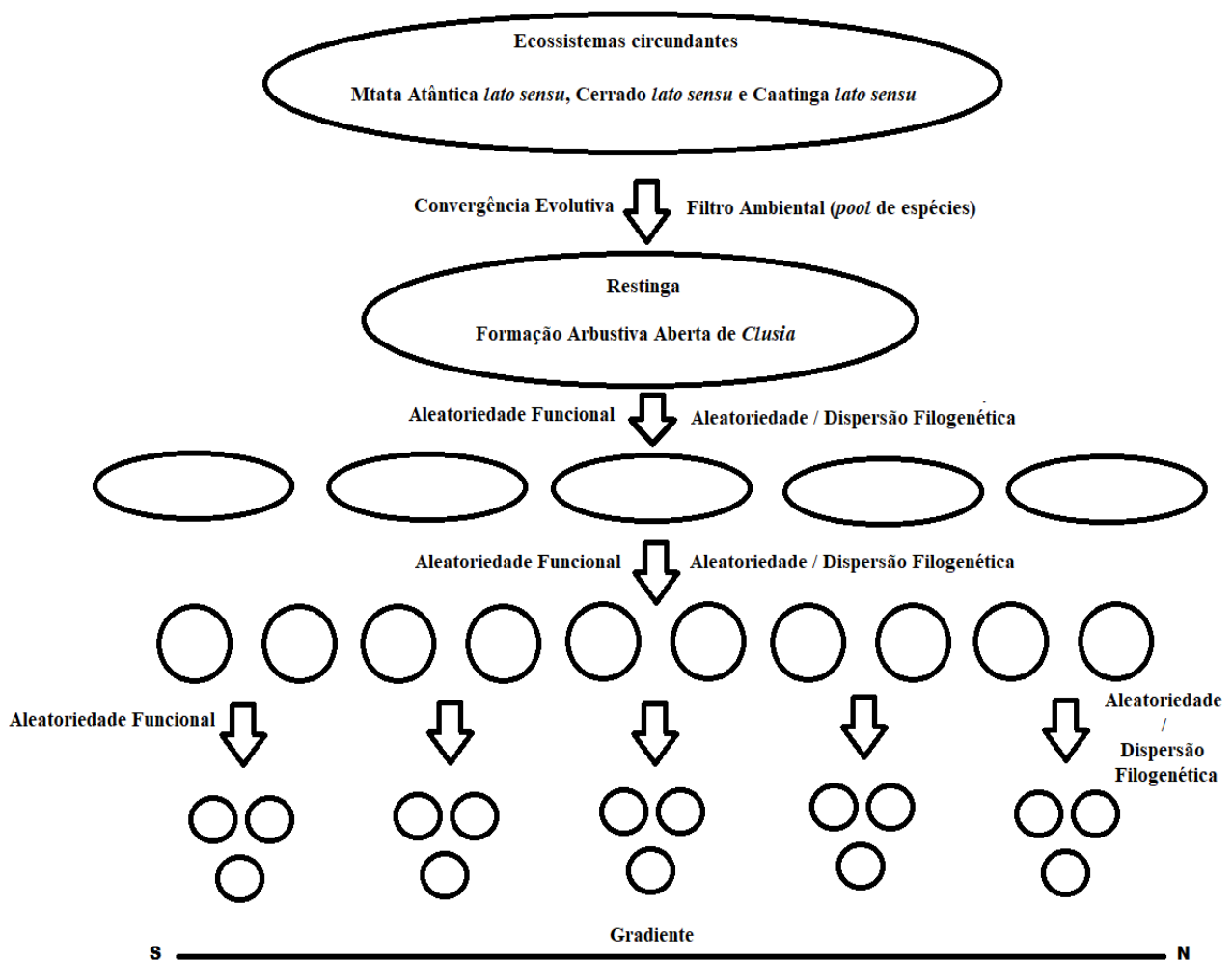


Figura 4: Diagrama representativo da dinâmica ecológica na Formação Arbustiva Aberta de *Clusia* (FAAC). Espécies filogeneticamente distantes, mas funcionalmente semelhantes, foram selecionadas (transpuseram o filtro ambiental) a partir dos ecossistemas circundantes, originando um cenário de convergência evolutiva. Ao longo do eixo costeiro sul-norte, em vista da homogeneidade ambiental da FAAC e da equivalência funcional das espécies, não há padrão convergente ou divergente, já que estão todas aptas a sobreviver, independente da localidade. Filogeneticamente, o cenário de convergência evolutiva pode produzir padrões aleatórios ou divergentes. A mesma lógica se aplica quando se diminui a escala de observação, seja para as moitas em cada área ou ao longo da restinga. A equivalência funcional pode emergir a partir de um processo puramente neutro, quando as espécies formadoras das moitas são ecologicamente semelhantes e incapazes de sobrepor-se em relação as outras, ou ser oriunda de um processo determinístico, em que há a exclusão dos competidores mais fracos e remanescem as funcionalmente equivalentes. De uma forma ou de outra, produz-se um padrão neutro. *Clusia hilariana* não exerce papel facilitador ou influencia esta dinâmica.



## Referências bibliográficas

- Aarssen, L. W. (1983). Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: toward a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition. *The American Naturalist*, 122(6), 707-731.
- Ackerly, D. D., & Cornwell, W. K. (2007). A trait- based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among- community components. *Ecology letters*, 10(2), 135-145.
- Ågren, G. I., & Fagerström, T. (1984). Limiting dissimilarity in plants: randomness prevents exclusion of species with similar competitive abilities. *Oikos*, 369-375.
- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., & Lavorel, S. (2010). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 98(3), 604-613.
- Araujo, D. S. D.; Scarano, F. R.; Kurtz, B. C.; Zaluar, H. L. T.; Montezuma, R. C. M. & Oliveira, R. C. (1998). Comunidades vegetais do Parque Nacional de Restinga de Jurubatiba. In ESTEVES, F.A. (ed.). *Ecologia das lagoas costeiras do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e do município de Macaé*. Rio de Janeiro: NUPEM-UFRJ, p.37-62.
- Araujo, D. S. D. D. (2000). *Análise florística e fitogeográfica das restingas do Estado do Rio de Janeiro* (Doctoral dissertation, Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, 176p).
- Assumpção, J. A. N. (2004). *Análise comparativa (1976 e 2000) do padrão espacial da paisagem de 3 ecossistemas de restinga no Estado do Rio de Janeiro: Aspectos Edáficos, Microclimáticos e Espacial da Vegetação em Moitas*. Tese (Doutorado em Biociências e Biotecnologia) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, 127p.
- Baldeck, C. A., Harms, K. E., Yavitt, J. B., John, R., Turner, B. L., Valencia, R., ... & Thomas, D. W. (2013). Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1753), 20122532.
- Bell, G. (2000). The distribution of abundance in neutral communities. *The American Naturalist*, 155(5), 606-617.

- Bennett, J. A., Lamb, E. G., Hall, J. C., Cardinal- McTeague, W. M., & Cahill Jr, J. F. (2013). Increased competition does not lead to increased phylogenetic overdispersion in a native grassland. *Ecology letters*, 16(9), 1168-1176.
- Blomberg, S. P., Garland Jr, T., & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4), 717-745.
- Blomberg, S. P., & Garland Jr, T. (2002). Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(6), 899-910.
- Braz, M. I. G., & de Mattos, E. A. (2010). Seed dispersal phenology and germination characteristics of a drought- prone vegetation in Southeastern Brazil. *Biotropica*, 42(3), 327-335.
- Brito, L. S., U. Irmiler, B. V. G. Forte, T. P. Xavier & R. L. Martins. 2018. Matter turnover in the oligotrophic restinga ecosystem and the importance of the key species *Clusia hilariana*. *Biota Neotropica* 18(4): e20180552.
- Brown, C., Law, R., Illian, J. B., & Burslem, D. F. (2011). Linking ecological processes with spatial and non- spatial patterns in plant communities. *Journal of Ecology*, 99(6), 1402-1414.
- Bruzgul, J. E., & Hadly, E. A. (2007). Non- random patterns in the Yellowstone ecosystem: inferences from mammalian body size, order and biogeographical affinity. *Global Ecology and Biogeography*, 16(2), 139-148.
- Cavender- Bares, J., Kozak, K. H., Fine, P. V., & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology letters*, 12(7), 693-715.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, v. 31, n. 1, p. 343-366.
- Cianciaruso, M. V., Batalha, M. A., Gaston, K. J., & Petchey, O. L. (2009). Including intraspecific variability in functional diversity. *Ecology*, 90(1), 81-89.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., ... & Pausas, J. G. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, 51(4), 335-380.
- Cornwell, W. K., Schwilk, D. W., & Ackerly, D. D. (2006). A trait- based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87(6), 1465-1471.
- Correia, C. M. B., Dias, A. T. C., & Scarano, F. R. (2010). Plant-plant associations and population structure of four woody plant species in a patchy coastal vegetation of Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 33(4), 607-613.

- de Bello, F., Šmilauer, P., Diniz-Filho, J. A. F., Carmona, C. P., Lososová, Z., Herben, T., & Götzenberger, L. (2017). Decoupling phylogenetic and functional diversity to reveal hidden signals in community assembly. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(10), 1200-1211.
- de Bello, F. (2012). The quest for trait convergence and divergence in community assembly: are null-models the magic wand?. *Global Ecology and Biogeography*, 21(3), 312-317.
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J. H., Bardgett, R. D., ... & da Silva, P. M. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2873-2893.
- de Bello, F., Thuiller, W., Lepš, J., Choler, P., Clément, J. C., Macek, P., & Lavorel, S. (2009). Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science*, 20(3), 475-486.
- de Cáceres, M., Legendre, P., Valencia, R., Cao, M., Chang, L. W., Chuyong, G., ... & Kenfack, D. (2012). The variation of tree beta diversity across a global network of forest plots. *Global Ecology and Biogeography*, 21(12), 1191-1202.
- Dias, A. T. C., & Scarano, F. R. (2007). *Clusia* as nurse plant. In *Clusia* (pp. 55-71). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Dias, A. T., de Mattos, E. A., Vieira, S. A., Azeredo, J. V., & Scarano, F. R. (2006). Aboveground biomass stock of native woodland on a Brazilian sandy coastal plain: estimates based on the dominant tree species. *Forest Ecology and Management*, 226(1-3), 364-367.
- Díaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of vegetation science*, 9(1), 113-122.
- Engelbrecht, B. M., Comita, L. S., Condit, R., Kursar, T. A., Tyree, M. T., Turner, B. L., & Hubbell, S. P. (2007). Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447(7140), 80.
- Esteves, F. D. A. (2011). *Do índio goitacá à economia do petróleo: uma viagem pela história e ecologia da maior restinga protegida do Brasil*. Essentia, Campos dos Goytacazes, RJ.
- Franco, A. C., Haag-Kerwer, A., Herzog, B., Grams, T. E., Ball, E., de Mattos, E. A., ... & Lüttge, U. (1996). The effect of light levels on daily patterns of chlorophyll fluorescence and organic acid accumulation in the tropical CAM tree *Clusia hilariana*. *Trees*, 10(6), 359-365.
- Franco, A. C., Herzog, B., Hübner, C., De Mattos, E. A., Scarano, F. R., Ball, E., & Lüttge, U. (1999). Diurnal changes in chlorophyll a fluorescence, CO<sub>2</sub>-exchange and organic acid decarboxylation in the tropical CAM tree *Clusia hilariana*. *Tree physiology*, 19(10), 635-644.

- Gabriel, A. & Luz, M. (2012). O roteiro dos sete capitães: documentos e ensaios. Macaé: FUNEMAC.
- Garbin, M. L., Guidoni-Martins, K. G., Hollunder, R. K., Mariotte, P., Scarano, F. R., & Carrijo, T. T. (2016). Spatial segregation of subordinate species is not controlled by the dominant species in a tropical coastal plant community. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 18, 23-32.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., & Neill, C. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., & Pellissier, L. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological reviews*, 87(1), 111-127.
- Guerras do Brasil.doc. Produção de Luiz Bolognesi. (2018). Episódio 1 (26 minutos). Disponível em: <https://www.netflix.com/title/81091385>.
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169-1194.
- Grime, J. P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250(5461), 26.
- Grime, J. P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17(2), 255-260.
- Hardy, O. J. (2008). Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. *Journal of ecology*, 96(5), 914-926.
- Harvey, P. H., & Pagel, M. D. (1991). *The comparative method in evolutionary biology* (Vol. 239). Oxford: Oxford university press.
- Herben, T., & Goldberg, D. E. (2014). Community assembly by limiting similarity vs. competitive hierarchies: testing the consequences of dispersion of individual traits. *Journal of Ecology*, 102(1), 156-166.
- Horn, H. S. (1971). *The adaptive geometry of trees* (No. 3). Princeton University Press.
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography* (MPB-32). Princeton University Press.

- Hubbell, S. P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional ecology*, 19(1), 166-172.
- Hubbell, S. P. (2006). Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 87(6), 1387-1398.
- Kembel, S. W. (2009). Disentangling niche and neutral influences on community assembly: assessing the performance of community phylogenetic structure tests. *Ecology letters*, 12(9), 949-960.
- Kleyer, M., Dray, S., Bello, F., Lepš, J., Pakeman, R. J., Strauss, B., ... & Lavorel, S. (2012). Assessing species and community functional responses to environmental gradients: which multivariate methods?. *Journal of Vegetation Science*, 23(5), 805-821.
- Kraft, N. J., Cornwell, W. K., Webb, C. O., & Ackerly, D. D. (2007). Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, 170(2), 271-283.
- Kraft, N. J., Valencia, R., & Ackerly, D. D. (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322(5901), 580-582.
- Kunstler, G., Lavergne, S., Courbaud, B., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N. E., ... & Coomes, D. A. (2012). Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: implications for forest community assembly. *Ecology letters*, 15(8), 831-840.
- Laliberté, E., Paquette, A., Legendre, P., & Bouchard, A. (2009). Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: a case study from a temperate forest. *Oecologia*, 159(2), 377-388.
- Legendre, P., Mi, X., Ren, H., Ma, K., Yu, M., Sun, I. F., & He, F. (2009). Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 90(3), 663-674.
- Leibold, M. A., & McPeck, M. A. (2006). Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, 87(6), 1399-1410.
- Lepš, J., de Bello, F., Lavorel, S., & Berman, S. (2006). Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter.
- Lepš, J., de Bello, F., Šmilauer, P., & Doležal, J. (2011). Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, 34(5), 856-863.

- Letten, A. D., & Cornwell, W. K. (2015). Trees, branches and (square) roots: why evolutionary relatedness is not linearly related to functional distance. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(4), 439-444.
- Liebig, M., Scarano, F., De Mattos, E., Zaluar, H., & Lüttge, U. (2001). Ecophysiological and floristic implications of sex expression in the dioecious neotropical CAM tree *Clusia hilariana* Schlttdl. *Trees*, 15(5), 278-288.
- Lin, K., Zhang, D. Y., & He, F. (2009). Demographic trade-offs in a neutral model explain death-rate-abundance-rank relationship. *Ecology*, 90(1), 31-38.
- Losos, J. B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology letters*, 11(10), 995-1003.
- Losos, J. B. (2011). Seeing the Forest for the Trees: The Limitations of Phylogenies in Comparative Biology: (American Society of Naturalists Address). *The American Naturalist*, 177(6), 709-727.
- Lüttge, U. (1999). One morphotype, three physiotypes: sympatric species of *Clusia* with obligate C3 photosynthesis, obligate CAM and C3-CAM intermediate behaviour. *Plant Biology*, 1(02), 138-148.
- Luz, C. F. P.; Pires, C. L. A.; Barros, M. A.; Vasconcellos, F. M.; Vilela, C. G. & Barth, O. M. (2015). Registro palinológico de *Clusia lanceolata* Cambess no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro, Brasil, durante o Holoceno médio. *In: Congresso Da Associação Brasileira De Estudos Do Quaternário*, 15, Imbé, 2015. *Anais*, Imbé, CECLIMAR/IBIO/UFRGS, p. 30-31.
- Martin, L., Suguio, K., Dominguez, J. M. L., & Flexor, J. M. (1997). Geologia do Quaternário costeiro do litoral norte do Rio de Janeiro e do Espírito Santo.
- Mayfield, M. M., & Levine, J. M. (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology letters*, 13(9), 1085-1093.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(4), 178-185.
- Menninger, H. L., & Palmer, M. A. (2006). Restoring ecological communities: from theory to practice. *Foundations of restoration ecology*, 88-112.
- Miller, T. E., & Powell, E. (2010). When can competition for resources lead to ecological equivalence?. *Evolutionary Ecology Research*, 12(7), 843-854.

- Morris, W. F., & Wood, D. M. (1989). The role of lupine in succession on Mount St. Helens: facilitation or inhibition?. *Ecology*, 70(3), 697-703
- Morris, S. C. (2003). *Life's solution: inevitable humans in a lonely universe*. Cambridge University Press.
- Morris, S.C. (2009). Evolution and convergence: some wider considerations. *The deep structure of biology: is convergence sufficiently ubiquitous to give a directional signal*, 46-67.
- Morris, S. C. (2010). Darwin at the edge of the visible universe. *EMBO reports*, 11(12), 898-898.
- Niklas, K. J. (1994). *Plant allometry: the scaling of form and process*. University of Chicago Press.
- Oliveira, A. A., Vicentini, A., Chave, J., Castanho, C. D. T., Davies, S. J., Martini, A. M., ... & Souza, V. C. (2014). Habitat specialization and phylogenetic structure of tree species in a coastal Brazilian white-sand forest. *Journal of Plant Ecology*, 7(2), 134-144.
- Pavoine, S., Gasc, A., Bonsall, M. B., & Mason, N. W. (2013). Correlations between phylogenetic and functional diversity: mathematical artefacts or true ecological and evolutionary processes?. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 781-793.
- Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401(6756), 877.
- Pärtel, M., Szava-Kovats, R., & Zobel, M. (2011). Dark diversity: shedding light on absent species. *Trends in ecology & evolution*, 26(3), 124-128.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology letters*, 5(3), 402-411.
- Pianka, E. R. (2011). *Evolutionary ecology*. Eric R. Pianka.
- Price, J. N., & Pärtel, M. (2013). Can limiting similarity increase invasion resistance? A meta- analysis of experimental studies. *Oikos*, 122(5), 649-656.
- Qian, H., & Jin, Y. (2016). An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure. *Journal of Plant Ecology*, 9(2), 233-239.
- R Core Team (2017). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rao, C. R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical population biology*, 21(1), 24-43.
- Raunkiaer, C. C. (1907) *Planterigetets livsformer og deres betydning for geografien: Med 77 figurer i teksten*. I kommission hos Gyldendalske boghandel, Nordisk forlag.

- Riesch, H. (2010). Simple or simplistic? Scientists' views on Occam's razor. *Theoria. Revista de Teoría, Historia y Fundamentos de la Ciencia*, 25(1), 75-90.
- Rosado, B. H., & de Mattos, E. A. (2017). On the relative importance of CSR ecological strategies and integrative traits to explain species dominance at local scales. *Functional ecology*, 31(10), 1969-1974.
- Scarano, F. R., Duarte, H. M., Franco, A. C., Geßler, A., De Mattos, E. A., Rennenberg, H., & Lüttge, U. (2005). Physiological synecology of tree species in relation to geographic distribution and ecophysiological parameters at the Atlantic forest periphery in Brazil: an overview. *Trees*, 19(5), 493-496.
- Scarano, F. R. (2002). Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany*, 90(4), 517-524.
- Silva, J. L. A., Souza, A. F., Jardim, J. G., & Goto, B. T. (2015). Community assembly in harsh environments: the prevalence of ecological drift in the heath vegetation of South America. *Ecosphere*, 6(7), 1-18.
- Silva, F. C. D. S. (Ed.). (2009). *Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes (Vol. 627)*. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica; Rio de Janeiro: Embrapa Solos.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & evolution*, 19(11), 605-611.
- Shipley, B. (2010). *From plant traits to vegetation structure: chance and selection in the assembly of ecological communities*. Cambridge University Press.
- Srivastava, D. S., Cadotte, M. W., MacDonald, A. A. M., Marushia, R. G., & Mirotnick, N. (2012). Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology letters*, 15(7), 637-648.
- Stubbs, W. J., & Bastow Wilson, J. (2004). Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92(4), 557-567.
- Swenson, N. G., & Enquist, B. J. (2009). Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 90(8), 2161-2170.
- Tilman, D. (2001). Functional diversity. *Encyclopedia of biodiversity*, 3(1), 109-120.
- Thuiller, W., Albert, C. H., Dubuis, A., Randin, C., & Guisan, A. (2009). Variation in habitat suitability does not always relate to variation in species' plant functional traits. *Biology Letters*, 6(1), 120-123.



- Vaasen, A., Begerow, D., Lüttge, U. E., Hampp, R. (2002). The Genus *Clusia* L.: Molecular Evidence for Independent Evolution of Photosynthetic Flexibility. *Plantbiol*, 4, 86 – 93.
- Vellend, M., Srivastava, D. S., Anderson, K. M., Brown, C. D., Jankowski, J. E., Kleyhans, E. J., & Myers-Smith, I. H. (2014). Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos*, 123(12), 1420-1430.
- Vesque, J. (1893) La tribu des Clusiées. *Journal de Botanique*, 7(1), 69-72.
- Villela<sup>1</sup>, D. M., da Silva A. P., Bonadiman G. S. L., da Silva, A. S. & Souza R. P. (2020). *Clusia hilariana*, a key species on nutrient cycling in sand dune vegetation thickets. *Oecologia Australis*, 24(2), 420-437.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892.
- Walker, L. R., & Vitousek, P. M. (1991). An invader alters germination and growth of native dominant tree in Hawai'i. *Ecology*, 72(4), 1449-1455.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 475-505.
- Wennekes, P. L., Rosindell, J., & Etienne, R. S. (2012). The neutral—niche debate: a philosophical
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 125-159.
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36, 519-539.