

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

FERNANDA CRISTINA DOS SANTOS TIBÉRIO

Diversidade funcional de comunidades vegetais ao longo de
gradientes estuarinos

São Carlos

fevereiro de 2015

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

FERNANDA CRISTINA DOS SANTOS TIBÉRIO

Diversidade funcional de comunidades vegetais ao longo de
gradientes estuarinos

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Dalva Maria da Silva Matos

Co-orientador: Dr. José Pedro Nepomuceno Ribeiro

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Recursos Naturais, do Centro de Ciências Biológicas e
Saúde para obtenção do título de doutor.

São Carlos

fevereiro de 2015

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da
Biblioteca Comunitária da UFSCar**

T553df

Tibério, Fernanda Cristina dos Santos.

Diversidade funcional de comunidades vegetais ao longo de gradientes estuarinos / Fernanda Cristina dos Santos Tibério. -- São Carlos : UFSCar, 2015.

84 f.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2015.

1. Ecologia vegetal. 2. Áreas estuarinas. 3. Traços funcionais. 4. Potencial redox. 5. Alagamento. 6. Salinidade. I. Título.

CDD: 581.5 (20ª)



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Folha de Aprovação

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Tese de Doutorado da candidata Fernanda Cristina dos Santos Tibério, realizada em 25/02/2015:

Dálva M. Silva Matos

Profa. Dra. Dálva Maria da Silva Matos
UFSCar

Daniilo Muniz da Silva

Prof. Dr. Daniilo Muniz da Silva
UFSCar

Flávia Bottino

Profa. Dra. Flávia Bottino
UFSCar

João Serra Bonifácio Costa

Prof. Dr. César Serra Bonifácio Costa
FURG

Elaine Bernini

Profa. Dra. Elaine Bernini
UFPB

"Mantenha seus pensamentos positivos, porque seus pensamentos tornam-se suas palavras.

Mantenha suas palavras positivas, porque suas palavras tornam-se suas atitudes.

Mantenha suas atitudes positivas, porque suas atitudes tornam-se seus hábitos.

Mantenha seus hábitos positivos, porque seus hábitos tornam-se seus valores.

Mantenha seus valores positivos, porque seus valores... Tornam-se seu destino."

Mahatma Gandhi

Dedicatória

Dedico a realização desta etapa às mulheres da minha vida: minha mãe e minha avó materna. Que são – sem sombra de dúvida – os meus maiores exemplos. Não ousou clamar o título de melhor mãe ou melhor avó. Mas, muito além do clichê, acredito que foram principalmente as lutas dessas duas mulheres para seguirem seu próprios passos que me permitiram ser quem eu sou hoje. Muito obrigada por compartilharem suas histórias e vidas comigo! Amo vocês!

Agradecimentos

Não há dúvida de que uma tese de doutorado é fruto de um esforço pessoal muito grande do pesquisador. No entanto, é também verdade que o pesquisador invariavelmente depende de muitas pessoas e instituições para a sua conclusão de sua tese. Meus agradecimentos a todos que contribuíram para que esta pesquisa pudesse acontecer, principalmente:

- Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelas bolsas e auxílios concedidos para a realização desta tese;

- À Prof.^a Dr.^a Dalva Maria da Silva Matos pela orientação, amizade e amparo ao longo dos últimos oito anos, desde a Iniciação Científica. Muito obrigada pela paciência e pelo estímulo para continuar lutando!

- Ao Dr. José Pedro Nepomuceno Ribeiro pela co-orientação, amizade e companhia durante todo o doutorado. Muito obrigada por confiar em mim (valeu a pena perder sua lapiseira amarela na areia da praia e andar 4km para a reencontrar)!

- Ao Prof. Dr. Anthony Davy pela orientação no exterior durante meu estágio de doutorado-sanduíche na *University of East Anglia*; e a Hannah Mossman pelo auxílio e caronas para a amostragem nos *salt marshes*. Muito obrigada pela confiança e dedicação!

- Ao Dr. Mike Hutchings pela sincera amizade e sábios conselhos desde o final do mestrado!

- Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais pelo apoio a realização desta tese;

- A Universidade Federal de São Carlos e a cidade de São Carlos, que sempre estarão presentes em minha memória, por me abrigar durante anos muito felizes; e à *University of East Anglia* e a cidade de Norwich, na Inglaterra, por também me acolherem e fazerem parte desta história;

- À Comissão Técnico Científica do Instituto Florestal do Estado de São Paulo pela autorização para pesquisa no Parque Estadual Ilha do Cardoso;

- À Universidade de Campinas e à Universidade de São Paulo pelos cursos de formação extracurricular e a Luciano Pereira, pelo espaço concedido para pesagem de amostras nos laboratórios da Unicamp.

- Aos amigos que tornaram a coleta de dados possível através dos sujos e exaustivos trabalhos de campo: Pavel Dodonov, Renata Muy Laerte, Leandro Takao, Laura Benitez, Gabi Rancan, Carol Antunes, Jhavana Ferro, Rafaela Fernandes, Inês Ferreira Guedes, Renata Balsamo Dias, Camila de Carvalho, Amanda Múrcia, Talita Sampaio, Samuel Balanin, André Alves, Talita Emanuelle, Bruno Ferrari e José Brandão. Sem vocês o trabalho de campo seria mais difícil e muito menos divertido!

- Aos amigos do Laboratório de Ecologia e Conservação pelo apoio e troca de experiência que fizeram a vida acadêmica valer a pena: Pavel Dodonov, você é meu guru estatístico e amigo de todas as horas com quem sempre adoro conversar!; Marcelo Leite, obrigada pela amizade, pelas muitas conversas, gargalhadas e até mesmo pelos passos de dança; Talita Sampaio, obrigada pela companhia, pelo socorro e pela amizade de todos os momentos e por me dar teto em Cananeia!; Rafael Xavier, obrigado pela ajuda desde o mestrado e pela paciência de sempre!; Wagner Chiba, obrigado pelo companheirismo e conselhos e, claro, pela acolhida em Liverpool!; Raquel Negrão, obrigada pelas conversas interessantes, pela amizade e pelos risos bobos compartilhados! Melina Alcalá, obrigada por compartilharmos nossas dúvidas e inseguranças durante esse percurso. A todos vocês, muito obrigada por todos os momentos no laboratório e fora dele! Desejo que todos vocês alcancem seus objetivos!

- À Vinícius Dantas, Priscilla Loiola e Danilo Silva pela ajuda para entender métodos de diversidade funcional e filogenética, obrigada pelo apoio e pelos conselhos!

- Aos amigos que comigo enfrentaram estes anos de pós graduação: Ivy Frizo, minha de jornada com quem sigo aprendendo, obrigada por crescermos juntas! Luiza Camargo, obrigada pelos abraços mais apertados e pelos chás da tarde regados de conversas deliciosas!; Alline Braga, obrigada pela amizade e por continuar sendo essa pessoa querida com quem sempre é prazeroso estar!; Raquel Miatto, obrigada por ser uma das pessoas mais naturalmente divertidas que conheço e por compartilhar as alegrias e tristezas dessa vida acadêmica!; Soneca (ou Rafael Flora Ramos), obrigada por ser esse super amigo que me faz rir até nos momentos de desespero! Karen Caires, obrigada por ser a amiga maluquinha que me amparou tantas vezes durante meus anos em São Carlos e que continua me recebendo com comidinhas, cervejas e ótimas prozas! Christiana Faria, Jonathan Bausch Macedo, Maíra Benchimol, Juliana Giusti, Dani e Rafa Tonon, Marcus Cardoso, Marcelo Bueno Batista e Camila Gramcow, obrigada por todos os momentos divertidos da “brasileirada” vividos em Norwich! Pamela, Ozlem e Shaun, muito obrigada por dividirem a casa comigo e por todas as conversas e passeios! Todos vocês fizeram as dificuldades mais leves e a vida muito mais rica!

- Aos demais amigos que não estavam na academia, mas que sempre se esforçaram pra entender minha loucura: Leandro Cagiano, obrigada pelas caronas, fotografias, danças e jacas compartilhadas! Fer Pittelkow, minha “quase-gêmea” extremamente divertida, obrigada pelas conversas, comidas maravilhosas e muitos sorrisos! Bárbara Heckler, que entrou sem pedir licença como o panda raivoso que é, obrigada pelo apoio e pelos papos hilários!

- A meus pais, pelos grandes esforços que fizeram pela minha formação, obrigada por todo o apoio e amparo que só os pais podem dar! Aos meus irmãos que me viram estar cada vez mais distante e com menos tempo, obrigada pela paciência e por me darem sobrinhos fofos para eu apertar e fazer bagunça! Um beijo e um abraço bem apertado da tia Fê para Davi, Isis e Ana Laura, que nem sabem pra que serve um doutorado, mas que contribuíram com seus sorrisos pra que eu chegasse até aqui!

- A Silvana e Zé muito obrigado por todo o apoio, que incluiu me buscar em viagens de campo e até trabalhar junto medindo e fotografando folhas. Haja paciência com a nora aqui!

- Ao Bruno Ferrari que é o cara incrível a quem eu recorri dia após dia e que continua me apoiando. Obrigada pela paciência e por me alimentar pra eu não te morder! Obrigada por ser meu ajudante de campo oficial e por ouvir todas as minhas divagações estatísticas e ecológicas mesmo não sendo biólogo e sim arquiteto! Obrigada por aguentar a barra durante seis meses de distância! Obrigada por se divertir comigo e com a Noa! Obrigada pelo gosto musical fascinante e pelo gosto por cinema frequentemente duvidoso! Muito obrigada por estar sempre ao meu lado e por crescermos juntos compartilhando nossas vidas!

Sumário

RESUMO	1
ABSTRACT	3
INTRODUÇÃO GERAL	5
1. Estuários e suas características	6
1.1. Efeitos do alagamento	8
1.2. Efeitos da salinidade	9
1.3. Efeitos do potencial redox do solo	10
1.4. Outros fatores	10
2. Diversidade e distribuição de espécies em gradientes ambientais	12
3. Diversidade funcional	15
4. Objetivos	18
5. Métodos Gerais	20
5.1. Áreas de estudo.....	20
5.2. Seleção de espécies, indivíduos e traços.....	24
5.4. Índices de diversidade funcional.....	27
Referências	28
CAPÍTULO 1	34
RESUMO	35
Soil redox potential and tide height influence functional diversity in salt marsh plant communities	36
ABSTRACT	37
1. INTRODUCTION	38
2. METHODS	40
2.1. Data sampling	40
2.2. Data analysis.....	42

3. RESULTS	43
4. DISCUSSION	46
5. ACKNOWLEDGEMENTS	49
6. REFERENCES	49
CAPÍTULO 2	53
RESUMO	54
Plant functional diversisty of permanently open and intermitently open/closed tropical estuaries	55
ABSTRACT	56
1. INTRODUCTION	57
2. METHODS	59
2.1. Study sites	59
2.2. Data sampling	60
2.3. Data analysis.....	61
3. RESULTS	62
4. DISCUSSION	63
5. ACKNOWLEDGEMENTS	68
6. REFERENCES	68
Tables	72
Figures	79
CONCLUSÃO GERAL	81

1 **RESUMO**

2

3 As regiões estuarinas estão distribuídas ao longo da costa de todo o mundo e apresentam
4 condições ambientais distribuídas em gradientes. O alagamento e a salinidade são
5 considerados os mais importantes fatores a influenciar a distribuição de espécies das
6 comunidades vegetais estuarinas. No entanto, outros fatores como a localização geográfica, a
7 formação geomorfológica e variações nos ciclos de alagamento influenciam a organização das
8 formações vegetais. Alguns estudos apontam também para diferenças expressivas nos padrões
9 de distribuição entre estuários de áreas temperadas e tropicais. A diversidade funcional pode
10 contribuir na compreensão dos padrões de diversidade através da distribuição e composição
11 de traços funcionais das plantas da comunidade e nos ajudar a entender as diferenças
12 existentes entre estuários distintos. Os traços funcionais podem ser medidos diretamente nos
13 indivíduos ou determinados categoricamente para cada espécie (ou grupo de espécies) e
14 devem ser relacionados a processos relevantes na comunidade e às questões de estudo. A
15 partir das informações sobre os traços funcionais e a composição (ou abundância) de suas
16 espécies, podemos calcular os índices de diversidade funcional e, então, avaliar seus padrões
17 de variação ao longo dos gradientes ambientais estuarinos. No capítulo 1, investigamos a
18 diversidade funcional em três marismas da costa leste da Inglaterra. Nos marismas, o
19 potencial redox, a quantidade de água e a altura relativa da maré são fatores importantes para
20 determinar a colonização e a diversidade de espécies da comunidade vegetal. Nossos
21 resultados indicaram que a diversidade funcional da comunidade aumentou em relação ao
22 gradiente de alagamento e que o potencial redox e a altura relativa da maré foram os principais
23 fatores medidos a influenciar a variação da diversidade funcional. No capítulo 2, investigamos
24 a diversidade funcional de dois estuários com ciclos de alagamento distintos (aberto e
25 fechado) no litoral do estado de São Paulo. Observamos que a diversidade funcional variou
26 principalmente em relação ao gradiente de alagamento, aumentando em elevações mais altas

27 nos dois estuários. A salinidade foi também importante para a diversidade funcional no
28 estuário aberto. Observamos também os índices de diversidade funcional atingem valores
29 maiores no estuário fechado. Este resultado deve ser devido ao ciclo de alagamento mais
30 longo e menos previsível do estuário fechado, que gera um padrão de distribuição de espécies
31 menos claro, de forma que a combinação de traços e, conseqüentemente, a diversidade
32 funcional sejam maiores. Os fatores considerados importantes filtros da distribuição de
33 espécies também são significativamente determinantes da diversidade funcional de
34 comunidade vegetais estuarinas. No entanto, a investigação da diversidade funcional permite
35 identificar e discutir como as variáveis afetam as comunidades estuarinas de forma mais
36 detalhada, permitindo entender a influência dos diferentes ciclos de alagamento sobre estas
37 comunidades.

38

39 **Palavras-chave:** comunidades estuarinas, diversidade, traços funcionais, potencial redox,
40 alagamento, salinidade.

41

1 **ABSTRACT**

2
3
4 The estuarine regions are distributed along the coasts worldwide and show gradients of
5 environmental conditions. Flooding and salinity are often considered the most important
6 factors to influence plant species distribution in estuarine communities. Nevertheless, other
7 factors such as geographic localization, geomorphological formation and variations of the
8 flooding cycles may influence plant community's organization. Some studies also indicate
9 expressive differences in species distribution patterns between temperate and tropical
10 estuaries. Functional diversity may support the understanding of diversity patterns through the
11 distribution and composition of functional traits in plant communities and help us understand
12 the differences among distinct estuaries. Functional traits may be directly measured from
13 plant individuals or determined as categories for each species (or group of species) and must
14 be related to relevant processes in the community. Using the information of functional traits
15 and species composition (or abundance) in each community, we may calculate functional
16 diversity indices and then evaluate its variation patterns along the estuarine gradients. In
17 chapter 1 of this thesis, we investigated the variations of plant functional diversity in three salt
18 marshes of the west coast of England. In salt marshes, soil redox potential water content and
19 the relative tide height are important factors to determine the colonization and species
20 diversity of plant communities. Our results showed that plant functional diversity increased
21 along the flooding gradient and that soil redox potential and relative tide height were the main
22 factors to influence the variation of functional diversity. In chapter 2, we investigated plant
23 functional diversity of two estuaries with distinct flooding cycles (open and closed) in the
24 coast of São Paulo State. We observed that functional diversity varied mainly along the
25 flooding gradient, increasing at higher elevations at both estuaries. Salinity was also important
26 to functional diversity in the open estuary. We also observed functional diversity indices
27 showed higher values at closed estuary. This result might be related to the longer and less

28 predictable flooding cycle in the closed estuary, which generates a less sharp pattern of
29 species distribution, so traits combination and functional diversity are higher. The factor
30 considered important filters for species distribution are also major determinants of plant
31 functional diversity in estuarine communities. Nevertheless, the investigation of functional
32 diversity patterns helps us identify and discuss how the effect of different flooding cycles on
33 estuarine communities.

34

35 **Keywords:** estuarine communities, diversity, functional traits, redox potential, flooding,
36 salinity.

37

38

INTRODUÇÃO GERAL

1 **1. Estuários e suas características**

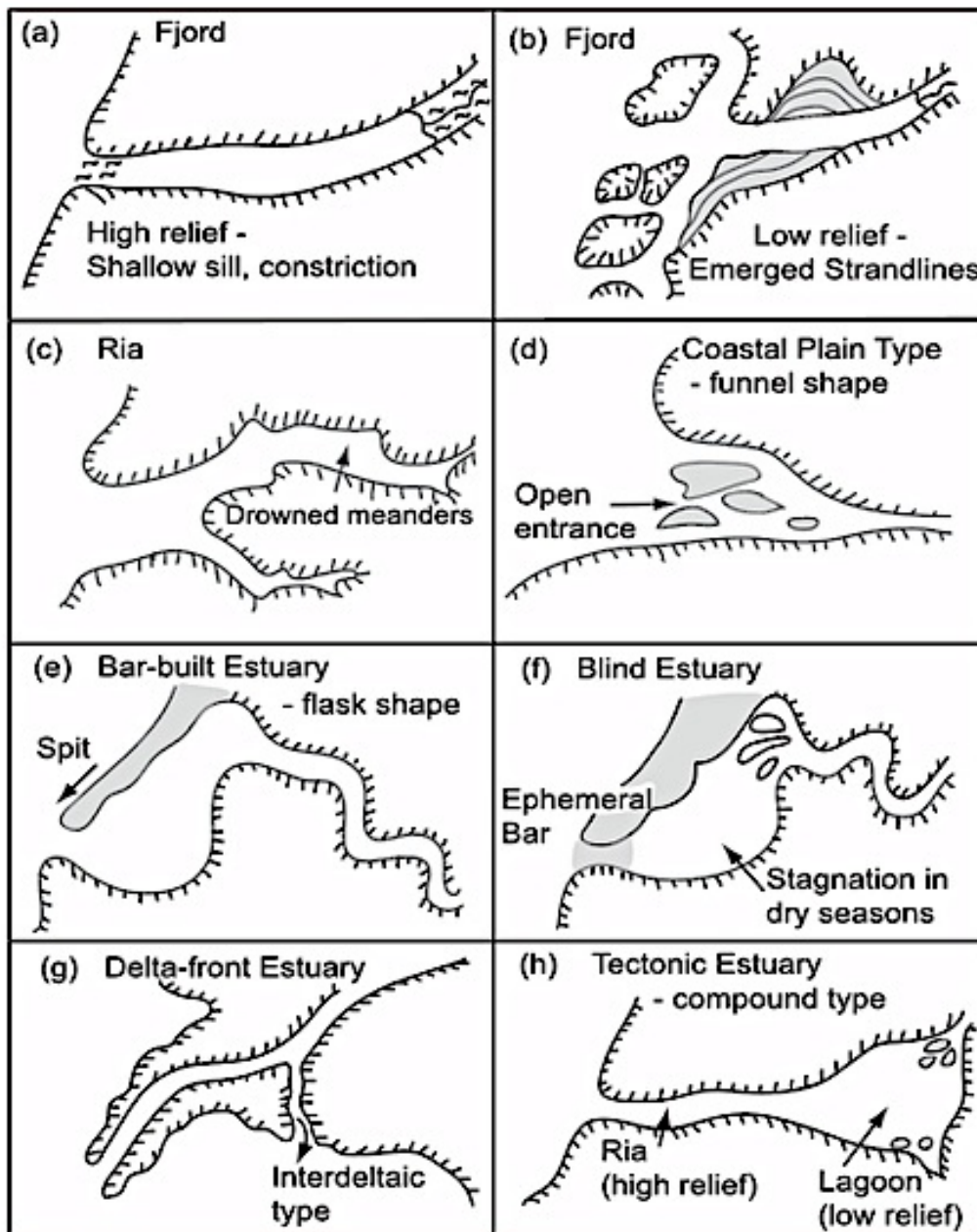
2

3 Os estuários estão entre os sistemas ambientais mais marcados e comumente
4 estudados. Estes sistemas estão distribuídos por todo o mundo, ocorrendo nas zonas de
5 interface entre ambientes terrestres e marinhos e onde a água doce dos rios encontra o mar
6 (Castro et al. 2012; Day et al. 2012). A subida da maré gera dois gradientes ambientais
7 principais: o gradiente vertical, relacionado ao próprio ciclo de alagamento das marés, e o
8 horizontal que é relativo à salinidade, que aumenta com a proximidade do oceano (Odum
9 1988; Bianchi 2007).

10 Os estuários são reconhecidos como ambientes de extrema importância,
11 principalmente para a manutenção da biodiversidade marinha e conseqüentemente para a
12 produtividade pesqueira (Dyer 1990). Nestes sistemas de águas mais rasas, mais calmas e
13 menos salinas que o oceano, são agregadas grandes quantidades de nutrientes, o que coloca os
14 estuários entre os sistemas mais produtivos do mundo (McLusky et al. 2004). Devido a
15 condições tão especiais, muitos estuários são berçários naturais para diversas espécies de
16 peixes, aves e mamíferos marinhos além da intensa produção de crustáceos e moluscos.

17 As características desses ambientes podem variar entre diferentes áreas. Fatores como
18 o nível máximo de maré, a quantidade da entrada de água doce, o tamanho do rio e da
19 desembocadura, a composição do solo e até mesmo a história natural influenciam diferentes
20 tipos de condições ambientais para cada local (Castro et al. 2012). Conseqüentemente, as
21 regiões estuarinas podem abrigar formações vegetais muito distintas. Podemos encontrar
22 formações com predomínio de herbáceas (p.e. marismas, salinas e dunas), de espécies
23 arbustivas (restinga baixa) e ainda, de espécies arbóreas (manguezais, restinga alta e
24 florestas). Todas influenciadas em algum momento pelo ciclo de alagamento e pela
25 salinidade.

26 Sob uma perspectiva geomorfológica os estuários foram classificados em um sistema
27 composto por diferentes tipos fisiográficos básicos (Figura 1) (Bianchi 2007). Estas categorias
28 eram baseadas no relevo e na extensão em que a circulação de água é restrita. De forma geral,
29 grandes diferenças aparecem entre dois tipos extremos de estuários: os regularmente abertos,
30 que apresentam ligação permanente entre rio e oceano, de forma que a circulação das águas é
31 praticamente constante; e os intermitentemente fechados, onde se encontram barreiras à
32 conexão direta com o oceano e a mistura das águas só acontece quando a barreira se rompe.
33 Desta forma, a influência das marés e portanto os efeitos da salinidade e alagamento podem
34 estar mais intimamente relacionados aos estuários abertos do que aos fechados. Os termos que
35 definem os tipos de estuários podem variar na literatura mas, para simplificação, iremos nos
36 referir aos tipos *coastal plain* e *blind* (respectivamente, Figura 1 - *d* e *f*) como abertos e
37 fechados, ao longo desta tese.



38

39 Figura 1. Classificação de estuários baseada na geomorfologia (modificado de Fairbanks 1980
 40 em Bianchi 2007)

41

42 **1.1. Efeitos do alagamento**

43 O volume de água incorporado às plantas superiores é extremamente pequeno quando
 44 comparado ao volume de água que percorre a corrente respiratória (Larcher 2000). Ainda
 45 assim, a água é um recurso de extrema importância, pois a hidratação é uma condição

46 necessária ao funcionamento metabólico (Pezeshki 2001). Por isso, a falta de água é uma das
47 mais drásticas condições de estresse para as plantas.

48 Em ambientes estuarinos, a água é geralmente abundante no sistema. No entanto, as
49 variações na frequência e duração do alagamento das marés ou das cheias dos rios podem
50 também resultar em condições de estresse para a comunidade vegetal (Pezeshki 2001).
51 Quando a frequência e duração do alagamento é baixa, as plantas podem enfrentar situações
52 de seca. Quando a frequência ainda é baixa e a duração alta, os longos períodos de
53 alagamento podem criar situações de anoxia. Quando a frequência é alta e a duração baixa, a
54 alta variação da disponibilidade de água também pode representar estresse hídrico para
55 algumas espécies. Além dos extremos de seca e anoxia, a alta taxa de íons, o pH e
56 concentração salina da água do solo provocam dificuldades osmóticas para a obtenção de
57 recursos como a água (e nutrientes) nos ambientes estuarinos (Colmer et al. 2008).

58

59 *1.2. Efeitos da salinidade*

60 O sal representa para as plantas o mesmo tipo de problema osmorregulatório
61 observado nas condições de seca (Larcher 2000). Em ambientes hipotônicos como os de água
62 doce, a água tende a entrar nos organismos, enquanto nos ambientes marinhos, hipertônicos, a
63 água tende a sair. Manter o equilíbrio osmótico é um processo vital e muitas vezes
64 energeticamente oneroso para os organismos. Desta forma, a salinidade de um ambiente
65 aquático pode influenciar a distribuição e abundância de espécies, notadamente em estuários,
66 onde há um gradiente de salinidade entre ambientes marinhos e de água doce (Pennings et al.
67 2005; González-Alcaraz et al. 2014).

68 A extensão espacial dos efeitos da salinidade depende inicialmente da altura das marés
69 e da inclinação ou elevação da costa (Davy et al. 2011). No entanto, no caso de estuários
70 formados nas desembocaduras de rios, o fluxo de água doce pode também ser determinante

71 para a extensão dos efeitos do sal, principalmente em ambientes tropicais, onde o influxo de
72 água doce pode ser alto ou muito variável no tempo.

73

74 ***1.3. Efeitos do potencial redox do solo***

75 Os solos (ou substratos) dos estuários são geralmente compostos por partículas muito
76 finas e são frequentemente alagados. Por isso, estes solos tendem a apresentar um estado de
77 anoxia, que leva a uma redução do potencial redox (Pezeshki et al. 2012). Em baixo potencial
78 redox, as raízes das plantas precisam competir pelo oxigênio com toda a biota do solo
79 (Pezeshki 2001). Além dos efeitos diretos sobre as plantas, a redução do potencial redox do
80 solo pode também afetar a disponibilidade de nutrientes e ainda aumentar a concentração de
81 compostos potencialmente tóxicos (Bandyopadhyay et al. 1993).

82 A atividade biótica também é capaz de afetar o potencial redox nos solos estuarinos. A
83 atividade de alguns animais escavadores como caranguejos aumenta as trocas de oxigênio
84 com a atmosfera e, conseqüentemente, eleva o potencial redox amenizando as condições
85 adversas as espécies vegetais (Daleo et al. 2009).

86

87 ***1.4. Outros fatores***

88 A salinidade e alagamento estão entre os principais fatores que influenciam a zonação
89 de espécies nos ambientes estuarinos (Bornette & Puijalon 2010; Davy et al. 2011; Guo et al.
90 2014). No entanto, é difícil explicar a zonação como um resultado da exposição a estes dois
91 fatores, pois estes agem por meio de interações com outras condições como a natureza do
92 substrato, a disponibilidade de nutrientes, as interações entre organismos, etc. (Pennings &
93 Callaway 1992; Medina 1999; Reef et al. 2010). A ação combinada da salinidade, alagamento
94 e demais fatores presentes pode não somente determinar a presença ou ausência de espécies

95 mas, numa escala mais fina, influenciar a seleção de características fisiológicas, morfológicas
96 e funcionais (Sobrado 2005; Suárez et al. 2005; Minden et al. 2012; Pezeshki et al. 2012).

97 Recentemente, os gradientes estuarinos vêm apresentando crescente interesse na
98 pesquisa ecológica (Costa et al. 2003; Crain et al. 2004; Wetzel et al. 2004; Crain 2007;
99 Chuwen et al. 2009; Więski et al. 2009). Diversos estudos sobre os padrões vegetais em
100 ambientes estuarinos indicaram uma zonação na distribuição de espécies em relação aos
101 gradientes de salinidade e elevação (Pennings & Callaway 1992; Castillo et al. 2000; Davy et
102 al. 2011; Rasser et al. 2013). No entanto, a maioria destes estudos foi realizada em estuários
103 regulares no hemisfério norte e há indícios de que este mesmo padrão de zonação pode não
104 ocorrer em estuários fechados e em regiões tropicais do hemisfério sul (Costa et al. 2003;
105 Ribeiro et al. 2011; Ribeiro et al. 2013). Assim, o papel dos fatores físicos sobre a
106 diversidade de comunidades vegetais em distintos tipos estuarinos ainda pode ser esclarecido.

107 **2. Diversidade e distribuição de espécies em gradientes ambientais**

108

109 A diversidade de comunidades é um dos temas mais estudados e mais discutidos da
110 ecologia. No entanto, os efeitos das condições abióticas, das interações bióticas e do processo
111 evolutivo sobre a diversidade das comunidades ainda não se encontram quantitativamente
112 incorporado às teorias da ecologia (Ricklefs 2006; Harrison et al. 2008).

113 Desde a proposição do gradiente latitudinal de riqueza por Humboldt (1808), os
114 estudos em gradientes ambientais conduziram questões importantes na ecologia. Análises de
115 padrões da vegetação em relação a gradientes ambientais revelaram tanto o impacto dos
116 fatores físicos como o de interações bióticas na dinâmica das comunidades, resultando em
117 avanços substanciais nas teorias ecológicas (Crain et al. 2004). Muitas resposta significativas
118 sobre o funcionamento das comunidades, principalmente as vegetais, foram alcançadas em
119 ambientes de gradientes ambientais (Grime 1973; Tilman 1982; Bertness et al. 1994; Craine
120 2005; Maestre et al. 2009). Nestes ambientes as comunidades são influenciadas por variações
121 direcionais de um ou mais fatores ambientais principais, como alcalinidade, salinidade,
122 nutrientes do solo, umidade, etc. As mudanças destas variáveis podem resultar em situações
123 de estresse para os organismos e podem ser correlacionadas com outras variáveis bióticas e
124 abióticas.

125 Embora sua definição varie dentro da biologia, na ecologia vegetal estresse é
126 geralmente definido como “restrições externas que limitam a taxa de produção de biomassa
127 de todas as partes da vegetação” (Grime 1979). A tolerância a fatores estressantes pode variar
128 consideravelmente entre as espécies. No entanto, é importante considerar que em termos
129 fisiológicos o estresse ambiental só pode ser definido em relação ao organismo ou à
130 população envolvida (Bijlsma et al. 2005), uma vez que cada indivíduo pode ser afetado e
131 responder de forma distinta a fatores estressantes.

132 Considerando as interações bióticas em gradientes ambientais, o foco inicial dos
133 estudos estava principalmente no papel da competição sobre a diversidade e a distribuição das
134 espécies. A teoria universal de estratégias adaptativas proposta por Grime (1979) previa que
135 as espécies poderiam apresentar três estratégias para lidar com as condições ambientais:
136 competidora, tolerante (*stress-tolerator*) ou ruderal, compondo o modelo conhecido como
137 CSR. Espécies competidoras ocupariam ambientes produtivos e pouco perturbados (condições
138 ideais), tolerantes ocorreriam em ambientes pouco produtivos e pouco perturbados
139 (estressantes), enquanto que ruderais ocorreriam em locais muito produtivos e no entanto
140 muito perturbados (Grime 1979). Como todas as estratégias são custosas para os organismos,
141 as espécies precisam realizar uma demanda conflitante (*trade-off*) entre elas, não podendo
142 realizar todas as estratégias plenamente.

143 De fato, a coexistência de espécies é uma das questões que ainda carecem de respostas
144 na ecologia de comunidades. Embora as espécies vegetais necessitem dos mesmos recursos e
145 possuam mecanismos bastante similares para adquirí-los, encontramos na natureza uma alta
146 coexistência de diferentes espécies, notadamente em regiões tropicais (Silvertown 2004;
147 Craine 2005). Segundo o modelo de Gause essa coexistência poderia ser explicada por uma
148 possível diferenciação de nicho entre espécies (Gause 1932). Outros modelos para explicar a
149 coexistência de espécies também foram importantes marcos na ecologia vegetal. O modelo de
150 taxa de recursos predizia o sucesso competitivo em função da concentração de nutrientes
151 disponíveis e da taxa de assimilação das espécies (Tilman 1982). Como resultado, duas
152 espécies seriam capazes de coexistir com apenas dois recursos limitantes caso taxa de
153 concentração destes recursos varie dentro do habitat, e a espécies em questão troquem ao
154 serem limitadas por um ou outro, dependendo da taxa local de recursos (Tilman 1982).
155 Considerada mais radical, a teoria neutra unificada de Hubbell assume que, a longo prazo, a
156 aptidão das espécies é igual e que a abundância relativa das espécies numa comunidade é
157 determinada por um processo aleatório de colonização (Hubbell 2006). No entanto, a teoria

158 neutra tem como premissa que as diferenças de nicho são irrelevantes, portanto, se a
159 comunidade apresentar uma estruturação de nicho a teoria é violada. Na natureza, encontrar
160 evidências tanto da importância quanto da partição de nichos entre plantas não é uma tarefa
161 fácil. Afinal, sendo as necessidades das espécies tão similares quais os recursos responsáveis
162 pela diferenciação de nichos? Quais as características das espécies responsáveis por essa
163 divisão? Ou ainda, qual a importância da distribuição dos recursos e condições no espaço e no
164 tempo para facilitar ou impedir a coexistência de espécies? Ambientes sujeitos a gradientes de
165 condições e recursos, como as regiões estuarinas, podem oferecer oportunidades e desafios
166 para discutir estas questões.

167 Outros fatores como a importância da predação – maior em zonas de pouco estresse
168 (Menge et al. 1987) – e da facilitação – maior em ambientes mais estressantes (Bertness et al.
169 1994) – sobre a distribuição e diversidade vegetais em gradientes também a passaram a ser
170 discutidas em diversos estudos. De forma geral, Bertness & Callaway (1994) propuseram um
171 modelo conceitual que previa maior frequência de interações positivas sob condições de alto
172 estresse abiótico e alta pressão de consumo, enquanto que a frequência de competição seria
173 alta em baixo estresse abiótico. Este modelo foi testado em diferentes tipos de ecossistema,
174 sendo questionado em estudos de estresse hídrico em estepes semi-áridas (Maestre et al.
175 2004) e em distintas condições de precipitação em desertos (Tielbörger et al. 2000). No
176 entanto, foi corroborado em gradientes de altitude e topografia de ambientes subalpinos
177 (Choler et al. 2001; Callaway et al. 2002), gradientes de estresse hídrico em ambientes
178 semiáridos (Pugnaire et al. 2004) e em gradientes salinos de marismas (Crain 2008).
179 Atualmente, estudos sobre gradientes ambientais apresentam grande importância na pesquisa
180 ecológica e têm permitido a correlação entre as respostas de populações ou comunidades a
181 diferentes níveis de estresses ambientais. Estas teorias influenciaram muitos estudos em
182 ecologia e, no entanto, também foram bastante criticadas e ainda carecem de algumas
183 comprovações (Silvertown 2004; Craine 2005).

184 **3. Diversidade funcional**

185

186 Apesar dos avanços na ecologia obtidos pelos estudos de comunidades em ambientes
187 estressantes, o próprio conceito de diversidade e a maneira de mensurá-la ainda não
188 apresentam consenso na ecologia (Ricotta 2005; Magurran et al. 2010). A diversidade das
189 comunidades é geralmente medida através da riqueza de espécie e da abundância de
190 indivíduos (Magurran et al. 2011). No entanto, essas métricas baseadas em quantidade de
191 indivíduos vem apresentando certa incapacidade de dar respostas mais adequadas a questões
192 relacionadas a estrutura (Webb 2000; Ricotta et al. 2005) e funcionamento (Díaz et al. 2001;
193 Petchey 2004) das comunidades.

194 As comunidades vegetais são basicamente compostas por organismos sésseis e,
195 portanto, os gradientes ambientais são geralmente seguidos de mudanças na vegetação. Tais
196 mudanças podem ocorrer em características estruturais, na riqueza e composição de espécies e
197 também na diversidade das comunidades. No entanto, os índices de diversidade usuais
198 assumem que cada espécie tem o mesmo valor em seu cálculo. Com isso, gramíneas e
199 árvores, nativas e exóticas ou espécies de alta e baixa produtividades – que sabemos serem
200 diferentes e, principalmente representarem funções diferentes dentro do sistema – são
201 consideradas iguais. Tal suposição frequentemente esconde a importância das variações das
202 funções ambientais, e também, mascara o papel dos fatores abióticos e bióticos na
203 determinação das características das comunidades. A partir destas demandas, novas formas de
204 medir a diversidade das comunidades começaram a ser desenvolvidas. Por apresentar
205 possíveis relações com o funcionamento dos processos nas comunidades, a diversidade
206 funcional vem ganhando força em estudos de diversos grupos taxonômicos.

207 Diversidade funcional pode ser definida como o valor e a variação das espécies e de
208 suas características que influenciam o funcionamento das comunidades (Tilman 2001). Estas
209 características funcionais podem estar ligadas a processos ecológicos da comunidade, como

210 produtividade, fotossíntese ou consumo de nutrientes, as quais podem estar relacionados à
211 serviços ambientais (Hooper 1998; Díaz et al. 2001). Dessa forma, medir a diversidade
212 funcional significa medir a diversidade através dos traços funcionais que influenciam os
213 processos da comunidade.

214 O conceito geral de diversidade funcional está intimamente conectado ao conceito de
215 nicho, de forma que cada traço funcional representa uma dimensão do nicho realizado de cada
216 espécie da comunidade (Tilman 2001; Petchey et al. 2002; Cianciaruso et al. 2009b; Schleuter
217 et al. 2010). Ao avaliar a extensão desta dimensão e como as espécies se distribuem neste
218 eixo, podemos analisar questões como tamanho de nicho, complementariedade de espécies,
219 competição e filtros ambientais. Embora esta conceituação seja de fácil compreensão, a forma
220 de calcular a diversidade funcional é bem menos trivial. Diversas decisões como tipo e
221 escalas dos traços, o próprio número de traços usado, a inclusão ou não da abundância das
222 espécies, o método para distância entre pares ainda não encontram consenso na comunidade
223 científica.

224 Por isso, apesar de ser uma abordagem relativamente nova na ecologia de
225 comunidades, diversos estudos têm discutido índices para incluir informações de caracteres
226 funcionais às medidas de diversidade (Petchey & Gaston 2002; Botta-Dukát 2005; Villéger et
227 al. 2008; Cianciaruso et al. 2009; Laliberté & Legendre 2010; Mouchet et al. 2010; Schleuter
228 et al. 2010). Estes índices podem ser aplicados e/ou testados para quaisquer dos tipos de
229 comunidade em questão e podem ser agrupados em três abordagens gerais – índices de
230 riqueza funcional, de similaridade funcional e de divergência funcional (Schleuter et al.
231 2010): os índices de riqueza funcional estão mais relacionados com o tamanho do espaço
232 multidimensional do nicho ocupado pelas comunidades. São tidos como indicadores para o
233 uso ou não uso do espaço de nicho, portanto, se relacionam com a produtividade, proteção
234 contra flutuações ambientais e vulnerabilidade a invasão; os índices de similaridade funcional,
235 estão mais relacionados com a regularidade com que as espécies estão distribuídas dentro do

236 espaço ocupado pelos traços e é geralmente utilizado para indicar como ocorre a utilização de
237 recursos, a produtividade e a vulnerabilidade da invasão. Estes índices incluem a abundância
238 das espécies no seu cálculo; por sua vez, os índice de divergência funcional medem a
239 variância das funções das espécies e a posição de seus agrupamentos no espaço de nicho e são
240 geralmente usados para avaliar o grau de diferenciação de recursos, discutindo a competição e
241 a dominância de espécies.

242 Ainda, para cada grupo, existem índices uni-variados, que se baseiam no cálculo da
243 variação de um traço funcional por vez, e os multivariados, que incluem todos os traços de
244 uma única vez no cálculo (Villéger et al. 2008; Laliberté et al. 2010). Os resultados obtidos
245 por cada índice nem sempre serão similares, afinal possuem suas peculiaridades e abordam
246 questões diferentes entre si. Desta forma, a escolha do índice ou do conjunto de índices
247 utilizado deve ser feita pelo pesquisador e deve estar pautada tanto na questão a ser estudada,
248 quanto na possibilidade de tomada dos traços necessários na comunidade alvo.

249 Para todos os casos, as características funcionais da comunidade são geralmente
250 acessadas através de traços medidos diretamente nos indivíduos de cada espécie. No caso da
251 ecologia vegetal, por exemplo, sabe-se que a produtividade apresenta uma relação com a área
252 foliar específica das plantas e que a altura dos indivíduos pode estar relacionado com a
253 competição por luz (Lavorel et al. 2002; Cornelissen et al. 2003; Kattge et al. 2011). Além de
254 traços medidos, há para alguns índices a possibilidade de uso de traços categóricos, separando
255 as espécies em grupos funcionais. Atualmente, existem diversos traços funcionais já
256 determinados e bastante usados na comunidade científica, principalmente para plantas
257 (Cornelissen et al. 2003; Kattge et al. 2011).

258

259 **4. Objetivos**

260

261 A utilização de índices de diversidade associados a caracteres que diferenciem as
262 espécies pode fornecer respostas à compreensão da diversidade e distribuição de espécies e do
263 papel das variáveis ambientais sobre a comunidade (Tilman 2001; Cianciaruso et al. 2009b).
264 No entanto, não há na literatura estudos que abordem a diversidade funcional de comunidades
265 vegetais estuarinas e sua relação com os gradientes ambientais destes ambientes. Apenas um
266 estudo investigou a distribuição de traços funcionais em marismas e encontrou a substituição
267 de tipos de traços ao longo dos gradientes ambientais (Minden et al. 2012), mas ainda resta
268 avançar quanto a questão da diversidade funcional nos demais sistemas estuarinos. Além
269 disso, assim como a hidrologia e estrutura geral dos estuários é bastante variável, é também
270 possível encontrar padrões diversos na vegetação formada nesses ambientes.

271 O objetivo geral desta tese foi compreender a variação da diversidade funcional da
272 comunidade vegetal ao longo dos gradientes ambientais estuarinos. No primeiro capítulo,
273 investigamos a diversidade funcional da comunidade vegetal em marismas da costa leste da
274 Inglaterra. Os objetivos específicos deste capítulo foram: (1) avaliar os efeitos da elevação,
275 conteúdo de água e potencial redox do solo sobre os traços funcionais de espécies de
276 marismas; (2) avaliar a variação da diversidade funcional dentro desta comunidade; (3)
277 determinar quais as variáveis mais importantes para a diversidade funcional destes marismas;
278 No segundo capítulo, investigamos a diversidade vegetal em dois estuários da zona tropical/
279 subtropical no estado de São Paulo, no Brasil. Os dois estuários apresentam ciclos de
280 alagamento distintos, sendo um estuário aberto e outro fechado. Os objetivos específicos deste
281 capítulo foram: (1) avaliar como a diversidade funcional varia em cada um dos estuários
282 aberto e fechado; (2) e como as diferentes condições ambientais observadas nestes estuários
283 influenciam os padrões de diversidade funcional;

284

285 Assim como observado para as métricas de diversidade taxonômica e distribuição de
286 espécies em estuários, esperamos que elevação, salinidade e potencial redox do solo
287 influenciem também a diversidade funcional da comunidade. Em geral, áreas com maiores
288 elevações, menor salinidade e maior potencial redox devem apresentar maior diversidade
289 funcional. No entanto, devido à diferenças quanto a influência das marés e os ciclos de
290 alagamento, esperamos que os padrões de diversidade funcional sejam distintos entre os tipos
291 de estuário.

292 De forma geral, espera-se que a importância da competição seja maior em condições
293 de menor estresse, enquanto que a importância de fatores físicos seja maior em ambientes
294 mais estressantes (Grime 1973; Grime 1979; Tilman 1982), a não ser que o estresse seja
295 amenizado pela interação entre as espécies (Bertness et al. 1994). Tais hipóteses levariam a
296 um padrão em que a diversidade local de espécies seria menor tanto nos ambientes mais
297 estressantes do gradiente ambiental – pois apenas poucas espécies exibiriam os traços
298 necessários para tolerar condições mais severas – quanto nos ambientes mais favoráveis –
299 devido à exclusão competitiva. Portanto, em gradientes ambientais como em estuários, é
300 possível esperar que as características das espécies sejam mais similares sob maior estresse,
301 levando a uma menor diversidade funcional. Por outro lado, sob condições mais favoráveis, é
302 possível esperar que as espécies apresentem traços funcionais mais distintos e,
303 consequentemente, maior diversidade funcional. Isto pode ocorrer tanto por que há menor
304 necessidade de tolerância (menor stress), quanto pode haver maior complementariedade de
305 nicho.

306

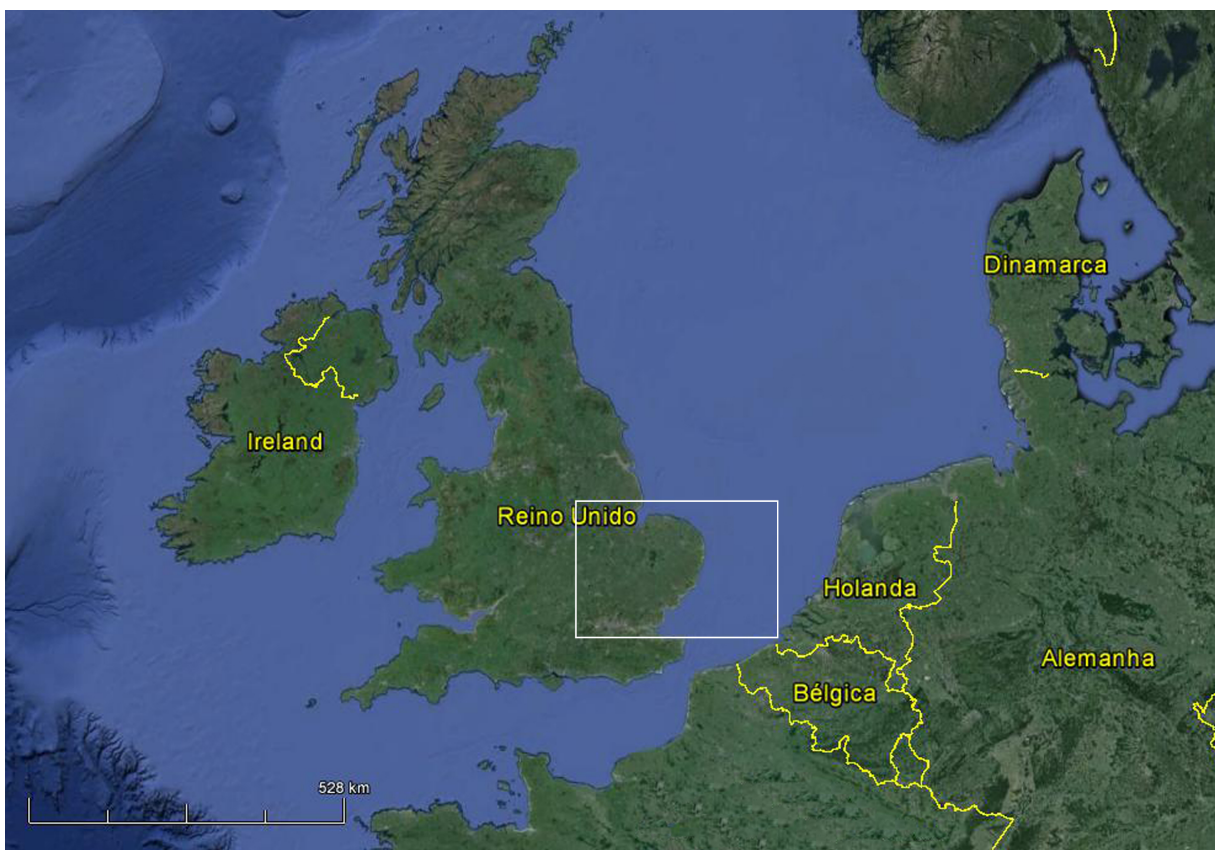
307 5. Métodos Gerais

308

309 5.1. Áreas de estudo

310 Os capítulos desta tese apresentam estudos sobre diferentes ambientes estuarinos. No
311 primeiro capítulo, é investigada a variação da diversidade funcional em regiões de marismas,
312 na Inglaterra, Reino Unido. Esta etapa da pesquisa foi realizada durante o estágio de
313 doutorado realizado neste país (Figuras 2-6). O segundo capítulo explora as diferenças entre
314 dois tipos de estuários tropicais, investigando a diversidade funcional nestes dois sistemas.
315 Esta etapa foi realizada no Brasil, mais especificamente no litoral sul e norte do Estado de São
316 Paulo (Figuras 7-9).

317



318

319 Figura 2. Costa sudeste da Inglaterra, Reino Unido.

320



321
322
323
324

Figura 3. Localização das áreas de estudo sobre diversidade funcional em marismas, na Inglaterra, Reino Unido.



325
326

Figura 4. Região de marismas em Freiston - Inglaterra com detalhe para a área amostrada.



327
328
329

Figura 5. Região de marismas em Brancaster - Inglaterra com detalhe para a área amostrada.



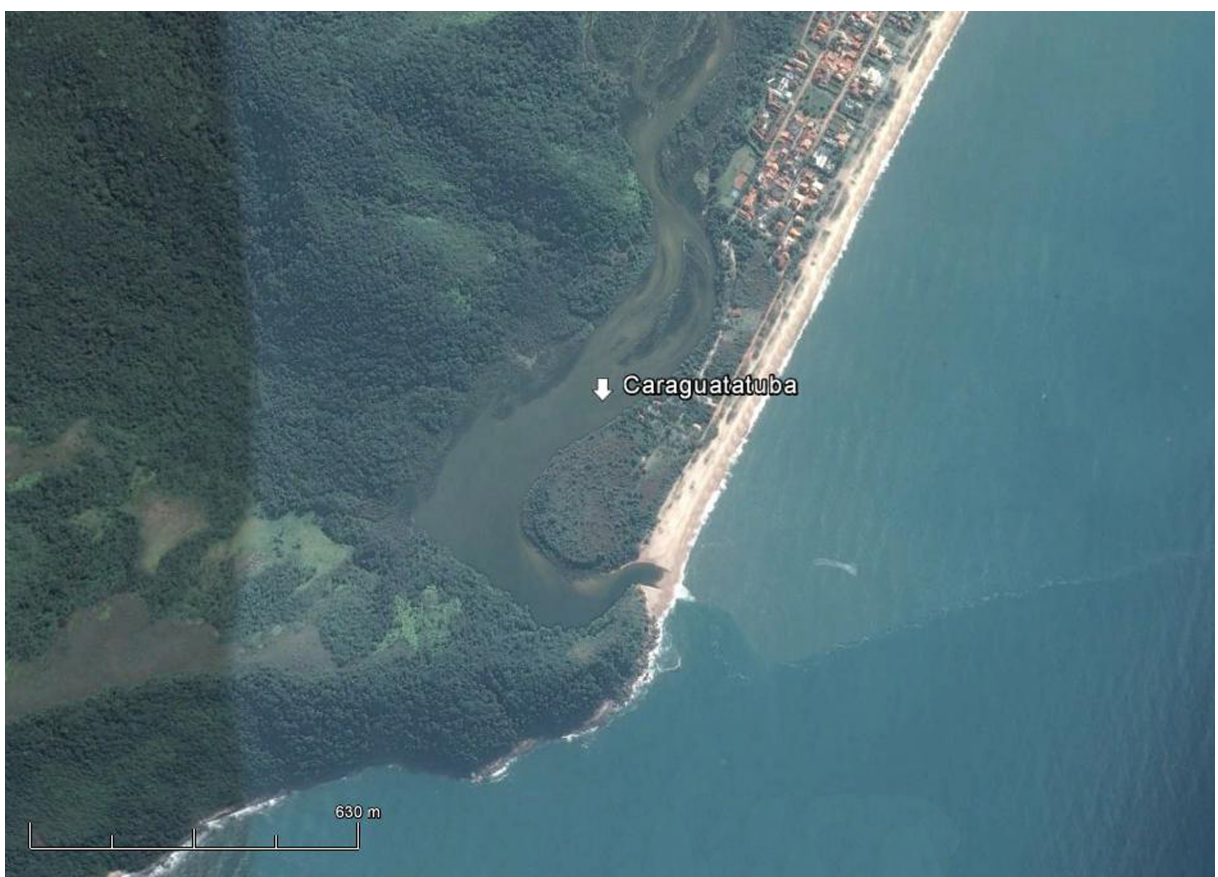
330
331
332

Figura 6. Região de marismas em Wallasea Island - Inglaterra com detalhe para a área amostrada.



334
335
336
337

Figura 7. Localização das áreas de estudo sobre diversidade funcional em estuários de ambientes tropicais, no estado de São Paulo, Brasil.



338
339

Figura 8. Estuário do rio Capricórnio em Caraguatatuba, SP - Brasil.



341
342
343
344

Figura 9. Estuário do rio Jacaréú no Parque Estadual Ilha do Cardoso em Cananéia, SP - Brasil.

345 **5.2. Seleção de espécies, indivíduos e traços.**

346 As espécies mais abundantes das comunidades são selecionadas por duas razões
347 principais. Primeiro, para se obter uma boa representação do ecossistema ou comunidade
348 vegetal em estudo e, segundo, para prover informações suficientes a intensificar o valor dos
349 traços ambientais das plantas para a comunidade. Isto requer conhecimento das proporções
350 relativas das espécies. É importante ressaltar que o conjunto de espécies menos
351 representativas da comunidade estudada também podem fornecer dados úteis. Exemplos
352 importantes são os subgrupos de arbustos e herbáceas. Da mesma forma, espécies mais raras –
353 que não produzem grande biomassa ou abundância – são importantes para analisar questões
354 de riqueza e diversidade de espécies. Os traços devem ser obtidos de plantas bem
355 desenvolvidas e localizadas em ambientes iluminados. Isto é especialmente importante para

356 traços foliares, que são bastante plásticos em resposta a luz. No caso de plantas de sub-
357 bosque, recomenda-se selecionar os indivíduos em pontos menos sombreados.

358 Nesta tese, selecionamos todas as espécies influenciadas diretamente pela maré,
359 portanto, amostramos apenas indivíduos cujas raízes eram atingidas pela cheia em algum
360 momento do ciclo de alagamento. Utilizamos traços funcionais vegetativos obtidos de
361 indivíduos e de amostras foliares, além de traços categóricos determinados para cada espécie,
362 seguindo as orientações gerais descritas acima.

363 Os traços utilizados para avaliar a diversidade funcional das comunidades estuarinas
364 foram forma de crescimento, forma de vida, altura, área foliar específica, conteúdo de matéria
365 seca foliar, área ou tamanho foliar e espessura da lâmina foliar (Cornelissen et al. 2003;
366 Pérez-Harguindeguy et al. 2013):

367 - *Forma de crescimento* (categórico): Pode ser determinada principalmente pela
368 estrutura e altura de copa e pode estar associada a estratégias da planta, fatores climáticos e
369 uso da terra. Por exemplo, a altura e posição das folhas podem ser adaptações e respostas a
370 herbivoria. Os tipos de forma de crescimento encontram-se descritos em Cornelissen et al.
371 (2003) e Perez-Harguindeguy et al. (2013).

372 - *Forma de vida* (categórico): O sistema de classificação de formas de vida foi
373 desenvolvido por Raunkier (1934) e é definido principalmente pela posição dos meristemas
374 das espécies. Como os meristemas permitem a sobrevivência da planta durante os períodos
375 desfavoráveis, a localização destes tecidos é um fator importante na adaptação ao clima.
376 Quanto mais severo o clima, menor é a probabilidade de encontrarmos espécies vegetais com
377 gemas muito acima do solo, completamente expostas ao frio, seca, etc. Além disso, em
378 espécies sujeitas a distúrbios imprevisíveis a localização dos meristemas nos permite entender
379 a sua probabilidade de sobrevivência a estes distúrbios. Cinco formas de vida principais foram
380 reconhecidas por Raunkier: fanerófitas, caméfitas, hemicriptófitas, criptófitas (geófitas,
381 hidrófitas) e terófitas.

382 - *Altura*: a altura da planta está associada com seu tipo de crescimento e determina sua
383 posição no estrato vertical, influenciando seu acesso a luz. Pode ser associada ao vigor de
384 crescimento, ao potencial competitivo, ao potencial de fecundação e de tempo de vida. A
385 Altura também pode ser relacionada a capacidade de recuperação do indivíduo após distúrbios
386 como fogo, tempestade, pastagem, etc. A medida é feita à altura máxima da folhagem de
387 plantas já maduras e expressa em metros.

388 - *Área foliar específica* (specific leaf area – *SLA*): é a área foliar fresca dividida por
389 sua massa seca. *SLA* é geralmente relacionada positivamente com a taxa de crescimento
390 relativo, com a taxa fotossintética por massa em saturação de luz e com a concentração de
391 nitrogênio foliar. É negativamente relacionada com a longevidade foliar e com o investimento
392 de carbono em compostos secundários de importância (como taninos e lignina). Em geral,
393 espécies presentes em ambientes temporal ou permanentemente ricos em recursos tendem a
394 ter maiores *SLA*. No entanto, uma grande variação de *SLA* pode ser observada entre espécies
395 co-ocorrentes. A *SLA* deve ser interpretada de acordo com o habitat e com o grupo vegetal
396 em questão, já que alguns processos como por exemplo esclerificação, formação de
397 aerênquima e acúmulo de água influenciam esta característica. Para medi-la, são selecionadas
398 folhas completamente expandidas e saudáveis de plantas adultas. É preferível coletar folhas
399 que estejam mais altas na copa e portanto melhor expostas à luz e se possível ainda anexadas
400 ao ramo (ou seja, coletar o ramo e só remover a folha assim que for analisar). A folha deve ser
401 posicionada em uma plataforma de vidro de forma toda sua área fique exposta e plana. Uma
402 fotografia ou escaneamento deve ser realizado junto de uma régua ou escala de tamanho
403 conhecido. A imagem resultante é analisada em programas para medição de área como o
404 ImageJ (Rasband 2004). As folhas são armazenadas em sacos de papel e secas a 80 °C por
405 48h, para determinação da massa seca. A *SLA* é expressa em $\text{mm}^2 \text{g}^{-1}$.

406 - *Área ou tamanho foliar*: é a medida de uma das faces foliares expressa em mm². É a
407 medida mais usada para representar o tamanho foliar e é obtida seguindo o mesmo protocolo
408 de obtenção de imagem descrito para SLA.

409 - *Conteúdo de matéria seca foliar* (leaf dry matter content – *LDMC ou DMC*): é a
410 massa seca foliar (mg) dividida por sua massa fresca (g), expressa em mg g⁻¹. O LDMC é
411 relativo a densidade média dos tecidos foliares. Tende a ser inversamente proporcional a
412 SLA, mas pode indicar processos distintos e variar entre diferentes grupos vegetais.
413 Negativamente correlacionada com o a taxa de crescimento relativo potencial . Folhas com
414 alto LDMC tendem a ser mais rígidas e portanto mais resistentes a danos físicos. É comum
415 que plantas com maior LDMC estejam associadas a ambientes com ambientes produtivos e
416 frequentemente perturbados. Para coleta e manipulação das folhas, é seguido o mesmo
417 procedimento descrito para SLA.

418

419 **5.4. Índices de diversidade funcional**

420

421 Nesta tese, foram utilizados diferentes índices de diversidade funcional de acordo com
422 os objetivos dos trabalhos e dos dados obtidos. A seguir encontram-se descritas as
423 características gerais dos índices utilizados.

424 - *Índice de diversidade funcional FD incluindo variabilidade intraespecífica* (spFD)
425 (Petchey et al. 2002; Petchey et al. 2006; Cianciaruso et al. 2009a): FD é uma medida de
426 diversidade funcional relacionada a forma mais comum de medir a diversidade filogenética:
427 através do comprimento total dos braços de um dendrograma, que é geralmente usado para
428 dividir espécies entre grupos funcionais (Körner 1993; Chapin et al. 1996; Díaz & Cabido
429 1997; Lavorel et al. 1997) e guildas (Terborgh & Robinson 1986; Hawkins & MacMahon
430 1989; Simberloff & Dayan 1991). Ela mede a extensão da complementariedade entre os
431 traços das espécies, estimando a dispersão das espécies em espaço definido pelos traços.

432 Maiores diferenças entre os valores de traços das espécies representam uma maior
433 complementariedade e um maior valor de FD. A FD não determina grupos funcionais a priori,
434 mas baseia a posição das espécies nas diferenças existentes entre os valores dos traços. É uma
435 medida contínua e não categórica. Para calcular FD são necessários quatro passos: 1.
436 Construir uma matriz de traços por espécies; 2. Converter a matriz de traços em uma matriz
437 de distâncias; 3. Agrupar a matriz de distâncias para obter um dendrograma; 4. Calcular a
438 distância total dos braços do dendrograma entre as espécies. Para incluir a variabilidade
439 intraespecífica, é necessária uma mudança no primeiro passo descrito acima. Ao invés de
440 construir uma matriz de traços por espécies, constrói-se uma matriz de indivíduos por espécie
441 (indivíduos nas linhas e traços nas colunas).

442 - *Dispersão funcional* – FDis (Functional Dispersion) (Laliberté et al. 2010): é a
443 distância média em um espaço multidimensional de traços de cada espécie até o centróide
444 entre todas as espécies. Este índice não é diretamente afetado pela riqueza de espécies e pode
445 incluir a importância da abundância das espécies movendo o centróide entre todas as espécies
446 em direção àquelas mais abundantes.

447

448 **Referências**

449 Bandyopadhyay, B.K., Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D. & Lindau, C.W., 1993. Influence of
450 soil oxidation-reduction potential and salinity on nutrition, N-15 uptake, and growth of
451 *Spartina patens*. *Wetlands*, 13(1), pp.10–15.

452 Bertness, M.D. & Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in*
453 *Ecology & Evolution*, 9(5), pp.191–193.

454 Bianchi, T.S., 2007. *Biogeochemistry of estuaries*, New York: Oxford University Press, USA.

455 Bijlsma, R. & Loeschcke, V., 2005. Environmental stress, adaptation and evolution: an
456 overview. *Journal of evolutionary biology*, 18(4), pp.744–749.

457 Bornette, G. & Puijalón, S., 2010. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review.
458 *Aquatic Sciences*, 73(1), pp.1–14.

- 459 Botta-Dukát, Z., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on
460 multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16(5), pp.533–540.
- 461 Callaway, R., Brooker, R., Choler, P. & Kikvidze, Z., 2002. Positive interactions among
462 alpine plants increase with stress. *Nature*, 417(June), pp.844–848.
- 463 Castillo, J.M., Fernandez-Baco, L., Castellanos, E.M., Luque, C.J., FigUeroa, M.E. & Davy,
464 A.J., 2000. Lower limits of *Spartina densiflora* and *S. maritima* in a Mediterranean salt marsh
465 determined by different ecophysiological tolerances. *Journal of Ecology*, 88(5), pp.801–812.
- 466 Castro, P. & Huber, M.E., 2012. *Biologia Marinha* 8th ed., McGraw Hill Brasil.
- 467 Choler, P., Michalet, R. & Callaway, R.M., 2001. Facilitation and competition on gradients in
468 alpine plant communities. *Ecology*, 82(12), pp.3295–3308.
- 469 Chuwen, B.M., Hoeksema, S.D. & Potter, I.C., 2009. The divergent environmental
470 characteristics of permanently-open, seasonally-open and normally-closed estuaries of south-
471 western Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85(1), pp.12–21.
- 472 Cianciaruso, M.V., Batalha, M.A., Gaston, K.J. & Petchey, O.L., 2009a. Including
473 intraspecific variability in functional diversity. *Ecology*, 90(1), pp.81–89.
- 474 Cianciaruso, M.V., Silva, I.A. & Batalha, M.A., 2009b. Diversidades filogenética e funcional:
475 novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, 9(3), pp.0–11.
- 476 Colmer, T.D. & Flowers, T.J., 2008. Flooding tolerance in halophytes. *The New phytologist*,
477 179(4), pp.964–74.
- 478 Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich,
479 P.B., Steege, H. Ter, Morgan, H.D., Heijden, M.G. a. Van Der, Pausas, J.G. & Poorter, H.,
480 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional
481 traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), p.335.
- 482 Costa, C., Marangoni, J. & Azevedo, A., 2003. Plant zonation in irregularly flooded salt
483 marshes: relative importance of stress tolerance and biological interactions. *Journal of*
484 *Ecology*, pp.951–965.
- 485 Crain, C., Silliman, B., Bertness, S. & Bertness, M., 2004. Physical and biotic drivers of plant
486 distribution across estuarine salinity gradients. *Ecology*, 85(9), pp.2539–2549.
- 487 Crain, C.M., 2008. Interactions between marsh plant species vary in direction and strength
488 depending on environmental and consumer context. *Journal of Ecology*, 96(Brooker 2006),
489 pp.166–173.
- 490 Crain, C.M., 2007. Shifting nutrient limitation and eutrophication effects in marsh vegetation
491 across estuarine salinity gradients. *Estuaries and Coasts*, 30(1), pp.26–34.
- 492 Craine, J.M., 2005. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of*
493 *Ecology*, 93(6), pp.1041–1052.
- 494 Daleo, P. & Iribarne, O., 2009. Beyond competition: the stress-gradient hypothesis tested in
495 plant-herbivore interactions. *Ecology*, 90(9), pp.2368–2374.

- 496 Davy, A.J., Brown, M.J.H., Mossman, H.L. & Grant, A., 2011. Colonization of a newly
497 developing salt marsh: disentangling independent effects of elevation and redox potential on
498 halophytes. *Journal of Ecology*, 99(6), pp.1350–1357.
- 499 Day, J.W., Crump, B.C., Kemp, W.M. & Yáñez-Arancibia, A., 2012. *Estuarine Ecology*,
500 Wiley-Blackwell.
- 501 Díaz, S. & Cabido, M., 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to
502 ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), pp.646–655.
- 503 Dyer, K., 1990. The Rich Diversity of Estuaries. *Estuaries*, 13(4), p.504.
- 504 Gause, G.F., 1932. Experimental Studies on the Struggle for Existence I. Mixed Population of
505 Two Species of Yeast. *Journal of Experimental Biology*, 9(4).
- 506 González-Alcaraz, M.N., Jiménez-Cárceles, F.J., Álvarez, Y. & Álvarez-Rogel, J., 2014.
507 Gradients of soil salinity and moisture, and plant distribution, in a Mediterranean semiarid
508 saline watershed: a model of soil–plant relationships for contributing to the management.
509 *CATENA*, 115, pp.150–158.
- 510 Grime, J.P., 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242(5396),
511 pp.344–347.
- 512 Grime, J.P., 1979. *Plant strategies and vegetation process*, Chichester: John Wiley & Sons.
- 513 Guo, H., Więski, K., Lan, Z. & Pennings, S.C., 2014. Relative influence of deterministic
514 processes on structuring marsh plant communities varies across an abiotic gradient. *Oikos*,
515 123(2), pp.173–178.
- 516 Harrison, S. & Cornell, H., 2008. Toward a better understanding of the regional causes of
517 local community richness. *Ecology letters*, 11(9), pp.969–79.
- 518 Hooper, D., 1998. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological*
519 *Monographs*, 68(1), pp.121–149.
- 520 Hubbell, S.P., 2006. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 87,
521 pp.1387–1398.
- 522 Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E., Westoby,
523 M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., Van Bodegom,
524 P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D., Anand, M., Atkin,
525 O., Bahn, M., Baker, T.R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C.C., Blonder, B., Bond, W.J.,
526 Bradstock, R., Bunker, D.E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J., Chambers, J.Q., Chapin Iii,
527 F.S., Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W.K., Craine, J.M. & Dobrin, B.H., Duarte, L., Durka,
528 W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W.F., Fang, J., Fernández-Méndez, F., Fidelis,
529 A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G.T., Fyllas, N.M., Gallagher, R.
530 V., Green, W.A., Gutierrez, A.G., C., 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global*
531 *Change Biology*, 17(9), pp.2905–2935.
- 532 Laliberté, E. & Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional
533 diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), pp.299–305.

- 534 Larcher, W., 2000. *Ecofisiologia Vegetal*, São Carlos: Rima.
- 535 Lavorel, S. & Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and
536 ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16,
537 pp.545–556.
- 538 Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F. & Lortie, C.J., 2009. Refining the stress-
539 gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*,
540 97(2), pp.199–205.
- 541 Maestre, F.T. & Cortina, J., 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test
542 from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society. Biological Sciences*, 271, pp.331–
543 333.
- 544 Magurran, A. & Queiroz, H., 2010. Evaluating tropical biodiversity: do we need a more
545 refined approach? *Biotropica*, 42(5), pp.537–539.
- 546 Magurran, A.E. & McGill, B.J., 2011. *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and*
547 *Assessment*, Oxford University Press.
- 548 McLusky, D.S. & Elliott, M., 2004. *The Estuarine Ecosystem: Ecology, Threats and*
549 *Management* 3rd ed., Oxford: Oxford University Press.
- 550 Medina, E., 1999. Mangrove Physiology: the Challenge of Salt, Heat, and Light Stress Under
551 Recurrent Flooding. *Spring*, pp.109–126.
- 552 Menge, B.A. & Sutherland, J.P., 1987. Community Regulation: Variation in Disturbance,
553 Competition, and Predation in Relation to Environmental Stress and Recruitment. *The*
554 *American Naturalist*, 130(5), pp.730–757.
- 555 Minden, V., Andratschke, S., Spalke, J., Timmermann, H. & Kleyer, M., 2012. Plant trait-
556 environment relationships in salt marshes: Deviations from predictions by ecological
557 concepts. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(3), pp.183–192.
- 558 Mouchet, M. a., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D., 2010. Functional diversity
559 measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community
560 assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), pp.867–876.
- 561 Odum, W.E., 1988. Comparative ecology of tidal freshwater and salt marshes. *Annual Review*
562 *of Ecology and Systematics*, 19(1988), pp.147–176.
- 563 Pennings, S.C. & Callaway, R.M., 1992. Salt marsh plant zonation: The relative importance
564 of competition and physical factors. *Ecology*, 73(2), pp.681–690.
- 565 Pennings, S.C., Grant, M.-B. & Bertness, M.D., 2005. Plant zonation in low-latitude salt
566 marshes: disentangling the roles of flooding, salinity and competition. *Journal of Ecology*,
567 93(1), pp.159–167.
- 568 Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P.,
569 Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J.,
570 Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., Vos, A.C. De,
571 Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., Steege,

- 572 H. Ter, Heijden, M.G.A. Van Der, Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V.,
573 Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S. & Cornelissen, J.H.C., 2013. New handbook for
574 standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of ...*, 61,
575 pp.167–234.
- 576 Petchey, O.L., 2004. On the statistical significance of functional diversity effects. *Functional*
577 *Ecology*, 18(1), pp.297–303.
- 578 Petchey, O.L. & Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and
579 community composition. *Ecology Letters*, 5(3), pp.402–411.
- 580 Petchey, O.L. & Gaston, K.J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward.
581 *Ecology letters*, 9(6), pp.741–758.
- 582 Pezeshki, S.R., 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environmental and*
583 *Experimental Botany*, 46(3), pp.299–312.
- 584 Pezeshki, S.R. & Delaune, R.D., 2012. Soil oxidation-reduction in wetlands and its impact on
585 plant functioning. *Biology*, 1(2), pp.196–221.
- 586 Pugnaire, F.I., Armas, C. & Valladares, F., 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions
587 in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science*, 15(1), pp.85–92.
- 588 Rao, C.R., 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical*
589 *Population Biology*, 21, pp.24–43.
- 590 Rasband, W.S., 2004. ImageJ.
- 591 Rasser, M.K., Fowler, N.L. & Dunton, K.H., 2013. Elevation and plant community
592 distribution in a microtidal salt marsh of the Western Gulf of Mexico. *Wetlands*, 33(4),
593 pp.575–583.
- 594 Reef, R., Feller, I.C. & Lovelock, C.E., 2010. Nutrition of mangroves. *Tree physiology*, 30(9),
595 pp.1148–60.
- 596 Ribeiro, J.P.N., Matsumoto, R.S., Takao, L.K., Peret, A.C. & Lima, M.I.S., 2011. Spatial
597 distribution of *Crinum americanum* L. in tropical blind estuary: Hydrologic, edaphic and
598 biotic drivers. *Environmental and Experimental Botany*, 71(2), pp.287–291.
- 599 Ribeiro, J.P.N., Saggio, A. & Lima, M.I.S., 2013. The effects of artificial sandbar breaching
600 on the macrophyte communities of an intermittently open estuary. *Estuarine, Coastal and*
601 *Shelf Science*, 121-122, pp.33–39.
- 602 Ricklefs, R.E., 2006. Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment
603 relationship. *Ecology*, 87(7), pp.S3–S13.
- 604 Ricotta, C., 2005. Through the jungle of biological diversity. *Acta Biotheoretica*, 53(1),
605 pp.29–38.
- 606 Ricotta, C., Avena, G. & Chiarucci, A., 2005. Quantifying the effects of nutrient addition on
607 the taxonomic distinctness of serpentine vegetation. *Plant Ecology*, 179(1), pp.21–29.

- 608 Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., Argillier, C. & Schleuter, A.D., 2010. A user's
609 guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80(3), pp.469–484.
- 610 Silvertown, J., 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(11),
611 pp.605–611.
- 612 Sobrado, M., 2005. Leaf characteristics and gas exchange of the mangrove *Laguncularia*
613 *racemosa* as affected by salinity. *Photosynthetica*, 43(2), pp.217–221.
- 614 Suárez, N. & Medina, E., 2005. Salinity effect on plant growth and leaf demography of the
615 mangrove, *Avicennia germinans* L. *Trees*, pp.721–727.
- 616 Tielbörger, K. & Kadmon, R., 2000. Temporal environmental variation tips the balance
617 between facilitation and interference in desert plants. *Ecology*, 81(6), pp.1544–1553.
- 618 Tilman, D., 2001. Functional diversity. In S. A. Levin, ed. *Encyclopedia of Biodiversity*.
619 Academic Press, pp. 109–121.
- 620 Tilman, D., 1982. *Resource competition and community structure*, Princeton University Press.
- 621 Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional
622 diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8),
623 pp.2290–301.
- 624 Webb, C.O., 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an
625 example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156(2), pp.145–155.
- 626 Wetzel, P.R., Kitchens, W.M., Brush, J.M. & Dusek, M.L., 2004. Use of a reciprocal
627 transplant study to measure the rate of plant community change in a tidal marsh along a
628 salinity gradient. *Wetlands*, 24(4), pp.879–890.
- 629 Więski, K., Guo, H., Craft, C.B. & Pennings, S.C., 2009. Ecosystem functions of tidal fresh,
630 brackish, and salt marshes on the Georgia Coast. *Estuaries and Coasts*, 33(1), pp.161–169.
- 631
- 632
- 633
- 634

CAPÍTULO 1

Artigo formatado para submissão à *Estuarine, Coasts and Shelf Sciences*

1

2 RESUMO

3 1. Embora o potencial redox seja uma variável importante para determinar a sobrevivência e
4 distribuição de espécies, ainda são necessárias informações para entender como ele afeta o
5 funcionamento das plantas, especialmente em comunidades naturais.

6 2. Para ajudar a entender o papel da altura da maré, do potencial redox e do conteúdo de água
7 do solo sobre o funcionamento das comunidade vegetais estuarinas, analisamos a variação de
8 traços funcionais e de índices de diversidade funcional entre experimentos de elevação de
9 solo em regiões de marismas.

10 3. Realizamos a pesquisa em três marismas na costa leste da Inglaterra, no Reino Unido, nos
11 quais haviam sido instaladas parcelas elevadas e niveladas, desenvolvidas para alterar o
12 potencial redox do solo. Usando medidas foliares e altura da planta como traços, calculamos
13 três índices de diversidade funcional para cada parcela: riqueza funcional, dispersão funcional
14 e índice quadrático de Rao. Para investigar se as mudanças na altura da maré, no potencial
15 redox e no conteúdo de água no solo poderiam alterar a diversidade funcional, comparamos as
16 parcelas elevadas e niveladas usando o teste de Wilcoxon pareado. Para determinar quais
17 variáveis seriam mais importantes a influenciar a diversidade funcional, usamos seleção de
18 modelos lineares pelo critério de Akaike. Também investigamos os traços funcionais em
19 resposta ao redox para cada espécie separadamente.

20 4. Os índices de diversidade funcional aumentaram significativamente em parcelas elevadas e
21 houve variação de respostas dos traços entre os tipos de parcelas experimentais para algumas
22 espécies. A altura da maré e o potencial redox foram as variáveis mais importantes para
23 determinar a diversidade funcional.

24 5. Alcançar um potencial redox e altura da maré ideais parecem ser um cuidado necessário
25 não somente para a re-colonização de merismas. Possibilitar maiores alturas em relação à
26 maré e maior potencial redox no manejo de marismas pode aumentar a diversidade funcional
27 da comunidade.

28

29 **Soil redox potential and tide height influence functional diversity in salt**
30 **marsh plant communities**
31

32 Tiberio, Fernanda C. S.^a; Mossman, Hannah L.^b; Ribeiro, Jose Pedro N.^c; Davy Anthony J.^d;
33 Silva Matos, Dalva M.^a
34

35 ^aDepartment of Hydrobiology, Federal University of São Carlos - Rodovia Washington Luís,
36 km 235 - SP-310, São Carlos, São Paulo, Brazil - CEP 13565-905

37 ^bSchool of Science & the Environment, Manchester Metropolitan University, Oxford Road,
38 Manchester M15 6BH, England, UK - h.mossman@mmu.ac.uk

39 ^cBiology Institute, São Paulo University, R. do Matão, 14 - Butantã, São Paulo - SP, CEP
40 05508-090, Brazil. jpnr@jpnr.com.br

41 ^dSchool of Biological Sciences, University of East Anglia, Norwich Research Park, Norwich
42 NR4 7TJ, England, UK - a.davy@uea.ac.uk
43

44 Corresponding author: Fernanda C. S. Tiberio - nandatiberio@gmail.com - Telephone: +55
45 11 24494980
46
47
48
49
50

51 **ABSTRACT**

52 1. Although redox potential is an important variable to determine species survival and
53 distribution, we still need information to understand how it affects plant functioning,
54 especially in natural communities.

55 2. To help us understand the role of tide height, soil redox potential, and water content to
56 estuarine plant community, we analyzed the variation of functional traits and plant functional
57 diversity indices between soil elevation experiments in salt marshes.

58 3. We carried out this study in three salt marshes in the east coast of England – UK, in which
59 we had installed elevated and flat plots designed to change soil redox. Using leaf
60 measurements and height as traits, we calculated three functional diversity indices for each
61 plot: functional richness, functional dispersion and Rao's quadratic index. To investigate
62 whether changes in tide height, soil redox potential and water content could alter FD indices,
63 we compared flat and elevated plots using paired Wilcoxon test. To determine the most
64 important soil variables to influencing FD, we used linear model selection by Akaike's
65 criterion. We also investigated traits variation in response to redox for each species
66 separately.

67 4. FD indices were significantly augmented in up plots and there was important variation in
68 traits responses for each species to soil elevation. Real tide height and redox potential were
69 the most important variables to determine FD.

70 5. Attaining ideal redox potential and tide height seem to be of critical concern not only to salt
71 marshes re-colonization. Reaching raised tide heights and soil redox potentials when
72 managing salt marshes may also increase plant functional diversity.

73

74 *Keywords:* leaf traits, flooding, anoxia, functional divergence, functional richness, Rao's
75 quadratic index.

76

77 *Highlights*

78 - We used soil level to manipulations to modify tide height, redox and water content.

79 - Traits are affected differently for each species.

80 - Plant functional diversity increases with soil elevation.

81 - Tide height and redox potential are the most important factors influencing plant functional
82 diversity.

83 **1. INTRODUCTION**

84

85 Soil redox potential is a determinant factor affecting plant distribution in systems
86 subjected to regular flooding (Davy et al. 2011, Pezeshki 2001). Redox varies with elevation
87 and is mostly determined by frequency and duration of flooding (Davy et al. 2011). Excess of
88 water reduces the supply of atmospheric oxygen into the soil, initiating chains of physical,
89 chemical and biological reactions that will lead to lower redox potentials and to creation of
90 phytotoxic compounds (Castillo et al. 2000, Pezeshki et al. 2012, González-Alcaraz et al.
91 2014). This reduction process, and its associated alterations, will influence plant functioning
92 and distribution (Delaune et al. 1990, Bandyopadhyay et al. 1993, Pezeshki 2001). In salt
93 marshes, the resulting scenario is a stress gradient going from harsh conditions at low
94 elevations (high waterlogging and low redox potentials) to mild or better conditions at higher
95 elevations (high redox potential and less waterlogging). However, higher soils may also be
96 subjected to draught, caused by less income of water and higher drainage in these areas, also
97 affecting plant species development (Mossman et al. 2012a).

98 This stress gradient influences plant species colonization and their distributions in salt
99 marshes (Bertness 1991, Pennings et al. 1992, Pennings et al. 2005). Some studies have
100 tackled the effects of elevation and redox to salt marsh recover and re-colonization and found
101 elevation and redox to be key drivers to determine vegetation development in salt marshes (
102 Davy et al. 2011, Mossman et al. 2012a). In a latter stage of succession, species distribution
103 may also be altered by positive and negative interactions between plant species (Pennings et
104 al. 1992, Pennings et al. 2005) or by plant-animal interactions (Daleo et al. 2009).
105 Nevertheless, to re-colonize salt marshes plant species will have to deal initially with flooding
106 and low redox potential to conquer its establishment.

107 Anoxia plays a variety of challenges to plants in saline environments and salt marsh
108 halophytes have great variability in their ability to tolerate reducing conditions (Colmer et al.

109 2008). To improve roots oxygenation, these species may have structures such as aerenchyma
110 or adventitious roots near soil surface and may even develop anaerobic metabolic pathways
111 (Pennings et al. 2001, Colmer et al. 2008). Still, stress may influence plant functioning and its
112 productivity (Pezeshki et al. 1996, Pezeshki et al. 2012). As an outcome of this influence,
113 functional trait expression should vary along elevation gradient from pioneer zone to upper
114 salt marsh (Minden et al. 2012). Therefore, investigation of functional trait variations may be
115 a suitable approach to comprehend plant functioning in response to stress (Reich et al. 2003,
116 Cornelissen et al. 2003, Roscher et al. 2012).

117 Some functional traits such as leaf and whole plant traits are expected to be strongly
118 correlated to stress (Cornelissen et al. 2003) and have been proved to be influenced by salt
119 and flooding gradients for salt marshes species (Minden et al. 2012). However, as species
120 may differ in their tolerances and strategies to cope with the physical constraints of salt
121 marshes, it could be expected that traits may respond to stress differently for each species.

122 Including these traits – and their differences among species – to evaluate diversity
123 may also help us understand how whole plant communities deal with stress. Functional
124 diversity is claimed to be an important determinant of ecosystem processes and plant
125 productivity might increase in a more functionally diverse community (Tilman et al. 1997).
126 Along with this idea, many indices to measure and analyse functional diversity (FD) have
127 been proposed and discussed in the literature (Lavorel et al. 2002, Petchey et al. 2002, Botta-
128 Dukát 2005, Cianciaruso et al. 2009, Laliberté et al. 2010, Schleuter et al. 2010).

129 In the United Kingdom, a legal obligation to create or restore up to 140ha of salt
130 marshes per year is usually met reallocating the sea defenses by breaching the seaward walls
131 (United Kingdom Biodiversity Group 1999, French 2006). In these restored salt marshes,
132 species traits and plant functional diversity might also be influenced by the stress variations
133 that follow soil elevation. To investigate this prospect, we evaluated the effects of
134 manipulating soil elevation on functional traits of salt marsh species and analysed how

135 important are tide height, soil redox potential and water content to determine functional
136 diversity in three restored salt marsh communities. We hypothesise that the traits exhibited by
137 the species may vary differently in response to the soil elevation and the consequent changes
138 in tide height, soil redox and water content. More specifically, the species most favoured by
139 soil elevation might perform higher productivity (higher SLA, LDMC and leaf size) as well as
140 best competitive ability (higher individuals). Consequently, functional diversity might
141 increase in less stressful conditions, after soil elevation.

142

143 **2. METHODS**

144 Leaf traits were sampled in three restored salt marshes, Brancaster (52°58'21.1"N
145 0°37'53.1"E), Freiston (52°57'51.5"N 0°05'42.4"E) and Wallasea (51°37'14.6"N
146 0°48'42.7"E), in the east coast of England – UK. Each site was restored through managed
147 realignment, where sea defenses have been relocated landward and the old seaward wall was
148 breached to allow tidal inundation (French, 2006). Tidal inundation was restored to
149 Brancaster (7.5 ha) and Freiston (70 ha) in 2002, and to Wallasea (115 ha) in 2006. Each site
150 was left to naturally colonize with vegetation following the restoration of tidal inundation.
151 Nowadays, these sites have similar species composition and richness.

152 ***2.1. Data sampling***

153 We collected our samples from two different treatments, experimentally designed to
154 alter soil elevation and redox potential. In 2009, 20 1x1 m plots - 10 flat and 10 up plots
155 (paired) - were installed in each site by clearing and flattening soil surface (flat plots) and
156 elevating soil level in 15 cm high, using a wood frame (1 x 1 m) (up plots). After this soil
157 manipulation, species colonization occurred naturally for 4 years. In each plot, we identified
158 all plant species and recorded their percent of cover area. For each species in the plot, we
159 selected well-developed individual and measured five heights and collected five fully

160 developed and healthy leaves, which were sealed in a plastic bag and taken to the laboratory.
161 We scanned all the leaves and calculated leaf area using the software ImageJ v.1.48 (Rasband,
162 2004). We weighted leaves wet and dry masses - after drying the samples in oven for 48h at
163 70°C. From these measures, we then calculated means of height (cm), leaf size (mm²),
164 specific leaf area (SLA, leaf area divided by leaf dry weight - mm²/mg) and dry mass content
165 (LDMC, dry leaf weight divided by fresh leaf weight - mg/g) (Cornelissen et al., 2003) for
166 each plot. We used these final measures as the species traits to address our questions.

167 We collected soil samples (c. 10 cm deep, 5 cm diameter from each plot in August
168 2011 and stored in sealable bags at 4 °C for laboratory analysis. In the laboratory, duplicate
169 subsamples of soil (c. 5 g of each substrate sample) were oven-dried (16 h at 90 °C) to
170 determine water content. Substrate redox potential was measured at the center of each plot
171 using a combination redox electrode with an Ag/AgCl reference (BDH Gelplas, VWR, UK)
172 and voltmeter (Hanna Instruments Ltd, Leighton Buzzard, UK) at 5 cm depth, left until a
173 stable reading was achieved (up to 5 minutes). Redox potential measurements were taken in
174 June, August, October and November 2010, in April, Aug and October 2011, and October
175 2012 and 2013. The mean, standard deviation, minimum and maximum redox potential were
176 calculated for each plot and used in analyses.

177 The elevation relative to the UK reference level, Ordnance Datum, Newlyn (ODN),
178 was measured at the center and at the four corners of each plot using a differential GPS
179 (Topcon, Newbury, UK), with an accuracy of <2 cm and precision of <1.5 cm; the mean of
180 these measurements were used in further analysis. Elevation of quadrats was measured
181 relative to ODN, but in order to compare quadrats from different sites, the elevations needed
182 to be considered relative to the local tidal regime (Mossman et al., 2012b). The levels of mean
183 high water neap (MHWN) and mean high water spring (MHWS) tides were published in
184 (Mossman et al. 2012b). These were used to calculate relative tidal height on a scale where 0
185 = MHWN, 1 = MHWS, using:

186 Relative tidal height = Elevation relative to ODN – MHWN / (MHWS-MHWN)

187

188 **2.2. Data analysis**

189 We compared soil redox potential (mean, maximum, minimum and standard deviation
190 values), water content and relative tidal height between flat and up plots using ANOVA. To
191 understand the effect of soil elevation on traits, we tested for differences in traits (height,
192 SLA, LDMC and leaf size) between treatments (flat and up plots) using a pairwise Wilcox
193 rank sum test (t test for SLA). To observe the effect of treatments in traits for each species we
194 plotted each trait as boxplots separating species in flat and up plots.

195 We calculated functional diversity with functional dispersion index (FDis – Laliberté
196 and Legendre, 2010) using the package *FD* for R (Laliberté and Shipley, 2011). To calculate
197 FDis we used two matrices: one with mean trait value per species and other with species
198 abundance per plot. FDis was weighted by species abundance. We tested for differences in
199 FDis between treatments using a paired Wilcoxon rank sum test. All statistical analysis were
200 executed in R (R Core Team, 2013).

201 To understand the influence of soil variables to FDis we used multiple linear model
202 selection by Akaike's criterion ($p < 0.05$, $\Delta AIC > 2$). If there was a significant difference in
203 FDis between treatments, we designed models for flat and up plots separately. If no difference
204 was detected, models were designed for pooled data, yet still including treatment as covariate
205 prior to model selection.

206 Before considering the treatments, we first tested for significant differences in soil
207 variables between sites using ANOVA. As we did not observe differences between sites we
208 pooled data from all sites further in analysis (water content: $F=2.436$, $p=0.097$; RTH:
209 $F=0.416$, $p=0.661$ Redox mean: $F=0.972$, $p=0.385$; Redox max: $F=0.78$, $p=0.463$; Redox min:
210 $F=1.633$, $p=0.205$, Redox sd: $F=0.764$, $p=0.4711$). Nevertheless, we started the model
211 selection always including site as a covariate.

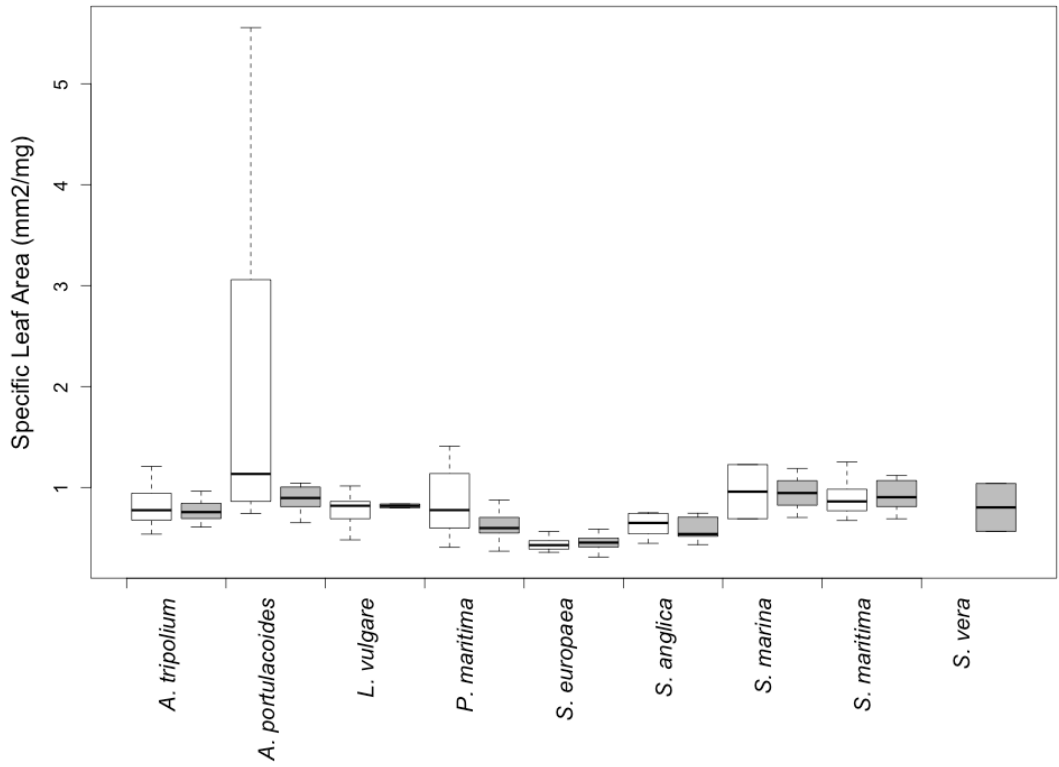
212

213 3. RESULTS

214 Flat and up plots are significantly different in all measured variables. In up plots, real
215 tide height and soil redox potential are higher whilst water content is lower. However, there is
216 more variation of redox values in flat plots (Figure 1).

217 We sampled eleven species in all three sites: *Aster tripolium* (Jacq.) Dobrocz., *Atriplex*
218 *portulacoides* (L.) Aellen, *Cochlearia anglica* L., *Elytrigia atherica* (L.) Kerguélen,
219 *Limonium vulgare* Mill., *Puccinellia maritima* (Jacq.) Parl., *Salicornia europaea* L., *Spartina*
220 *anglica* C.E.Hubb., *Suaeda maritima* (L.) Dumort, *Suaeda vera* Forssk. ex Gmelin. *C. anglica*
221 and *E. atherica* were not included in traits and FD analyses due to their low abundance in the
222 plots. If pooling all species data, we found no significant difference in SLA, LDMC, leaf size
223 or height between treatments (SLA: $t=-0.2986$, $p=0.7655$; LDMC: $W=6576$, $p=0.533$; area:
224 $W=6780$, $p=0.297$, height: $W=6378$, $p=0.193$). However, when looking at species
225 separately, some traits showed important variations between treatments (Figures 1- 4). For
226 SLA, we do not observe significant differences between treatments for any of the species,
227 however, some have a wider variation in SLA when in flat plots, such as *A. portulacoides* and
228 *P. marina* (Fig. 1).

229

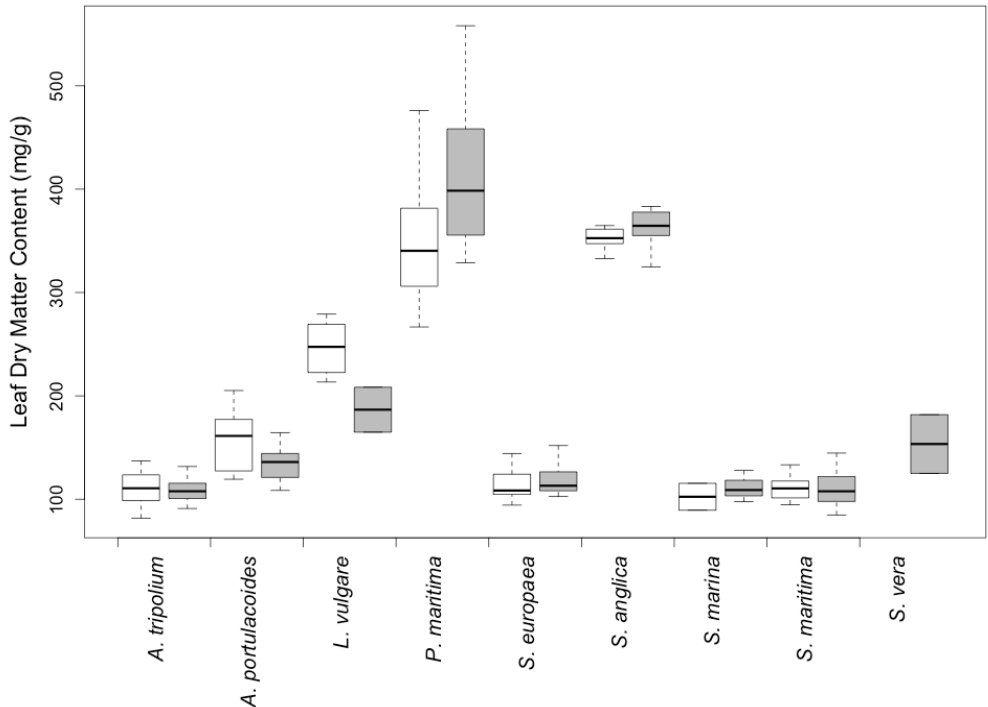


230

231 Figure 2. Boxplots of specific leaf area ($\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$) in function of species and treatment in
 232 salt marshes. Flat plots in white and up plots in grey.

233

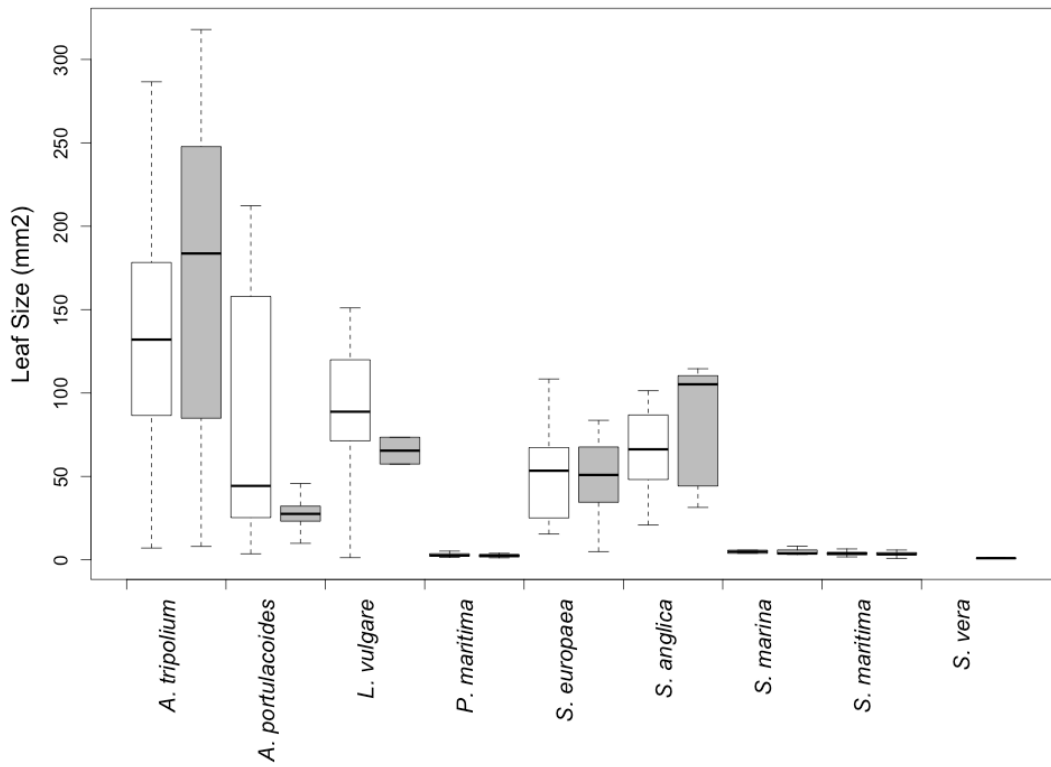
234



235

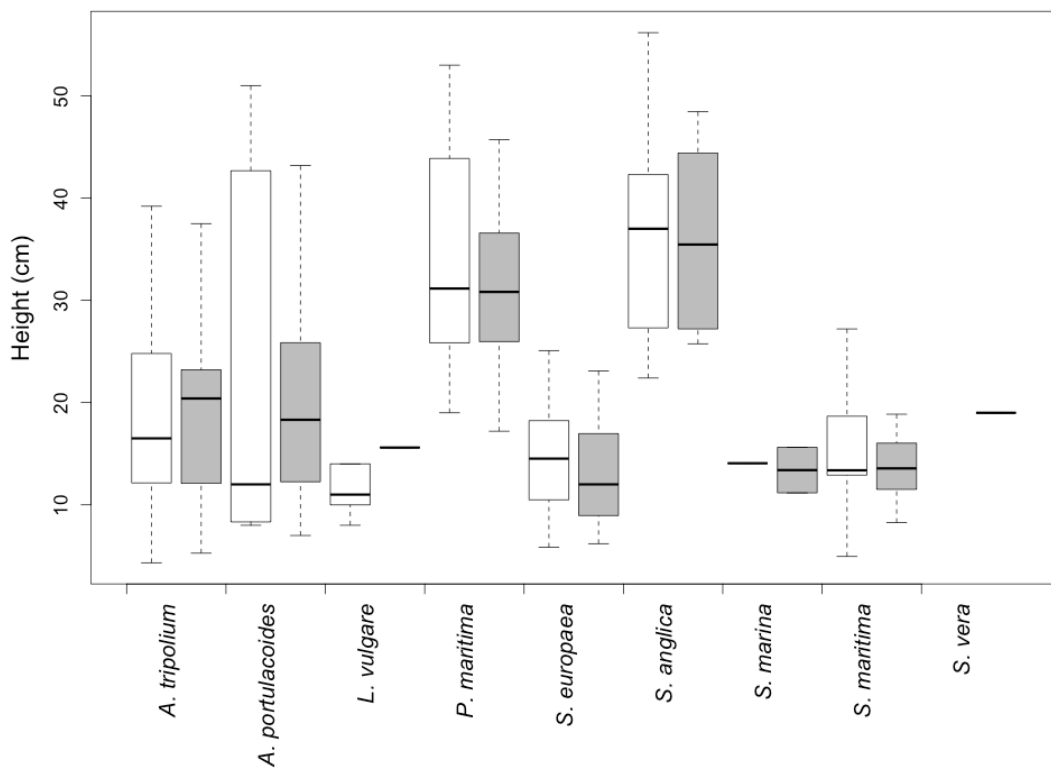
236 Figure 3. Boxplots of leaf dry matter content ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) in function of species and treatment in
 237 salt marshes. Flat plots in white and up plots in grey.

238



239
 240 Figure 4. Boxplots of leaf size (mm²) function of species and treatment in salt marshes. Flat
 241 plots in white and up plots in grey.

242



243
 244 Figure 5. Boxplots of plant height (cm) in function of species and treatment in salt marshes.
 245 Flat plots in white and up plots in grey.

246

247

248 Functional diversity was significantly higher in up plots (Table 1).

249

250 Table 1. Mean and standard deviation of functional diversity index for flat and up treatments
251 in salt marshes. V and p values result from a pairwise Kruskal-Wallis test comparing
252 treatments. Significant differences ($p < 0.05$) are presented in bold.

253

Index	N	Flat (mean \pm sd)	Up (mean \pm sd)	V	p
F Dis	28	0.95 \pm 0.47	1.43 \pm 0.49	38	4.83 x10⁻⁵

254

255 According to the model selection, functional diversity was best explained by the
256 influence of tide height (Table 2).

257

258 Table 2. Model selected for functional diversity index in salt marshes plant communities.
259 Significant model ($p < 0.05$) are presented in bold.

260

Treatment	Index	Selected model	p	R ²
Flat	FDis	RTH (+)	0.004	0.24
Up	FDis	RTH (+)	0.004	0.24

261

262 4. DISCUSSION

263 Soil redox, water content and real tide height were significantly altered by the soil
264 elevation experiment. Soil redox and real tide height were higher and less variable in up plots,
265 whilst water content was lower. Raising soil level results in less frequent flooding in the plots
266 and also better drainage, so soil turns dryer and redox potential rises. An important
267 consequence of low redox potential conditions is that plant roots have to face an oxygen
268 competition with soil micro biota demand, which may affect oxygen concentration in plant
269 tissues and its metabolic processes (Pezeshki and DeLaune, 2012). As a result, low soil redox
270 potential will affect plants growth and productivity (Pezeshki, 2001).

271 Traits and functional diversity indices were affected by the soil manipulation,
272 indicating that these measures are sensitive to represent how species survive dealing with

273 redox, water content and tide height. Overall, traits were not different between treatments,
274 however there was a great variation amongst species and also intraspecific variation in some
275 cases. This difference was particularly observed for LDMC and leaf size, whilst less
276 important for SLA, since this is a species pondered measure (leaf area/ dry weight) and for
277 height. Nevertheless, the difference between species is a factor to be considered specially
278 when observing the variances between treatments. SLA and LDMC are usually connected
279 with plant productivity while individual height is usually related to species competitive
280 ability. High-SLA leaves are expected to be more productive, thus less stressed. Species with
281 low LDMC are often associated with highly stressful environments (Cornelissen et al. 2003).
282 Plant height is associated with competitive vigour, whole plant fecundity and with the time
283 intervals plant species are generally given to grow between disturbances. These relationships
284 have been indicated in many studies on plant species traits (Wilson et al. 1999, Cornelissen et
285 al. 2003, Beaumont and Burns 2008 Orwin et al. 2010, Kattge et al. 2011, Minden et al.,
286 2012). Thus, one should expect an increase in SLA, LDMC and height with higher elevations
287 and redox potentials.

288 *A. portulacoides*, *L. vulgare*, *P. maritima*, and *Spartina anglica* are the species with
289 higher variation in leaf traits between treatments. These species respond differently to the
290 changes produced by soil elevation. *P. maritima* and *S. anglica* have larger LDMC in up plots
291 and are usually widely distributed and more tolerant of reducing conditions (Davy et al.
292 2011). The larger LDMC indicates higher productivity in up plots for these species. *A.*
293 *portulacoides* and *L. vulgare* are usually common in higher elevations and redox potentials
294 (Davy et al. 2011). They would be expected to have better performance in up plots, however
295 they show smaller LDMC and leaf sizes in up plots than in flat ones. This may suggest that
296 other variables may influence these species traits. Nevertheless, traits responses observed for
297 different species suggest that although these halophytic species are found in the same

298 environments and are able to tolerate stress, they still have particular preferences and perform
299 better in some particular conditions.

300 Tide height describes how high is a plot above the real sea level (Mossman et al.
301 2012b). This measure is strongly related to how frequently plots are flooded and these are
302 stressful events for plants growing in estuaries (Davy et al. 2011, Mossman et al. 2012a).
303 During high tides, both roots and shoots may be underwater, so plants have to cope with
304 complete anoxic conditions. In this scenario, the higher is soil level less stressed will be the
305 plants. Consequently, more elevated plots will have plants which can perform higher
306 productivity (Pennings and Bertness 2001). As demonstrated in our results, these plots will
307 likewise have higher plant functional diversity. Soil water content was not selected in any of
308 the models, suggesting although up plots are significantly dryer than flat ones, this variable is
309 not important to influence functional diversity.

310 Soil level manipulation may not only affect redox potential and some other
311 characteristics might also be altered. As an example, although flooding may damage plant
312 tissues and modify their growth or productivity, many of salt marshes plant species also
313 depend on tides to transport their seeds (Huiskes et al. 1995). Hence, a balance between
314 tolerance and need to spread must be achieved for each plant individual. Nevertheless, redox
315 potential is acknowledged to be critical for plants not only directly, but it can likewise
316 interfere in characteristics such as nutrient availability and toxin concentrations in the soil,
317 which makes this condition of special interest (Pezeshky and DeLaune 2012).

318 Both functional diversity index and functional traits utilized in this study are related to
319 plant productivity and stress (Cornelissen et al. 2003, Beaumont and Burns 2008, Laliberté
320 and Legendre 2010, Kattge et al. 2011, Minden et al. 2012). We may assume that plant
321 productivity also increases with functional diversity. However, this higher productivity is not
322 achieved by all the species present and some of them even present indications of lower
323 productivity in elevated plots. We also observed soil elevation and the subsequent changes

324 affect each species differently. Nevertheless, the variation in traits between species – and
325 within some species – resulted in significant changes in functional diversity.

326 Amongst the possible constraints to saltmarshes re-colonization, attaining ideal redox
327 potential and tide height seem to be of critical concern (Dawe et al. 2000, Crooks et al. 2002,
328 Garbutt et al. 2006, Mossman et al. 2010). Although there are still no studies of plant
329 functional diversity for salt marshes, in other environments higher functional diversities are
330 well associated with best productivity and higher community stability and resistance to
331 disturbances (Tilman 1997, Cornelisen et al. 2003). Our study indicates that reaching
332 significantly upper tide heights and higher redox potentials is important to increase functional
333 diversity.

334

335 **5. ACKNOWLEDGEMENTS**

336 We thank *Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico* (CNPq) for the
337 scholarship provided in Brazil and *Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível*
338 *Superior* (Capes) for the international scholarship provided to the first author. We also thank
339 the School of Biological Sciences, University of East Anglia - UK (UEA) for accepting the
340 first author on her internship and for providing all the physical structure to this research
341 project.

342

343 **6. REFERENCES**

- 344 Bandyopadhyay, B.K., Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D., Lindau, C.W., 1993. Influence of soil
345 oxidation-reduction potential and salinity on nutrition, N-15 uptake, and growth
346 of *Spartina patens*. *Wetlands* 13, 10–15. doi:10.1007/BF03160860
- 347 Beaumont, S., Burns, K.C., 2008. Vertical gradients in leaf trait diversity in a New Zealand
348 forest. *Trees* 23, 339–346. doi:10.1007/s00468-008-0282-z
- 349 Bertness, M.D., 1991. Zonation of *Spartina Patens* and *Spartina Alterniflora* in New England
350 Salt Marsh. *Ecology* 72, 138–148. doi:10.2307/1938909

- 351 Botta-Dukát, Z., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on
352 multiple traits. *J. Veg. Sci.* 16, 533–540. doi:10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x
- 353 Castillo, J.M., Fernandez-Baco, L., Castellanos, E.M., Luque, C.J., FigUeroa, M.E., Davy,
354 A.J., 2000. Lower limits of *Spartina densiflora* and *S. maritima* in a Mediterranean salt
355 marsh determined by different ecophysiological tolerances. *J. Ecol.* 88, 801–812.
356 doi:10.1046/j.1365-2745.2000.00492.x
- 357 Cianciaruso, M. V, Batalha, M. a, Gaston, K.J., Petchey, O.L., 2009. Including intraspecific
358 variability in functional diversity. *Ecology* 90, 81–89.
- 359 Colmer, T.D., Flowers, T.J., 2008. Flooding tolerance in halophytes. *New Phytol.* 179, 964–
360 974. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02483.x
- 361 Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich,
362 P.B., Steege, H. Ter, Morgan, H.D., Heijden, M.G. a. Van Der, Pausas, J.G., Poorter, H.,
363 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant
364 functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51, 335. doi:10.1071/BT02124
- 365 Daleo, P., Iribarne, O., 2009. Beyond competition: the stress-gradient hypothesis tested in
366 plant-herbivore interactions. *Ecology* 90, 2368–2374.
- 367 Davy, A.J., Brown, M.J.H., Mossman, H.L., Grant, A., 2011. Colonization of a newly
368 developing salt marsh: disentangling independent effects of elevation and redox potential
369 on halophytes. *J. Ecol.* 99, 1350–1357. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01870.x
- 370 Delaune, R.D., Pezeshki, S.R., Pardue, J.H., 1990. An oxidation-reduction buffer for
371 evaluating the physiological response of plants to root oxygen stress. *Environ. Exp. Bot.*
372 30, 243–247. doi:10.1016/0098-8472(90)90070-K
- 373 French, P.W., 2006. Managed realignment – The developing story of a comparatively new
374 approach to soft engineering. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 67, 409–423.
375 doi:10.1016/j.ecss.2005.11.035
- 376 González-Alcaraz, M.N., Jiménez-Cárceles, F.J., Álvarez, Y., Álvarez-Rogel, J., 2014.
377 Gradients of soil salinity and moisture, and plant distribution, in a Mediterranean
378 semiarid saline watershed: a model of soil–plant relationships for contributing to the
379 management. *CATENA* 115, 150–158. doi:10.1016/j.catena.2013.11.011
- 380 Huiskes, A.H.L., Koutstaal, B.P., Herman, P.M.J., Beeftink, W.G., Markuse, M.M., Munck,
381 W. De, 1995. Seed Dispersal of Halophytes in Tidal Salt Marshes. *J. Ecol.* 83, 559–567.
382 doi:10.2307/2261624
- 383 Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönisch, G., Garnier, E., Westoby,
384 M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., Van
385 Bodegom, P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D.,
386 Anand, M., Atkin, O., Bahn, M., Baker, T.R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C.C.,
387 Blonder, B., Bond, W.J., Bradstock, R., Bunker, D.E., Casanoves, F., Cavender-Bares,
388 J., Chambers, J.Q., Chapin Iii, F.S., Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W.K., Craine,
389 J.M., Dobrin, B.H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W.F.,
390 Fang, J., Fernández-Méndez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D.,
391 Freschet, G.T., Fyllas, N.M., Gallagher, R. V., Green, W.A., Gutierrez, A.G., , C., 2011.

- 392 TRY - a global database of plant traits. *Glob. Chang. Biol.* 17, 2905–2935.
393 doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x
- 394 Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional
395 diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305.
- 396 Laliberté, E., Shipley, B., 2011. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and
397 other tools for functional ecology. R package version 1.0-11.e.
- 398 Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem
399 functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16, 545–556.
400 doi:10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x
- 401 Minden, V., Andratschke, S., Spalke, J., Timmermann, H., Kleyer, M., 2012. Plant trait–
402 environment relationships in salt marshes: Deviations from predictions by ecological
403 concepts. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 14, 183–192.
404 doi:10.1016/j.ppees.2012.01.002
- 405 Mossman, H.L., Davy, A.J., Grant, A., 2012a. Does managed coastal realignment create
406 saltmarshes with “equivalent biological characteristics” to natural reference sites? *J.*
407 *Appl. Ecol.* 49, 1446–1456. doi:10.1111/j.1365-2664.2012.02198.x
- 408 Mossman, H.L., Davy, A.J., Grant, A., 2012b. Quantifying local variation in tidal regime
409 using depth-logging fish tags. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 96, 122–128.
410 doi:10.1016/j.ecss.2011.10.019
- 411 Orwin, K.H., Buckland, S.M., Johnson, D., Turner, B.L., Smart, S., Oakley, S., Bardgett,
412 R.D., 2010. Linkages of plant traits to soil properties and the functioning of temperate
413 grassland. *J. Ecol.* 98, 1074–1083. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01679.x
- 414 Pennings, S.C., Bertness, M.D., 2001. Salt Marsh Communities, in: Bertness, M.D., Gaines,
415 S.D., Hay, M. (Eds.), *Marine Community Ecology*. Sinauer Associates, Sunderland,
416 Massachusetts, pp. 289–316.
- 417 Pennings, S.C., Callaway, R.M., 1992. Salt marsh plant zonation: The relative importance of
418 competition and physical factors. *Ecology* 73, 681–690. doi:10.2307/1940774
- 419 Pennings, S.C., Grant, M.-B., Bertness, M.D., 2005. Plant zonation in low-latitude salt
420 marshes: disentangling the roles of flooding, salinity and competition. *J. Ecol.* 93, 159–
421 167. doi:10.1111/j.1365-2745.2004.00959.x
- 422 Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community
423 composition. *Ecol. Lett.* 5, 402–411. doi:10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x
- 424 Pezeshki, S.R., 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environ. Exp. Bot.* 46, 299–
425 312. doi:10.1016/S0098-8472(01)00107-1
- 426 Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D., 2012. Soil oxidation-reduction in wetlands and its impact on
427 plant functioning. *Biology (Basel)*. 1, 196–221. doi:10.3390/biology1020196

- 428 Pezeshki, S.R., Pardue, J.H., DeLaune, R.D., 1996. Leaf gas exchange and growth of flood-
429 tolerant and flood-sensitive tree species under low soil redox conditions. *Tree Physiol.*
430 16, 453–458. doi:10.1093/treephys/16.4.453
- 431 Rasband, W.S., 2004. ImageJ.
- 432 Reich, P.P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M.,
433 Walters, M.B., 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and
434 strategies. *Int. J. Plant Sci.* 164, 143–164.
- 435 Roscher, C., Schumacher, J., Gubsch, M., Lipowsky, A., Weigelt, A., Buchmann, N., Schmid,
436 B., Schulze, E.-D., 2012. Using plant functional traits to explain diversity-productivity
437 relationships. *PLoS One* 7, e36760. doi:10.1371/journal.pone.0036760
- 438 Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., Argillier, C., Schleuter, A.D., 2010. A user's guide
439 to functional diversity indices. *Ecol. Monogr.* 80, 469–484. doi:10.1890/08-2225.1
- 440 Team, R.C., 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- 441 Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E., 1997. The influence of
442 functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* (80-.). 277, 1300.
- 443 United Kingdom Biodiversity Group 1999. Maritime species and habitats. Vol. V. English
444 Nature, Peterborough, United Kingdom.
- 445 Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional
446 diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8),
447 2290–2301.
- 448 Wilson, P.J., Thompson, K., Hodgson, J.G., 1999. Specific leaf area and leaf dry matter
449 content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytol.* 143, 155–162.
450 doi:10.1046/j.1469-8137.1999.00427.x
- 451

CAPÍTULO 2

Artigo editado para submissão à revista *Estuaries and Coasts*

2 **RESUMO**

3 Estuários abrigam ecossistemas ricos entre os corpos de água doce e oceanos em todo o
4 mundo. No entanto, a dinâmica de alagamento de estuários abertos e fechados podem afetar
5 diferentemente a diversidade e distribuição de espécies das comunidades vegetais. Neste
6 estudo, investigamos a variação da diversidade funcional da comunidade vegetal em relação
7 aos gradientes ambientais de alagamento, salinidade e nutrientes do solo. Também discutimos
8 como os diferentes ciclos dos estuários aberto e fechado pode afetar os padrões de variação
9 da diversidade funcional. Observamos em ambos os estuários um aumento da diversidade
10 funcional seguindo a elevação do solo (menor alagamento), mas a salinidade influenciou
11 significativamente a diversidade funcional apenas no estuário aberto. Apesar da grande
12 diferença na concentração de nutrientes do solo entre estuários, estes não tiveram efeito
13 significativo sobre a diversidade funcional. Os padrões de variação da diversidade funcional
14 também foram distintos entre os estuários, o que pode indicar a influência dos diferentes
15 ciclos de alagamento. Variações ambientais mais previsíveis, como no estuário aberto,
16 podem, criar uma zonação na comunidade vegetal que se reflete na diversidade funcional. Em
17 ambientes menos previsíveis como o estuário fechado, a comunidade apresenta menor
18 estruturação no espaço, causando maiores valores de diversidade funcional e padrões de
19 variação menos claros.

20 Palavras-chave: alagamento, salinidade, traços funcionais, nutrientes do solo, previsibilidade.

21

22

23

24

25 **Plant functional diversisty of permanently open and intermitently**
26 **open/closed tropical estuaries**

27

28

29 Fernanda C. S. Tiberio¹, Jose Pedro N. Ribeiro², Dalva M. Silva¹ Matos

30

31

32 ¹Department of Hydrobiology, Federal University of São Carlos, São Carlos-SP, Brazil.

33 ²Biology Institute, São Paulo University, São Paulo-SP, Brazil

34

35

36 nandatiberio@gmail.com

37 Telephone: +55 11 2449-49980

38

39 **ABSTRACT**

40 Estuaries shelter rich communities between fresh and seawater all over the world. However,
41 the flooding dynamics of open and closed estuaries may differently affect species diversity
42 and distribution of plant communities. In this study, we investigated plant functional diversity
43 relatively to the environmental gradients of flooding, salinity and soil nutrients. We also
44 discussed how the flooding cycles of open and closed estuaries might affect the variation
45 patterns of functional diversity. We observed in both estuaries the increase of functional
46 diversity along with soil elevation (less flooded), but salinity significantly affected functional
47 diversity only in the open estuary. Despite the great difference in soil nutrients concentration
48 between the estuaries, they did not affect functional diversity significantly. The patterns of
49 variation in functional diversity were distinct between estuaries, which might indicate the
50 influence of different flooding cycles. More predictable environments, such as the open
51 estuary, may create a zonation pattern in the community that is reflected in the functional
52 diversity. In less predictable environments as the closed estuary, the community is less
53 structured in the space causing higher values of functional diversity and less clear variation
54 patterns.

55

56 Keywords: flooding, salinity, functional traits, soil nutrients, predictability.

57

58 **1. INTRODUCTION**

59 Estuaries are settled between the oceans and the land, where there is usually salinity
60 gradient between sea and freshwater (Odum 1988, Bianchi 2007). The extension of the
61 intertidal zone will depend on soil elevation and tide heights, which will determine a vertical
62 gradient of occupation (Pennings et al. 2005, Davy et al. 2011). These areas are also
63 acknowledged to be highly productive, accumulating nutrients washed from inland soils and
64 therefore bearing high biotic diversity (Furukawa et al. 1997, Wolanski 2007). Nevertheless,
65 plant species may be very restricted by the high stress conditions caused by flooding, salinity
66 and other consequent issues such as anoxia, osmotic difficulties and toxicity (Pezeshki 2001,
67 Suárez et al. 2005, Colmer et al. 2008). There are several distinct geomorphological
68 formations of estuaries, but strongest divergences in environmental conditions may be
69 observed between permanently open and temporarily open/closed estuaries (hereafter referred
70 as open and closed estuaries, respectively). Open estuaries are those where the connection
71 with the sea is always maintained, whereas in closed estuaries a sand bar seals this connection
72 at least part of the time (Costa et al. 2003, Netto et al. 2012). Consequently, there may be
73 distinct standards for flooding and salinity between these environments (Kaselowski et al.
74 2013). The frequency and duration of flooding and the intensity of salinity will restrict
75 growth of some plant species and favor others, thus community responses to these factors
76 will determine species distribution and diversity in each estuary (Scharler 2012).

77 Flooding and salinity are already known to influence species distribution in estuarine
78 communities. Some studies have already indicated plant zonation patterns along estuarine
79 environmental gradients (Adams 1963, Castillo et al. 2000, Crain et al. 2004, Kunza et al.
80 2008, Sharpe et al. 2009, Engels et al. 2011). However, most of these studies have been
81 conducted in open estuaries whereas there are some indications that plant communities in
82 closed estuaries might show distinctive structures (Costa et al. 2003, Ribeiro et al. 2013).

83 The ability to deal with flooding and salinity depends on species tolerance to these
84 factors, but the occurrence of each species may also be influenced by their biotic interactions.
85 Grime has argued that the importance of competition would be higher at low-stress
86 conditions while tolerance to abiotic factors would more important at high-stress conditions
87 (Grime 1973). This would create a pattern in which diversity is lower in both extremes of a
88 gradient, because few species may tolerate high-stress conditions and few species may be
89 favored by competitive exclusion (Grime 1973, Pennings et al. 1992, Ribeiro et al. in press).
90 Nevertheless, the theory of stress hypothesis gradient (Bertness et al. 1994) states that under
91 high stress and high consumer pressure, the importance of facilitation would be greater. As a
92 result diversity could increase under high stress conditions. This result has already been
93 observed in estuarine communities (Bertness et al. 1997, Crain et al. 2008). Nonetheless,
94 even the patterns of plant diversity and distribution may be sharp in open estuaries, studies in
95 closed estuaries show each species occurring in relatively wider areas (Costa et al. 2003,
96 Ribeiro et al. 2013). In this case, each plant individual within a species may be coping with
97 different conditions along the environmental gradients.

98 Several plants species may deal with stress by modifying their morphological
99 structure and even their metabolic pathways, but modifications to cope with environmental
100 conditions usually come at cost and affect plant productivity (Pezeshki et al. 2012). The
101 effects of stress on plant species or communities are usually difficult to measure, especially at
102 field conditions. Moreover, we can indirectly access these effects by measuring functional
103 traits in plant individuals, such as plant growth form or specific leaf area, which can be
104 related to competitive strength and responses to disturbance regimes (Díaz et al. 2001,
105 Cornelissen et al. 2003). By incorporating functional traits into diversity measurements we
106 may improve the understanding of community functioning (Díaz et al. 2001, Petchey 2004,
107 Roscher et al. 2012). To the best of our knowledge, only one study has investigated

108 functional diversity of plant estuarine communities (Minden et al. 2012), and none has been
109 performed in tropical areas. Even so, the substitution of traits along environmental gradients
110 of salt marshes (Minden et al. 2012) may indicate that functional diversity might help explore
111 the effects of condition variations on plant communities along estuarine gradients also in the
112 tropics.

113 We aim to understand how plant communities change in response to environmental
114 variations along gradients in open and closed estuaries. More specifically, we first want to
115 understand how functional diversity changes along estuarine gradients and then which
116 variables are important to determine the observed functional diversity variation. It is possible
117 to expect that functional diversity increase along with soil elevation, reaching higher values at
118 less flooded and less saline soils. Nevertheless, as different estuaries may present distinctive
119 species zonation patterns, it is also possible to expect changes in plant functional diversity
120 between estuaries. Therefore, we also want to discuss how the different cycles of flooding
121 observed in open and closed estuaries influence functional diversity of the communities.

122

123 **2. METHODS**

124 **2.1. Study sites**

125 We sampled our data in two estuaries in São Paulo State, southeast Brazil: an open
126 and a closed estuary. Both estuaries are found in a tropical humid climate (Af - Köppen),
127 where rainfall is distributed along all seasons, though winter may show less intense rain.

128 The open estuary is located at Jacareu River, in the municipality of Cananeia
129 (25°05'36"S 48°00'12"W). This estuary is part of a nature protection area, the Cardoso Island
130 State Park, which is part of one of the most preserved estuaries on Earth: Cananeia-Iguape
131 Estuarine Complex (UNESCO 2005). As this is an open estuary, the Jacareu River is always

132 connected to the ocean and submitted to daily tide variations. There are different types of
133 vegetation along its margins. Mangrove is found on the immediate edges of the water and is
134 composed by *Rhizophora mangle* L., *Laguncularia racemosa* (L.) C.F.Gaertn. and *Avicennia*
135 *schaueriana* Stapf & Leechm. ex Moldenke. Higher in the tidal frame, a herbaceous stratum
136 usually appears showing species like *Rhynchospora corymbosa* (L.) Britton, *Conocarpus*
137 *erectus* L., *Eleocharis spp.* and *Acrostichum danaeifolium* Langsd. & Fischer. Further inland,
138 we observe vegetations of *restinga* and Atlantic rain forest.

139 The closed estuary is located at the Massaguaçu River, in the municipality of
140 Caraguatatuba (23°37'07"S e 45°21'34"W). This estuary shows a sand barrier that enclosures
141 the river from the ocean. This barrier breaches around 25 times a year, with cycles ranging
142 from few days (rainier periods) to more than a month (less rainy periods) (Ribeiro et al.
143 2013). The duration of each opening varies from one tide cycle to one week long. The
144 breaching of this barrier is a natural event, however, anthropic breaches to maintain the water
145 levels may also occur. At the right side margin of the river there is Atlantic forest vegetation
146 and also some spots of *restinga* vegetation. The left side margin is an urbanized peninsula
147 that keeps most of the riparian vegetation preserved. Some of the most proeminent species
148 are *Crinum americanum* L., *A. danaeifolium*, *R. corymbosa*, *Bacopa monnieri* (L.) Pennell.
149 and *Annona glabra* L.

150

151 **2.2. Data sampling**

152 Using aerial images and delimiting the area under tidal influence in the field, we
153 randomly established 100 points in each estuary. For each point, we placed a plot of 5 x 5m
154 and we identified all the individuals in the plot. We randomly selected a maximum of five
155 individuals per species per plot, measured their height and collected five fully expanded
156 healthy leaves from each one. The samples were sealed in plastic bags and taken to

157 laboratory. Leaves were photographed at constant distance and blade thickness was measured
158 at middle third portion of leaf blade using a caliper rule. The leaves were packed in paper
159 bags, dried in the oven under 70°C for 48h, and then we measured leaves dry mass. For
160 species with no leaves (i.e. *Eleocharis spp.*), we collected the photosynthetic tissue (i.e.
161 stems) of the plant and followed the same procedures executed for leaves. We assessed the
162 specific leaf area, leaf thickness and individual height as measured functional traits. We also
163 used two categorical functional traits: species life and growth form (Cornelisse 2003). We
164 collected one soil sample (0-15cm) in the center of each plot and analysed the soil pH,
165 organic matter content (OM), electrical conductivity (converted to Practical Salinity Units –
166 PSU; hereafter salinity), soil cations exchange capacity (CEC), sum of bases (SB) and
167 percentage base saturation, and soil availability of P, Ca, K, Mg, H+Al (method: ammonium
168 acetate extractor).

169 For each plot we determined soil elevation relatively to tide height. In the open
170 estuary, we established soil elevation based on the official measures of tide height of the area.
171 As the closed estuary is only intermitently influenced by the tide, we installed a fixed vertical
172 rule inside the estuary to follow flooding height and determined relative plot elevation.

173 **2.3. Data analysis**

174 To calculate functional diversity, we used a matrix of species composition (plot x
175 species presence) and a matrix of functional traits *per plot per species* (Petchey et al. 2002,
176 Petchey et al. 2006) modified to include intraspecific variation (spFD, Cianciaruso et al.
177 2009a). All numerical trait values were standardized to run the analysis. We used the trait
178 matrix to calculate a distance-based matrix among all individuals using Gower's dissimilarity
179 coefficient with the function *gowdis* (package FD, R Team 2013). From the distance matrix,
180 we generated a dendrogram where the distance between species individuals was used to
181 calculate functional diversity for each plot (considering species composition matrix) (Petchey

182 and Gaston 2002, Petchey and Gaston 2006, Cianciaruso et al. 2009a). Functional diversity
183 values for each plot were related to each soil variable by means of multiple linear regressions.
184 To understand which explanatory variables could explain functional diversity variation within
185 each estuary, we first eliminated highly correlated variables based on Pearson correlation
186 analysis ($R^2 \geq 0.80$) and designed the full model with the remaining variables. We followed
187 model selection using the function *step*, which automatically removes variables, one by one,
188 comparing the models to explanation improvement through Akaike's criterion ($\Delta AIC > 2$)
189 and observing R^2 values (Burnham and Anderson 2002). Due to an apparent separation
190 observed for FD into two groups, we followed model selection for the open estuary
191 considering mangrove plots (where only mangrove tree species are found) separately from
192 other vegetation types.

193

194 **3. RESULTS**

195 The range of soil elevation where plant communities are reached by flooding and P
196 availability were similar at open and closed estuaries (Table 1). At the open estuary, salinity,
197 OM, pH, K, Ca and Mg, SB, CEC and base saturation were significantly higher than observed
198 at closed estuary (Table 1). H+Al was higher at closed estuary.

199 We found 62 species in the open estuary and 74 in the closed one (Tables 3 and 4).
200 Species richness in the plots varied from one to 13 and from one to 14 in the open and closed
201 estuary, respectively. Functional diversity variation was higher in the closed estuary, ranging
202 from zero to 0.40, whereas in the open estuary it ranged from zero to 0.28. The separation
203 between vegetation types at the open estuary is best observed in function of soil elevation
204 (Figure 1), although it also observed for all other variables. The two vegetation groups have
205 independent responses to environmental variables. Mangrove forest has lower functional
206 diversity than the group of other vegetation types, which is not significantly correlated to any

207 of the tested variables, thus no statistical model is able to explain mangrove functional
208 diversity variation (Table 2). The other group, composed mainly by dune and *Restinga* forest
209 vegetations, shows a strong variation along the tidal frame and the model that better explains
210 functional diversity variation includes elevation and salinity (Table 2). These models for open
211 estuary are also different than the model for closed estuary. In the closed estuary there are no
212 group separations and functional diversity shows a more disperse pattern of variation, being
213 significantly affected only by elevation (Table 2).

214

215 **4. DISCUSSION**

216 The differences of flooding cycles and the sea influence in these estuaries results in
217 changes in species distribution and vegetation types along the environmental gradients (Costa
218 et al. 2003, Ribeiro et al. 2011, Ribeiro et al. 2013). Our study demonstrates that these
219 differences also influence plant functional diversity in these estuarine communities. Although
220 functional diversity increases with elevation in both estuaries, it follows different patterns of
221 change. At the open estuary, the relation between functional diversity and elevation indicates
222 the separation of two groups: in the first one, represented by mangrove forests, functional
223 diversity does not increase along the tidal frame; in the second, functional diversity strongly
224 increases towards higher elevations.

225 The difference in functional diversity patterns between vegetation types concurs with
226 a relatively clear zonation along the tidal frame observed in the field. Most plots in mangrove
227 forest are composed by one to three species, which are very alike (*R. mangle*, *L. racemosa* or
228 *A. schaueriana*). Nevertheless many other plots also show similar richness, though with more
229 distinct species (i.e. combinations of herbaceous and tree species). This increases functional
230 diversity values in these plots and results in the separation of the two observed groups.
231 Contrarily, at the closed estuary, functional diversity increases towards higher elevations not

232 indicating a group separation. Also, the relation between functional diversity and elevation is
233 weaker than in the open estuary community.

234 Elevation plays the most significant role for functional diversity in both open and
235 closed estuaries, as showed by our model selections. Elevation is often considered one of the
236 most important elements to limit plant species distribution in many environments (Choler et
237 al. 2001, de Castilho et al. 2006, Rogers et al. 2006). In intertidal communities, elevation
238 plays an important role specially because even small variations in elevation may result in
239 significant variances in tidal influence over plant individuals (Kunza et al. 2008, Davy et al.
240 2011, Rasser et al. 2013). The higher in the tidal frame, the less flooding will strike
241 organisms. Thus, harsher conditions are usually observed at lower areas in the tidal frame and
242 cause lower species richness as most species are negatively affected by flooding (Pezeshki
243 2001, Colmer et al. 2008). Nevertheless, some species are so well adapted to this condition,
244 that communities composed by few species tend to dominate these areas, as observed in both
245 our estuarine environments.

246 Although fewer species occupy the lower zones at both sites, we observed that
247 functional diversity behaves differently within open and closed estuaries. This can be
248 accounted to the dissimilarity within the species dominating the lower zones of each estuary
249 (Fig. 2). In open estuaries, mangrove forests dominate the lowest elevations, forming the
250 communities known as fringe mangrove forests (Schaeffer-Novelli et al. 1990), also
251 extending further inland. Usually daily flooded, these communities are dominated by *R.*
252 *mangle* in the immediate fringe zone, and continuing inland with a mixture of *R. mangle*, *L.*
253 *racemosa* and less frequently *A. schaueriana* (Fig. 2-a). In lowest zones of the closed estuary,
254 the first species to occur is *Eleocharis minima* followed by *Bacopa monnieri*, but it is *Crinum*
255 *americanum* that dominates a relatively large extension along the lowest zones of the estuary
256 (Fig. 2-b). *C. americanum* is a swamp lily with long thick leaves that display a characteristic

257 aerenquyma structure (Dutilh et al. 2014); *B. monnieri* is a delicate creeping herb with small
258 oblong leaves (Souza et al. 2012); *E. minima* is a small cyperaceae with long thin and spiky
259 photosynthetic stems and no green leaves (Alves et al. 2014). The highly similar mangrove
260 trees (with similar leaves and heights) generate low variation in functional diversity,
261 appointing the separation of mangrove plots apart from the other vegetation types (Figure 1).
262 Contrarily, with the diverse forms of macrophyte species in the closed estuary, there is a
263 higher increment in functional diversity because of different trait combinations, which keep
264 increasing along with elevation. Towards higher elevations in the tidal frame, where flooding
265 is less frequent, both richness and functional diversity tend to increase. Not only more species
266 flourish along with elevation, but also more diverse traits are displayed.

267 Salinity influenced functional diversity only in open estuary. This result is consistent
268 with the significant difference in salinity observed between these environments. More often
269 flooded by seawater, the open estuary has significantly more saline soils than the closed
270 estuary. As a result, salinity plays an important role to plant functional diversity only in the
271 open estuary. Such as soil elevation, salinity is usually considered as one of the most
272 important variables to influence plant species and communities in estuarine environments
273 (Medina 1999, Crain et al. 2004, Silvestri et al. 2005, Suárez et al. 2005). Along salinity
274 gradient, there may be a change in the relative importance of competition and more
275 competitive species may replace more tolerant ones as salinity decreases (Pennings et al.
276 1992). In the open estuary, salinity is higher at lower (thus more flooded) elevations, where
277 mangrove trees dominate. The higher salinity may also contribute to the lower functional
278 diversity in the open estuary in this area by promoting selection of species with more similar
279 traits. In the closed estuary, where salinity is significantly lower, the variation of functional
280 diversity was not explained by salinity. It is usually observed that most of plant species
281 cannot tolerate saline soils and that many of salt-tolerant species seem to have a good

282 performance at non-saline conditions (Crain et al. 2004). In fact, many of the species present
283 in this estuary are usually observed in terrestrial or freshwater ecosystems (Ribeiro et al.
284 2011). Therefore, lower salinities may enable the presence of more species and more
285 dissimilar traits.

286 The differences in flooding cycles and in the influence of seawater resulted in
287 contrasting values for soil variables. The higher salinity and nutrients availability in the open
288 estuary are consequence of the daily tide flooding its soils. In contrast, longer flooding caused
289 by the sand barrier in the closed estuary result in lower nutrient availability and higher soil
290 toxic components. In the soils of the closed estuary, we also observed higher concentration of
291 H+Al. Al is toxic for most of plant species, especially in acidic soils (Reef et al. 2010, Chen
292 et al. 2012). Despite the significant differences in soil variables between open and closed
293 estuary, elevation and salinity were the only variables to predict plant functional diversity.

294 Elevation and salinity are strongly affected by the cycles of flooding in estuaries
295 (Harrison 2004, Kaselowski et al. 2013). In the open estuary, flooding frequency is high and
296 its duration is short. Likewise, both frequency and duration of flooding are relatively constant
297 along the time since they depend on the tide. Environmental predictability is an important
298 factor to determine specialization (Davy et al. 2000). This predictability in the open estuary
299 creates permanent gradients, in a way that the conditions at each point inside the gradient do
300 not change much along a broader timescale. Thus, even though frequently stroke by the tide,
301 the open estuary may be considered a more constant (and less disturbed) environment. In this
302 scenario, each species tends to occupy a relatively narrow zone along the gradient,
303 considering its tolerance and competitive abilities (Costa et al. 2003). Likewise, as the
304 conditions at each point are more stable, the variation along the gradients is strongly
305 maintained and this may contribute to the sharp edges between vegetation types observed in
306 the open estuary.

307 Inversely, in the closed estuary both frequency and duration of flooding are
308 unpredictable, though oftentimes, frequency is lower and duration longer than it could be
309 shaped by the tide (Ribeiro et al. 2013). Thus conditions are more variable through time and
310 also along space, because at each point inside the gradient, conditions may change more
311 along time. Here, flooding might either act as an unexpected disturbance (low frequency) or a
312 long term one (high duration). While higher areas remain dry, they may be colonized by
313 many species, including more terrestrial ones. However, when prolonged floods reach these
314 areas, species usually occurring at lower zones may also establish at higher elevations. Some
315 species such as *C. americanum* and *B. monnieri* have already been determined as able to
316 successfully develop at non-flooded soils (Ribeiro et al. 2011, Ribeiro et al. 2013). In the
317 closed estuary, plant community does not have sufficient time to promote competitive
318 exclusion or clear vegetation patterns. The mixture of tolerant and competitive species of
319 macrophyte and also shrub and tree habits along the vertical gradient ensure that more
320 distinctive traits are displayed. Because of this, functional diversity tends to be higher.

321 In this study we showed that functional diversity of plant communities increases along
322 the vertical gradient within each estuary. Less flooded soils show higher functional diversity,
323 thus trait complementarity (Petchey et al. 2002, Cianciaruso et al. 2009). Salinity was also
324 important for functional diversity in the open but not in the closed estuary. The patterns of
325 functional diversity differed between sites, which might result from the contrasting flooding
326 cycles occurring in open and closed estuaries (Kaselowski et al. 2013). More predictable
327 flooding cycle may create a zonation pattern in functional diversity of plant communities
328 along the soil elevation gradient.

329

330 **5. ACKNOWLEDGEMENTS**

331 We thank *Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico* (CNPq) for the
332 scholarship provided in Brazil and *Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível*
333 *Superior* (Capes) for the international scholarship provided to the first author. We also thank
334 all the friends for helping with the fieldwork.

335

336 **6. REFERENCES**

337 Adams, D.A., 1963. Factors influencing vascular plant zonation in North Carolina salt
338 marshes. *Ecology*, 44(3), pp.445–456.

339 Alves, M., Hefler, S.M., Trevisan, R., Silva Filho, P.J.S. & Ribeiro, A.R.O., 2014.
340 Cyperaceae. In *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

341 Bertness, M.D. & Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in*
342 *Ecology & Evolution*, 9(5), pp.191–3.

343 Bertness, M.D. & Leonard, G.H., 1997. The role of positive interactions in communities:
344 lessons from intertidal habitats. *Ecology*, 78(7), pp.1976–1989.

345 Bianchi, T.S., 2007. *Biogeochemistry of estuaries*, New York: Oxford University Press, USA.

346 De Castilho, C. V., Magnusson, W.E., de Araújo, R.N.O., Luizão, R.C.C., Luizão, F.J., Lima,
347 A.P. & Higuchi, N., 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian
348 Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, 234(1-3), pp.85–96.

349 Castillo, J.M., Fernandez-Baco, L., Castellanos, E.M., Luque, C.J., FigUeroa, M.E. & Davy,
350 A.J., 2000. Lower limits of *Spartina densiflora* and *S. maritima* in a Mediterranean salt marsh
351 determined by different ecophysiological tolerances. *Journal of Ecology*, 88(5), pp.801–812.

352 Chen, R.F., Zhang, F.L., Zhang, Q.M., Sun, Q. Bin, Dong, X.Y. & Shen, R.F., 2012.
353 Aluminium-phosphorus interactions in plants growing on acid soils: Does phosphorus always
354 alleviate aluminium toxicity? *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 92, pp.995–
355 1000.

356 Choler, P., Michalet, R. & Callaway, R.M., 2001. Facilitation and competition on gradients in
357 alpine plant communities. *Ecology*, 82(12), pp.3295–3308.

358 Cianciaruso, M.V., Batalha, M.A., Gaston, K.J. & Petchey, O.L., 2009. Including
359 intraspecific variability in functional diversity. *Ecology*, 90(1), pp.81–89.

360 Colmer, T.D. & Flowers, T.J., 2008. Flooding tolerance in halophytes. *The New phytologist*,
361 179(4), pp.964–74.

- 362 Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich,
363 P.B., Steege, H. Ter, Morgan, H.D., Heijden, M.G. a. Van Der, Pausas, J.G. & Poorter, H.,
364 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional
365 traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), p.335.
- 366 Costa, C., Marangoni, J. & Azevedo, A., 2003. Plant zonation in irregularly flooded salt
367 marshes: relative importance of stress tolerance and biological interactions. *Journal of*
368 *Ecology*, pp.951–965.
- 369 Crain, C., Silliman, B., Bertness, S. & Bertness, M., 2004. Physical and biotic drivers of plant
370 distribution across estuarine salinity gradients. *Ecology*, 85(9), pp.2539–2549.
- 371 Crain, C.M., Albertson, L.K., Bertness, M.D. & Biology, E., 2008. Secondary succession
372 dynamics in estuarine marshes across landscape-scale salinity gradients. *Ecology*, 89(10),
373 pp.2889–2899.
- 374 Davy, A., Costa, C., Yallop, A., Proudfoot, A. & Mohamed, M., 2000. Biotic interactions in
375 plant communities of saltmarshes. In B. R. Sherwood, B. G. Gardiner, & T. Harris, eds.
376 *British Saltmarshes*. London: Linnean Society of London, pp. 109–127.
- 377 Davy, A.J., Brown, M.J.H., Mossman, H.L. & Grant, A., 2011. Colonization of a newly
378 developing salt marsh: disentangling independent effects of elevation and redox potential on
379 halophytes. *Journal of Ecology*, 99(6), pp.1350–1357.
- 380 Díaz, S. & Cabido, M., 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to
381 ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), pp.646–655.
- 382 Dutilh, J.H.A. & Oliveira, R.S., 2014. Amaryllidaceae. In *Lista de Espécies da Flora do*
383 *Brasil*. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- 384 Engels, J.G., Rink, F. & Jensen, K., 2011. Stress tolerance and biotic interactions determine
385 plant zonation patterns in estuarine marshes during seedling emergence and early
386 establishment. *Journal of Ecology*, 99(1), pp.277–287.
- 387 Furukawa, K., Wolanski, E. & Mueller, H., 1997. Currents and Sediment Transport in
388 Mangrove Forests. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44, pp.301–310.
- 389 Grime, J.P., 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242(5396),
390 pp.344–347.
- 391 Harrison, T.D., 2004. Physico-chemical characteristics of South African estuaries in relation
392 to the zoogeography of the region. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61, pp.73–87.
- 393 Kaselowski, T. & Adams, J., 2013. Not so pristine – characterising the physico-chemical
394 conditions of an undescribed temporarily open/closed estuary. *Water SA*, 39(5), pp.627–636.
- 395 Kunza, A.E. & Pennings, S.C., 2008. Patterns of Plant Diversity in Georgia and Texas Salt
396 Marshes. *Estuaries and Coasts*, 31(4), pp.673–681.

- 397 Medina, E., 1999. Mangrove Physiology: the Challenge of Salt, Heat, and Light Stress Under
398 Recurrent Flooding. *Spring*, pp.109–126.
- 399 Minden, V., Andratschke, S., Spalke, J., Timmermann, H. & Kleyer, M., 2012. Plant trait–
400 environment relationships in salt marshes: Deviations from predictions by ecological
401 concepts. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(3), pp.183–192.
- 402 Netto, S.A., Domingos, A.M. & Kurtz, M.N., 2012. Effects of Artificial Breaching of a
403 Temporarily Open/Closed Estuary on Benthic Macroinvertebrates (Camacho Lagoon,
404 Southern Brazil). *Estuaries and Coasts*, 35(4), pp.1069–1081.
- 405 Odum, W.E., 1988. Comparative ecology of tidal freshwater and salt marshes. *Annual Review*
406 *of Ecology and Systematics*, 19(1988), pp.147–176.
- 407 Pennings, S.C. & Callaway, R.M., 1992. Salt marsh plant zonation: The relative importance
408 of competition and physical factors. *Ecology*, 73(2), pp.681–690.
- 409 Pennings, S.C., Grant, M.-B. & Bertness, M.D., 2005. Plant zonation in low-latitude salt
410 marshes: disentangling the roles of flooding, salinity and competition. *Journal of Ecology*,
411 93(1), pp.159–167.
- 412 Petchey, O.L., 2004. On the statistical significance of functional diversity effects. *Functional*
413 *Ecology*, 18(1), pp.297–303.
- 414 Petchey, O.L. & Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and
415 community composition. *Ecology Letters*, 5(3), pp.402–411.
- 416 Petchey, O.L. & Gaston, K.J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward.
417 *Ecology letters*, 9(6), pp.741–58.
- 418 Pezeshki, S.R., 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environmental and*
419 *Experimental Botany*, 46(3), pp.299–312.
- 420 Pezeshki, S.R. & Delaune, R.D., 2012. Soil oxidation-reduction in wetlands and its impact on
421 plant functioning. *Biology*, 1(2), pp.196–221.
- 422 Rasser, M.K., Fowler, N.L. & Dunton, K.H., 2013. Elevation and plant community
423 distribution in a microtidal salt marsh of the Western Gulf of Mexico. *Wetlands*, 33(4),
424 pp.575–583.
- 425 Reef, R., Feller, I.C. & Lovelock, C.E., 2010. Nutrition of mangroves. *Tree physiology*,
426 30(9), pp.1148–60.
- 427 Ribeiro, J.P.N., Matsumoto, R.S., Takao, L.K. & Lima, M.I.S., Plant zonation in a tropical
428 irregular estuary: can large occurrence zones be explained by a tradeoff model? *Brazilian*
429 *Journal of Biology*.
- 430 Ribeiro, J.P.N., Matsumoto, R.S., Takao, L.K., Peret, A.C. & Lima, M.I.S., 2011. Spatial
431 distribution of *Crinum americanum* L. in tropical blind estuary: Hydrologic, edaphic and
432 biotic drivers. *Environmental and Experimental Botany*, 71(2), pp.287–291.

- 433 Ribeiro, J.P.N., Saggio, A. & Lima, M.I.S., 2013. The effects of artificial sandbar breaching
434 on the macrophyte communities of an intermittently open estuary. *Estuarine, Coastal and*
435 *Shelf Science*, 121-122, pp.33–39.
- 436 Rogers, K., Wilton, K.M. & Saintilan, N., 2006. Vegetation change and surface elevation
437 dynamics in estuarine wetlands of southeast Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*,
438 66(3-4), pp.559–569.
- 439 Roscher, C., Schumacher, J., Gubsch, M., Lipowsky, A., Weigelt, A., Buchmann, N.,
440 Schmid, B. & Schulze, E.-D., 2012. Using plant functional traits to explain diversity-
441 productivity relationships. *PloS one*, 7(5), p.e36760.
- 442 Schaeffer-Novelli, Y. & Cintrón-Molero, G., 1990. Variability of mangrove ecosystems
443 along the Brazilian coast. *Estuaries*, 13(2), pp.204–218.
- 444 Scharler, U.M., 2012. Ecosystem development during open and closed phases of temporarily
445 open/closed estuaries on the subtropical east coast of South Africa. *Estuarine, Coastal and*
446 *Shelf Science*, 108, pp.119–131.
- 447 Sharpe, P.J. & Baldwin, A.H., 2009. Patterns of Wetland Plant Species Richness Across
448 Estuarine Gradients of Chesapeake Bay. *Wetlands*, 29(1), pp.225–235.
- 449 Silvestri, S., Defina, a & Marani, M., 2005. Tidal regime, salinity and salt marsh plant
450 zonation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 62(1-2), pp.119–130.
- 451 Souza, V.C. & Hassemer, G., 2012. Plantaginaceae. In *Lista de Espécies da Flora do Brasil*.
452 Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- 453 Suárez, N. & Medina, E., 2005. Salinity effect on plant growth and leaf demography of the
454 mangrove, *Avicennia germinans* L. *Trees*, pp.721–727.
- 455 UNESCO, 2005. *World Network of Biosphere Reserves*, Marrakesh, Morocco.
- 456 Wolanski, E., 2007. Synthesis of the protective functions of coastal forests and trees against
457 natural hazards. In *Coastal protection in the aftermath of the Indian Ocean tsunami: What*
458 *role for forests and trees? Proceedings of the Regional Technical Workshop*. pp. 161–184.
- 459
- 460

461 **Tables**462 **Table 1.** Soil variables of open and closed estuaries and t test values.

	Open			Closed			t-test	
	Min	Mean	Max	Min	Mean	Max	t	p
Elevation (cm)	0	100.7	230.23	30	90.6	202	1.65	0.1
Salinity (PSU)	0.05	1.26	3.39	0.05	0.16	0.49	3.84	1.8 10⁻⁴
Organic Matter (%)	8	64.8	96	16	55.87	86	2.95	3.6 10⁻³
pH	3.7	5.18	6.9	3.9	4.87	6.1	4.01	9.6 10⁻⁵
P (mmol.g ⁻¹)	1	14.97	34	2	16.78	34	-1.98	0.05
K	0.9	6.25	13	0.3	2.27	4.6	11.41	2.2 10⁻¹⁶
Ca	0	38.2	90	4	19.74	39	7.13	1.1 10⁻¹⁰
Mg	1	60.45	100	2	18.87	38	12.43	2.2 10⁻¹⁶
H+Al	11	36.42	150	16	42.72	88	-2.38	0.02
Sum of Bases	15.9	104.9	193.9	6.3	40.98	77.1	11.74	2.2 10⁻¹⁶
CEC	37.2	141.31	301.20	34.3	83.69	141	9.33	1.1 10⁻¹⁵
Base Saturation (%)	31	71.59	92	18	49.15	76	11.15	2.2 10⁻¹⁶

463

464

465

466 **Table 2.** Best models to explain plant functional diversity variation in open and closed
 467 estuaries. Open estuary was divided in two vegetation types (see text for details). p and R^2
 468 values refer to the final multiple linear regression model selected. Variables that are
 469 negatively related to functional diversity are presented in *italic*.

Estuary	Vegetation	Best selected model	p	R^2
Open	Mangrove	none	-	0
	Other	elevation + <i>salinity</i>	$1.83 \cdot 10^{-5}$	0.47
Closed	All	elevation	$3.59 \cdot 10^{-4}$	0.12

470

471

472

473 **Table 3.** Species list for the open estuary – Jacareú river at Cardoso Island state park,
 474 municipality of Cananeia, SP, Brazil.

Family	Species
Acanthaceae	<i>Avicennia schaueriana</i> L. <i>Not identified</i> (1)
Aizoaceae	<i>Sesuvium portulacastrum</i> L.
Annonaceae	<i>Annona glabra</i> L.
Araceae	<i>Aglaonema</i> sp.
Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman
Asteraceae	<i>Baccharis</i> sp. <i>Mikania glomerata</i> Spreng.
Bignoniaceae	<i>Tabebuia cassinoides</i> (Lam.) DC.
Bromeliaceae	<i>Bromelia antiacantha</i> Bertoloni
Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.
Combretaceae	<i>Conocarpus erectus</i> L. <i>Laguncularia racemosa</i> (L.) C.F. Gaertn.
Cyperaceae	<i>Eleocharis geniculata</i> (L.) Roem. & Schult. <i>Eleocharis mutata</i> (L.) Roem. & Schult. <i>Fuirena umbellata</i> Rottb. <i>Rhynchospora corymbosa</i> (L.) Britton <i>Schoenoplectus californicus</i> (C.A. Mey.) Soják
Dilleniaceae	<i>Davilla rugosa</i> Poir.
Elaphoglossaceae	<i>Rumohra adiantiformis</i> (G.Forst.) Ching
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum amplifolium</i> (Mart.) O.E. Schulz
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania corniculata</i> (Vahl) Müll. Arg
Fabaceae	<i>Dalbergia ecastaphyllum</i> (L.) Taub. <i>Inga edulis</i> Mart.
Gleicheniaceae	<i>Gleichenella pectinata</i> (Willd.) Ching
Goodeniaceae	<i>Scaevola plumieri</i> (L.) Vahl.

Humiriaceae	<i>Humiriastrum dentatum</i> (Casar.) Urb
Lauraceae	<i>Ocotea pulchella</i> (Nees) Mez
Malpighiaceae	<i>Stigmaphyllon ciliatum</i> (Lam.) A. Juss
Malvaceae	<i>Hibiscus pernambucensis</i> Arruda
Maranthaceae	<i>Not identified</i> (1)
Myrcinaceae	<i>Myrsine parvifolia</i> (D.C.) Mez <i>Myrsine venosa</i> (A. D.C.) Mez
Myrtaceae	<i>Calyptranthes concinna</i> D.C. <i>Eugenia neoglomerata</i> Sobral <i>Eugenia</i> sp. <i>Eugenia umbelliflora</i> L. <i>Eugenia uniflora</i> L. <i>Marlierea racemosa</i> (Vell.) Kiaersk. <i>Psidium cattleianum</i> Sabine
Ochnaceae	<i>Ouratea parvifolia</i> Aubl.
Poaceae	<i>Parodiolyra micrantha</i> (Kunth) Davidse & Zuloaga <i>Paspalum</i> sp. <i>Poaceae</i> sp. <i>Spartina alterniflora</i> Loisel. <i>Sporobolus virginicus</i> (L.) Kunth
Pteridaceae	<i>Acrostichum danaeifolium</i> Langsd. & Fischer
Rhizophoraceae	<i>Rhizophora mangle</i> L.
Rubiaceae	<i>Coccocypselum</i> sp. <i>Not identified</i> (1)
Sapincadeae	<i>Allophylus edulis</i> (A St. Hill.) Radlk
Smilacaceae	<i>Smilax</i> sp.
Urticaceae	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini
Not identified	8 morfotypes

475 **Table 4.** Species list for the closed estuary – Capricornio river at municipality of
 476 Caraguatatuba, SP, Brazil.

Family	Species
Amaryllidaceae	<i>Crinum americanum</i> L.
Annonaceae	<i>Annona glabra</i> L.
Arecaceae	<i>Aglaonema</i> sp. <i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret <i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman
Asteraceae	<i>Vernonia</i> sp.
Bignoniaceae	<i>Tabebuia cassinoides</i> (Lam.) DC.
Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.
Commelinaceae	<i>Commelina schomburgkiana</i> Klotzsch. <i>Commelina</i> sp.
Convolvulaceae	<i>Ipomoea cairica</i> (L.) Sweet
Costaceae	<i>Costus arabicus</i> L.
Cyperaceae	<i>Calyptracarya longifolia</i> (Rudge) Kunth <i>Eleocharis flavescens</i> (Poir.) Urb. <i>Eleocharis minima</i> Kunth <i>Fuirena umbellata</i> Rottb. <i>Rhynchospora corymbosa</i> (L.) Britton <i>Rhynchospora holoschoenoides</i> (Rich.) Herter <i>Rhynchospora</i> sp. <i>Schoenoplectus californicus</i> (C.A. Mey.) Soják <i>Scleria latifolia</i> Sw. <i>Scleria mitis</i> P.J. Bergius <i>Eleocharis interstincta</i> (Vahl) Roem.
Dryopteridaceae	<i>Cyclodium meniscioides</i> (Willd.) C. Presl
Euphorbiaceae	<i>Croton sphaerogynus</i> Baill.
Fabaceae	<i>Andira fraxinifolia</i> Benth. <i>Dalbergia ecastaphyllum</i> (L.) Taub. <i>Mimosa bimucronata</i> (DC.) Kuntze <i>Vigna</i> sp.
Malpighiaceae	<i>Stigmaphyllon ciliatum</i> (Lam.) A. Juss

Malvaceae	<i>Hibiscus pernambucensis</i> Arruda
Maranthaceae	Not identified (1)
Melastomataceae	<i>Clidemia bullosa</i> DC.
Moraceae	<i>Ficus</i> sp.
Myrtaceae	<i>Calyptranthes lucida</i> Mart. ex DC. <i>Eugenia brasiliensis</i> Lam. <i>Eugenia cuprea</i> (Berg.) Ndz. <i>Eugenia stigmatica</i> DC. <i>Eugenia umbelliflora</i> L. <i>Eugenia uniflora</i> L. <i>Eugenia</i> sp. <i>Eugenia</i> sp. 2 <i>Myrcia insularis</i> Gardner. <i>Myrcia racemosa</i> (O.Berg) Kiaersk <i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC. <i>Myrcia tenuivenosa</i> Kiaersk. <i>Siphoneugena guilfoyleiana</i> Proença Not identified (2)
Nymphaeaceae	<i>Nymphaea caerulea</i> Savigny
Ochnaceae	<i>Ouratea parvifolia</i> Aubl.
Onagraceae	<i>Ludwigia elegans</i> (Cambess.) H. Hara
Plantaginaceae	<i>Bacopa monnieri</i> (L.) Wettst.
Poaceae	<i>Acroceras zizanioides</i> (Kunth) Dandy <i>Echinochloa polystachya</i> (Kunth) Hitchc. <i>Panicum</i> sp. <i>Paspalum</i> sp. <i>Urochloa mutica</i> <i>Urochloa</i> sp. Not identified (2)
Polygonaceae	<i>Polygonum ferrugineum</i> Wedd. <i>Polygonum hydropiperoides</i> Michx. <i>Polygonum meisnerianum</i> Cham. and Schldl. Not identified (1)
Polypodiaceae	<i>Serpocaulon triseriale</i> (Sw.) A. R.

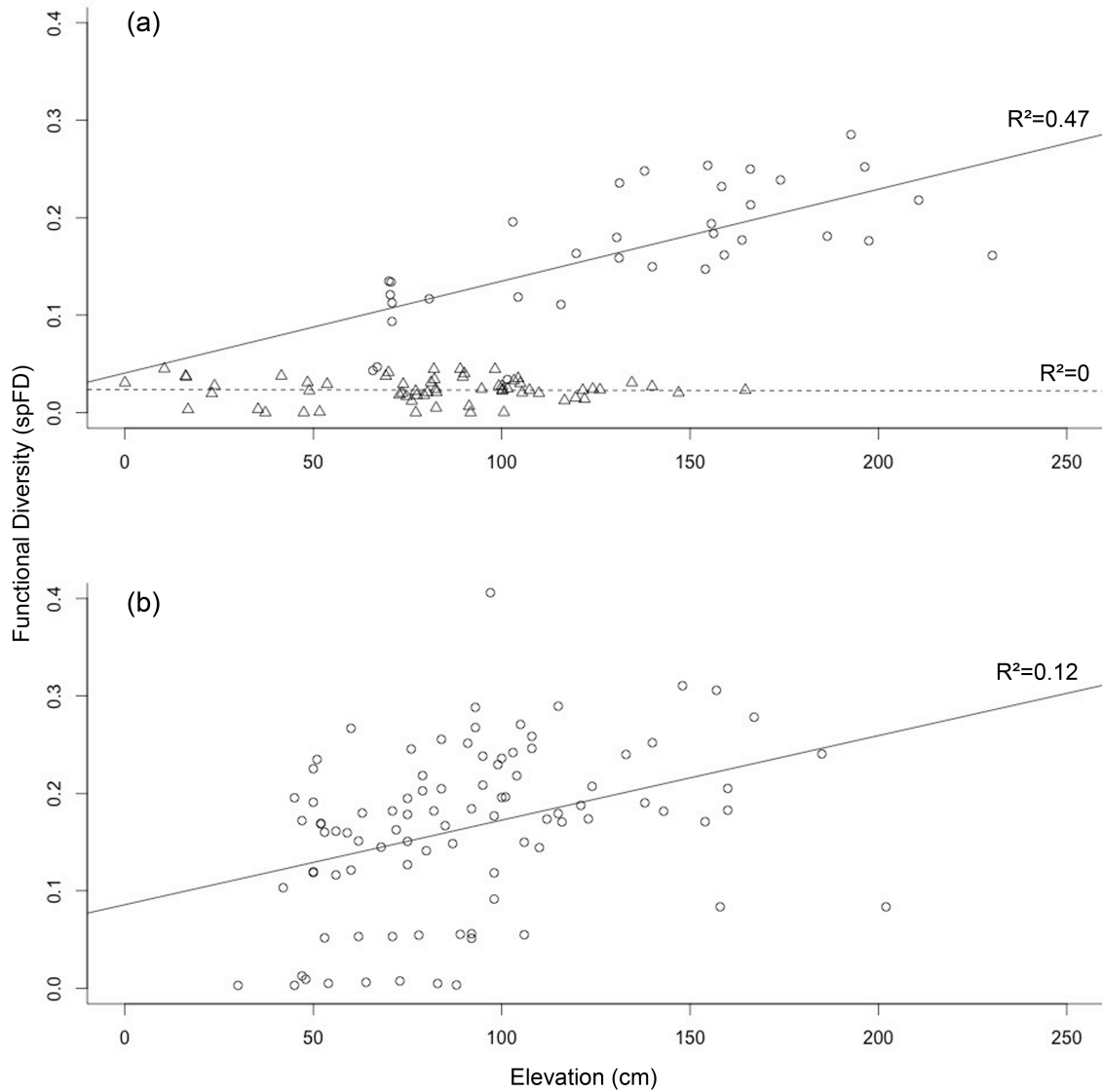
Primulaceae	<i>Myrsine venosa</i> (A. DC.) Mez
Pteridaceae	<i>Acrostichum danaeifolium</i> Langsd. & Fischer <i>Adiantum</i> sp.
Rubiaceae	<i>Psychotria</i> sp.
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris interrupta</i> (Willd.) K.Iwats
Typhaceae	<i>Typha domingensis</i> Pers.
Urticaceae	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini
Not identified	1 morfotype

477

478

479 **Figures**

480



481

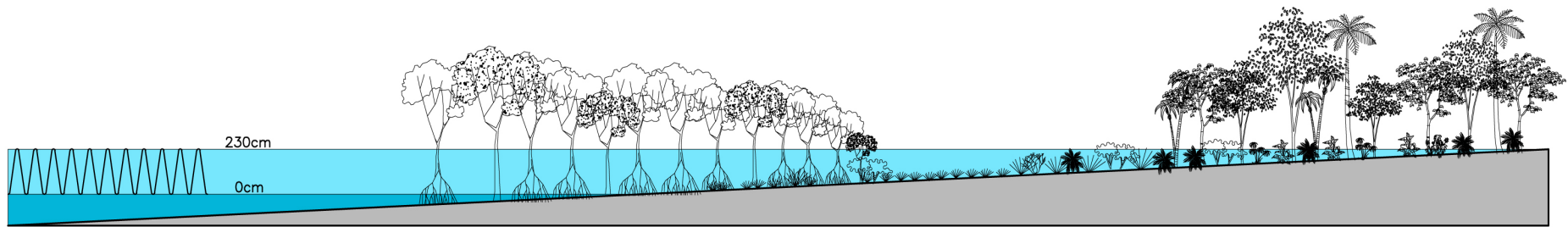
482 **Figure 1.** Linear regression plots of plant functional diversity in function of soil elevation for

483 (a) open and (b) closed estuaries. R^2 values refer to the linear regression between FD and

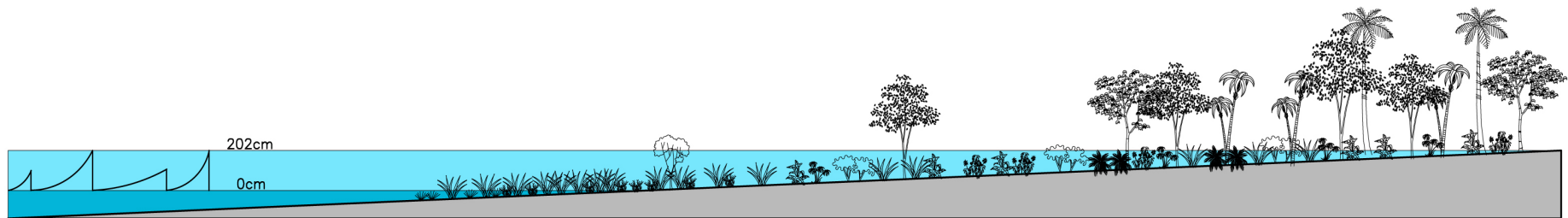
484 elevation. Triangles represent mangrove vegetation plots and circles represent plots with all

485 other vegetation types.

486



A



B

1

- 2 **Figure 2.** Zonation pattern and the distribution of morfotipes along soil elevation gradient at open (A) and closed (B) estuaries. At open estuary,
 3 flooding cycle is more predictable and plant zonation is clearer. At closed estuary, flooding cycle is less predictable, thus plant zonation and
 4 functional diversity pattern are less clear. Minimum and maximum flooding are annotated.

CONCLUSÃO GERAL

1 CONCLUSÃO GERAL

2

3 Apesar das peculiaridades de cada um dos sistemas estudados, notamos que o
4 alagamento foi um fator predominante para determinar a variação da diversidade funcional
5 vegetal nos três tipos de estuário. Em todos os ambientes, quanto menor o alagamento, maior
6 foi a diversidade funcional da comunidade. Nos estuários abertos, o alagamento depende
7 principalmente da elevação do solo e da altura da maré. Em estuários fechados, o alagamento
8 também depende da elevação do solo. No entanto, a imprevisibilidade dos ciclos de
9 alagamento nestes sistemas parece ser também um fator determinante sobre os padrões de
10 diversidade funcional da comunidade vegetal. Nestes ambientes, os ciclos de alagamento são
11 influenciados pelo influxo variável de água doce dos rios e chuvas, pela força da maré e por
12 eventos estocásticos que incluem a abertura da barreira que interrompe a ligação entre rio e
13 mar – esta abertura pode ser natural ou artificial. Esta imprevisibilidade tem efeito sobre a
14 distribuição das espécies vegetais, que passam a ocorrer em zonas mais amplas de
15 distribuição. Desta forma, as comunidades vegetais apresentam padrões de zonação menos
16 claros do que aqueles frequentemente encontrados em ambientes estuarinos abertos. O efeito
17 final sobre a diversidade funcional da comunidade vegetal é um padrão pouco claro de
18 variação em relação a elevação do solo, mas com valores relativamente mais altos do que
19 visto em um estuário aberto.

20 O efeito do potencial redox do solo sobre a diversidade funcional foi verificado em
21 comunidades vegetais de marismas. O aumento do potencial redox permite um aumento da
22 diversidade funcional, mas há uma variação de respostas de cada espécie em relação ao
23 potencial redox. O potencial redox do solo está relacionado principalmente ao grau de anoxia
24 do solo, que por sua vez depende da frequência e intensidade de alagamento, da estrutura do
25 solo, da composição da flora e da atuação da fauna. Nos marismas, a intensidade de

26 alagamento (medido pela altura reativa da maré) também foi importante para determinar a
27 diversidade funcional.

28 A salinidade foi uma variável importante para a diversidade funcional no estuário
29 tropical aberto. Neste ambiente sob influência praticamente diária da maré, quanto maior a
30 salinidade, menor foi a diversidade funcional. No estuário aberto amostrado nesta tese, a
31 salinidade foi inversamente proporcional a elevação do solo, ou seja, a salinidade foi maior
32 em elevações menores. É importante lembrar também que nem todos os estuários apresentam
33 este tipo de relação entre os gradientes de salinidade e elevação do solo. Em alguns
34 manguezais pode haver um acúmulo de sal no meio do gradiente de elevação, que pode
35 incidir em locais do terreno onde a água do mar se acumula ou em solos mais arenosos. É
36 interessante notar que a salinidade teve um efeito negativo sobre a diversidade funcional da
37 comunidade, no entanto, caso a relação entre salinidade e alagamento sejam diferentes os
38 efeitos destes fatores sobre a diversidade funcional podem ser diferentes.

39 Estudos científicos em regiões estuarinas foram muito importante para a ecologia,
40 elucidando temas como estresse e tolerância, competição, facilitação, dispersão, sucessão e
41 colonização de espécies. No entanto, até agora muito pouco havia sido explorado quanto a
42 diversidade funcional de comunidades estuarinas. Esta tese buscou compreender como os
43 gradientes ambientais presentes nas regiões estuarinas influenciam a variação da diversidade
44 funcional de distintas de comunidades vegetais estuarinas: marismas, manguezais e
45 vegetações formadas em estuários fechados. Investigamos diversas variáveis ambientais
46 capazes de influenciar as comunidades vegetais. No entanto, assim como ocorre com os
47 padrões de distribuição de espécies nestes ambientes, os principais fatores responsáveis pela
48 variação de diversidade funcional dentro dos estuários foram o alagamento (medido através
49 da altura relativa da maré ou da elevação do solo), a salinidade e o potencial redox do solo.
50 As demais variáveis químicas e nutricionais dos solos não foram importantes em nenhum dos

51 modelos selecionados neste estudo. Além disso, a previsibilidade do ciclo de alagamento
52 também aparece como um fator importante para a estruturação da diversidade funcional
53 dentro destes gradientes ambientais. As comunidades estuarinas são naturalmente perturbadas
54 pela ação da maré e suas consequências podem ocorrer através do aumento da salinidade, da
55 diminuição do potencial redox, do aumento da anoxia ou do efeito físico das ondas. Nenhum
56 destes efeitos é constante sobre a comunidade. No entanto, assinalamos que é possível
57 esperar que em locais onde a variação destes efeitos seja mais previsível, a comunidade
58 apresente a variação da diversidade funcional melhor explicada pelo gradiente de alagamento.
59 Ao contrário, onde há menor previsibilidade nas variações ambientais, os gradientes de
60 alagamento e salinidade são menos capazes de prever a diversidade funcional na comunidade
61 vegetal. Neste caso, a irregularidade do alagamento e da influência do sal podem provocar
62 uma maior sobreposição de ocorrência das espécies ao longo dos gradientes ambientais,
63 resultando em maiores valores de diversidade funcional.

64

65