

Potencial adaptativo de *Melocactus violaceus* Pfeiff (Cactaceae) para solos argilosos¹

 [Maxlene Maria Fernandes](#)^{2,4} e  [Jefferson Rodrigues Maciel](#)³

Como citar: Fernandes, M.M., Maciel, J.R. 2023. Potencial adaptativo de *Melocactus violaceus* Pfeiff (Cactaceae) para solos argilosos. Hoehnea 50: e582021. <https://doi.org/10.1590/2236-8906e582021>

RESUMO – (Potencial adaptativo de *Melocactus violaceus* Pfeiff (Cactaceae) para solos argilosos). Mudanças climáticas têm o potencial de aumentar o nível dos oceanos e destruir habitats das linhas costeiras. Esse processo aumenta o risco de extinção local das espécies que ocorrem exclusivamente nos solos arenosos da restinga e impõe urgência para entender se essas espécies especialistas apresentam plasticidade para ocupar diferentes condições de solo. *Melocactus violaceus* Pfeiff (Cactaceae) é uma espécie ameaçada de extinção da restinga com ocorrência restrita para solos arenosos. Neste estudo, foi medido o crescimento de plântulas de *M. violaceus* em solos arenosos, areno-argiloso e argiloso para avaliar sua plasticidade ambiental. Plântulas de *M. violaceus* cresceram melhor em solos arenosos. Mesmo assim, elas apresentaram plasticidade para se estabelecerem em solos argilosos. Os resultados possuem potenciais práticos para conservação da espécie e acrescentam evidências de que a família Cactaceae pode ser incorporada na hipótese do trade-off de crescimento de táxons especialistas de solos arenosos.

Palavras-chave: Ecologia, plasticidade, Restinga, solos arenosos, solos argilosos

ABSTRACT – (Adaptive potential of *Melocactus violaceus* Pfeiff (Cactaceae) to clay soils). Climate changes have the potential to increase sea level and to destroy habitats from coast lines. This process increases the risk of local extinction to species that naturally occur only in white-sand soils of restinga and imposes urgency to understand whether they present plasticity to occupy different soils habitats. *Melocactus violaceus* Pfeiff (Cactaceae) is an endangered species from restinga with restricted occurrence to whitesand soils. In this paper, we measure the growth of seedlings of *M. violaceus* under whitesand soil, white-sand clay, and clay soils to evaluate the environmental plasticity of this species. Seedlings of *M. violaceus* grew best in sand soils. However, they present plasticity to adapt to clay soils. Our results have practical potential for the species conservation and add evidence that the Cactaceae family can be incorporated into the trade-off hypothesis of sand-white soils specialists.

Keywords: clay soils, Ecology, plasticity, Restinga, white-sand soils

Introdução

Um dos efeitos esperados das mudanças climáticas é a elevação do nível dos oceanos (Fitzgerald *et al.* 2008). Estima-se que o nível dos oceanos poderá subir entre 0,5 e 2,5 metros em 2100 (Nichols & Cazenave 2010, Kulp & Strauss 2019). Mesmo dentro de uma perspectiva mais otimista, uma das consequências do aumento do nível dos oceanos é a destruição das linhas costeiras (Fitzgerald *et*

al. 2008, Nichols & Cazenave 2010, Vitousek *et al.* 2019). Essa destruição pode reduzir em curto espaço de tempo os habitats das espécies que vivem em ambientes próximos do mar, que já estão limitados por conta da intensa urbanização que geralmente ocorre nas áreas costeiras (Esser *et al.* 2019, Inague *et al.* 2021). Mesmo com esse conjunto de ameaças, ainda é pouco conhecido se as espécies que vivem nesses ambientes costeiros apresentam plasticidade ambiental para responder a mudanças rápidas e extremas.

1. Parte do Trabalho de Conclusão de Curso da primeira Autora

2. Universidade de Pernambuco, Instituto de Ciências Biológicas, Rua Arnóbio Marques, 310, Santo Amaro, 50100-130 Recife, PE, Brasil

3. Prefeitura da Cidade do Recife, Jardim Botânico do Recife, Rodovia BR 232, s/n, Curado, 50791-540 Recife, PE, Brasil

4. Autor para correspondência: fhe.fernandes@gmail.com

Esse processo coloca em risco a complexa formação vegetal litorânea encontrada na planície arenosa de idade quaternária do litoral brasileiro, que é localmente conhecida como restinga (Esser *et al.* 2019, Inague *et al.* 2021). Na restinga são encontradas diversas fitofisionomias que variam desde vegetação herbácea a florestais (Araújo & Lacerda 1987, Scarano 2002, Melo Júnior & Boeger 2015). As comunidades vegetais da restinga tem o solo como o principal fator limitante, mas são muito influenciadas pela proximidade com o mar e apresentam adaptações morfológicas e fisiológicas para lidar com a alta salinidade, elevadas temperaturas, exposição severa à incidência solar, as ações dos ventos, solos pobres em nutrientes e um elevado déficit hídrico (Sultan 2000, Zamith & Scarano 2004). Além das ameaças esperadas pelas mudanças climáticas, as ações antrópicas fragilizam e fragmentam ainda mais a restinga, aumentando o risco de extinção das espécies encontradas nesse ambiente.

Melocactus violaceus Pfeiff. é uma das espécies ameaçadas de extinção da restinga (Zappi *et al.* 2011, Machado *et al.* 2013). Nativa da região leste do Brasil, as populações desta espécie ocorrem naturalmente disjuntas ao longo da sua extensão geográfica, que vai do Ceará ao Rio de Janeiro (Figueiredo 2016). Esse padrão é atribuído às especificidades de suas preferências de habitats (Taylor 1991, Menezes *et al.* 2012, Figueiredo 2016). A espécie é a única do seu gênero que ocorre na restinga e dunas fluviais, onde suas plantas se agrupam em colônias ou são encontradas solitariamente (Taylor 1991, Figueiredo 2016). Por conta das especificidades de seu habitat, *M. violaceus* também é ameaçada pelas mudanças climáticas. Isso torna relevante saber se a espécie tem a capacidade de se adaptar em condições diferentes do habitat arenoso onde suas populações ocorrem.

Para a maioria das espécies é esperado que a principal resposta às mudanças climáticas ocorra através da migração para ambientes que estejam dentro de suas preferências ecológicas e climáticas (Brito-Morales *et al.* 2018). Mas as espécies adaptadas a tipos de solos específicos apresentam capacidade mais limitada para a dispersão (Corlett & Tomlinson 2019). E no caso de espécies da restinga essa dispersão é mais limitada pela destruição dos habitats promovidas pelo avanço da urbanização nas áreas costeiras. Evidências sugerem que espécies arbóreas especialistas de solos arenosos apresentam capacidade para sobreviver e crescer positivamente em solos argilosos (Fine *et al.* 2004, Rajakaruna 2018). Essa plasticidade oferecerá uma alternativa para espécies da restinga encontrarem novos habitats disponíveis. Como *M. violaceus* ocorre apenas em solos expostos e formados por areia branca (Taylor 1991, Menezes *et al.* 2012, Figueiredo 2016), é fundamental testar se ela também apresenta a mesma plasticidade que espécies arbóreas apresentam (Corlett & Tomlinson 2019).

Portanto, o objetivo principal desse trabalho é avaliar se *M. violaceus* tem potencial adaptativo para se estabelecer

em solos com maior teor de argila. Investigou-se também a plasticidade ambiental (edáfica) de *M. violaceus* e se essa característica fornece evidências para planos de conservação que levem em conta às mudanças climáticas e outras ameaças que a restinga sofre. As seguintes hipóteses foram testadas neste trabalho: (1) plântulas de *M. violaceus* possuem potencial de sobrevivência apenas em solos arenosos; e (2) nos solos arenosos as plântulas de *M. violaceus* crescem mais rápido e com mais vigor do que em solos argilosos.

Material e Métodos

Espécie estudada – *Melocactus violaceus* Pfeiff. pertence à família Cactaceae (Ribeiro-Silva *et al.* 2011). Esta espécie apresenta cefálio claro e cerdas rubras (figura 1). Suas flores são pequenas, mas vistosas, apresentando coloração rósea à avermelhada, caracterizadas também por serem tubulares e hermafroditas. O fruto desta espécie é uma baga de coloração alva (figura 1) e as sementes são negras e envoltas por mucilagem (Taylor 1991). São reconhecidas três subespécies para *M. violaceus*: *M. subsp. violaceus*, *M. subsp. margaritaceus* N.P.Taylor e *M. subsp. ritteri* N.P.Taylor (Taylor 1991).

Área de coleta – As sementes foram obtidas da única população conhecida de *Melocactus violaceus* subsp. *margaritaceus* em Pernambuco, localizadas em um fragmento de restinga da praia de Guadalupe, município de Sirinhaém, litoral sul do Estado (Mattos 2018). A restinga está situada numa Área de Proteção Ambiental, regulamentada pela legislação ambiental vigente. Nesta restinga, Cantarelli *et al.* (2012) detectaram três tipos fisionômicos distintos e *M. violaceus* ocorre na fisionomia denominada campo não inundável. O campo não inundável possui solo levemente ácido composto por 98,01% de areia e 1,21% de matéria orgânica.

Germinação e estabelecimento do experimento – Os frutos coletados passaram por um processo de secagem e posterior separação das sementes. Após o processamento, as sementes foram colocadas para germinar em bandejas plásticas contendo substrato formado por uma camada superficial de areia lavada e uma camada basal de composto orgânico rico em nutrientes. As bandejas foram mantidas em casa de vegetação no Jardim Botânico do Recife sob a mesma condição de luminosidade (iluminação ambiente) com regas semanais aplicando 1 L de água para cada bandeja com borrifador manual. Após 180 dias foram obtidas 75 plântulas com diferentes níveis de crescimento.

Decorridos 180 dias após a germinação, as plântulas foram separadas em grupos de 25 e submetidas a três diferentes condições de solo. As três condições de solo foram preparadas com uma proporção de 50% de composto orgânico, mas se diferenciam na concentração de argila e areia. No tratamento intermediário as proporções do substrato foram de 25% de areia e 25% de argila além do

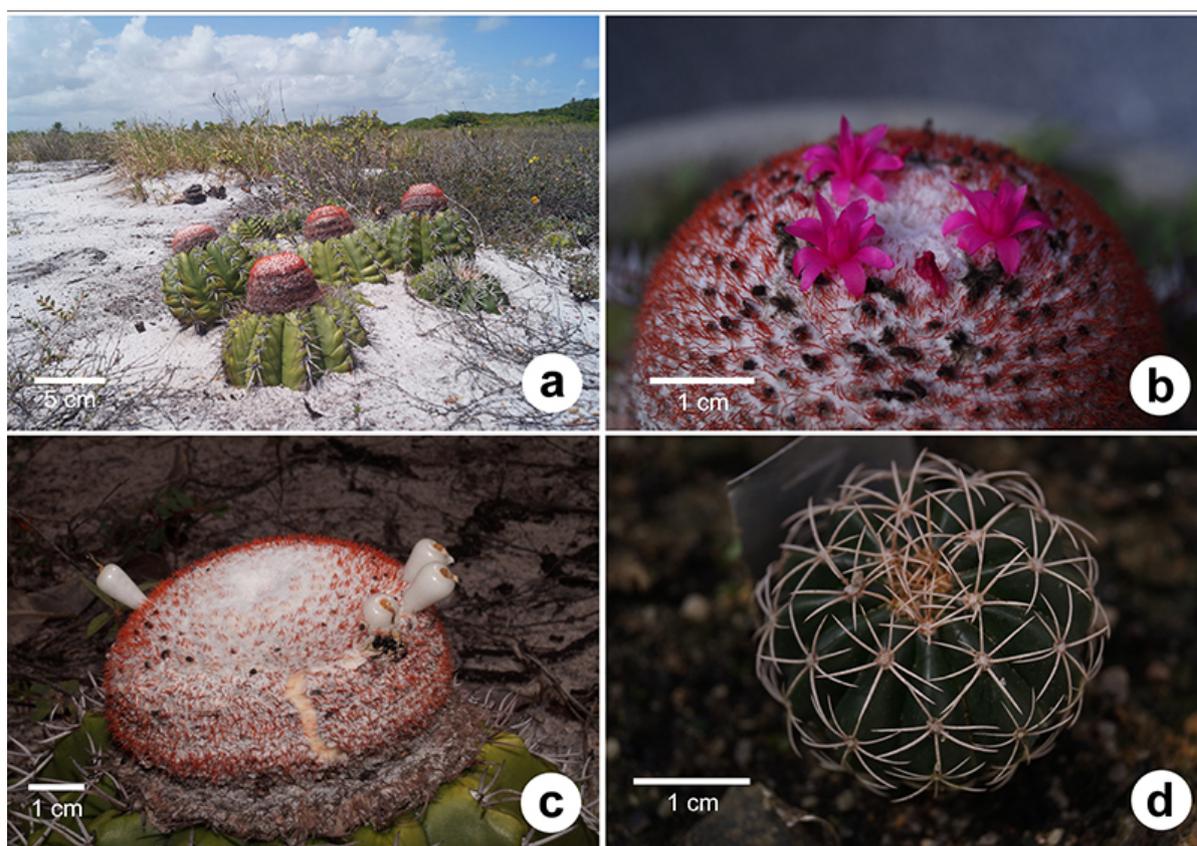


Figura 1. Morfologia e habitat de *Melocactus violaceus* Pfeiff. a. hábito e habitat. b. cefálio e flores. c. cefálio e frutos. d. plântulas.

Figure 1. Morphology and habitat of *Melocactus violaceus* Pfeiff. a. plant habit and habitat. b. cephalium and flowers. c. cephalium and fruits. d. seedlings.

composto orgânico; no tratamento argiloso, 50% de argila; e no tratamento arenoso, 50% de areia.

Para analisar o crescimento foi utilizado como parâmetro o diâmetro da parte aérea (DPA) que se refere a medição transversal do cladódio de cada plântula. Com auxílio de paquímetro digital (150 foram tomadas as medidas de diâmetro de parte aérea-DPA das plântulas a cada 60 dias em um período de 180 dias. Para cada indivíduo foi calculada a média simples das três medições de crescimento. Para cada um dos tratamentos, foi calculada uma média total de crescimento e a média total de cada um dos três períodos de medição.

Análises estatísticas – Para verificar se houve diferença significativa entre as médias de crescimento total e média entre cada uma das medições foram realizadas análises de variância (ANOVA) e testes pareados de Tuckey. Para verificar se os dados atendem aos pressupostos da normalidade da distribuição e da homogeneidade da variância foram realizados os testes de Shapiro-Willk e Levene, respectivamente. Todas as análises estatísticas foram realizadas no ambiente estatístico R.

Resultados

Foram registradas apenas três mortes nos compostos analisados, duas plântulas morreram no tratamento areno-argiloso e uma plântula morreu no tratamento argiloso. Houve diferenças significativas de crescimento em cada momento de medição (Medição 1: $Df = 2$, $F = 5,22$, $p < 0,01$; Medição 2: $Df = 2$, $F = 8,05$, $p < 0,01$; Medição 3: $Df = 2$, $F = 3,72$, $p = 0,04$). Também houve diferenças significativas do crescimento total das plântulas em cada um dos substratos ($Df = 2$, $F = 5,29$, $p < 0,01$). Os testes de Shapiro-Wilk ($W = 0,98253$, $p = 0,45$) e Levene ($p = 0,36$) indicaram que os pressupostos de normalidade e homogeneidade das variâncias não foram violados.

Os tratamentos arenoso e areno-argiloso mostraram superioridade ao tratamento argiloso (figura 2 a, tabela 1). Inicialmente as plântulas no tratamento predominantemente arenoso apresentaram maior crescimento, principalmente no intervalo entre a primeira e a segunda medição (figura 2 a, tabela 1). A partir da segunda medição as plântulas submetidas ao tratamento areno-argiloso acompanharam o crescimento das plântulas submetidas ao tratamento arenoso (figura 2 a,

tabela 1). Quanto ao tratamento do solo predominantemente argiloso as plântulas apresentaram menor crescimento, no entanto, a tendência de crescimento indica uma dinâmica de ajuste similar a dos outros tratamentos (figura 2 a, tabela 1).

As plântulas submetidas ao substrato predominantemente arenoso apresentaram o maior crescimento total entre as três

condições (figura 2 b, tabela 1). Mesmo assim, as plântulas submetidas à condição intermediária apresentaram média e mediana de crescimento semelhantes à do tratamento arenoso (figura 2 b, tabela 1). Por sua vez, as plântulas do tratamento argiloso apresentaram crescimento muito menos vigoroso do que as dos demais tratamentos.

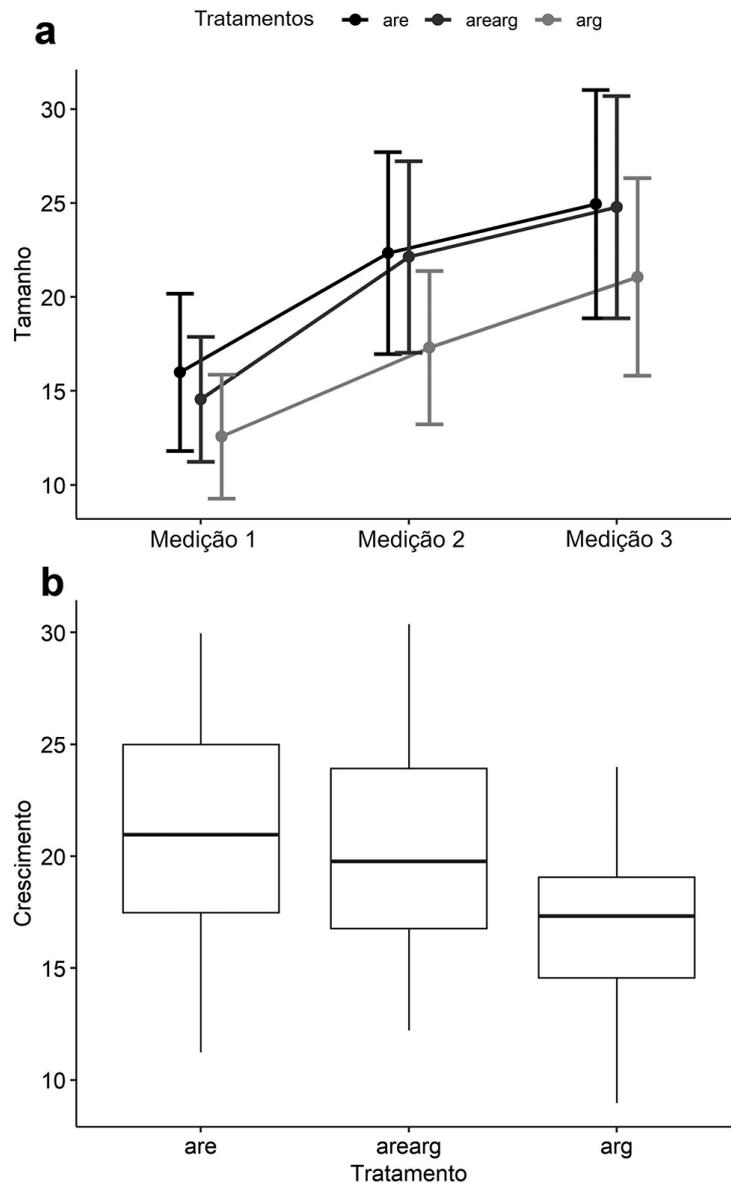


Figura 2. Crescimento das plântulas de *Melocactus violaceus* Pfeiff. a. Tamanho das plântulas de *Melocactus violaceus* em milímetros nos três tratamentos de solo durante as três medições. b. Crescimento total em três diferentes condições de solo. Siglas dos tratamentos de solo. are: arenoso (50% areia e 50% composto orgânico); arearg: misto (25% argila, 25% areia e 50% composto orgânico); arg: argiloso (50% argila e 50% composto orgânico).

Figure 2. Growth of *Melocactus violaceus* Pfeiff. seedlings. a. Size of *Melocactus violaceus* seedlings in millimeters over three soils treatments at three measurements. b. Total growth over three soils treatments. Labels of soils treatments. are: white sandy soil (50% sand e 50% organic matter); arearg: mixed soil (25% clay, 25% sand e 50% organic matter); arg: clay soil (50% clay e 50% organic matter).

Tabela 1. Resultados do Teste de Tukey da diferença totalmente significativa entre os três tratamentos a que foram submetidas plântulas de *Melocactus violaceus* Pfeiff. Valores de $p \leq 0.05$ mostra diferença significativa nas médias de crescimentos entre os pares de tratamento. Siglas dos tratamentos de solo. are: arenoso (50% areia e 50% composto orgânico); arearg: misto (25% argila, 25% areia e 50% composto orgânico); arg: argiloso (50% argila e 50% composto orgânico).

Table 1. Results of Tukey's honestly significant difference test of the growth of seedlings of *Melocactus violaceus* Pfeiff. subjected to three soils treatments. Values of $p \leq 0.05$ show significant difference between medians of growth between pairs of soils treatments. Labels of soils treatments. are: white sandy soil (50% sand e 50% organic matter); arearg: mixed soil (25% clay, 25% sand e 50% organic matter); arg: clay soil (50% clay e 50% organic matter).

Medição	Tratamentos	P
1 ^a	are x arearg	0,37
	are x arg	< 0,01
	arearg x arg	0,15
2 ^a	are x arearg	0,99
	are x arg	< 0,01
	arearg x arg	< 0,01
3 ^a	are x arearg	0,99
	are x arg	0,07
	arearg x arg	0,09
Crescimento	are x arearg	0,83
	are x arg	< 0,01
	arearg x arg	0,04

Discussão

Os resultados indicam que as condições de solo predominantemente arenoso são as ideais para o estabelecimento inicial das plântulas de *M. violaceus*. Mesmo assim, as plântulas de *M. violaceus* apresentaram plasticidade para se estabelecerem em solos menos arenosos. No entanto, notou-se que as condições do solo argiloso impõem restrições ao crescimento inicial das plântulas. Esses resultados refletem as restrições ambientais observadas nas populações naturais da espécie, não confirmam a hipótese de que as plântulas de *M. violaceus* sobreviveriam apenas em solos arenosos, mas ratificam que as plântulas dessa espécie se desenvolvem melhor em solos arenosos.

Melocactus violaceus parece ser muito ajustada ao seu habitat e este fator explica a capacidade de estabelecimento e

desenvolvimento positivo nos substratos predominantemente arenosos, visto que estas são as condições que mais se assemelham as condições de substratos típicas em que suas populações se encontram (Taylor 1991, Menezes *et al.* 2012, Figueiredo 2016). O solo arenoso é caracterizado por ser, em geral, pobre em nutrientes e apresentar alta mobilidade de minerais (Lambers *et al.* 2011). Assim, os vegetais típicos deste ambiente necessitam de diversas adaptações sobretudo no sistema radicial para se estabelecer (Bresolin 1979). As espécies dominantes de ambientes cujos solos são pobres apresentam mais especializações em seus sistemas radiciais, o que seria extremamente necessário para o processo de colonização (Lambers *et al.* 2008). *Melocactus violaceus* apresenta raízes bem desenvolvidas com grânulos de areia fortemente aderidos, um indicativo de provável especialização radicial para solos arenosos (Bravo Filho 2014).

Esse tipo de especialização é encontrado em outras espécies de cactos, como por exemplo *Discocactus placentiformis* cujas raízes apresentam uma função chamada “sand-binding”, onde ocorre a liberação de substâncias que aumentam a aderência dos grãos de areia e a área de absorção (Abrahão *et al.* 2014). Espécies com a adaptação “sand-binding” liberam grandes quantidades de exsudatos de carboxilases e fosfatases que são essenciais na captação de formas não solúveis de fosforo (Abrahão *et al.* 2014). Sendo assim, o mecanismo “sand-binding” confere uma vantagem adaptativa as espécies na aquisição de nutrientes nos substratos arenosos, onde a produtividade e estabelecimento vegetal tende a ser limitada pelo fósforo ao invés do nitrogênio (Turner & Condrón 2013).

Uma explicação possível para o retardo observado no crescimento e desenvolvimento das plântulas em solo argiloso pode ser dada pela maior impedância mecânica que este tipo de solo oferece para expansão radicial, que leva a um menor rendimento na captação de água e nutrientes (Hakansson *et al.* 1988, Lipiec & Stepniewski 1995, Passioura 2002). Uma das estratégias adaptativas de vegetais submetidos ao solo argiloso é alocar os recursos metabólicos para investir no crescimento em diâmetro das raízes, causando desfalque no direcionamento dos recursos para produção e crescimento da parte aérea (Poorter & Nagel 2000). Esta alteração pode ser explicada usando a teoria do equilíbrio funcional a qual prevê a ocorrência de mudanças na alocação de biomassa em direção aos brotos ou raízes de acordo com a necessidade de recurso acima ou abaixo do solo (Poorter & Nagel 2000, Reich 2002).

As plântulas de *M. violaceus* apresentaram capacidade de estabelecimento quando submetidas ao solo predominantemente argiloso, mesmo que este substrato seja completamente diferente das condições naturais onde as populações da espécie ocorrem (Taylor 1991, Menezes *et al.* 2012, Figueiredo 2016). Há evidências de que táxons especialistas de solo arenoso podem apresentar crescimento

positivo em solo argiloso mas que outros fatores, como redução no fluxo de ar e de água, limitam e retardaram esse crescimento (Rajakaruna 2018). Em testes com pares de espécies arbóreas filogeneticamente relacionadas mas especializadas em tipos de solos diferentes, espécies de solos arenosos apresentaram crescimento positivo mas limitado em solos argilosos (Fine *et al.* 2004). Em solos argilosos, as espécies especialistas de solos arenosos investem menos em crescimento e mais em mecanismos de defesa contra herbívoros (Agrawal 2007). Com a ausência de herbivoria, as plântulas de *M. violaceus* confirmaram esse padrão, acrescentando ao conjunto de evidências dessa hipótese uma espécie da família Cactaceae.

Apresentar plasticidade ambiental é um precursor da resposta adaptativa tanto quanto a carga genética (Via *et al.* 1995). As espécies com essa plasticidade apresentam vantagem adaptativa e a capacidade de explorar a heterogeneidade ambiental imposta em seu processo evolutivo, o que aumenta as chances de sobrevivência de uma espécie em um cenário de mudanças ambientais (Via *et al.* 1995, Forde 2002, El-Soda *et al.* 2014, Grime 2002). A maioria dos ambientes edáficos extremos apresenta um gradiente edáfico em escala fina que permite os táxons moverem-se minimamente (Corlett & Tomlinson 2019). Na restinga, os substratos variam significativamente em percentuais de areia e matéria orgânica e refletem diferenças na composição e estrutura das comunidades vegetais (Cantarelli *et al.* 2012, Almeida *et al.* 2009). Isso pode oferecer a *M. violaceus* oportunidades de ocupação de outros tipos de solos menos raros dentro da própria restinga.

Melocactus violaceus mostrou capacidade de estabelecimento em condições de solo diferentes do seu nicho natural. Isto indica que a espécie apresenta habilidade em lidar com a heterogeneidade ambiental imposta e explorar novas condições de nicho. Esses resultados tem implicações práticas significativas para a conservação da espécie. Mudanças climáticas e fragmentação impõem a necessidade de adotar medidas conservacionistas mais urgentes para essa espécie, como a reintrodução ou translocação. As evidências mostradas neste trabalho indicam que há uma tolerância nos estágios iniciais do desenvolvimento das plântulas para novas condições de solo. Mas ainda resta responder se indivíduos adultos respondem de maneira diferente se submetidos a substratos não arenosos.

Agradecimentos

A primeira autora é grata pela bolsa de Cooperação Técnica (BCT-0392-2.01/18) concedida pela FACEPE no âmbito da ARC-0125-2.03/18 que permitiu a realização dessa pesquisa. Os dois autores são gratos aos gestores do Jardim Botânico do Recife pelo apoio logístico e institucional.

Contribuições dos autores

Maxlene Maria Fernandes: contribuiu com a concepção da pesquisa, com a coleta de dados, com a análise dos dados, com a interpretação dos resultados e com a redação de todas as versões do manuscrito.

Jefferson Rodrigues Maciel: contribuiu com a concepção da pesquisa, com a captação dos recursos financeiros, com a análise dos dados, com a interpretação dos resultados e com a redação de todas as versões do manuscrito.

Conflito de interesses

Não há conflito de interesses.

Literatura citada

- Abrahão, A., Lambers, H., Sawaya, A.C.H.F., Mazzafera, P. & Oliveira, R.S.** 2014. Convergence of a specialized root trait in plants from nutrient-impooverished soils: phosphorus-acquisition strategy in a nonmycorrhizal cactus. *Oecologia* 176: 345-355.
- Agrawal, A.A.** 2007. Macroevolution of plant defense strategies. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 103-109.
- Almeida Jr, E.B.D., Olivo, M.A., Araújo, E.D.L. & Zickel, C.S.** 2009. Caracterização da vegetação de restinga da RPPN de Maracáipe, PE, Brasil, com base na fisionomia, flora, nutrientes do solo e lençol freático. *Acta Botanica Brasilica* 23: 36-48.
- Araújo, D.S.D. & Lacerda, L.D.** 1987. A natureza das restingas. *Ciência Hoje* 6: 42-48.
- Bravo Filho, E.S.** 2014. Diversidade, etnobotânica e propagação de cabeça-de-frade (*Melocactus* Link & Otto-Cactaceae) no estado de Sergipe. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão.
- Bresolin, A.** 1979. Flora da restinga da Ilha de Santa Catarina Material Suplementar: carta chorographica do município de Florianópolis. *Insula* 10: 3-54.
- Brito-Morales, I., Molinos, J.G., Schoeman, D.S., Burrows, M.T., Poloczanska, E.S., Brown, C.J., Ferrier, S., Harwood, T.D., Klein, C.J., McDonald-Madden, E., Moore, P., Pandolfi, J.M., Watson, J.E.M., Wenger, A.S. & Richardson, A.J.** 2018. Climate velocity can inform conservation in a warming world. *Trends in Ecology & Evolution* 33: 441-457
- Cantarelli, J.R., Almeida Jr, E.B., Santos-Filho, F.S. & Zickel, C.S.** 2012. Tipos fisionômicos e flora vascular da restinga da APA de Guadalupe, Pernambuco, Brasil. *Insula* 41: 95-117.

- Corlett, R.T. & Tomlinson, K.W.** 2020. Climate change and edaphic specialists: irresistible force meets immovable object? *Trends in Ecology & Evolution* 35: 367-376.
- El-Soda, M., Malosetti, M., Zwaan, B.J., Koornneef, M. & Aarts, M.G.** 2014. Genotype \times environment interaction QTL mapping in plants: lessons from Arabidopsis. *Trends in Plant Science* 19: 390-398.
- Esser, L.F., Neves, D.M. & Jarenkow, J.A.** 2019. Habitat-specific impacts of climate change in the Mata Atlântica biodiversity hotspot. *Diversity and Distributions* 25: 1846-1856.
- Figueiredo, M.S.L.** 2016. Population biology of the melon cactus *Melocactus violaceus* subsp. *violaceus* (Cactaceae) on a Brazilian sandy coastal plain. *Oecologia Australis* 20: 51-57.
- Fine, P.V.A., Mesones, I. & Coley, P.D.** 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* 305: 663-665.
- Fitzgerald, D.M., Fenster, M.S., Argow, B.A. & Buynevich, I.V.** 2016. Coastal impacts due to sea-level rise. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 36: 601-647.
- Forde, B.G.** 2002. Local and long-range signaling pathways regulating plant responses to nitrate. *Annual Review of Plant Biology* 53: 203-224.
- Grime, J.P. & Mackey, J.M.L.** 2002. The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecology* 16: 299-307.
- Håkansson, I., Voorhees, W.B. & Riley, H.** 1988. Vehicle and wheel factors influencing soil compaction and crop response in different traffic regimes. *Soil and Tillage Research* 11: 239-282.
- Inague, G.M., Zwiener, V.P. & Marques, M.C.** 2021. Climate change threatens the woody plant taxonomic and functional diversities of the Restinga vegetation in Brazil. *Perspectives in Ecology and Conservation* 19: 53-60.
- Kulp, S.A. & Strauss, B.H.** 2019. New elevation data triple estimates of global vulnerability to sea-level rise and coastal flooding. *Nature Communications* 10: 4844.
- Lambers, H., Brundrett, M.C., Raven, J.A. & Hopper, S.D.** 2011. Plant mineral nutrition in ancient landscapes: high plant species diversity on infertile soils is linked to functional diversity for nutritional strategies. *Plant and Soil* 348: 7-27.
- Lambers, H., Raven, J.A., Shaver, G.R. & Smith, S.E.** 2008. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 95-103.
- Lipiec, J. & Stępniewski, W.** 1995. Effects of soil compaction and tillage systems on uptake and losses of nutrients. *Soil and Tillage Research* 35: 37-52.
- Mattos, G.L.** 2018. Relatório de coleta e descrição do habitat de *Cryptanthus zonatus* e *Melocactus violaceus*. *Arrudea* 4: 25-32.
- Melo Júnior, J.C.F. & Boeger, M.R.T.** 2015. Riqueza, estrutura e interações edáficas em um gradiente de restinga do Parque Estadual do Acaraí, Estado de Santa Catarina, Brasil. *Hoehnea* 42: 207-232.
- Menezes, M.O.T., Santos, M.R., Prieto, P.V., Hering, R.L.O., Barros, F.S.M., Borges, R.A.X., Kutschenko, D.C. & Valente, A.S.M.** 2013. Cactaceae. *In: G. Martinell & M.A. Moraes* (eds.). Livro Vermelho da Flora do Brasil. Andrea Jakobsson & Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. pp. 402-431.
- Menezes, M.O.T., Taylor, N.P. & Castro, A.S.F.** 2012. New disjunct record of *Melocactus violaceus* in Ceará, north-eastern Brazil. *Bradleya* 30: 151-154.
- Nicholls, R.J. & Cazenave, A.** 2010. Sea-level rise and its impact on coastal zones. *Science* 328: 1517-1520.
- Passioura, J.B.** 2002. Soil conditions and plant growth. *Plant, Cell & Environment* 25: 311-318.
- Poorter, H. & Nagel, O.** 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients, and water: a quantitative review. *Functional Plant Biology* 27: 1191-1191.
- Rajakaruna, N.** 2018. Lessons on evolution from the study of edaphic specialization. *The Botanical Review* 84: 39-78.
- Reich, P.B.** 2002. Root-shoot relations: Optimality in acclimation and adaptation or the 'Emperor's new clothes'? *In: F. Waisel, A. Eshel & U. Kafkafi* (eds.). *Plant roots: the hidden half*. Marcel Dekker Inc., New York. pp. 205-220.
- Ribeiro-Silva, S., Zappi, D.C., Taylor, N.P. & Machado, M.C.** 2011. Plano de Ação Nacional para a conservação das Cactáceas. Série Espécies Ameaçadas no 24. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Brasília.
- Scarano, F.R.** 2002. Structure, function, and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany* 90: 517-524.
- Taylor, N.P.** 1991. The genus *Melocactus* (Cactaceae) in Central and South America. *Bradleya* 1991: 1-80.
- Turner, B.L. & Condron, L.M.** 2013. Pedogênese, dinâmica de nutrientes e desenvolvimento de ecossistemas: o legado de TW Walker e JK Syers. *Plantar Solo* 367: 1-10.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., De Jong, G., Scheiner, S.M., Schlichting, C.D. & Van Tienderen, P.H.** 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 212-217.

Vitousek, S., Barnard, P.L., Fletcher, C.H., Frazer, N., Erikson, L. & Storlazzi, C.D. 2017. Doubling of coastal flooding frequency within decades due to sea-level rise. *Scientific Reports* 7: 1399.

Zamith, L.R. & Scarano, F.R. 2004. Produção de mudas de espécies das Restingas do município do Rio de Janeiro, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18: 161-176.

Editor Associado: Wagner Ferreira †

Submissão: 17/08/2021

Aceito: 25/12/2022

Preprint: 23/02/2023

