

CONVERGÊNCIA MORFOLÓGICA EM PLÂNTULAS É MAIOR EM CLAREIRAS DO QUE EM SUB-BOSQUE

Bethânia Oliveira Azambuja

INTRODUÇÃO

Há décadas pesquisadores buscam compreender melhor as associações entre plantas em determinadas comunidades. Diamond (1975), na busca por processos que explicassem os padrões encontrados na natureza, propôs que haveriam algumas regras de montagem para as comunidades. Uma dessas regras seria a limitação de similaridade: as espécies interfeririam umas nas outras, por exemplo, devido à competição ou alelopatia, e caso não ocupassem nichos diferentes, uma delas seria melhor competidora e então haveria exclusão competitiva (Stubbs & Wilson, 2004). Outra explicação para a estruturação das comunidades de plantas é baseada em perturbações geradas pelo ambiente (filtros ambientais), as quais agiriam selecionando apenas plantas adaptadas morfológica e fisiologicamente a sobreviverem a tais perturbações. Neste caso, as plantas em determinada comunidade tenderiam a ter atributos

mais semelhantes entre si do que quando comparadas às plantas presentes em outras comunidades. Haveria assim uma convergência de atributos dentro das comunidades (Grime, 2006). Passada a limitação da dispersão de sementes, o estabelecimento de plântulas pode ser influenciado tanto pela competição com plântulas vizinhas (levando à divergência de atributos/regras de montagem) quanto pelos filtros ambientais (levando à convergência de atributos), e esses dois fatores não são excludentes. Portanto, a associação entre as plantas de uma comunidade será um resultado de qual desses processos atuaria preferencialmente (Wilson, 2001).

Quando se forma uma clareira, em um primeiro momento ocorrem diversas alterações abióticas, como por exemplo, o aumento da luminosidade, a diminuição da umidade e a maior exposição ao vento. Essas mudanças, por sua vez, afetam o componente biótico: plântulas tolerantes à sombra tendem a

ser substituídas por aquelas que toleram situações de alta luminosidade e que são resistentes à dessecação. Essa seleção de plantas tolerantes a condições de alta luminosidade pode estar relacionada a uma seleção de determinados atributos morfológicos, levando à convergência de atributos nas comunidades de plantas em clareiras.

No sub-bosque da floresta, no entanto, a competição por luminosidade é muito maior do que em clareiras, e por isso a limitação de similaridade resultante da partição de nicho também pode ser maior. Porém, quando observamos árvores adultas coexistentes em uma comunidade, os nichos parecem ser muito similares. Nesse caso, o nicho regenerante (plântulas e juvenis), que expressa os requerimentos da planta para obter uma maior chance de sucesso de chegar até a fase adulta (Grubb, 1977) pode explicar a coexistência. Então, a partição de nicho para árvores pode ser limitada ao estágio de regeneração (Brokaw & Busing, 2000). Como plântulas e juvenis competem diretamente com plantas herbáceas e arbustivas, por estarem no mesmo estrato vertical da floresta, neste trabalho foram consideradas plântulas todas as plantas com altura entre 5 e 100

cm, independentemente de sua forma de vida.

O sucesso de uma planta em chegar à fase reprodutiva em determinado local depende de seu estabelecimento, crescimento e sobrevivência, que são dependentes, entre outros fatores, de mecanismos fisiológicos e morfológicos (Bazzaz & Wayne, 1994). Por isso, atributos morfológicos podem ser relacionados à limitação de similaridade entre plantas e aos filtros ambientais a que estas são submetidas, e são interessantes para ajudar a descrever as diferenças que ocorrem entre plantas tolerantes à sombra e ao sol.

O objetivo desse trabalho foi responder às seguintes perguntas: (1) Há maior limitação de similaridade em plântulas no sub-bosque de florestas do que em clareiras? (2) Quais características morfológicas são mais relacionadas às plântulas em clareiras e em floresta? Minha hipótese foi de que na floresta haveria maior limitação de similaridade em plântulas do que em clareiras. Minha previsão foi de que plantas que se assemelham quanto a seus atributos morfológicos tenderiam a ocorrer em uma mesma unidade

amostral na clareira, e isso não aconteceria no sub-bosque da floresta.

MATERIAL & MÉTODOS

Local de estudo

Desenvolvi este estudo na Reserva Florestal do Km 41 (02°26'S; 59°46'W) do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF – INPA/Smithsonian Institution). Nessa área é predominante a floresta de terra firme, que ocupa grandes áreas na Amazônia Central (Pires & Prance, 1985). Essa floresta é bem estruturada, com distintos estratos verticais, e parte dela continuamente é convertida em clareiras, em um processo dinâmico que é característico das florestas maduras (Whitmore, 1978). Clareiras formadas há 11 meses pelo fenômeno de “blowdown” (roça-de-vento) são encontradas no local. Este fenômeno é caracterizado pela queda de árvores do dossel em

grandes extensões de área, criando em um primeiro momento um ambiente com alta incidência luminosa. Nesse trabalho, amostrarei plantas em uma clareira de aproximadamente 6 ha formada por “blowdown” e áreas de floresta madura próximas a esta clareira.

Amostragem das plântulas e atributos mensurados

Caracterizei plântulas presentes em 12 parcelas de 1 m² localizadas na clareira e em 12 parcelas em áreas de sub-bosque adjacentes à clareira. Em cada parcela, mensei atributos morfológicos, conforme descrito na Tabela 1, de todas as plântulas entre 5 e 100 cm de altura. Classifiquei as plântulas em morfotipos para obter a riqueza média de morfotipos por parcela. A distância entre parcelas foi de pelo menos 10 m, sendo que parcelas localizadas na floresta estavam distantes no mínimo 50 m da borda da clareira.

Tabela 1. Atributos das folhas, forma de obtenção dos dados e classes observadas em plântulas de clareira e sub-bosque da floresta de terra firme da Reserva do Km 41, Amazônia Central.

| Atributos das folhas | Forma de obtenção | Classes |
|-----------------------|-----------------------------|------------------------|
| Forma foliar | Razão comprimento / largura | Quantitativo |
| Comprimento e Largura | Média de 3 folhas | Quantitativo |
| Tipo de lâmina foliar | Visual | Composta ou simples |
| Margem foliar | Visual | Recortada ou inteira |
| Consistência | Visual | Membranosa ou coriácea |
| Tricomas | Visual | Presença ou ausência |

Para plantas com folhas compostas, considerei os folíolos como unidade de medida para comprimento e largura da lâmina foliar, uma vez que estes representam a unidade fotossintética da planta.

Análises estatísticas

Organizei para cada um dos dois ambientes estudados duas matrizes de similaridade entre plantas: uma com base nos atributos morfológicos (matriz de similaridade morfológica) e outra com base nas parcelas em que as plantas ocorreram (matriz de similaridade de ocorrência). Os índices de similaridade utilizados foram Gower e Sørensen, respectivamente. Calculei então a correlação entre as duas matrizes através do teste de Mantel, com 1000 permutações. Essa análise foi usada para testar se plantas que ocorrem em uma mesma unidade amostral tendem a ser mais similares morfológicamente entre si. Para analisar as relações dos atributos morfológicos com os ambientes amostrados, realizei uma análise de componentes principais biplot (PCA) dos indivíduos de plantas em relação às variáveis morfológicas, especificando quais indivíduos foram amostrados nas clareiras e na floresta.

RESULTADOS

Amostrei 190 plântulas nas parcelas de clareira e 149 nas parcelas de sub-bosque. A riqueza média de morfotipos por parcela não diferiu entre os dois ambientes ($9,7 \pm 3,9$ na clareira e $8,6 \pm 1,5$ no sub-bosque). Houve correlação entre as matrizes de similaridade morfológica e de ocorrência para as plantas de clareira ($r_M = 0,03$, $p = 0,003$), mas não para plantas do sub-bosque ($r_M = 0,006$, $p = 0,248$), mostrando que plantas localizadas em uma mesma unidade amostral são similares morfológicamente na clareira, mas não no sub-bosque.

Quanto aos atributos morfológicos relacionados a cada ambiente, na clareira houve maior ocorrência de plântulas com folhas maiores, com margens foliares recortadas e tricomas, enquanto na floresta predominaram plântulas com folhas compostas e de forma alongada (Tabela 2). O desvio padrão da forma foliar foi maior na floresta, indicando maior heterogeneidade de formas neste ambiente. A análise de componentes principais biplot indicou que as plantas de sub-bosque tendem a compartilhar algumas características morfológicas: folhas compostas, com maior razão

comprimento/largura, sem tricomas e com borda inteira. Já as plantas de clareiras tendem a apresentar folhas com menor razão comprimento/largura, com

tricomas e bordas recortadas. A consistência não foi importante para diferenciar a morfologia das folhas destes dois ambientes (Figura 1).

Tabela 2. Atributos morfológicos mensurados em plantas de clareira e sub-bosque florestal, na Reserva do Km 41, Amazônia Central (média; \pm desvio padrão). Forma = razão entre comprimento e largura da folha (quanto mais alongada a folha, maior o valor de forma), Compr. = comprimento foliar, Tipo de lâmina = folha composta/simples, Margem = margem foliar (recortada/inteira).

| Ambiente | Forma | Compr. (cm) | Largura (cm) | Tipo de lâmina | Margem | Espessura | Presença de tricomas |
|----------|------------------------|-------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| Clareira | 3,18 ($\pm 2,04$) | 10,19 ($\pm 5,68$) | 3,67 ($\pm 2,25$) | 0,24 ($\pm 0,43$) | 0,34 ($\pm 0,47$) | 0,13 ($\pm 0,34$) | 0,35 ($\pm 0,52$) |
| Floresta | 4,40 ($\pm 8,39$) | 9,93 ($\pm 6,23$) | 2,96 ($\pm 1,83$) | 0,32 ($\pm 0,46$) | 0,19 ($\pm 0,40$) | 0,17 ($\pm 0,38$) | 0,07 ($\pm 0,26$) |

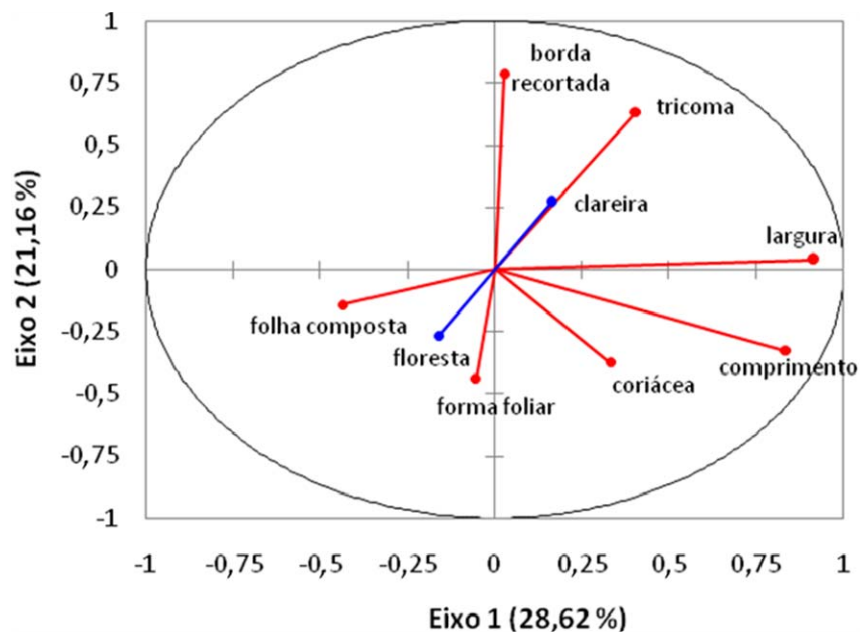


Figura 1. Análise de componentes principais (PCA) biplot para os atributos morfológicos mensurados em plântulas de clareira e sub-bosque na Reserva do Km 41, Amazônia Central. Os nomes das variáveis podem ser consultados na Tabela 1. Os eixos 1 e 2 explicam 28,62 e 21,16% da variação nos atributos, respectivamente. As linhas vermelhas representam a direção da variação dos atributos e as linhas azuis representam o eixo principal de separação das plantas dos dois ambientes.

DISCUSSÃO

A hipótese de que a limitação de similaridade em plântulas é maior no sub-bosque florestal do que na clareira foi corroborada. Isso significa que plantas localizadas em uma mesma unidade amostral são morfologicamente similares na clareira, mas não na floresta. Provavelmente isso ocorre porque a competição por luz é muito mais baixa na clareira do que no sub-bosque, e assim, a exclusão competitiva ocorre de forma bem menos intensa nas clareiras, diminuindo a limitação de similaridade neste local. Por outro lado, as condições extremas da clareira agem como um filtro ambiental, selecionando plantas com determinados atributos morfológicos. Quando comparada a riqueza de morfotipos em 1 m² de área em clareira e no sub-bosque florestal, não houve muita variação entre os ambientes. Porém, como na clareira as plantas tendem a ser mais similares, podemos dizer que há menor diversidade morfológica neste ambiente.

Segundo Brokaw & Busing (2000), nas clareiras há menor exclusão competitiva porque plantas mais adaptadas a esse ambiente coexistem com outras plantas de sub-bosque, que se estabeleceram neste ambiente por

acaso e que não apresentam características geralmente associadas a plantas de áreas abertas. Assim, plantas de clareiras não coexistiriam em um determinado local, e não teriam tempo de se especializarem (no tempo evolutivo) e nem de se excluírem por competição (no tempo ecológico). Assim, plantas típicas de clareiras tenderiam a ser muito parecidas morfologicamente porque não competem tão diretamente quanto as plantas do sub-bosque.

No sub-bosque florestal, o fator mais determinante da limitação de similaridade provavelmente é a competição por luz. A habilidade de plântulas em persistir em ambientes de intenso sombreamento tem sido citada como um possível mecanismo para a manutenção da alta diversidade nas florestas tropicais (Uhl *et al.* 1998). Como a luz é limitada neste ambiente, pode ser que haja maior diferenciação de nicho entre as plantas coexistentes. Diferentes estratégias de aproveitamento da luminosidade, como por exemplo, folhas simples ou compostas, com forma mais alongada ou arredondada provavelmente estão relacionadas à diferenciação de nicho nessas plantas, e a grande variação de forma foliar

encontrada nas plantas do sub-bosque florestal pode ser um indício dessa diferenciação.

Quanto às características morfológicas relacionadas às plantas do sub-bosque e da clareira, a seleção de atributos também parece estar relacionada com as diferentes requisições de competição e tolerância no sub-bosque e na clareira, respectivamente. A maior proporção de folhas compostas na floresta provavelmente é devida à diversificação de estratégias de aproveitamento de luz, e também à ocorrência de plantas que não sobrevivem em clareiras por serem mais sensíveis à dessecação, como por exemplo, a maioria das pteridófitas. Nas clareiras, por outro lado, plantas com tricomas são mais comuns do que no sub-bosque da floresta provavelmente porque essas estruturas relacionadas à diminuição da perda de água são vantajosas para as plantas que ocorrem nesses ambientes de alta incidência luminosa. Resultados semelhantes foram encontrados por Osses e colaboradores (2004) ao comparar plantas de interior e borda florestal: indivíduos com tricomas e margem foliar recortada foram mais comuns na borda do que no interior da floresta. Além disso, nas clareiras mais

indivíduos de folhas grandes coexistem, provavelmente porque a competição entre indivíduos com folhas grandes tende a não ser tão importante, uma vez que a luz não é um recurso limitante. Conclui-se, portanto, que características morfológicas parecem ser importantes para determinar a coexistência das plantas e estão relacionadas com o ambiente em que estas se encontram.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Glauco pela ajuda indispensável na coleta de dados, ao André e Paulo Enrique pela ajuda nas análises estatísticas, ao Daniel e à Georgia pelo compartilhamento da bibliografia e ao Thiago e Edgar pelo companheirismo em campo. Ao Zé, Flávia e Luciano pelas sugestões iniciais no projeto. Novamente, ao Zé e André, pela revisão criteriosa deste trabalho e pelas sugestões enriquecedoras. Aos colegas de EFA pelo apoio em todos os momentos! Por fim, a todos aqueles que acreditam e de alguma forma tornam possível a realização desse curso maravilhoso.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Bazzaz, F.A. & P.M. Wayne. 1994. Coping with environmental heterogeneity: the physiological

- ecology of tree seedling regeneration across the gap-understory continuum, pp. 349-390. Em: *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes Above- and Belowground* (M.M. Caldwell & R.W. Pearcy, eds.). Academic Press, San Diego.
- Brokaw, N. & R.T. Busing. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 183-188.
- Diamond, J.M. 1975. Assembly rules of species communities, pp. 342-444. Em: *Ecology and Evolution of Communities* (M.L. Cody & J.M. Diamond, eds.). Harvard University Press, Cambridge.
- Grime, J.P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17: 255-260.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52: 107-145.
- Osses, F.; Y. Sasal; M.G. Fonseca; C.A.R. Moura; N.L. Cunha; P.K. Lira. 2004. Há diferença na morfologia das folhas de plantas de sub-bosque entre o interior e a borda florestal? Em: Livro do curso de campo "Ecologia da Floresta Amazônica" (G. Machado & P. De Marco, eds.). PDBFF/INPA, Manaus.
- Pires, J.M. & G.T. Prance, 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon, pp 109-145. Em: *Amazonia* (G. Prance & T.E. Lovejoy, eds.). Pergamon, New York.
- Stubbs, W.J & J.B. Wilson, 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92: 557-567.
- Uhl, C.; K. Clark; N. Dezzeo & P. Maquirino. 1988. Vegetation dynamics in Amazon treefall gaps. *Ecology*, 69:751-763.
- Wilson, J.B. 2001. Assembly rules in plant communities. pp. 130-163. Em: *Ecological assembly rules* (E. Wether, ed.). Cambridge University Press, New York.