

Nem Teoria do Nicho ou Teoria Neutra explicam a composição das assembléias de briófitas epífilas em pequenas escalas espaciais na Amazônia Central

Eduardo dos Santos Pacifico

Introdução

Os fatores estruturais e determinantes para a composição das assembléias são diversos, como condições e variações ambientais locais e características intrínsecas das espécies, entre outros. Não há um consenso da importância relativa de cada um destes fatores na composição das assembléias (Héroult 2007). A Teoria do Nicho, elaborada inicialmente por Grinnell (1917), é usualmente utilizada para explicar estes padrões de composição. Diversas definições foram propostas para o termo nicho, sendo uma das mais utilizadas a de Hutchinson (1957), que definiu nicho como um conjunto de condições bióticas e abióticas que determinam os limites dentro dos quais as espécies podem persistir e manter populações viáveis. De acordo com esta teoria, cada indivíduo se estabelecerá somente em habitats onde as condições ambientais locais forem propícias à sua sobrevivência e reprodução. Desta forma, considerando a Teoria do Nicho, o padrão de composição das espécies

nas assembléias deve ser determinado por características ambientais que relacionam as espécies capazes de se estabelecer em determinados locais.

Em 2001, Hubbell propôs a Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia como um processo não determinístico alternativo a Teoria do Nicho. A Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia (Hubbell 2001) presume que as comunidades ecológicas são estruturadas por deriva (estocasticidade demográfica), com todos os indivíduos de uma assembléia possuindo igual probabilidade de reproduzir, morrer ou migrar (Hubbell 2005). De acordo com a Teoria Neutra, os mecanismos que geram diferenças entre os padrões de composição das espécies estão ligados à capacidade de dispersão dos indivíduos (McGill *et al.* 2006). Portanto, as assembléias mais próximas devem ser mais similares do que as assembléias mais distantes (Gaston e Chown, 2005). Assim, a Teoria do Nicho e a Teoria Neutra buscam explicar o padrão de composição das espécies nas

assembléias utilizando processos distintos.

Diversos organismos têm sido estudados à luz das duas teorias. Algumas vezes a Teoria do Nicho explica melhor os padrões encontrados e, em outros casos, a Teoria Neutra parece ser mais adequada (e.g. Cottenie 2005, Thompson & Townsend 2006). De maneira geral, a Teoria Neutra tende a explicar melhor os padrões de composição de assembléias de organismos residentes, como plantas (Chave 2004, mas veja Chu *et al.* 2007). Isto ocorre, pois organismos sésseis têm maiores restrições quanto a dispersão, o que torna a dispersão um fator mais importante na composição das comunidades.

Briófitas possuem características distintas de todas as outras plantas, como a ausência de lignina, que auxilia na sustentação e na proteção contra luz ultra-violeta. Além disso, não possuem um sistema condutor por traqueídeos, limitando ou dificultando o transporte interno de água, nem raízes, impossibilitando a absorção de água do substrato (Glime 2007). A umidade também parece não ser um fator limitante, pois muitas briófitas são tolerantes à dessecação, produzindo ao menos 74 proteínas específicas durante períodos de estiagem, além de produzir

diversas proteínas responsáveis por re-hidratar o organismo eficientemente (Glime 2007). O sombreamento parece não ser também limitante, pois, em geral, briófitas estão bem adaptadas à ambientes sombreados.

Apesar da alta capacidade de dispersão dos esporos de briófitas, o observado na natureza é que a maioria dos esporos é depositado a até 2 m de sua origem (Crum 1972, Glime 2007). Muitas briófitas são caracterizadas por possuírem dispersão limitada em escala local (Hedenâs *et al.* 2003). Soma-se ainda o fato de que outra forma muito comum de dispersão é a dispersão vegetativa, capaz de expandir localmente a colônia (Frahm 2008). Desta forma, apesar dos esporos possuírem grande capacidade de dispersão por diferentes meios (principalmente pelo vento, mas também por insetos e pela água), a distribuição de muitas espécies de briófitas é restrita (Frahm 2008, Glime 2007).

Neste contexto, este projeto visa identificar se a Teoria do Nicho ou a Teoria Neutra são capazes de explicar as diferenças na composição das assembléias de briófitas epífilas residentes na espécie *Astrocaryum sciophilum* (Arecaceae). Devido à grande tolerância apresentada pelas

briófitas à condições ambientais importantes para plantas, como umidade e luz, espera-se que a Teoria do Nicho não explique o padrão de composição das assembléias de briófitas. Por sua vez, devido às restrições na dispersão, espera-se que a Teoria Neutra explique o padrão de composição de diferentes assembléias. Portanto, espera-se que às condições ambientais locais não estejam correlacionadas com as diferenças de composição entre as assembléias, enquanto que a distância entre as assembléias deve estar correlacionada com diferenças na composição das espécies de briófitas entre as assembléias.

Métodos

Este estudo foi realizado na Reserva do Km 41, parte da Área de Relevante Interesse Ecológico do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (INPA/STRI), uma área de floresta de terra firme na Amazônia Central (02°30' S; 59°52' O). Como sistema de estudo, foram utilizadas as assembléias de briófitas epífilas que vivem sobre os folíolos da palmeira *Astrocaryum sciophilum* (Arecaceae). Estas assembléias de briófitas, limitadas às superfícies das folhas, possuem tamanho que facilita seu estudo, são facilmente encontradas e

muito abundantes (Zartman & Ilkiu-Borges 2007). Como a palmeira *A. sciophilum* possui filotaxia em forma de roseta, é possível identificar a ordem de expansão das folhas. Desta forma, foi coletado um folíolo da parte média (estimada visualmente) da quinta folha expandida de 23 indivíduos de *A. sciophilum*.

Buscando correlacionar as características ambientais locais e distância geográfica entre os pontos de coleta (variáveis preditoras) com a composição das assembléias de briófitas epífilas (variável resposta), fez-se necessário avaliar a similaridade entre todos os pares de pontos quanto a cada variável. Desta forma, mostrou-se adequado o uso de matrizes pois possibilitou avaliar simultaneamente a similaridade de cada variável entre cada par de pontos. Assim, foram feitas três matrizes, uma para as condições ambientais locais, outra para a distância geográfica entre as assembléias e uma última para a composição dos morfotipos nas assembléias. Para a comparação de quais fatores são importantes na distribuição dos morfotipos de briófitas epífilas foi realizado um teste de Mantel parcial. Este teste estima a correlação entre duas matrizes, controlando o efeito de uma terceira matriz (Legendre & Legendre

1998). Para correlacionar a composição de morfotipos e as características ambientais, excluiu-se o efeito da distância geográfica, e para correlacionar a composição de morfotipos e a distância geográfica, excluiu-se o efeito do ambiente. Todos os dados foram analisados com o programa R (R Development Core Team 2008).

A construção da matriz de composição dos morfotipos de briófitas foi feita utilizando os folíolos de *A. sciophilum*. Foi analisado com uma lupa o folíolo inteiro de *A. sciophilum*. Foram anotados os morfotipos de briófitas epífilas presentes em cada folíolo. Com estes dados, foi construída uma matriz binária de presença e ausência dos morfotipos de briófitas em cada folíolo. Em seguida, foi feita uma matriz de dissimilaridade para cada par de pontos da amostra usando o coeficiente de Jaccard (Krebs 1989). Desta forma, foi obtida a matriz de composição dos morfotipos.

Para a construção da matriz de características ambientais, foram utilizadas duas variáveis: cobertura de dossel sobre o folíolo e distância da assembléia ao igarapé mais próximo. Para estimar a cobertura vegetal sobre o folíolo, foi tirada uma fotografia digital do dossel sobre os indivíduos de *A.*

sciophilum amostrados em cada local de coleta. Posteriormente, a fotografia foi transformada em preto e branco. Considerou-se a parte branca da fotografia como a área na qual a incidência luminosa pode atingir diretamente o folíolo de *A. sciophilum* e a parte preta da fotografia como a área coberta pelo dossel. Em seguida, foi contabilizada a porcentagem de dossel (parte preta) na imagem. A distância do folíolo de *A. sciophilum* amostrado até o igarapé foi calculada no mapa da Reserva do km 41, plotando-se os pontos de coleta e medindo a menor distância até o igarapé mais próximo. Foi realizada uma correlação espacial de Pearson ajustada pelo método de Dutilleul para avaliar se as variáveis ambientais estavam correlacionadas. Como não houve indício de correlação entre elas (F da correlação de Pearson=0,048; gl corrigidos pelo método de Dutilleul=20,052; $p=0,837$), ambas foram utilizadas. Para possibilitar a comparação, as duas variáveis ambientais foram padronizadas. Foi feita uma única matriz das duas variáveis ambientais com o índice de dissimilaridade de distância euclidiana (Krebs 1989). Esta matriz representa a dissimilaridade ambiental referente à luminosidade e a distância ao igarapé mais próximo entre

os folíolos. Portanto, quanto menores os valores na matriz, mais similares eram as condições ambientais de cobertura de dossel e distância ao igarapé entre os pontos.

Para criar uma matriz da distância entre os indivíduos amostrados, os pontos de coleta foram transformados em coordenadas planares. Em seguida, foram calculadas as distâncias em linha reta entre cada par de pontos coletados, criando a matriz geográfica da distância entre os pontos de coleta. Com as três matrizes (composição dos morfotipos, variáveis ambientais e distância geográfica), foi realizado o teste de Mantel parcial para saber o quanto as variáveis ambientais e a distância geográfica explicavam o padrão de distribuição das espécies de briófitas.

Resultados

No total foram identificados sete morfotipos, sendo a maioria encontrada em todas as assembléias (média \pm dp do número de morfotipos em cada folha: 5 ± 1 morfotipos). Os 23 indivíduos de *A. sciophilum* coletados estavam distantes entre si de 141 a 2691 m (média \pm dp: 1281 ± 567 m entre si). A cobertura média do dossel sobre as folhas coletadas foi de 93,84% (dp=10,29%), enquanto a distância média entre os

pontos de coleta até o igarapé mais próximo foi de 128,87 m (dp=118,64 m).

A similaridade da composição de morfotipos de briófitas epífilas entre os indivíduos de *A. sciophilum* não estava correlacionada com as diferenças nas características ambientais, controlando o efeito da distância geográfica entre pontos de coleta (r de Mantel parcial=-0,039; p=0,659). A composição das espécies de briófitas epífilas também não estava correlacionada com a distância entre os indivíduos de *A. sciophilum*, controlando o efeito das características ambientais (r de Mantel parcial= -0,020; p=0,624).

Discussão

O fato de que a similaridade da composição das espécies de briófitas epífilas não é correlacionada com as características ambientais indica que a Teoria do Nicho não explica a composição de espécies. Desta forma, a riqueza de briófitas epífilas, segundo este estudo, parece não ser influenciada por condições ambientais locais em florestas de terra firme na Amazônia Central.

A ausência de correlação entre distância geográfica e similaridade de composição das espécies de briófitas

epífilas registrada neste estudo indica que a Teoria Neutra também não explica o padrão encontrado. Em fragmentos florestais, a dispersão de briófitas é evidenciada como um fator limitante, causando diferenças na composição das espécies (Pharo & Zartman 2007). Contudo, as populações se tornam reprodutivamente viáveis na superfície de plantas em menos de seis meses (Zartman & Shaw 2006). Somado a esta capacidade de colonização, existem evidências de que em apenas três décadas (aproximadamente 20 a 30 gerações), briófitas epífilas conseguem se estabelecer em todo o fragmento, removendo o efeito causado pela fragmentação prévia (Zartman 2003). Neste caso, as espécies já atingiram alta densidade em todo o ambiente, tornando a dispersão menos importante. Este processo deve ter ocorrido da mesma forma em florestas contínuas. Apesar da dispersão dos esporos ser pequena em ambientes florestais devido à baixa taxa de estabelecimento e ventos fracos dentro da floresta (Økland *et al.* 2003), o tempo em que as populações já ocupam o ambiente pode ter sido suficiente para a colonização de grandes áreas gerando alta densidade no ambiente. Assim, a dispersão deixa de

ser um fator limitante, pois as espécies já puderam atingir todos os ambientes.

Um ambiente estável por um período de tempo suficiente para o estabelecimento das briófitas epífilas, somado a grande tolerância das briófitas às variações ambientais, podem tornar a Teoria do Nicho e a Teoria Neutra improdutivas na explicação dos padrões de composição das espécies de briófitas. Caso processos relacionados à Teoria do Nicho ou à Teoria Neutra possuam importância na estruturação das espécies de briófitas nas assembléias, estes padrões podem ser importantes no momento da colonização do local. Porém, dado o tempo necessário para que populações de diferentes espécies da assembléia possam se estabelecer em todos os lugares, o padrão de composição, caso exista, desaparece.

Os processos que estruturam as assembléias podem atuar de diferentes maneiras dependendo do nível trófico e da característica das espécies (Thompson & Townsend 2006). Este estudo foi realizado com um grupo de organismos com curto tempo de geração e grande tolerância às condições ambientais adversas. Estudos futuros poderiam relacionar os padrões de composição de assembléias com diferentes características da história de vida, como organismos com tempo de

geração longo e pouca tolerância à mudanças ambientais.

Agradecimentos

Ao Paulo Enrique, professor, orientador e amigo para todas as horas e em todos os momentos. Ao Glaucólise, um exemplo de amor a ciência e dedicação na orientação. Aos monitores Fabricera e Lelê, pessoas incríveis, que me ajudaram demais e serviram de exemplo. À todos os professores que passaram pelo EFA 2009 e ajudaram, especialmente ao amigo Adal, Cíntia, Rafael, Zé, Jochen, Gonçalo, Mário e Flávia (coordenadora). Obrigado a todos os amigos do EFA: Tosha, Marcel Bebê, Claudinha, Carine, Musgo, Mary, Mari, Pati, Papito, Tico, Paulinha, Lua, Caio, Zézo, Lilian, Diogo, Guiga e Felipe. Muitíssimo obrigado Carolzinha. O céu é só uma promessa...

Referências

Chave, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7:241–253.

Chu, C.J., Y.S. Wang, G.Z. Du, F.T. Maestre, Y.J. Luo & G. Wang. 2007. On the balance between niche and neutral processes as drivers of community structure along a successional gradient: insights from alpine and sub-

alpine meadow communities. *Annals of Botany*, 100:807–812.

Cottenie, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, 8:1175–1182.

Crum, H. 1972. The geographic origins of the mosses of North America's eastern deciduous forest. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 35:269–298.

Frahm, J. P. 2008. Diversity, dispersal and biogeography of bryophytes (mosses). *Biodiversity Conservation*, 17:277–284.

Gaston, K. J. & S. L. Chown. 2005. Neutrality and the niche. *Functional Ecology*, 19:1–6.

Glime, J. M. 2007. Bryophyte ecology. Physiological ecology. Acessado em 8 de maio de 2009 <<http://www.bryoecol.mtu.edu/>>

Grinnell J. 1917. The niche-relationship of the California thrasher. *Auk*, 34:427–33.

Hedenâs, H., V.O. Bolyukh & B.G. Jonsson. 2003. Spatial distribution of epiphytes on *Populus tremula* in relation to

- dispersal mode. *Journal of Vegetation Science*, 14:233–242.
- Héroult, B. 2007. Reconciling niche and neutrality through the Emergent Group approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9:71–78.
- Hubbell, S.P. 2001 The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, New Jersey.
- Hubbell, S.P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19:166–172.
- Hutchinson, M. F. 1957 Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology*, 22:415–427.
- Krebs, C.J. 1989. Ecological methodology. Library Congress, New York.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. Numerical ecology. Elsevier Science, Amsterdam.
- McGill, B.J., B.A. Maurer & M.D. Weiser. 2006. Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology*, 87:1411–1423.
- Økland, R. H., K. Rydgren & T. Økland. 2003. Plant species composition of boreal spruce swamp forests: closed doors and windows of opportunity. *Ecology*, 84:1909–1919.
- Pharo, E.J. & C.E. Zartman. 2007. Bryophytes in a changing landscape: the hierarchical effect of habitat fragmentation on ecological and evolutionary processes. *Biological Conservation*, 135:315–325.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Thompson, R. & C. Townsend. 2006. A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology*, 75:476–484.
- Zartman, C.E. 2003. Forest fragmentation effects on epiphyllous bryophyte communities in central Amazonia. *Ecology*, 84:948–954.
- Zartman, C.E. & A.J. Shaw. 2006. Metapopulation extinction thresholds in rain forest remnants. *American Naturalist*, 167:177–189.

Zartman, C.E. & A.L. Ilkiu-Borges.
2007. Guia para as briófitas

epífilas da Amazônia Central.
Editora INPA, Manaus.