

# Evidência de um filtro ecológico: atributos funcionais convergem na capoeira e divergem na floresta primária

---

Marcel Vaz

## Introdução

A teoria de nicho prediz que a coexistência estável de diferentes espécies só é possível se essas espécies ocuparem nichos diferentes (Gause 1934). Essa teoria se aplica bem às comunidades animais, em que as espécies têm diferentes dietas ou padrões de forrageamento, porém não se aplica tão bem às comunidades vegetais, pois as espécies de plantas requerem basicamente os mesmos recursos (água, luz e nutrientes) (Silvertown 2004). A alta diversidade de plantas nas florestas tropicais, por exemplo, sempre foi um desafio para os defensores dessa teoria, pois há muito mais espécies do que possíveis nichos (Héroult 2007).

Como alternativa à teoria de nicho foi proposta a teoria neutra (Hubbell 2001), em que a coexistência das espécies de plantas é explicada por processos aleatórios. Ao contrário da teoria de nicho, a teoria neutra assume que as espécies de mesmo nível trófico são ecologicamente equivalentes. Conseqüentemente, a persistência de

uma espécie em um local dependeria apenas da limitação da capacidade de dispersão e das oscilações estocásticas da população dessa espécie. A teoria neutra consegue explicar, por exemplo, os padrões de abundância relativa encontrados para as espécies arbóreas em Barro Colorado, uma floresta tropical panamenha (Hubbell 2001). Contudo, Kraft *et al.* (2008), usando atributos funcionais das espécies estudadas, demonstraram que para uma floresta equatoriana as espécies de árvores são menos similares ecologicamente do que o esperado pela teoria neutra. Assim, o número de espécies ecologicamente equivalentes é menor do que o número de espécies em um mesmo nível trófico (Héroult 2007).

Nenhuma das duas teorias pode, portanto, explicar a coexistência de tantas espécies nas florestas tropicais. Foi então proposta uma teoria que concilia as teorias de nicho e a neutra e que se baseia em conceitos da ecologia funcional (Kraft *et al.* 2008). O conceito-chave dessa nova teoria é o

conceito de grupo funcional, definido como um conjunto de espécies que têm características ecofisiológicas (atributos funcionais) semelhantes que estariam relacionadas, direta ou indiretamente, à capacidade dessas espécies de se dispersar, estabelecer, crescer e persistir num dado ambiente (Hérault 2007). Essa nova teoria propõe que as condições ambientais criam nichos (chamados de nichos funcionais) que só podem ser ocupados por determinados grupos funcionais, mas a composição de espécies dentro desses grupos funcionais estaria mais ligada à história recente de colonizações e extinções locais (Fukami *et al.* 2005). Portanto, assim como na teoria de nicho, a ocupação dos nichos funcionais seria um processo determinístico, enquanto que os indivíduos pertencentes a um grupo funcional seriam ecologicamente equivalentes, como prediz a teoria neutra.

A composição de espécies de uma comunidade local (conjunto de espécies que pertencem a um mesmo nicho funcional) pode ser explicada em termos de regras de montagem, que são mecanismos que determinam quais espécies podem coexistir em um determinado local (Diamond 1975).

Cornwell *et al.* (2006) sugerem dois processos que afetam a composição de espécies nas comunidades locais. Um deles é a limitação de similaridade de caracteres, causada pela competição entre espécies coexistentes e que resulta na sua diferenciação ecológica. A limitação de similaridade de caracteres é inversamente proporcional à disponibilidade de recursos em um ambiente. O outro processo que afeta a composição de espécies é a filtragem ambiental, que é a limitação do número de estratégias ecológicas possíveis ocasionadas por condições ambientais restritivas, como invernos rigorosos ou secas prolongadas. A filtragem ambiental é uma força contrária à limitação de similaridade e leva à convergência de estratégias na comunidade local. Há ainda um terceiro processo, que causaria uma maior convergência de estratégias ecológicas do que a causada pela filtragem ambiental. Esse processo seria resultado da competição intensa entre as plantas vivendo em um ambiente restritivo. Nesse caso, haveria uma tendência de as plantas serem mais parecidas, pois cada espécie deveria ser tão competitiva quanto a mais forte competidora (Scheffer & van Nes 2006).

Meu objetivo neste trabalho foi detectar se há um filtro ecológico limitando a divergência das estratégias ecológicas de plantas em comunidades locais. Caso exista um filtro ecológico, pretendo detectar se o número de estratégias ecológicas é maior ou menor do que o esperado ao acaso. Assim, espero encontrar uma maior convergência morfológica em ambientes com menor disponibilidade de recursos e uma maior divergência em ambientes onde não há limitações de recursos. A luz é um dos principais recursos para as plantas e os atributos funcionais são bons indicadores das estratégias ecológicas das espécies (Cornwell *et al.* 2006). Assim, espero encontrar maior convergência de atributos funcionais foliares em ambientes onde há menor disponibilidade de luz, pois só espécies com adaptações à baixa luminosidade poderiam estabelecer-se nesse local (filtragem ambiental). Já em ambientes bem iluminados espero encontrar uma grande diversidade de estratégias de captação de luz (limitação de similaridade), pois não haveria limitação desse recurso.

## **Métodos**

### *Área de estudo*

Escolhi dois tipos de ambiente que diferissem na disponibilidade de luz para as plantas do sub-bosque: capoeira (floresta secundária) e floresta primária. Os dois tipos de ambiente foram amostrados próximos ao km 41 da estrada ZF3, Manaus, Amazonas. A capoeira escolhida faz parte de uma antiga fazenda, abandonada há cerca de 25 anos, onde a vegetação original sofreu corte raso mas não foi transformada em pastagem (G. Machado com. pess.). A vegetação atual é uma floresta secundária dominada por *Cecropia* spp. e com o sub-bosque bem iluminado. A floresta primária amostrada pertence à Reserva Florestal do km 41 (02°26'S; 59°46'W), ARIE Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, e neste ambiente o sub-bosque é mais sombreado. Dado que na Amazônia Central o solo varia em função da topografia (Chauvel *et al.* 1987), trabalhei somente em áreas de platô a fim de controlar uma eventual influência do tipo de solo nas variáveis de interesse.

### *Coleta de dados*

Amostrei 10 pontos em cada local (capoeira e floresta primária), distantes cerca de 20 m entre si. Em cada ponto coletei os primeiros 15 morfotipos diferentes de plantas entre 1,5 m e 2 m de altura que encontrei. Os morfotipos variaram de um ponto para o outro, mas o mesmo morfotipo podia ocorrer em mais de um ponto. Como meu interesse foi a variação de atributos funcionais numa escala pequena dentro de cada tipo de ambiente, não controlei o fator morfotipo entre os diferentes pontos. Além disso, a coleta de morfotipos para cada ponto anula o efeito de uma eventual diferença de diversidade entre os dois tipos de ambiente. Não amostrei palmeiras e plantas com folhas bipinadas, pois essas plantas representam dois tipos extremos de folhas compostas; a primeira com folhas muito grandes (até 5 m de comprimento em algumas palmeiras acaules, obs. pess.), a segunda com folíolos muito pequenos (área foliar menor do que 1 cm<sup>2</sup>, obs. pess.) e ambas com grande número de unidades fotossintéticas. Para evitar inserir uma variação muito grande nos dados, optei por excluir esses indivíduos da amostragem. Para cada morfotipo coletei as três maiores folhas de um

único indivíduo, pois a área foliar pode variar em uma mesma planta. No caso de plantas com folhas compostas, coletei três folíolos de três folhas diferentes. Medii em cada folha o maior comprimento e largura possível, e com esses valores calculei a razão média entre o comprimento e a largura (RCL). Retirei de cada uma dessas três folhas cinco amostras de 0,95 cm<sup>2</sup> totalizando 14,25 cm<sup>2</sup> para cada indivíduo. Sequei essas amostras em forno caseiro (cerca de 180 °C) por uma hora e em seguida as pesei, usando os valores médios de massa seca para calcular a razão massa por unidade de área (MFA). Escolhi esses dois atributos foliares por estarem diretamente relacionados a adaptações de captação de luz nas plantas.

#### *Análises estatísticas*

Para calcular a divergência dos atributos funcionais calculei a distância euclidiana entre os indivíduos de um mesmo ponto de amostragem com base nos seus valores de RCL e MFA. Usei essas distâncias para construir uma matriz de dissimilaridade entre os indivíduos para cada um dos 20 pontos de amostragem. Para comparar capoeira e floresta primária utilizei um índice de divergência (ID) calculado pela soma

das distâncias euclidianas em cada ponto de amostragem dividida pelo número de indivíduos amostrados. Assim, quanto maior o ID, maior a distância euclidiana média entre os indivíduos de um ponto amostral e, portanto, maior a divergência dos caracteres foliares naquele ponto. Utilizei o teste t para comparar o ID entre os dois ambientes. Fiz as análises utilizando o programa R 2.7.1 (R Development Core Team 2008).

Para testar se a divergência encontrada em cada ambiente era maior ou menor do que o esperado ao acaso, realizei 1000 aleatorizações dos valores de RCL e MFA entre os pontos amostrados para cada ambiente. Para cada aleatorização dos dados, calculei a variância dos valores de RCL e MFA para cada ponto de amostragem e a variância média entre esses pontos. Dessa vez, usei a variância dos valores de RCL e MFA como medida de divergência, pois analisei os dois atributos separadamente. Se, por exemplo, eu encontrasse na capoeira uma variância média de RCL menor que os 25 primeiros valores gerados aleatoriamente, então a divergência na

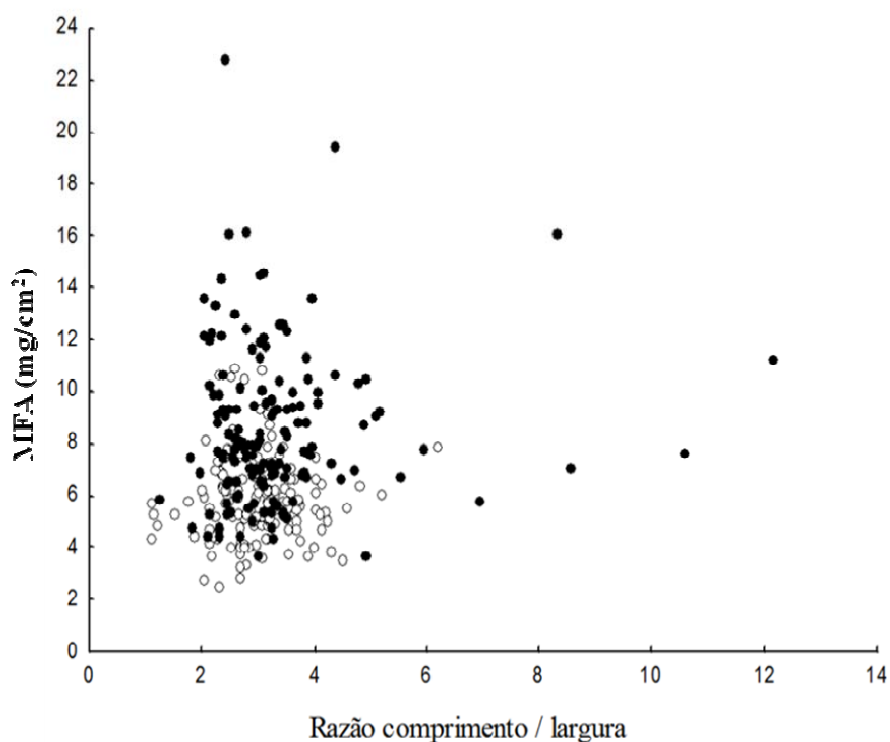
capoeira seria menor do que o esperado ao acaso. Por outro lado, se eu encontrasse uma variância média maior do que os 975 maiores valores gerados ao acaso, então a divergência seria maior do que o esperado. Assim, espero que o valor de ID seja maior na capoeira e que a variância dos valores de RCL e MFA seja maior do que o esperado ao acaso na capoeira e menor do que o esperado ao acaso na floresta primária.

## **Resultados**

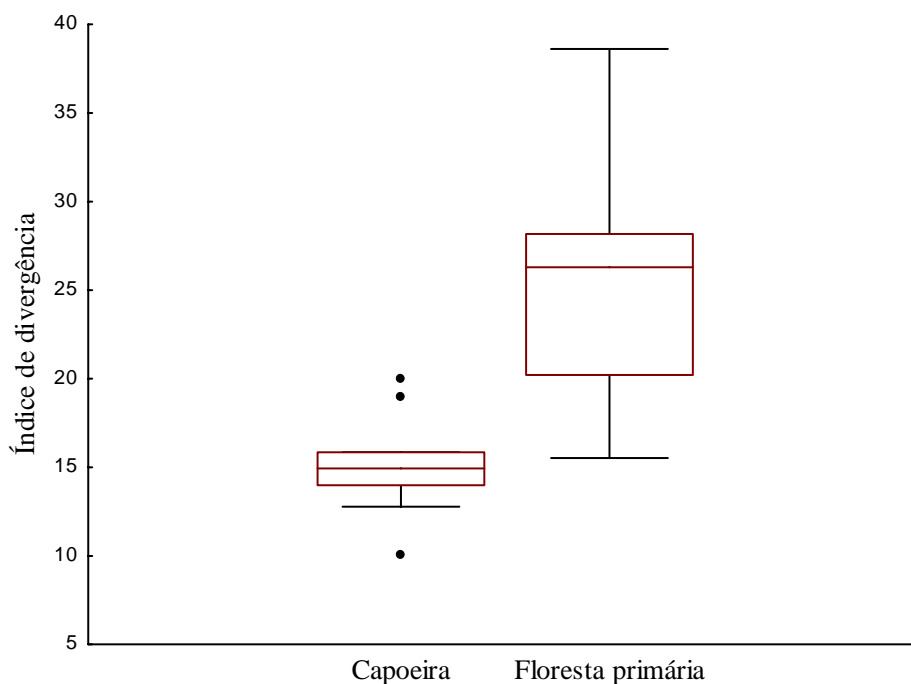
Os pontos amostrados na floresta primária apresentaram maiores valores de RCL ( $t=3,38$ ;  $g.l.=18$ ;  $p=0,003$ ) e MFA ( $t=11,04$ ;  $g.l.=18$ ;  $p<0,001$ ) do que os pontos amostrados na capoeira (Tabela 1, Figura 1). A variância média desses valores por ponto de amostragem também foi maior na floresta primária tanto para RCL ( $t=2,28$ ;  $g.l.=18$ ;  $p=0,04$ ) quanto para MFA ( $t=4,08$ ;  $g.l.=18$ ;  $p<0,001$ ; Figura 1). Na capoeira o índice de divergência foi menor do que na floresta primária ( $t=4,47$ ;  $g.l.=18$ ;  $p<0,001$ ; Tabela 1; Figura 2). A variância de RCL e de MFA não foi diferente do esperado ao acaso nos dois ambientes (Tabela 2).

**Tabela 1.** Médias dos valores da razão comprimento/largura da folha (RCL), massa por unidade de área foliar (MFA) e índice de divergência (ID) para cada conjunto de morfotipos de plantas amostrado no sub-bosque de uma capoeira e de uma floresta primária na Amazônia Central. Entre parênteses o valor do desvio padrão.

	Capoeira (n=150)	Floresta primária (n=150)
<b>RCL</b>	2,98 (0,14)	3,31 (0,27)
<b>MFA</b>	5,97 (0,34)	8,66 (0,69)
<b>ID</b>	15,14 (2,86)	26,11 (7,21)



**Figura 1.** Distribuição dos valores de razão comprimento/largura da folha (RCL) e de massa por unidade de área foliar (MFA) de indivíduos de plantas amostrados no sub-bosque de uma capoeira (n=150; círculos abertos) e de uma floresta primária (n=150; círculos pintados) na Amazônia Central.



**Figura 2.** Índices de divergência (ID) calculados com base na razão comprimento/largura da folha (RCL) e na massa por unidade de área foliar (MFA) de plantas amostradas no sub-bosque de uma capoeira (n=150) e no sub-bosque de uma floresta primária (n=150). As caixas compreendem os valores entre o primeiro e o terceiro quartis. A linha dentro das caixas representa a mediana, as barras representam os valores máximos e mínimos e os pontos representam os valores extremos.

**Tabela 2.** Variância média da razão comprimento/largura da folha (RCL) e da massa por unidade de área foliar (MFA) das plantas amostradas no sub-bosque de uma capoeira e de uma floresta primária na Amazônia Central. Os valores de  $p$  estão entre parênteses e foram calculados com base em 1000 simulações com rearranjo dos dados entre os pontos amostrados dentro de cada ambiente.

	Capoeira	Floresta primária
RCL	0,59 (0,12)	2,66 (0,14)
FMA	2,00 (0,26)	9,32 (0,37)

## Discussão

Ao contrário do que era esperado, há um filtro ecológico mais forte na capoeira, fazendo com que as plantas nesse ambiente sejam mais parecidas entre si do que na floresta primária. No entanto, não há convergência maior do que o esperado ao acaso nesse ambiente, apenas a limitação de divergência causada pela filtragem ambiental. Também na floresta primária, não encontrei evidências de limitação de similaridade, pois a divergência nesse ambiente não foi maior do que o esperado ao acaso.

A convergência de atributos foliares na capoeira pode ser explicada caso outros recursos que não a luz, como água e nutrientes, sejam limitantes nesse ambiente (Benítez-Malvido *et al.* 2005). A falta de nutrientes no solo pode limitar o investimento da planta em tecidos foliares, o que explicaria a baixa MFA encontrada na capoeira. Outra explicação para a convergência de atributos funcionais na capoeira pode ser a pressão de herbivoria, que é maior na capoeira do que na floresta primária (Benítez-Malvido *et al.* 2005). Altas taxas de herbivoria desfavoreceriam indivíduos que investem muitos

recursos nos tecidos foliares (plantas com alta MFA), pois para essas plantas a perda de área foliar implicaria na perda de uma grande quantidade de recursos.

Um mecanismo de filtragem de espécies pode ser a competição (Lambers *et al.* 2008), que talvez seja mais intensa na capoeira devido à alta densidade de indivíduos nesse ambiente. Se, por exemplo, os nutrientes no solo são escassos, os indivíduos devem competir por esses recursos para que possam persistir naquele local. Plantas com alto investimento de carbono por unidade de área foliar em geral têm crescimento mais lento e perderiam espaço e recursos para as espécies de crescimento mais rápido, que investem menos por unidade de área. Plantas de crescimento lento e alto MFA seriam excluídas pela competição com plantas de crescimento rápido e de baixo MFA, que dominariam a capoeira e levariam a uma convergência dos atributos funcionais nesse ambiente.

No sub-bosque da floresta primária ocorre o inverso: como há escassez de luz, a densidade de plantas é baixa e, portanto, a competição entre elas pode ser menos intensa, permitindo



que plantas com grande MFA se estabeleçam nesse ambiente. Além disso, há uma maior variação espacial na disponibilidade de luz no interior da floresta primária do que na capoeira. Apesar da disponibilidade de luz no sub-bosque da floresta primária em geral ser baixa, ocorrem algumas situações (como clareiras em regeneração) em que a disponibilidade de luz pode ser tão grande quanto na clareira. Essa variação ambiental explicaria a grande variância dos valores de MFA e RCL na floresta primária.

Não há, enfim, evidências de limitação de similaridade das estratégias ecológicas nas comunidades locais de plantas amostradas. Tampouco há evidências de convergência dos atributos funcionais nessas comunidades. Só há evidências do processo de filtragem, que faz com que certas estratégias presentes na floresta primária, como o alto investimento de carbono em tecidos foliares, não estejam presentes na capoeira (Figura 1). Do mesmo modo, algumas estratégias presentes na capoeira não estão presentes na floresta primária, mas isso ocorre em menor proporção. A capoeira é dominada por espécies

pioneiras, que são fortes competidoras, têm crescimento rápido e não toleram o sombreamento do sub-bosque, o que explicaria a sobreposição dos valores dos atributos funcionais medidos na capoeira e na floresta primária (Figura 1). É possível que espécies de que dominam a capoeira impeçam o estabelecimento de plantas adaptadas à sombra via competição.

Apesar de não haver evidências de convergência nem de divergência maiores do que o esperado quando há filtragem ambiental, os resultados fornecem evidências que apóiam a teoria dos nichos funcionais. Capoeira e floresta primária representariam dois tipos de nichos funcionais, pois há espécies que estão restritas a somente um desses ambientes. Azambuja (2008) encontrou um padrão parecido, com plântulas convergindo morfológicamente em clareiras, mostrando que o padrão encontrado também se aplica à fase de plântula das espécies.

As espécies de cada nicho funcional têm estratégias semelhantes e por isso, constituem grupos funcionais distintos: pioneiras, no caso das capoeiras, e tolerantes à sombra, no caso do sub-bosque da floresta primária.

Mas, como previa a teoria dos nichos funcionais, não encontrei evidências de regras de montagem dentro de um mesmo nicho funcional. Na pequena escala espacial usada por este estudo, processos aleatórios devem ser mais importantes para a montagem da comunidade do que outros processos como a competição.

### **Agradecimentos**

Agradeço a G. Machado pelas sugestões metodológicas, a Letícia e a Fabrício pela ajuda com as análises estatísticas, aos meus colegas de curso que muito me apoiaram e às plantas que cederam suas folhas involuntariamente e, assim, tornaram este trabalho possível.

### **Referências**

Abrams, P. 1983. The theory of limiting similarity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 14:359-376.

Alonso, D., R.S. Etienne & A.J. McKane. 2006. The merits of neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 21:451-457.

Azambuja, B.O. 2008. Convergência morfológica em plântulas é maior em clareiras do que em

sub-bosque. In: Livro do curso de campo “Ecologia da Floresta Amazônica” (G. Machado & J.L. Camargo, eds.). Manaus: PDBFF/INPA.

Benítez-Malvido, J., M. Martínez-Ramos, J.L.C. Camargo & I.D.K. Ferraz. 2005. Responses of seedling transplants to environmental variations in contrasting habitats of Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 21:397-406.

Chauvel, A., Y. Lucas & R. Boulet. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, central Amazonia, Brazil. *Experientia*, 43:234-241.

Cornwell, W.K., D.W. Schilck & D.D. Ackerly. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87:1465-1471.

Diamond, J.M. 1975. Assembly of species communities. In: *Ecology and evolution of communities* (M.L. Cody & J.M. Diamond, eds.). Cambridge: Harvard University Press.

Gause, G.F. 1934. *The struggle for existence*. Baltimore: Williams and Wilkins.

- 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: Princeton University Press.
- Kraft, J.B., R. Valencia & D.D. Ackerly. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322:580-582.
- Lambers, H., F.S. Chapin III & T.L. Pons. 2008. Plant physiological ecology. New York: Springer.
- Mason, N.W.H., D. Mouillot, W.G. Lee & J.B. Wilson. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111:112-118.
- R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing: Vienna.
- Scheffer, M. & E.H. van Nes. 2006. Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103:6230-6235.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 19:605-611.