

Convergência funcional em plântulas e divergência funcional em juvenis: filtros ambientais e competição agem em etapas diferentes do desenvolvimento de plantas lenhosas

Pedro Rates Vieira

Introdução

Uma abordagem cada vez mais frequente para explicar a coexistência em comunidades tem se focado em como os atributos funcionais das espécies estão relacionados com a sua aptidão ao longo de gradientes ambientais (McGill *et al.* 2006). Atributos funcionais são qualquer característica medida a nível do indivíduo que tem efeito direto no seu desempenho em um determinado ambiente (Violle *et al.* 2007). Espécies que co-ocorrem em um dado habitat devem compartilhar atributos que lhes permitam sobreviver às condições ambientais locais.

As limitações impostas pelo ambiente, como distúrbios e condições estressantes, atuam como filtros ambientais e podem eliminar os indivíduos que não possuem os atributos necessários para tolerá-las. Isto explica, em parte, a composição de espécies de uma comunidade (Grime 1998). Dessa forma, a filtragem ambiental levaria a uma convergência

de atributos em indivíduos coexistindo localmente (Keddy 1992). Por outro lado, tem sido proposto que as interações entre organismos determinam mais intensamente a coexistência de espécies em um determinado local e exercem importante papel na estruturação das comunidades (Diamond 1975). Assim, o padrão de variação nos atributos funcionais pode ser resultado das interações entre espécies, uma vez que determinados atributos podem conferir maior habilidade competitiva aos organismos (Stubbs & Wilson 2004). Espera-se, então, que a competição entre indivíduos leve à limitação de similaridade e gere divergência de atributos funcionais, fazendo com que não haja sobreposição de nicho entre diferentes espécies (MacArthur & Levins 1967).

Em florestas, os indivíduos arbóreos passam por uma série de distúrbios (inundações, seca, abertura de clareiras) ao longo do seu desenvolvimento. Considerando que

indivíduos de espécies lenhosas podem permanecer como plântulas e juvenis por algumas décadas (Richards 1996), a intensidade e a sequência de tipos de distúrbios (Fukami 2001) pelos quais eles passam devem ser fundamentais para moldar a composição de espécies nesses dois estágios. Espera-se que indivíduos mais jovens tenham passado por uma quantidade menor de distúrbios ao longo de seu desenvolvimento quando comparados a indivíduos mais velhos. Portanto, o efeito da convergência de atributos deve ser mais fraco para plântulas e vai se intensificando em faixas etárias subsequentes. Por outro lado, plântulas têm maiores restrições para a obtenção de recursos como água e luz, uma vez que não possuem enraizamento profundo e nem acesso à luminosidade da copa das florestas. Isso deve fazer com que a competição seja muito mais intensa nos estágios iniciais do desenvolvimento dos indivíduos lenhosos, levando à limitação de similaridade de atributos funcionais entre indivíduos jovens.

Neste estudo busco responder quais mecanismos ecológicos são mais importantes para a estruturação de uma comunidade de plantas lenhosas em diferentes etapas do desenvolvimento. Minha hipótese é que para indivíduos

em estágios de vida iniciais, como plântulas, a competição por recursos deve ser mais importante na estruturação das comunidades, e à medida que envelhecem, a ação de filtros ambientais se torna mais importante. Espero que plântulas de espécies lenhosas apresentem maior variância quanto aos atributos funcionais do que os indivíduos juvenis. Além disso, espero que as plântulas de espécies lenhosas apresentem maior variância nos atributos do que a esperada ao acaso, enquanto que em juvenis a variância nos atributos deve ser menor.

Métodos

Realizei este estudo na Área de Relevante Interesse Ecológico (ARIE) do Km 41 (02°24' S – 59°44' O), a cerca de 80 Km ao norte de Manaus, Brasil. . A ARIE de 10.000 ha pertence ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF – INPA/STRI) e está inserida em uma formação florestal contínua de terra firme, com uma variação topográfica de cerca de 80 m. O clima é quente e úmido, caracterizado por uma estação seca e uma chuvosa.

Selecionei 15 pontos de amostragem na área da floresta com terreno elevado e plano sem clareiras

próximas para que esta variação ambiental não influenciasse a variação nos atributos funcionais dos indivíduos. Os pontos estavam pelo menos 70 m distantes entre si. Em cada um dos 15 pontos fiz uma busca por plântulas e juvenis de espécies lenhosas, amostrando todos até chegar a um total de 30 plântulas e 30 juvenis. Considerei como plântulas os indivíduos entre 10 e 50 cm de altura e como juvenis os indivíduos entre 1 e 2,5 m de altura. Selecionei a maior folha de cada indivíduo, evitando a coleta de folhas em crescimento, para medir a razão entre o comprimento e a largura (RCL) da folha e a área foliar (AF). A área foliar foi calculada conforme a área de uma elipse. Esses atributos têm importantes consequências ecológicas, uma vez que folhas mais compridas do que largas transpiram mais, aumentando a assimilação de carbono, e folhas com maior área podem captar mais luz (Larcher 1986). Em cada ponto calculei a variância dos dois atributos funcionais para cada um dos dois estágios amostrados, plântulas e juvenis.

Comparei a variância de cada atributo dentro das unidades amostrais entre plântulas e juvenis por testes-t pareados, aonde o par era composto pelas plântulas e os juvenis de um

mesmo ponto de amostragem. Adicionalmente, comparei as médias dos atributos, também com testes-t pareados. Para estas análises fiz transformação logarítmica da variância da AF. Para avaliar se a variação dos atributos funcionais em cada um dos estágios ontogenéticos diferia do que se espera ao acaso, realizei testes de aleatorização baseados em modelos nulos (Gotelli & Graves 1996). Para tal, calculei a variância de RCL e AF em cada unidade amostral e utilizei a média dessas variâncias para cada um dos atributos. Em cada aleatorização os indivíduos foram redistribuídos aleatoriamente entre as unidades amostrais e a média das variâncias foi recalculada. Foram realizadas 1000 aleatorizações. Valores médios da variância menores do que o esperado ao acaso ($\alpha=0,05$) indicam convergência de atributos, enquanto que valores maiores indicam divergência entre os mesmos. Todas as análises foram feitas no programa R 2.10.1 (R Development Core Team 2010).

Resultados

A variância e a média da razão entre comprimento e largura de plântulas não diferiram daquela de juvenis (variância: $F_{(1,14)}=0,81$; $p=0,36$; Figura 1A; média: $F_{(1,14)}=1,36$; $p=0,96$).

Para área foliar, a variância e a média foram maiores em juvenis do que em plântulas (variância: $F_{(1,14)}=3,94$; $p<0,001$; Figura 1B; média: $F_{(1,14)}=11,93$; $p<0,001$). RCL variou entre 1,05 e 12,38 em plântulas e entre 0,99 e 16,08 em juvenis. A média foi de $3,23\pm 0,32$ (média \pm desvio padrão) em plântulas e $3,23\pm 0,15$ em juvenis. AF variou entre $4,9\text{ cm}^2$ e $962,98\text{ cm}^2$ em plântulas e entre $0,57\text{ cm}^2$ e $1429,53$

cm^2 em juvenis. A média foi de $166,58\pm 34,65\text{ cm}^2$ em plântulas e de $310,16\pm 61,28\text{ cm}^2$ em juvenis. Plântulas e juvenis não convergiram nem divergiram quanto a RCL ($p=0,058$ para plântulas e $p=0,62$ para juvenis). O padrão observado para AF diferiu daquele da RCL. Plântulas convergiram em AF ($p<0,001$), enquanto que juvenis divergiram ($p=0,02$).

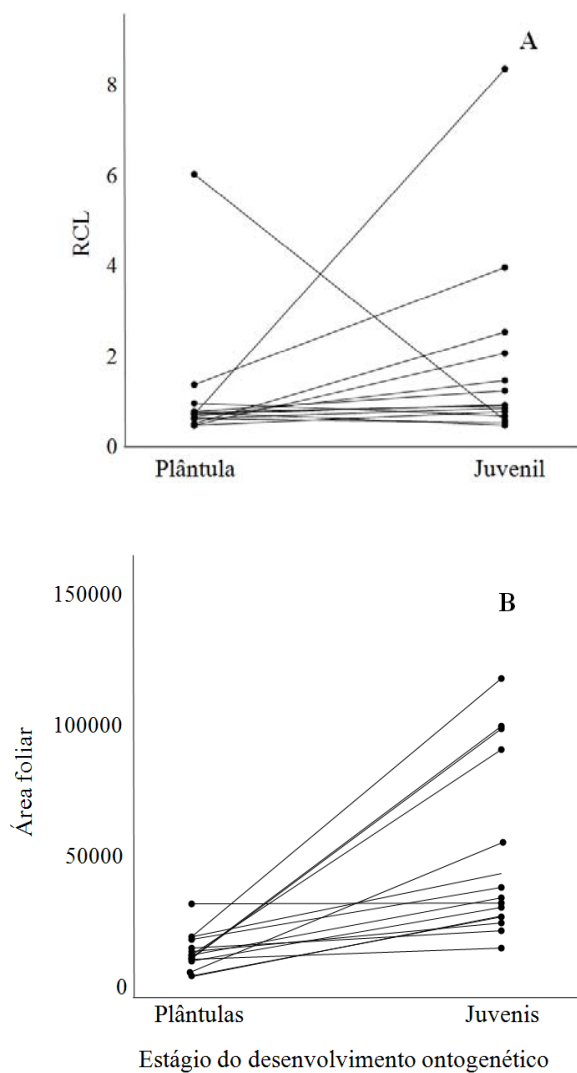


Figura 1. Variância dos atributos funcionais de plântulas e juvenis de plantas lenhosas na ARIE do Km 41, Amazônia, Brasil. As linhas ligam o par de unidades amostrais. (A) Razão entre comprimento e largura foliar (RCL); (B) área foliar.

Discussão

Ao contrário do que eu esperava, os resultados mostram que durante o estágio de plântula, filtros ambientais atuam na estruturação da comunidade de plantas lenhosas. Isto fica evidenciado pela baixa diversificação da área foliar durante esta etapa do desenvolvimento. O padrão observado acima se inverte nos juvenis. Neste caso, a competição deve ser a principal força estruturando a comunidade, uma vez que a área foliar é bastante diversa neste estágio. O fato de a variação na área foliar ter sido maior em juvenis do que em plântulas reforça essa ideia.

Tem sido demonstrado que a competição e os filtros ambientais agem como importantes fatores na estruturação de comunidades (Cornwell *et al.* 2006, Stubbs & Wilson 2004). No entanto, aparentemente, este é o primeiro estudo demonstrando que em uma mesma comunidade ambos os mecanismos podem atuar diferentemente em estágios ontogenéticos distintos. De uma maneira geral, a interpretação mais parcimoniosa é que filtros ambientais podem atuar na germinação e na fase de estabelecimento das plântulas, permitindo que apenas as plantas com a área foliar em uma determinada faixa de variação se estabeleçam. A medida que

as plantas vão se estabelecendo e sendo recrutadas para o estágio de juvenil a competição vai se intensificando, o que leva a limitação de similaridade entre as plantas.

Os resultados deste estudo diferem daqueles encontrados na mesma área de estudo. Vaz (2009) encontrou evidências para divergência de atributos no interior da floresta em relação à capoeira, porém não encontrou qualquer evidência para estruturação da comunidade dentro de cada um desses ambientes. Essa evidência sugere que grupos funcionais diferem na escolha de nichos funcionais (nesse caso floresta primária e capoeira), mas dentro dos nichos as comunidades não são estruturadas (Kraft *et al.* 2008). No entanto, neste estudo eu encontrei evidências para competição e filtros ambientais dentro de um mesmo nicho funcional (floresta primária). Essas evidências vão contra a teoria de nichos funcionais (Kraft *et al.* 2008), uma vez que há estruturação dentro desses nichos, e contra a teoria neutra (Hubbell 2001). Em uma comunidade onde há convergência e divergência em atributos funcionais, é pouco parcimonioso afirmar que processos estocásticos direcionam a estrutura das comunidades. Ao invés disso, mecanismos explicitados abaixo devem

gerar pressões para que apenas indivíduos com determinados valores de atributo coexistam na comunidade.

A ausência de estruturação para a razão entre comprimento e largura foliar sugere que a forma da folha não influi na competição por luz no sub-bosque da floresta e que não existe nenhum filtro ambiental selecionando esse atributo. Por outro lado, a área foliar mostrou diferença no valor e na amplitude do atributo. Uma possível condição que pode estar limitando a variação da área foliar em plântulas é a alta frequência de herbivoria que plantas tem que enfrentar em florestas tropicais (Massey *et al.* 2005). Em indivíduos muito pequenos todo o tecido fotossintetizante deve ser fundamental para a sobrevivência e obtenção de energia. Assim, plântulas devem alocar grande parte do carbono assimilado na produção de metabólitos secundários para a defesa contra a herbivoria. Consequentemente, o investimento em crescimento foliar deve ficar prejudicado, reduzindo o valor e a variação desse atributo. A medida que plântulas vão sendo recrutadas para o estágio juvenil e vão ganhando novas folhas, a importância de cada folha individualmente perde valor proporcional e as plantas podem investir mais no crescimento foliar e

menos em defesa. A tolerância à sombra é tradicionalmente tida como uma característica que não varia no desenvolvimento da planta porém, recentemente, foi demonstrado que juvenis de diferentes espécies podem variar consideravelmente nessa característica a medida que envelhecem (Lusk *et al.* 2008). Isso deve levar a uma intensa competição por luz no sub-bosque. Aquelas espécies que mantêm a tolerância ao sombreamento estável no seu desenvolvimento, podem manter a mesma área foliar durante o desenvolvimento, mas aquelas que se tornam menos tolerantes a essa condição devem aumentar a área de captação de luz para persistir. Assim, a coexistência de espécies no sub-bosque deve ser mantida pelo mecanismo de limitação de similaridade (MacArthur & Levins 1967).

Neste estudo demonstrei que diferentes mecanismos que influenciam a estruturação das comunidades podem atuar com intensidades diferenciadas nas etapas iniciais da ontogenia de plantas lenhosas. Sugiro que estudos futuros avaliem se o mesmo padrão ocorre em estágios mais tardios do desenvolvimento. Se a atuação dos mecanismos que permitem a coexistência de espécies ao longo do desenvolvimento tiver importantes

consequências na composição funcional final de uma comunidade, isso deve ter grandes implicações para diferentes processos ecossistêmicos (Díaz & Cabido 2001). Assim, a sequência com que a competição e os filtros ambientais atuam ao longo do desenvolvimento das plantas pode ter importantes consequências em escalas que vão além do nível de comunidades e merecem mais atenção dos ecólogos.

Agradecimentos

Agradeço aos colegas Ricardo, Fernanda e Bruno e ao professor Marcus Cianciaruso pelas discussões sobre este trabalho. A Claudinha e a Dani pelas excelentes revisões. Ao Júnior pelo acompanhamento em campo. A Sara pela ajuda na montagem dos gráficos. O professor Marcelo Tabarelli fez sugestões metodológicas e criou o “*Amazon Forest Woody Seedlings Functional Diversity Drivers Project*”. Por fim, a todos os colegas de curso que tornaram esse mês um momento inesquecível.

Referências

Cornwell, W.K., D.W. Schwilk, & D.D. Ackerly. 2006. 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.

Díaz, S. & M. Cabido. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16:646-655.

Fukami, T. 2001. Sequence effects of disturbance on community structure. *Oikos*, 92:215-224.

Gotelli, N. & G.R. Graves.1996. Null models in ecology. Washington: Smithsonian Institution Press.

Grime, J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86:902-910.

Hubbell, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. New Jersey: Princeton University Press.

Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules - 2 goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3:157–164.

Kraft, N.J.B., R. Valencia & D.D. Ackerly. 2008. Functional traits and niche-based tree community

- assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322:580–582.
- Larcher, W. 1986. *Ecofisiologia vegetal*. São Paulo: EPU.
- Lusk, C.H., D.S. Falster, C.K. Jara-Vergara, M. Jimenez-Castillo & A. Saldaña-Mendonza. 2008. Ontogenetic variation in light requirements of juvenile rainforest evergreens. *Functional Ecology*, 22:454-459.
- MacArthur, R. & R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101:377–385.
- Massey, F.P., M.C. Press & S.E. Hartley. 2005. Have the impacts of insect herbivores on the growth of tropical tree seedlings been underestimated? pp. 347-365. In: *Biotic interactions in the tropics*. (D. Burslem, M. Pinnard & S.E. Hartley, eds.). Cambridge: Cambridge University Press.
- McGill, B.J., B.J. Enquist, E. Weiher & M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21:178-185.
- Richards, P.W. 1996. *The tropical rain forest*. 2ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- R Development Core Team. 2010. *R: A language and environment for statistical computing*. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. Disponível em: <http://www.R-project.org>.
- Stubbs, W.J. & J.B. Wilson. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92:557-567.
- Vaz, M. 2009. Evidência de um filtro ecológico: atributos funcionais convergem na capoeira e divergem na floresta primária. In: Livro do curso de campo “Ecologia da Floresta Amazônica” (J.L. Camargo, F. Pinto, G. Machado & P.E.C. Cardoso, eds). Manaus: PDBFF/INPA.
- Violle, C., M.L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel & E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116:882-892.