



Padrões de variação funcional em comunidades vegetais: filtros abióticos ou competição interespecífica?

Isabela Schwan, Letícia Biral de Faria, Marcos Vieira & Maya Maia

RESUMO: O conjunto de espécies de um local é um subconjunto das espécies que ocorrem na região. Essa seleção depende de fatores abióticos que atuam como filtro e devem promover convergência de atributos funcionais entre espécies. Por outro lado, a competição interespecífica deve limitar a similaridade e produzir divergência funcional. Investigamos a variação em um atributo funcional morfológico para entender qual desses processos, filtros abióticos ou competição, estrutura as comunidades vegetais. Coletamos folhas em pontos no vale e na encosta de um rio para estimar a variação do conjunto regional de espécies em uma área de floresta atlântica. a razão comprimento/largura das folhas, relacionada a estratégias de dissipação de calor, captação de luz e eficiência fotossintética. Calculamos o coeficiente de variação desse atributo para estimar a amplitude funcional. Não encontramos evidências de convergência ou divergência funcional nas comunidades. Sugerimos que processos aleatórios predominam na estruturação dessas comunidades.

INTRODUÇÃO

Diversos mecanismos foram propostos para explicar como a composição de espécies em uma comunidade varia no espaço e no tempo (Ricklefs, 2003). Em uma escala regional, a dispersão dos indivíduos permite que as espécies colonizem, em princípio, todos os tipos de ambientes. Entretanto, para se estabelecerem em um dado ambiente, as espécies precisam tolerar as condições abióticas locais. Esse conjunto de condições impõe um filtro ao conjunto regional de espécies e, portanto, apenas as espécies capazes de tolerar as condições abióticas locais ocorreriam em um dado local (Barbosa *et al.*, 2009).

A capacidade de passar pelo filtro abiótico imposto pelo ambiente depende de características fisiológicas, comportamentais e morfológicas das espécies. Espécies selecionadas pelo filtro abiótico que ocorrem em um mesmo local tendem a apresentar características funcionais semelhantes relacionadas, direta ou indiretamente, à sua capacidade de se dispersar, estabelecer, crescer e persistir naquele ambiente (Héroult, 2007). Assim, a ação de um filtro abiótico deve gerar um padrão de convergência de atributos funcionais entre as espécies de uma comunidade local. Por outro lado, espécies ecologicamente muito similares não poderiam coexistir em um mesmo local (Tilman, 1986). Assim, a competição deveria atuar como um filtro biótico e produzir divergência funcional dentro das comunidades.

Para entender qual desses processos, filtros abióticos ou competição, estrutura comunidades

vegetais locais, estudamos a variação em um atributo funcional dentro de comunidades locais que ocorrem em duas áreas sujeitas a condições abióticas distintas, assumindo que estas representam a variação do conjunto regional de espécies. Testamos a hipótese (H_1) de que filtros abióticos levam à convergência de atributos funcionais entre espécies da comunidade local de plantas. Além disso, testamos a hipótese alternativa (H_2) de que competição interespecífica produz divergência funcional. acordo com H_1 , prevemos que o coeficiente de variação do atributo funcional nas comunidades estudadas será menor do que seria esperado no conjunto regional de espécies. De acordo com H_2 , prevemos que o coeficiente de variação do atributo funcional nas comunidades estudadas será maior do que seria esperado no conjunto regional de espécies.

MATERIAL & MÉTODOS

Realizamos a coleta ao longo de um trecho do rio Carneiro no Núcleo Arpoador da Estação Ecológica de Juréia-Itatins (24°30'S; 47°00'O), no município de Peruíbe, litoral sul do estado de São Paulo. Definimos como locais de coleta uma área próxima do rio (vale) e outra distante do rio (encosta). Como consequência de variações topográficas, a distância entre as áreas variou de 20 a 50 m e havia um desnível de 3 a 8 m de altura entre elas. Essas áreas representam pontos sujeitos a diferentes condições abióticas, de modo que elas nos

permitem estimar a variação no conjunto regional de espécies no âmbito do nosso estudo. Entre as áreas amostradas existem possíveis variações na intensidade do vento, na granulidade do solo, na profundidade do solo, na disponibilidade hídrica e na intensidade luminosa.

Nosso grupo de estudo foram as eudicotiledôneas de sub-bosque. Excluímos as monocotiledôneas e samambaias porque a estrutura particular de suas folhas dificulta a comparação com as folhas das eudicotiledôneas. Assim, os grupos excluídos possivelmente responderiam de maneira diferente a eventuais filtros ambientais e introduziriam outro tipo de variabilidade nos resultados. Além disso, optamos por não coletar epífitas e lianas, uma vez que esses grupos exploram ambientes com estratégias distintas das estratégias de plantas enraizadas e, possivelmente, não estariam sujeitas aos mesmos filtros ambientais.

A coleta se deu em 14 pontos ao longo do rio, sete na área de vale e outros sete na área de encosta. Dentro de cada área, a distância entre os pontos foi de cerca de 10 m. Em cada ponto, coletamos uma folha madura e não severamente danificada de 10 morfotipos distintos mais próximos, perfazendo um raio de 1 a 2 m.

Como atributo funcional, optamos por usar a razão comprimento (CF) e largura da folha (LF), que está relacionada a diferentes estratégias de dissipação de calor e captação de luz e, portanto, deveria ser relevante em termos de filtros abióticos. Além disso, uma vez que a dissipação de calor está relacionada com a eficiência do processo fotossintético (Luttge, 1997), a razão comprimento-largura deve estar relacionada à capacidade de uma planta competir com outras. partir dos valores da razão CF/LF para cada morfotipo, calculamos o coeficiente de variação ($CV = \text{desvio padrão}/\text{média da razão}$) para cada ponto amostrado. Em seguida, calculamos o CV médio para o conjunto de 14 pontos (estatística de interesse).

Análise estatística

Para testar nossas hipóteses, simulamos um cenário nulo ao aleatorizar os valores da razão CF/LF entre as áreas e dentro de cada área por 10.000 vezes. Esse procedimento corresponde a uma situação em que os morfotipos se distribuiriam com a mesma probabilidade entre as áreas de vale e encosta, independentemente dos seus valores da razão CF/LF. Comparamos o valor médio observado de CV com a distribuição de valores médios produzidos pelo cenário nulo. Se a hipótese de convergência funcional (H_1) estiver correta, es-

peramos que o valor médio observado esteja entre os 2,5% menores valores da distribuição nula. Por outro lado, se a hipótese de divergência funcional (H_2) estiver correta, esperamos que o valor médio

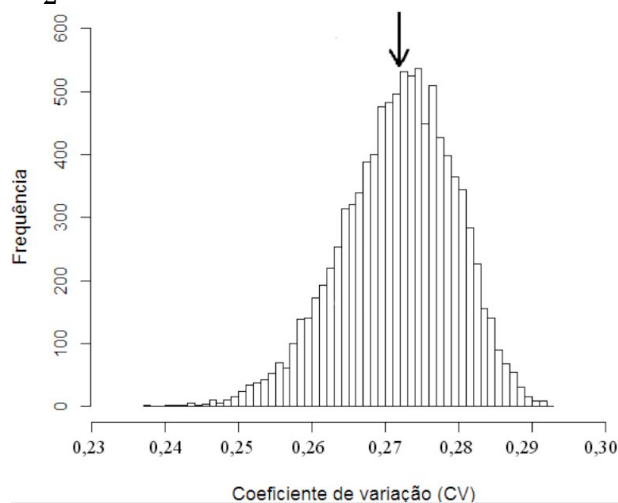


Figura 1. Distribuição dos valores de coeficiente de variação da razão comprimento-largura folhas de floresta tropical úmida produzidos pelo modelo nulo. A seta indica o valor observado.

DISCUSSÃO

Não encontramos evidências de convergência ou divergência do atributo funcional CF/LF nas áreas de vale e encosta estudadas. Assim, considerando apenas o atributo estudado, podemos inferir que filtros abióticos e competição interespecífica não são determinantes da estrutura das comunidades vegetais nesses locais. O nosso resultado condiz com a teoria neutra da biodiversidade, que prediz que a probabilidade de uma espécie colonizar uma área depende essencialmente da sua capacidade de dispersão e não de sua capacidade de tolerar o conjunto de condições locais (Hubbell, 2001). Assim, os valores dos atributos funcionais representados em uma comunidade local seriam uma amostra aleatória dos valores encontrados na escala regional. Essa conclusão é semelhante àquela encontrada por Vaz (2009) estudando filtros ambientais como potenciais estruturadores de comunidades em ambientes com diferentes intensidades luminosas na floresta amazônica.

Uma explicação alternativa para a ausência de convergência é que a faixa de tolerância das espécies engloba a amplitude das variações ambientais abióticas do gradiente estudado. Nesse caso, as espécies de plantas seriam igualmente eficientes em se estabelecer no vale ou na encosta do rio, independentemente dos seus atributos funcionais. Assim, é possível que existam filtros ambientais estruturando a comunidade, mas em escala espacial maior do que a estudada. Esse efeito da amplitude da variação nas condições abióticas pode explicar

a diferença entre os nossos resultados e aqueles encontrados por Bergamini *et al.* (2011). Os autores mostraram que filtros abióticos provocam convergência funcional em comunidades de plantas em um costão rochoso e no interior de uma floresta. A diferença nas condições abióticas entre o costão e o interior da floresta pode ser maior do que a diferença entre as áreas que estudamos, ambas dentro de uma mesma floresta. Assim, ressaltamos a importância de estudos futuros identificarem a escala em que a variação nas condições abióticas excede a variação natural na tolerância das espécies vegetais. Se filtros abióticos forem de fato importantes, a convergência funcional nas comunidades deveria se manifestar apenas a partir dessa escala.

Uma última possibilidade é que filtros abióticos e competição interespecífica sejam igualmente importantes, de modo que efeitos de convergência e divergência se anulem (Barbosa *et al.*, 2009). Nesse caso, pode ser difícil demonstrar a ocorrência de cada um dos processos avaliando um único atributo que tem relação com ambos. Uma alternativa seria analisar conjuntos de atributos relacionados à competição interespecífica e conjuntos de atributos relacionados à ocorrência de filtros abióticos nos mesmos pontos de amostragem. Atributos relacionados à competição deveriam apresentar divergência, enquanto atributos relacionados à ocorrência de filtros ambientais deveriam apresentar convergência. No caso das plantas, atributos como a altura da copa, massa da semente e área foliar específica estão associadas a estratégias de competição interespecífica por recursos (Westoby, 1998). Por outro lado, atributos relacionados à manutenção do balanço hídrico, tais como a condutância estomática e o potencial hídrico e a longevidade da folha, deveriam responder de maneira mais direta a filtros abióticos. Assim, a identificação desses conjuntos de atributos pode ser um passo fundamental na compreensão dos mecanismos estruturadores das comunidades vegetais.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Adriano Sanches Melo e ao Marcel Vaz pela orientação e apoio, à Cristiane Millan pelo auxílio na coleta dos dados, à Leda Lorenzo e Bruno Rosado pelas revisões no manuscrito e aos colegas de curso pelos comentários e sugestões feitos após a apresentação.

REFERÊNCIAS

- Barbosa, J.M.; C.F. Santos; A.H. Mendonça; M.T. Cerezini & S.C. Silva. 2009. Filtros ecológicos e competição: influência no padrão morfológico foliar. Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Bergamini, L.L.; B.G. Santos.; T.H.S., Evangelista & C.H. Milan. 2011. Efeito de filtros ambientais sobre a massa foliar por área de fanerófitas na floresta ombrófila da Mata Atlântica Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Luttge, U.; 1997. *Physiological ecology of tropical plants*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Hérault, 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, Princeton.
- Ricklefs, R.E. 2003. *A economia da natureza*. Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro.
- Tilman, D. 1986. Resources, competition and the dynamics of plant communities, pp. 51-76. Em: *Plant ecology* (M.J. Crawley, ed.). Blackwell, Oxford.
- Vaz, M.C. 2009. Evidência de um filtro ecológico: atributos funcionais convergem na capoeira e divergem na floresta primária. Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Floresta Amazônica” (P.E.C. Peixoto & G. Machado, eds.). PDBFF/INPA, Manaus.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199:213-227.

Orientação: Adriano S. Melo & Marcel C. Vaz