



Competição intraespecífica e as reservas nutricionais disponíveis para as plântulas de Guanandi

Marcelo Petratti Pansonato

RESUMO: Plantas competem por recursos e possuem estratégias para aumentar as chances de que sua prole atinja a maturidade. A competição intraespecífica é mais intensa do que a interespecífica e isso se reflete no desempenho de plântulas. Testei o efeito da competição intraespecífica sobre a incorporação de biomassa em plântulas de *Calophyllum brasiliense*, espécie cujos frutos possuem sementes com grande reserva nutricional de nutrientes. Amostrei 40 plântulas embaixo da copa de 20 indivíduos adultos classificando-as em agregadas e isoladas num raio 20 cm. Estimei a porcentagem de reservas nutricionais que foram aproveitadas pelas plântulas. Encontrei que plântulas isoladas de coespecíficos tem maior biomassa total para um mesmo consumo dos recursos do fruto. Meus resultados sugerem um efeito negativo da competição intraespecífica. Concluí que plântulas capazes de converter maiores taxas dos recursos inicialmente disponíveis nas sementes no seu desenvolvimento terão mais chances de serem recrutadas.

PALAVRAS-CHAVE: Calophyllaceae, denso-dependência, espécies tolerantes a alagamentos, tamanho de semente

INTRODUÇÃO

As condições ambientais variam em grande escala (i.e. gradientes de precipitação e temperatura) e pequena escala (i.e. micro relevo e suscetibilidade a alagamentos) determinando assim a existência de plantas em um dado local (Turner, 2001). Logo, espécies que toleram as mesmas condições tendem a co-ocorrer. Essas espécies passam a interagir de forma positiva, negativa ou neutra (Schulze *et al.*, 2005). Um exemplo de interação positiva é a facilitação, na qual uma planta que tolera condições adversas modifica as condições ambientais em seu entorno imediato e favorece o estabelecimento de espécies menos tolerantes (Bertness & Callaway, 1994). No entanto, em florestas tropicais e subtropicais, a interação predominante no estabelecimento das comunidades vegetais é a competição. (Turner, 2001). A competição entre plantas é, em geral, indireta e não ocorre por espaço e sim por recursos (Burslem *et al.*, 2005). Desta forma, ambos os envolvidos na disputa sofrem efeitos negativos sobre suas taxas de sobrevivência, crescimento e reprodução (Turner, 2001). Na competição, a relação entre espécies varia de acordo com as circunstâncias bióticas e abióticas (Bazzaz, 1979). Ainda, a competição pode ser interespecífica ou intraespecífica. Como espécies diferentes de plantas possuem demandas diferentes, a competição interespecífica por nutrientes é considerada menos intensa. Caso as plantas estejam próximas a in-

divíduos coespecíficos, que possuem demanda de nutrientes muito parecidas, a competição é mais intensa e os efeitos dependentes da densidade (i.e. denso-dependência) são maiores em relação às interações interespecíficas (Tilman, 1984). Assim, a competição é um importante agente de pressão seletiva de adaptações para espécies vegetais que coexistem.

Os estágios iniciais do desenvolvimento vegetal são os mais sensíveis às condições bióticas e abióticas, e também os que experimentam as maiores taxas de mortalidade (Burslem *et al.*, 2005). Para atenuar os efeitos da competição sobre sua prole, as plantas possuem estratégias para aumentar as chances de gerar novos indivíduos reprodutivos. Algumas das estratégias para lidar com competição são a dispersão de sementes e a produção de frutos relativamente grandes, que demandam maior gasto energético. Assim, a energia despendida pode se converter em uma reserva de nutrientes capaz de fornecer a energia necessária ao desenvolvimento inicial da planta jovem, reduzindo sua taxa de mortalidade (Schulze *et al.*, 2005). Ainda, embora os frutos sejam estruturas com potencial de dispersar as sementes para novos sítios favoráveis ao seu estabelecimento, através da oferta de recursos para agentes dispersores, muitos deles não são dispersos e acabam depositados embaixo da copa da planta mãe (Turner, 2001). Assim, um banco de plântulas

se forma em diferentes graus de agregação. Para as plântulas, a escala espacial de interação com coespecífico é pequena assim, variações mínimas na densidade de agregação ao redor da plântula podem ser determinantes ao desenvolvimento delas (Cousens *et al.*, 2008).

Dado que (1) as plantas competem por recursos limitantes e possuem estratégias para lidar com a competição, (Tilman, 1984; Turner, 2001) (2) as fases iniciais do desenvolvimento são as mais sensíveis aos efeitos da competição e da densidade-dependência (Burslen *et al.*, 2005) e (3) plantas sob maior competição terão maior dificuldade de se estabelecer e consumirão os recursos disponíveis na semente mais rapidamente, o objetivo deste trabalho é responder à pergunta: como a presença de competidores coespecíficos interfere no desenvolvimento de uma plântula que possui reserva de nutrientes em sua semente? Testei a hipótese de que indivíduos próximos a coespecíficos, por estarem submetidos à competição mais intensa, terão menor desenvolvimento do que indivíduos isolados quando considerado o consumo da reserva de nutrientes de suas sementes.

MATERIAL & MÉTODOS

Área de estudo

Realizei o estudo em julho de 2016 em fragmentos de Floresta Alta de Restinga situados na planície costeira do município de Peruíbe, São Paulo (24°22'1.42"S, 47°18'32.46"O). O clima, de acordo com a classificação de Koepfen, é subtropical úmido, com temperatura média anual de 22°C. Nestes locais o solo é arenoso e a matéria orgânica se restringe às camadas mais superficiais. O micro relevo determina diferentes graus de alagamento e, nas partes mais baixas, o lençol freático pode aflorar nos períodos chuvosos, que vão de novembro a março (Marques & Duleba, 2004).

Objeto de estudo

As plântulas utilizadas neste estudo pertencem à espécie arbórea *Calophyllum brasiliense* Cambess. (Calophyllaceae). A espécie possui distribuição pantropical e, na área de estudo, é uma das espécies dominantes com adultos que atingem cerca de 20 metros de altura e 80 cm de diâmetro (Lorenzi, 1992). Possui frutificação anual e produz sementes de cerca de 1 cm de diâmetro que são dispersas essencialmente por morcegos (Lorenzi, 1992). *C. brasiliense* forma bancos de plântulas abundantes

que, nos estágios iniciais, sobrevivem com a ajuda das reservas de nutrientes das sementes (Marques & Joly, 2000). Logo após a dispersão as sementes, que preenchem o interior dos frutos por completo, são progressivamente consumidas pela plântula ao longo do seu desenvolvimento (Lorenzi, 1992; Marques & Joly, 2000).

Coleta dos dados

Identifiquei 20 indivíduos adultos de *C. brasiliense*, selecionados pela existência ou não de banco de plântulas ao seu redor. Para cada indivíduo, amostrarei duas plântulas: uma plântula que encontrava-se sem coespecíficos em um raio de 20 cm e uma plântula com ao menos um coespecífico dentro do mesmo raio. Assim, coletei um par de plântulas sob a copa de cada adulto. Para tanto, sorteie quatro quadrantes a partir do adulto e coletei as plântulas encontradas mais próximas à linha divisória do quadrante (Figura 1a). Cada quadrante foi alinhado em relação à margem do fragmento. Para cada agregado, sorteie qual indivíduo seria coletado. Para assegurar que os indivíduos amostrados foram gerados a partir do mesmo evento reprodutivo, coletei apenas indivíduos que apresentavam o fruto e a semente, ou vestígios deles ainda ligados à plântula (Figura 1b).

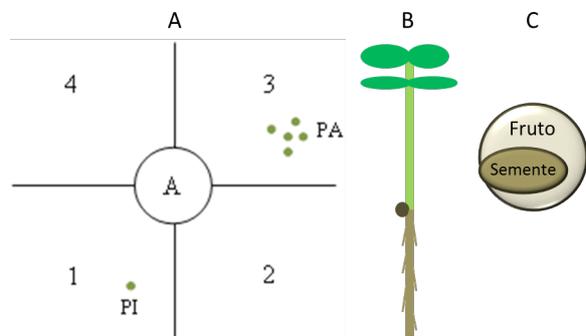


Figura 1. (a) Representação esquemática da coleta de indivíduos isolados e agregados, a letra A no centro dos quadrantes 1, 2, 3 e 4 representa um indivíduo adulto. PA= plântulas agregadas e PI= plântulas isoladas. (b) Esquema de uma plântula de *Calophyllum brasiliense* com destaque para o fruto fixado à plântula, na linha divisória entre o caule e a raiz. (c) Representação do fruto de *C. brasiliense* com semente parcialmente consumida em seu interior.

Para estimar o efeito da competição sobre o consumo dos recursos disponíveis na semente, calculei o volume do que restou da semente dentro do fruto e o volume do compartimento interno do fruto. A semente possui formato ovoide e o fruto é esférico (Figura 1c). Através dos valores obtidos transfor-

mei em porcentagem a relação entre o volume do interior do fruto e o volume restante da semente. Para obter a biomassa total da plântula, sequei o material em forno doméstico por duas horas a 180° C. Em seguida, pesei as plântulas em uma balança com precisão de centésimos de grama.

Análise dos dados

Para avaliar se a incorporação de biomassa em relação ao consumo da reserva de nutrientes da semente é diferente entre indivíduos agregados e isolados, realizei uma análise de covariância. Para avaliar a previsão de que o aumento da biomassa em relação ao consumo dos recursos da semente incrementaria mais rapidamente nos indivíduos isolados do que nos agregados, observei a diferença na inclinação das retas das regressões entre porcentagem consumida da semente e biomassa total para plântulas agregadas ou isoladas. Para avaliar se, para uma determinada taxa de consumo da reserva de nutrientes da semente, indivíduos isolados terão maior biomassa do que indivíduos agregados, observei a diferença no intercepto das retas. Como variável independente, utilizei os valores de porcentagem de consumo das sementes e, como variável dependente, a biomassa incorporada pelas plântulas. Para testar se o padrão encontrado poderia ser esperado ao acaso, aleatorizei 10000 vezes os valores de biomassa entre os tratamentos “agregado” e “isolado” para gerar um cenário nulo. Todas as análises foram feitas usando o software R versão 3.1.3 (R Core Team, 2015) no pacote Rsampling-shiny (Prado *et al.*, 2016).

RESULTADOS

Para o grupo das plântulas agregadas, a biomassa seca média foi de $0,77 \pm 0,49$ g. Para as plântulas isoladas a média foi de $1,10 \pm 0,58$ g. A biomassa média total das plântulas amostradas foi de $0,94 \pm 0,55$ g (média \pm desvio padrão). O consumo médio das sementes para o grupo isolado foi de $70,5 \pm 32,7$ % e para o agregado foi de $64,7 \pm 30,9$ %.

Não houve diferença na inclinação das retas entre os dois grupos ($p = 0,055$), ou seja, conforme o recurso disponível na semente é consumido, o aumento de biomassa se mantém constante para os dois grupos. No entanto, a diferença no intercepto das retas da regressão linear foi significativa ($p = 0,039$) e as plântulas isoladas tiveram maior biomassa do que as plântulas agregadas (Figura 2).

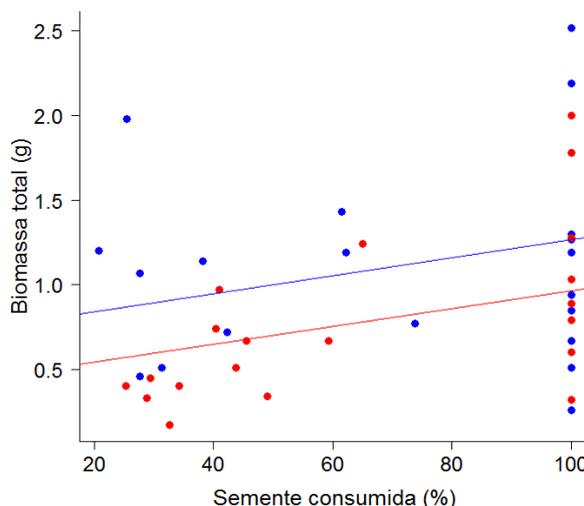


Figura 2. Gráfico de covariância entre a biomassa seca de plântulas e o consumo da reserva de nutrientes disponível em sementes de *Calophyllum brasiliense* Camb. (Calophyllaceae) para o grupo de plântulas agregadas a coespecíficos (pontos e linha em vermelho) e isoladas (pontos e linha em azul).

DISCUSSÃO

O desenvolvimento de plântulas de *C. brasiliense*, representado pelo incremento de biomassa seca por volume de recurso consumido da semente, foi maior para as plântulas que encontravam-se distantes de coespecíficos. Logo, plântulas sob maior intensidade de competição com intraespecíficos utilizam mais rapidamente os recursos disponíveis das sementes para atingir um desenvolvimento similar do que as sob menor competição. Sendo assim, OS resultados corroboraram minha hipótese de que plântulas que compartilham o entorno imediato com coespecíficos incorporariam menos biomassa dada uma taxa de consumo dos recursos disponíveis. Por fim, o efeito prejudicial da competição intraespecífica e, adicionalmente, da densidade-dependência é marcante e influencia o sucesso do recrutamento de novas árvores de *C. brasiliense*.

A competição interespecífica de plântulas em florestas tropicais é relativamente rara (Wright, 2002). Um estudo que avaliou o desenvolvimento de plântulas de 119 espécies e constatou que 72% das espécies não eram afetadas pela densidade, 10 % eram afetadas por outras espécies e que 18 % eram afetadas por coespecíficos (Poorter, 2005).

Entre as espécies afetadas por outras espécies, metade demonstrou que a interação era positiva. Logo, a competição intraespecífica é a que apresenta maior efeito negativo sobre o desenvolvimento de plântulas em florestas tropicais. Em um experimento onde foram introduzidas plântulas de uma mesma espécie em uma clareira florestal, após um ano, o tratamento com plântulas agregadas apresentou cerca de 50 % menos biomassa do que o tratamento com plântulas mais espaçadas (Poorter, 1998). Desta forma, os diferentes níveis de agregação verificados para as plântulas de *C. brasiliense* sustentam a relação negativa existente entre o adensamento de coespecíficos e o desenvolvimento de plântulas. Assim, os efeitos do adensamento demonstram ser consistentes entre diversos tipos de florestas tropicais e subtropicais.

Condições e recursos são determinantes para o quanto de biomassa as plantas são capazes de acumular. Logo, a alocação de biomassa está relacionada com a capacidade da planta de competir por recursos (Weiner, 2004). Nas florestas tropicais existe um forte gradiente vertical de luminosidade e pequenos incrementos em altura podem levar uma planta a aumentar seu acesso à luminosidade de maneira desproporcional. Além disso, no solo de áreas florestais, a incidência de luz solar direta pode ser de apenas cerca de 2 % do total de radiação que chega às árvores do dossel, o que torna o investimento em área foliar estratégico para aumentar a captação da baixa luminosidade disponível (Poorter, 2005). Um estudo conduzido por Reis (2016, em elaboração), com as mesmas plântulas deste trabalho, demonstrou que plântulas de *C. brasiliense*, quando agregadas, investem mais em desenvolvimento em altura do que em área foliar. Por outro lado, quando distantes, o investimento em área foliar é proporcionalmente maior do que em altura. Deste modo, é razoável supor que exista uma demanda conflitante entre crescimento em altura e em área foliar e que isso é modulado pela intensidade da competição intraespecífica. Assim, é possível que esta demanda conflitante implique em que o consumo maior dos recursos da semente em plântulas agregadas a coespecíficos se deva ao fato de que a alocação de biomassa em caule não contribua para a conversão de mais biomassa. Consequentemente, é provável que o menor consumo dos recursos da semente para uma maior alocação de biomassa, que foi constatado para as plantas isoladas de coespecíficos, possa ocorrer porque as folhas contribuem, através da fotossíntese, para o aumento da biomassa. Por fim, ao que tudo indica, a intensidade da competição intraespecífica é determinante na taxa de consumo dos recursos disponibilizados pela planta mãe através da se-

mente e pode ser um mecanismo importante para os efeitos da denso-dependência.

A alta densidade de indivíduos coespecíficos pode conduzir a diversos efeitos prejudiciais às plântulas. Quanto mais espacialmente agregados, maior a competição por recursos entre indivíduos da mesma espécie (Chácon & Muñoz, 2007). O fato de estarem perto da planta mãe, faz com que a própria progenitora seja a maior competidora por recursos que as plântulas também necessitam (Burslem *et al.*, 2005). A alta densidade de coespecíficos também aumenta as chances de atrair herbívoros que podem matar ou limitar o crescimento das espécies mais abundantes (Janzen, 1970; Connell, 1971). Dado isso, é possível que exista uma pressão seletiva que pode favorecer espécies capazes de dispersar seus frutos e propágulos para locais distantes da planta mãe, onde a densidade de coespecíficos tende a ser menor. *C. brasiliense* possui sementes dispersas por morcegos e pela água (Lorenzi, 1992). No entanto, existe uma relação negativa entre o tamanho do fruto e a distância de dispersão (Werner, 1976). Assim, é razoável supor que existe uma demanda conflitante entre o baixo potencial de dispersão e a capacidade de fornecer recursos que auxiliem no estabelecimento das plântulas oriundas de frutos não dispersados. Logo, como plântulas localizadas abaixo da copa da planta mãe têm maior dificuldade de se desenvolver, é provável que os frutos dispersos para maiores distâncias possuam uma maior chance de serem recrutados e se tornarem plantas adultas, pois poderão usar mais eficientemente as reservas de nutrientes das sementes.

Por fim, a capacidade de produzir sementes com reservas de nutrientes não parece compensar o efeito da denso-dependência. Logo, o recrutamento de novas plântulas está intrinsecamente ligado à densidade de coespecíficos e, ao que parece, apenas plântulas que estão minimamente distantes entre si conseguirão utilizar os recursos disponíveis nas sementes para investir em estruturas que contribuam para um maior ganho de biomassa. Logo, grande parte das espécies bem distribuídas e abundantes nas florestas tropicais e subtropicais que possuem sementes com recursos utilizáveis pelas plântulas, deve ser capaz de dispersar seus frutos a distâncias que minimizem a competição com coespecíficos.

REFERÊNCIAS

- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10:351-71.

- Bertness, M. G. & Callaway R. Positive interactions in communities. *Tree*, 9:191-193.
- Burslem, D. F. R. P; M.A. Pinard & S. E. Hartley. 2005. *Biotic Interactions in the Tropics: Their Role in the Maintenance of Species Diversity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chacón, P. & Muñoz, A. A. 2007. Competitive abilities among seedlings of three tree species differing in seed size: A garden experiment using species of Chilean temperate forest. *New Zealand Journal of Botany*, 45:593-603.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees, pp. 298–312. Em: *Dynamics of populations* (P.J. den Boer & G.R. Gradwell eds.). Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- Cousens, R.; C. Dytham & R. Law. 2008. *Dispersal in Plants: A Population Perspective*. Oxford University Press Inc., New York.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 110:501–528.
- Lorenzi, H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Instituto Plantarum, Nova Odessa.
- Marques, O. A. V. & W. Duleba. 2004. *Estação Ecológica Juréia-Itatins: Ambiente físico, flora e fauna*. Editora Holos, Ribeirão Preto.
- Marques, M. C. M. & C. A. Joly. 2000. Germinação e crescimento de *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae), uma espécie típica de florestas inundadas. *Acta Botânica Brasilica*, 14:113-120.
- Poorter, L. 1998. Seedling growth of Bolivian rain forest tree species in relation to light and water availability. Tese de Doutorado, Universidade de Utrecht, Utrecht.
- Prado, P.; A. Shallon & A. Oliveira. 2016. Rsampling: ports the workflow of “Resamplingstats”. Add-in to R. R package version 0.1.1.
- R Core Team, 2015. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Schulze, E. D.; E. Beck & K. M. Hohestein. 2005. *Plant ecology*. Springer, Berlin.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75:2-16.
- Turner, I. M. 2001. *The ecology of trees in the tropical rain forest*. Cambridge University Press, New York.
- Weiner, J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6:207–215.
- Werner, P. A. 1976. Ecology of plant populations in successional environments. *Systematic Botany*, 1:246-68.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130:1–14.