



VARIAÇÃO NAS MÉDIAS DE ATRIBUTOS FUNCIONAIS DE PLANTAS AO LONGO DE UM GRADIENTE SUCESSIONAL

J. Vicente - Silva¹

R. S. Bergamin¹; S.C. Müller¹

¹ - Programa de Pós - Graduação em Ecologia, Laboratório de Ecologia Quantitativa, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91540 - 000, Porto Alegre, RS, Brasil. ze.biologia@gmail.com

INTRODUÇÃO

Entender como as comunidades estão organizadas é uma busca antiga das ciências naturais, mas que, no entanto, ainda gera muita discussão, principalmente sobre a importância do acaso e do determinismo na estruturação dessas (Clements, 1916; Gleason, 1926; Burns, 2007; Eliot, 2007). Diante dessa perspectiva, inicialmente Diamond (1975) e posteriormente diversos outros autores (ver Keddy, 1992; Weiher *et al.*, 1998; Burns, 2007, entre outros) discutiram o fato de como diferentes comunidades são formadas a partir de um mesmo *pool de espécies*, definindo esse processo como regras de montagem (*assembly rules*).

Segundo a definição proposta por Wilson & Gitay (1995), regras de montagem são “restrições ecológicas aos padrões observados de presença e abundância de espécies que são baseadas na presença e abundância de uma ou mais espécies ou grupos de espécies (e não apenas a respostas individuais das espécies às condições ambientais)”. Nessa definição, as condições ambientais são vistas como filtros atuando diretamente sobre os atributos funcionais das espécies, de forma que apenas alguns conjuntos de atributos são aptos às condições locais e somente espécies que possuem tais atributos poderão se estabelecer (Keddy, 1992; Wilson, 2001). Padrões ou regras de montagem de comunidades podem ser avaliados pelas próprias espécies (entidades taxonômicas), bem como através de atributos de espécies (Weiher *et al.*, 1998), ou, de forma indireta, através de guildas ou tipos funcionais, que sintetizam diversos atributos de forma simultânea (Belyea & Lancaster, 1999, Holdaway & Sparrow, 2006, Müller *et al.*, 2007).

OBJETIVOS

Nesse trabalho, nos valem de uma avaliação da média dos atributos das espécies por comunidade (unidade amostral), para descrever alterações na composição de atributos funcionais ao longo de um gradiente sucessional (aqui representando o filtro ambiental para ao estabelecimento das

espécies) em uma área de ocorrência de Floresta Ombrófila Mista.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O presente estudo foi realizado no Centro de Pesquisas para a Conservação da Natureza Pró - Mata (CPCN Pró - Mata), localizado no município de São Francisco de Paula, RS (29° 27' S; 50° 08' W). O centro de pesquisas apresenta área aproximada de 4500 ha, a uma altitude de 900 m, com clima temperado, mesotérmico e superúmido (Nimer 1989). A área do CPCN Pró - Mata possui três formações vegetais preponderantes - Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária), Floresta Ombrófila Densa (Mata Atlântica *stricto sensu*) e Savana Gramíneo Lenhosa (Campos de Cima da Serra) (Bertoletti & Teixeira 1995). O presente estudo concentrou - se na Floresta com Araucária.

Delineamento amostral

As unidades amostrais (UAs) foram demarcadas em dois estágios sucessionais distintos: avançado e inicial. Como estágio inicial definimos áreas que tiveram supressão parcial ou total da vegetação e foram abandonadas posteriormente. O tempo de abandono gira em torno de 15 anos.

Para o estágio avançado, foram selecionados três sítios distintos, com estrutura e composição florística característica das florestas da região (Mello, 2006). Em cada sítio foi demarcada uma área de 1ha subdividida em quatro subáreas (1/4 de hectare), nas quais foram alocadas aleatoriamente três UAs de 100m², totalizando 12 pontos de amostragem por hectare. Essas três unidades foram agrupadas *a posteriori* para realizar as análises, totalizando 12 amostras do estágio avançado (quatro por sítio). Para o estágio inicial de sucessão secundária foram selecionados quatro sítios, cada qual com 0,25ha (1/4), onde foram distribuídas aleatoriamente três UAs, totalizando 12 amostras.

Em cada UA foram amostrados todos os indivíduos lenhosos (com exceção de lianas) com diâmetro à altura do peito (DAP) superior à 10 cm (aqui considerados “adultos”).

Além disso, em cada UA foram delimitadas quatro sub-parcelas de 0,25m² para o levantamento de indivíduos lenhosos com altura superior à 10 cm e diâmetro à altura do peito inferior à 1cm (aqui considerados “plântulas”).

Do conjunto de espécies amostradas, foram selecionadas as dez que apresentaram maior frequência de ocorrência em cada estrato (adultos ou plântulas) para a análise de atributos funcionais por comunidade, totalizando 13 espécies analisadas neste estudo.

Variáveis estruturais

Como descritores indicativos do ambiente das UAs foram definidas as seguintes variáveis: o estágio sucessional do sítio visualmente identificado *in loco* (avançado ou inicial), área basal total da parcela (soma das áreas basais dos indivíduos adultos) e número de indivíduos adultos na parcela.

Atributos funcionais

Cada espécie foi descrita com base em 11 atributos funcionais levantados na literatura ou em campo. Estes atributos foram decompostos (transformados em variáveis *dummy*) para a realização das análises, totalizando em 21 variáveis descritas para cada uma das 13 espécies. Os atributos selecionados foram: síndrome de dispersão (zoocoria ou anemocoria), tipo de diásporo (baga, drupa, cápsula ou diásporo de gimnosperma), cor do diásporo (preto/roxo, marrom, laranja ou amarelo), tamanho do diásporo, hábito da planta (arbastivo ou arbóreo), altura máxima da espécie (obtida a partir do indivíduo de maior altura levantado para cada espécie), comprimento foliar médio, diâmetro foliar médio, forma de folha (relação do comprimento pela largura da folha), presença de pilosidade e textura foliar (membranácea, coriácea ou cartácea). Todos os atributos, com exceção da altura das espécies, foram obtidos a partir da literatura.

Análise dos dados

Foram geradas duas matrizes a partir dos dados coletadas: as comunidades (UAs) descritas pela performance das espécies (abundância) (matriz W) e as espécies descritas pelos atributos (matriz B). Pela multiplicação dessas matrizes, obtivemos os atributos funcionais médios das espécies por unidade amostral (matriz T= B'W, onde B' é a matriz inversa), que representa a contribuição dos atributos nas comunidades, ponderada pela proporção destes em cada uma delas (a ponderação é feita pois na multiplicação é considerada a performance da espécie na comunidade). Essa análise foi realizada no aplicativo SYNCSA versão 2.5.15 (Pillar, 2008).

A partir dos atributos médios ponderados por UAs, foram realizadas análises multivariadas exploratórias, através de análises de coordenadas principais (PCoA) utilizando índice de Gower como medida de semelhança, considerando alternadamente ambos estratos (adultos e plântulas) nos estágios sucessionais avaliados. A estabilidade dos eixos de ordenação foi avaliada a partir de teste de *bootstrap* com 1.000 iterações (Pillar & Orloci, 1996). Os dois principais eixos (escores da ordenação) foram dispostos num diagrama a fim de identificar padrões das unidades amostrais conforme a distribuição dos atributos funcionais médios, sendo apresentados somente aqueles mais correlacionados com os eixos de ordenação.

Além disso, selecionamos os cinco atributos com maior correspondência com os eixos 1 e 2 da PCoA, para cada um dos estratos, e testamos sua correlação (de Pearson) com as variáveis estruturais supra - citadas, avaliando a significância através de testes de aleatorização com 10.000 iterações.

As análises multivariadas, o *bootstrap* e a avaliação da correlação via aleatorização foram realizados utilizando o aplicativo MULTIV versão 2.63Beta (Pillar, 2009).

RESULTADOS

Os dois primeiros eixos da ordenação das unidades amostrais descritas pela composição de atributos médios explicaram, respectivamente, 37,47% e 13,61% da variação total dos dados para as plântulas e 49,46% e 13,76% para os adultos.

Os diagramas de ordenação obtidos para ambos os estratos apresentaram padrões semelhantes, indicando um claro gradiente sucessional das unidades amostrais, estando as mais avançadas relacionadas positivamente com o primeiro eixo de ordenação. No entanto, parte das parcelas definidas *a priori* como sendo do estágio inicial também apresentou a mesma relação com o eixo 1, ou seja, estão igualmente à direita do diagrama. A diferenciação das unidades avançadas das iniciais mais desenvolvidas se deu no eixo 2, sendo as avançadas negativamente relacionadas com esse. Para as plântulas, o eixo 1 apresentou correlação significativa com o estágio (inicial ou avançado), a área basal total da parcela e o número de adultos nas parcelas ($r=0,67$, $p=0,0004$; $r=0,48$, $p=0,01$; $r=0,65$, $p=0,001$ respectivamente) e o eixo 2 foi significativamente relacionado com a formação e o número de adultos ($r= - 0,52$, $p=0,003$; $r= - 0,47$, $p=0,01$ respectivamente). Para os adultos, o eixo 1 apresentou o mesmo padrão ($r=0,75$, $p=0,0001$; $r=0,60$, $p=0,002$; $r=0,77$, $p=0,0001$ para estágio sucessional, área basal e número de adultos), enquanto o eixo 2 foi negativamente correlacionado com o estágio e a área basal ($r= - 0,52$, $p=0,01$; $r= - 0,42$, $p=0,04$ para estágio e área basal). Apesar de os padrões observados serem semelhantes, os dados dos adultos indicaram um gradiente mais nítido, comparado com as plântulas, para as quais houve uma menor diferenciação de algumas das parcelas do estágio inicial em relação às do estágio avançado. Este resultado parece indicar que os indivíduos jovens tendem a ser menos diferenciados entre as áreas avaliadas para os diferentes estágios, ou seja, algumas áreas iniciais já apresentam atributos funcionais mais semelhantes aos encontrados em estágios avançados, sugerindo um efetivo processo de colonização de espécies arbóreas características da formação Floresta com Araucária nestas áreas.

No entanto, o padrão dos atributos funcionais variou conforme o estrato de idade dos indivíduos. Para as plântulas, os atributos mais correlacionados e dispostos à esquerda do eixo 1 foram frutos de cor laranja, forma da folha (i.e, folhas mais compridas) e comprimento da lâmina foliar, enquanto que à esquerda do eixo caracterizam - se as UAs com frutos de cor preta e presença de pilosidades na folha. Já os atributos mais correlacionados com o eixo 2 foram frutos zoocóricos e hábito arbóreo, posicionados na porção

inferior do diagrama (negativamente), frutos anemocóricos, capsulares e hábito arbustivo (positivamente).

Todos os atributos relacionados ao eixo 1 tiveram correlação significativa com o estágio, a área basal e o número de indivíduos adultos: fruto preto ($r=0,64$, $p=0,0007$; $r=0,51$, $p=0,01$; $r=0,64$, $p=0,001$), fruto laranja ($r= - 0,63$, $p=0,002$; $r= - 0,49$, $p=0,02$; $r= - 0,62$, $p=0,001$), forma foliar ($r= - 0,62$, $p=0,002$; $r= - 0,43$, $p=0,03$; $r= - 0,60$, $p=0,003$), comprimento da lâmina ($r= - 0,67$, $p=0,0002$; $r= - 0,57$, $p=0,003$; $r= - 0,65$, $p=0,001$) e pilosidade ($r=0,56$, $p=0,005$; $r=0,52$, $p=0,009$ -somente para estágio sucessional e número de adultos).

Para os dados dos indivíduos adultos, os atributos mais correlacionados com o eixo 1 foram frutos capsulares, marrons e anemocóricos (negativamente); frutos pretos e zoocóricos (positivamente). Com o eixo 2, os atributos foram tamanho do diásporo e diásporo de gimnosperma (negativamente); comprimento da lâmina foliar, forma da folha e frutos do tipo baga (positivamente).

Os atributos zoocoria, anemocoria, frutos capsulares, fruto preto e fruto marrom tiveram correlação significativa com o estágio sucessional, área basal e o número de indivíduos adultos da parcela ($r=0,69$, $p=0,001$; $r= - 0,69$, $p=0,0008$; $r= - 0,69$, $p=0,001$; $r=0,67$, $p=0,001$; $r= - 0,63$, $p=0,001$). Além disso, forma foliar esteve correlacionado com o estágio e a área basal ($r= - 0,57$, $p=0,003$; $r= - 0,52$, $p=0,009$). Diásporo gimnosperma e tamanho do diásporo correlacionaram - se apenas com o estágio sucessional ($r=0,57$, $p=0,001$; $r=0,60$, $p=0,0007$).

A variação na composição média de atributos entre áreas de diferentes estágios sucessionais pode estar relacionada à substituição de espécies com diferentes atributos (variação interespecífica), à variação dos atributos na própria espécie (plasticidade fenotípica-variação intraespecífica) ou à combinação dos dois fatores (Garnier *et al.*, 004). Isso fica claro em gradientes sucessionais, onde os distintos filtros ambientais selecionam diferentes composições de atributos ou tipos funcionais ao longo do gradiente. Garnier *et al.*, (2004) observaram que as mudanças na composição de atributos ao longo da sucessão de áreas abandonadas em vegetação mediterrânea decorreram principalmente da substituição de espécies e não da plasticidade específica.

No presente estudo foi possível distinguir uma substituição nos atributos ao longo do gradiente, como é possível observar nas características distintas quanto ao modo de dispersão das espécies. Em parcelas de estágios iniciais há grande densidade de indivíduos que apresentam dispersão anemocórica (nesse caso, havia elevada abundância de *Tibouchina sellowiana*). A anemocoria facilita a dispersão, pois dispensa um vetor especializado, e possibilita a disposição de diásporos em áreas relativamente abertas. Ao longo do sucessão é possível observar uma substituição de espécies anemocóricas por zoocóricas, cujos diásporos de cor preta/roxa, laranja ou amarela são atrativos para dispersores. Além disso, observou - se uma variação na forma foliar, ocorrendo folhas mais longas e afiladas nas áreas iniciais, ao contrário das avançadas. Tal variação foliar pode estar relacionado com a entrada de luz nas áreas, sendo esperada uma redução na área foliar em áreas com maior intensidade luminosa, de forma a diminuir a exposição e

evitar excesso de transpiração.

Outra característica evidenciada nestas análises foi o aumento da importância da *Araucaria angustifolia* (diásporo gimnosperma) nas áreas avançadas (quadrante inferior - direito), caracterizando a direção de avanço para a formação típica da área de estudo (Floresta Ombrófila Mista). Além disso, conferindo robustez aos resultados, os atributos funcionais foram correlacionados com as características estruturais das parcelas, ressaltando que mudanças no ambiente, ou seja, nos filtros ambientais (responsáveis pela variação estrutural das áreas) geram comunidades distintas a partir do mesmo *pool* de espécies, modificando os grupos de atributos funcionais ao longo de um gradiente sucessional (Keddy, 1992; Wilson, 2001).

CONCLUSÃO

Diferentes estágios sucessionais apresentam filtros ambientais distintos para o estabelecimento das espécies. Essas pressões às quais os indivíduos estão expostos resultam em composições diferentes tanto de espécies quanto de atributos funcionais médios das comunidades. Isto ficou claro ao longo deste trabalho, de forma que foi possível observar a substituição dos atributos ao longo do gradiente, gerando padrões nítidos e distintos entre as comunidades dos diferentes estágios sucessionais.

(Os autores agradecem à Lucilene Ines Jacoboski e Caroline Caetano dos Santos pelo auxílio nos levantamentos dos atributos funcionais na literatura e à Fernando Joner pelo auxílio nas análises estatísticas. Agradecemos também à CAPES pela bolsa concedida à J.Vicente - Silva e R.S. Bergamin.)

REFERÊNCIAS

- Belyea, L. R. & Lancaster, J. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, v.86, p. 402 - 416, 1999.
- Bertolotti, J.J. e M.B. Teixeira. Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró Mata. Termo de Referência. Divulgações do Museu de Ciências e Tecnologia-UBEA/PUCRS, no 2, EDIPUCRS, Porto Alegre, 1995.
- Burns, K. C. Patterns in the assembly of an island plant community. *Journal of Biogeography*, v.34, p. 760 - 768, 2007.
- Clements, F. E. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Washington, D.C.: Carnegie Institution, 1916.
- Diamond, J. M. Assembly of species communities. In: M. L. Cody & J. M. Diamond (Eds.). *Ecology and evolution of communities*. Massachusetts: Harvard University Press, Cambridge, p. 343 - 444, 1975.
- Eliot, C. Method and metaphysics in Clements's and Gleason's ecological explanations. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, v.38, p. 85 - 109, 2007.
- Garnier, E. *et al.*, Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, v.85, pp. 2630 - 2673, 2004.

- Gleason, H. A. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, v.53, n.1, p.7 - 26, 1926.
- Holdaway, R. J. & Sparrow, A. D. Assembly rules operating along a primary riverbed - grassland successional sequence. *Journal of Ecology*, v.94, p.1092 - 1102, 2006.
- Keddy, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, v.3, p.157 - 164, 1992.
- Mello, R.S.P. Detecção de padrões de coexistência arbórea e processos ecológicos em zona de contato de Florestas Ombrófilas Montanas no Sul do Brasil. Tese de Doutorado do Programa de Pós - graduação em Ecologia-Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil. 127p, 2006.
- Müller, S. C.; Overbeck, G. E.; Pfadenhauer, J. & Pillar, V. D. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest - grassland ecotones. *Plant Ecology*, v.189, p. 1 - 14, 2007.
- Nimer, E. 1989. *Climatologia do Brasil*. IBGE. Rio de Janeiro. 2^a ed. 422 p.
- Pillar, V. D. SYNCOSA software for character - based community analysis, v. 2.2.15. Porto Alegre: Departamento de Ecologia, UFRGS, 2008.
- Pillar, V. D. MULTIV software para análise multivariada, testes de aleatorização e autoreamostragem "bootstrap", v.2.63b. Porto Alegre: Departamento de Ecologia, UFRGS, 2009.
- Pillar, V. D. & L. Orloci. On randomization testing in vegetation science: multifactor comparisons of relevè groups. *Journal of Vegetation Science*, v.7, p. 582 - 592, 1996.
- Weiher, E., G. D. P. Clarke & P. A. Keddy. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, v.81, n.2, p. 309 - 322, 1998.
- Wilson, J. B. & Gitay, H. Limitations to species coexistence: evidence for competition from field observations, using a patch model. *Journal of Vegetation Science*, v.6, p. 369 - 376, 1995.
- Wilson, J. B. Assembly rules in plant communities. In: E. Weiher (Ed.). *Ecological Assembly Rules*. Port Chester, NY, USA: Cambridge University Press, p.130 - 164, 2001.