

CAPÍTULO 1 – INTRODUÇÃO GERAL

1.1 Introdução

Não importa quão diferentes elas sejam, as plantas estarão sempre competindo entre si. O motivo é que quase todas elas precisam dos mesmos recursos: água, luz, gás carbônico, nutrientes e espaço. Apesar de serem os mesmos, esses recursos podem ser explorados de diferentes formas pelas plantas. A planta, por exemplo, pode absorver nitrogênio sob a forma de amônio ou nitrato; pode absorver água da camada superficial do solo ou da camada profunda. Esses recursos, depois de captados, podem ser usados em pelo menos cinco atividades: aumento da captação de recursos (crescimento), produção de estruturas reprodutivas e propágulos (reprodução), reparação de tecidos danificados, proteção contra predadores e parasitas e armazenamento. Como a disponibilidade desses recursos é limitada, a planta tem que "decidir" como e quando vai investir os recursos que captou. Uma plântula recém-germinada, por exemplo, deve investir a maior parte dos seus recursos em crescimento e proteção, enquanto uma planta adulta deve investir mais em reprodução e armazenamento.

O modo como a planta captura e investe seus recursos determina seu desempenho ecológico e por isso é chamado de estratégia ecológica (o nicho é a realização da estratégia). A princípio poderia haver infinitas estratégias, mas o número delas é limitado por uma série de fatores, a começar pela não independência entre os recursos. A água e os nutrientes, por exemplo, são recursos intimamente associados: não se pode captar um sem o outro. Outro fator que restringe o número de estratégias é a correlação entre os atributos não-neutros das plantas. Atributos não-neutros ou funcionais são características das plantas que podem afetar seu desempenho ecológico (Violle) e são, por isso, o meio pelo qual as plantas exercem suas estratégias. Atributos

funcionais como o potencial de crescimento e a eficiência do uso da água estão negativamente correlacionados, reduzindo os tipos de estratégia possíveis. Contudo, a limitação dos tipos de estratégia pode ser driblada com o surgimento de inovações evolutivas.

Uma inovação pode aumentar a tolerância de uma espécie a condições desfavoráveis ou ainda aumentar a habilidade competitiva da espécie, permitindo o surgimento de novas estratégias. A evolução do metabolismo CAM permitiu, por exemplo, a ocupação permanente de desertos por cactáceas. Da mesma forma, o surgimento do lenho no caule permitiu às gimnospermas passar à frente das pteridófitas na disputa vertical pela luz. Tanto em um caso como no outro, os benefícios das inovações evolutivas tiveram um custo: o metabolismo CAM e a produção de madeira são pouco eficientes e caros, respectivamente. Essa relação de custo-benefício nos leva a questionar se é vantajoso ter uma estratégia cara para a aquisição ou manutenção de um recurso. A resposta é depende: em uma floresta tropical, onde não costuma faltar água, o sistema pouco eficiente das Cactaceae não será competitivo e essa planta acabará perdendo espaço para outras espécies mais competitivas. Do mesmo modo, em uma área que sofre uma grande frequência de distúrbios, como é o caso de um gramado bem cuidado, investir na custosa produção de lenho obviamente não é uma boa estratégia.

A eficiência de uma estratégia dependerá da situação em que a planta se encontra. Quando uma planta tem uma estratégia que não é adequada a determinada situação, ela terá problemas na captação de recursos ou perderá os investimentos. No caso do cacto, que cresce muito lentamente, ele ficará sem acesso à luz e, no caso da árvore no gramado, todo seu investimento em lenho será perdido na próxima vez que o cortador de grama passar. Uma planta que se encontra em um local inadequado em

relação à sua estratégia vai crescer e se reproduzir muito pouco e, depois de algumas gerações, é alta a chance de que a sua espécie venha a ser extinta daquele local. Esse processo é chamado de seleção ou filtragem ecológica e explica porque as espécies geralmente estão associadas a habitats, como é o caso do buriti. O buriti só ocorre em áreas de afloramento do lençol freático, embora tenha uma ampla distribuição geográfica (da Amazônia até os cerrados de São Paulo). O exemplo do buriti nos chama atenção para o problema da escala, pois numa escala muito grande não suspeitaríamos que o buriti fosse tão associado a um determinado tipo de habitat.

O habitat sempre pode ser dividido em subunidades com propriedades diferentes. Podemos considerar um campo rupestre como um único habitat, usando uma escala mais grosseira, ou podemos afinar a escala e distinguir entre locais com solo e locais com rocha exposta ou ainda observar que em uma única rocha há diferenças entre a borda e o centro. Podemos ainda assumir que duas espécies coexistam com base em listas de espécies tomadas em um hectare, quando na verdade essas espécies se evitam quando analisamos uma escala mais local. Há esquemas teóricos que consideram como diferentes processos ocorrem em diferentes escalas e como esses processos são interdependentes. Esses esquemas têm em comum dois compartimentos: repositório de espécies e comunidades locais. Os repositórios são construídos por processos de larga escala (espacial e temporal), como especiação, extinção e imigração. Já as comunidades são resultado da filtragem das espécies do repositório, dado que o número de espécies nas comunidades é sempre menor que o número de espécies do repositório.

Se considerarmos um determinado ponto no tempo, o repositório pode ser visto como a lista das espécies disponíveis para a composição das comunidades. A hipótese mais simples é que as comunidades são simples amostras aleatórias das espécies do repositório, o que raramente é observado. Em contrapartida, há a hipótese da tripla

filtragem: histórica, fisiológica e biótica. A filtragem histórica está relacionada à limitação de dispersão: por mais eficiente que uma espécie seja em dispersar seus propágulos, dificilmente eles chegarão a todos os locais; essa falha na dispersão explicaria porque não há indivíduos de determinada espécie em alguns locais propícios a essa espécie. A filtragem fisiológica tem a ver com as tolerâncias das espécies a determinadas condições: um pé de alface, por exemplo, não suportaria passar um dia no deserto, pois não tem mecanismos para evitar a perda d'água. A filtragem biótica é causada pela interação entre as plantas e entre as plantas e seus inimigos naturais: a hipótese de Janzen-Connell é um bom exemplo de como a filtragem biótica pode ocorrer. Porém, a despeito das aparências, a hierarquia entre esses filtros não é fixa e deve variar em função da escala adotada e do sistema observado.

O passo que vai do repositório às comunidades locais não precisa ser único: a cada diminuição da escala de observação, teremos um passo contendo os três filtros. A cada passo observamos uma diminuição do número de espécies, mas a diversidade não é necessariamente menor em escalas menores: se pensarmos em fragmentos de Mata Atlântica em uma matriz de cana de açúcar, teremos uma baixa diversidade regional, causada pela dominância da cana, e uma altíssima diversidade local nas áreas de mata. Do mesmo modo, o passo não precisa ser unidirecional, afinal os processos de larga escala também dependem dos processos que ocorrem nas escalas menores. Assim, temos que um conjunto de espécies é filtrado diversas vezes até formar as comunidades locais, onde a interação entre as espécies e o meio físico e biótico irá, no longo prazo, contribuir para processos como a extinção, a especiação e a evolução. Claro que não há filtragem de espécies, e sim filtragem de estratégias e, por isso, é fundamental para o teste do modelo acima analisarmos não só de diversidade de espécies, mas também de diversidade de estratégias. Como as estratégias se manifestam por meio de determinados

atributos, é possível acessar essas estratégias sem a necessidade de fazer experimentos que coloquem cada espécie de planta em cada tipo de situação e testar seu desempenho. A diversidade desses atributos e seu comportamento em diferentes escalas e diferentes habitats é o foco desta dissertação.

As florestas tropicais abrigam a maior parte das espécies de planta e a Amazônia abriga boa parte das espécies de florestas tropicais. Acredita-se que as florestas tropicais sejam a comunidade terrestre mais antiga do planeta e, talvez por isso, abriguem tantas espécies de planta. Mas será que toda essa riqueza de espécies é acompanhada pela diversidade de estratégias ecológicas?

1.2 Objetivos gerais

O objetivo geral é descrever e compreender como se formou e como é mantida a diversidade de estratégias eco-fisiológicas (DEE) das espécies de árvore dominantes numa floresta de terra firme na Amazônia Central. Neste capítulo, descreverei a DEE dessa floresta através da análise de treze atributos funcionais do ponto de vista eco-fisiológico. No segundo capítulo, testarei o papel da história evolutiva das espécies e das pressões seletivas passadas no padrão de DEE encontrado atualmente nessa floresta. No terceiro capítulo, testarei a presença de seleção atual e se essa pressão atual é condizente com as pressões passadas. No quarto e último capítulo, farei uma conclusão geral juntando todas as evidências encontradas neste trabalho.

1.3 Materiais e métodos

Área de estudo

O local de estudo compreende uma área de 1000 km² a cerca de 80 km a norte de Manaus, Amazonas (2°30'S, 60°W). Em 1979, várias áreas foram abertas para a criação de fazendas de gado e hoje a paisagem é um mosaico de pastos ativos, pastos abandonados em diversos estágios de regeneração e florestas primárias (cit?). A área tem entre 50 a 100 m de altitude e possui um relevo dividido entre platôs, vertentes e baixios (cit?). O clima é classificado como tropical úmido (Köppen 1948), a temperatura média anual é de 26°C e a precipitação anual varia entre 1900 e 2500 mm (Rankin-de-Merona *et al.* 1992). Desde a ocupação da área, o Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), uma parceria entre o Instituto de Pesquisas da Amazônia (INPA) e o Smithsonian Institute (SI), mantém algumas reservas reconhecidas como áreas de relevante interesse ecológico. Ao todo são 23 reservas dentro das quais foram instaladas parcelas de 1 ha. Em cada parcela, todas as árvores com diâmetro à altura do peito (DAP) igual ou superior a 10 cm foram marcadas e identificadas (Laurance *et al.* 1999, de Oliveira e Mori 1999) e vem sendo monitoradas a cada cinco anos. As florestas monitoradas tem dossel com altura média de 30 m, embora algumas árvores cheguem a 55 m de altura (Rankin-de-Merona *et al.* 1992). A diversidade de árvores nessas florestas é uma das mais altas do mundo, podendo haver mais de 280 espécies em apenas um hectare (de Oliveira e Mori 1999). Estima-se que haja mais de 1400 espécies de árvores na área do PDBFF (cit?) e as famílias mais bem representadas são, respectivamente, Fabaceae, Lecythidaceae, Sapotaceae e Burseraceae (Gascon & Bierregard 2001). A floresta escolhida fica na reserva do Cabo Frio numa parcela quadrada e contínua de nove hectares (2°23'S,

59°54'W). O terreno dessa parcela é um platô homogêneo, que não é cortado por igarapés e que não apresenta declives acentuados.

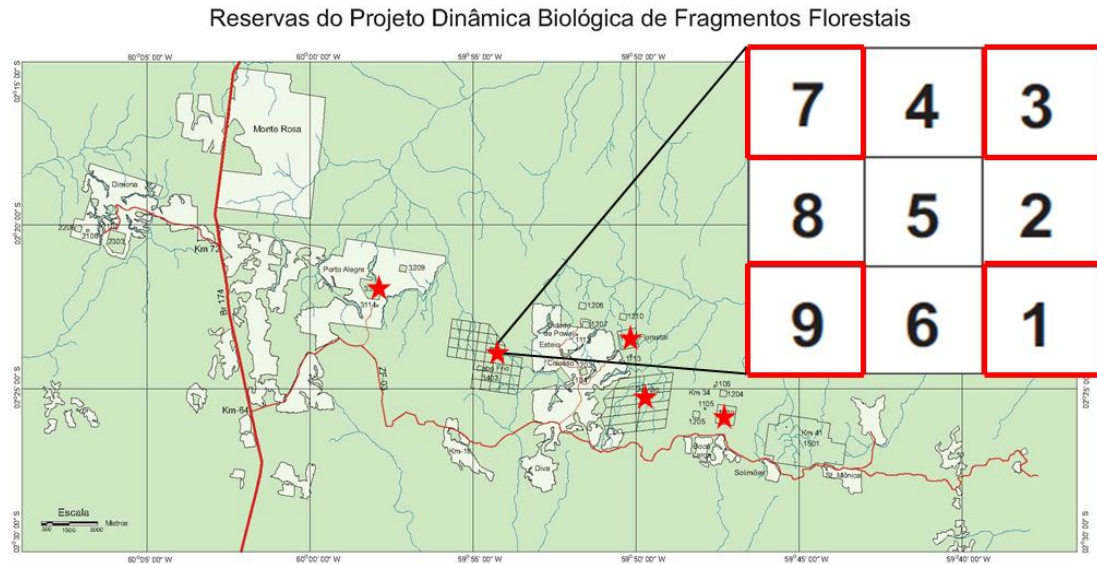


Figura 1.1. Reservas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais. Em destaque no canto superior direito, as quatro subparcelas de um hectare que foram escolhidas entre as nove parcelas localizadas na reserva do Cabo Frio. Os demais locais indicados no mapa com as estrelas se referem aos locais usados na análise das distribuições na paisagem das espécies estudadas (Capítulo 3).

Espécies

As espécies estudadas foram escolhidas de acordo com sua dominância (soma das áreas basais) nas quatro parcelas de 1 ha localizadas nos cantos da parcela de 9 ha da reserva Cabo Frio (figura 1.1). Foram escolhidas as espécies cujos indivíduos, juntos, somavam 70% da área basal total dessas quatro parcelas juntas. Ao total foram coletados atributos de 157 espécies de árvores pertencentes a 83 gêneros e 29 famílias. Dessas 157 espécies, no entanto, apenas 141 tiveram mais do que três indivíduos

amostrados (tab?), o que soma 71% da área basal total, 78 gêneros e 29 famílias. De todas as espécies estudadas, apenas *Oenocarpus bacaba* era uma palmeira.

Filogenia

A filogenia dessas espécies foi reconstruída com base em várias fontes. A relação entre as ordens foi reconstruída com base no APGIII (Bremer *et al.* 2009). A relação entre as famílias foi obtida a partir dos dados contidos no site Phylomatic (<http://www.phylodiversity.net/phylomatic/>). A relação entre os gêneros foi obtida a partir de artigos específicos (tab?) e a relação entre as espécies não foi reconstruída tanto por falta de informações como pela instabilidade das filogenias de espécies do mesmo gênero. Com esses dados, construí uma árvore topológica para os 83 gêneros das espécies estudadas. A similaridade filogenética entre as espécies foi calculada com base nessa árvore topológica. O cálculo da similaridade filogenética foi calculado com base em uma matriz das 157 espécies por 22 variáveis categóricas filogenéticas. Das 22 variáveis filogenéticas, quatro eram as próprias classificações taxonômicas: espécie, gênero, família e ordem. As outras 18 variáveis foram criadas com base nas relações entre os gêneros de uma mesma família, entre as famílias de uma mesma ordem e entre as ordens, baseados na árvore topológica que havia sido criada. A métrica usada para calcular a dissimilaridade foi o índice de Gower (1971), que é desenhado justamente para lidar com variáveis categóricas.

Coleta

As estratégias se efetivam através de atributos das plantas, como o potencial de crescimento. No entanto, alguns desses atributos são difíceis de serem medidos (*hard taitis*). Para medir o potencial de crescimento de uma espécie, por exemplo, teríamos que

acompanhar experimentalmente vários indivíduos e lhes fornecer condições ideais e recursos abundantes. Felizmente, há vários atributos fáceis de serem medidos (*soft traits*) que estão correlacionados a esses atributos difíceis. Os atributos fáceis permitem que estudemos as estratégias de um grande número de espécies (ref? Cf McGill). Para realizar este trabalho, coletei até dez atributos para cada uma das espécies: nove atributos foliares, dois atributos vegetativos não-foliares e dois atributos regenerativos, segundo classificação de Cornelissen *et al.* (2003). A coleta desses atributos seguiu, com pequenas alterações, o protocolo de Cornelissen *et al.* (2003). O objetivo era coletar ramos de pelo menos três indivíduos por espécie, mas isso nem sempre foi possível (ver tabelaXX no Apêndice I para saber qual o foi o número de amostras por atributo por espécie). Para cada indivíduo, coletei o ramo mais alto que consegui alcançar escalando as árvores e usando um podão de cerca de 15 m. Após a coleta, deixei a base dos ramos imersos em água por algumas horas para que reidratassem. De cada ramo, escolhi as cinco primeiras folhas totalmente expandidas para medir os atributos foliares, exceto a resistência à tração (LTS), para a qual usei as três primeiras folhas de outro ramo. Evitei as folhas novas e fortemente herbivoradas, doentes ou infestadas por galhas. Com as mesmas folhas, portanto, medi a área da unidade foliar (LS), área foliar específica (SLA), espessura da folha (LT), conteúdo de matéria seca da folha (LDMC) e número de unidades foliares (NUF). Os dados de conteúdo de nitrogênio, fósforo e carbono (NLC, PLC e CLC, respectivamente) foram cedidos por Leda Lorenzo Montero, que usou as mesmas amostras de folhas usadas para se calcular os demais atributos foliares. As análises foram feitas no Laboratório X (cf. com a Leda) com base em uma amostra composta por espécie, quando havia mais de uma coleta por espécie. Finalmente, busquei na literatura outros três atributos: densidade da madeira (WD), massa da semente (SM) e modo de dispersão (DM). A seguir descreverei como

cada atributo foi medido ou obtido ao mesmo tempo em que justifico a importância eco-fisiológica desses atributos.

LS

A área da unidade foliar (LS) é em grande parte responsável pelo balanço de energia e de água da planta (Cornelissen *et al.* 2003). Por um lado, uma LS grande permite maior interceptação de radiação e maior aquecimento e, conseqüentemente, maior transpiração, o que permite um maior crescimento potencial e rápida aquisição de nutrientes do solo quando não há escassez de água ou quando há escassez de luz. Por outro lado, uma LS pequena permite maior economia de água e maior troca de energia com o meio, impedindo a folha tanto de sobreaquecer como de congelar. A LS reflete, portanto, a estratégia de aquisição de energia e a estratégia de tolerância à seca e ao frio. Para calcular a LS escaneei cinco folhas de cada indivíduo e analisei as imagens geradas com o programa ImageJ (Rasband 2007). No cálculo da área não inclui pecíolos e raques e não considerei as perdas de área foliar por herbivoria. Considerei como unidades foliares os folíolos e foliólulos de folhas compostas e bipinadas, respectivamente. No caso das folhas compostas, escaneei pelo menos metade dos folíolos e no caso das folhas bipinadas, amostré dez foliólulos. O valor final da LS por indivíduo foi a área média das unidades escaneadas.

SLA

A área foliar específica (SLA) é o inverso da área por unidade de massa foliar (LMA), que mede o quanto foi investido em massa seca por área de folha (Wright *et al.* 2004). A SLA está positivamente correlacionada à capacidade fotossintética máxima (Amass) e, conseqüentemente, ao potencial de crescimento (RGRmax) (Cornelissen *et*

al. 2003). Além disso, valores altos de SLA indicam alto investimento da planta na defesa estrutural e na longevidade das folhas (Cornelissen *et al.* 2003). A SLA, portanto, é resultado da estratégia aquisitiva-conservativa da planta: uma planta com alta SLA investe pesado na aquisição em detrimento da proteção da folha. Calculei a SLA como a soma das áreas das cinco folhas escaneadas dividida pela massa seca dessas cinco folhas. Sequei as folhas em estufa de campo a gás (temperatura e tempo não controlados) e então as pesei em uma balança eletrônica com precisão de 0,01 g. Apesar do protocolo (Cornelissen *et al.* 2003), não incluí pecíolos e raques no cálculo da SLA.

LDMC

O conteúdo de matéria seca da folha (LDMC) está ligado à densidade média dos tecidos da folha, o que pode estar negativamente correlacionado com o potencial de crescimento da planta (Cornelissen *et al.* 2003). Seu complemento, o conteúdo de água da folha, reflete a quantidade de água que é armazenada nas folhas. A água armazenada nas folhas pode servir de proteção contra radiações de comprimento de ondas mais curtas e energéticas nocivas às células dos tecidos foliares (Lovelock *et al.* 1992) além de constituir uma forma de capacitância da folha à perda de água: uma folha que acumula água pode manter os estômatos abertos por mais tempo do que folhas não suculentas em uma situação de seca fisiológica (Sérgio, comm. pess.). O LDMC, portanto, pode estar ligado a uma estratégia de proteção dos tecidos ou de armazenamento de água. Medi o LDMC através da divisão da massa seca de cinco folhas pela massa úmida dessas mesmas folhas antes de serem secas. Ao contrário do que sugere Cornelissen *et al.* (2003), não incluí pecíolos e raques no cálculo do LDMC.

LTS

A espessura foliar (LT) está ligada à estratégia de aquisição e uso de recursos (Vile *et al.* 2005). O modo como a luz é absorvida e o CO₂ é difundido através dos tecidos da folha é determinado pelo menos em parte pela LT (vários autores apud Vile *et al.* 2005). A LT está associada ainda à longevidade e custo de produção da folha (vários autores apud Vile *et al.* 2005). Medi a LT com um paquímetro digital com precisão de 0,01 mm, evitando as nervuras primárias e secundárias das folhas. Esse atributo não estava no protocolo de Cornelissen *et al.* (2003), talvez porque geralmente esteja fortemente correlacionado ao produto do SLA com o LDMC (Vile *et al.* 2005).

LTS

A resistência da folha à tração mecânica (LTS) reflete o investimento da planta na proteção dos tecidos foliares contra danos físicos e bióticos, permitindo uma maior longevidade da folha (Cornelissen *et al.* 2003). Calculei a LTS como a divisão da força necessária para romper uma amostra (fragmento retangular) da folha, pela largura da amostra. A amostra era recortada do meio da folha, paralela à nervura central, e tinha em média 1 cm de largura e 2 cm de comprimento. Quando o folíolo ou foliólulo era muito pequeno, usei-o inteiro como amostra. Depois de recortada, media a largura da amostra com o paquímetro digital e a colocava no *tearing apparatus*, um aparelho desenhado por Hendry e Grime (1993). O aparelho tem um dinamômetro com 0,1 N de precisão que marca a força necessária para arrebentar a amostra de folha. O valor final de LTS por indivíduo é resultado da média da LTS de três amostras coletadas de três folhas diferentes de um mesmo ramo.

NLC, PLC e CLC

Os conteúdos de nitrogênio e fósforo da folha (LNC e LPC) estão relacionados à eficiência fotossintética e à qualidade nutricional das folhas (Cornelissen et al. 2003). Para fazer a análise química das folhas, enviei amostras compostas de folhas secas de vários indivíduos por cada espécie para um laboratório especializado. **Pedir mais informações para a Leda!!!**

NUF

O número de unidades foliares (NUF) é o número de folíolos ou foliólulos das folhas compostas ou bipinadas. Nas folhas simples o NUF é igual a um. **(Cf refs para a importância do NUF para a arquitetura da copa!).**

MH

A altura máxima (MH) está relacionada à capacidade competitiva e à fecundidade da planta (Cornelissen et al. 2003). A MH reflete, portanto, a estratégia de competição por luz. Para calcular a MH, medi a altura do indivíduo de cada espécie que tinha o maior DAP. Medi a altura com uma trena eletrônica, mas como era muito difícil acertar o topo da copa, classifiquei as alturas em intervalos de 5 m.

WD

A densidade da madeira (WD) está relacionada à resistência a patógenos e ao potencial de crescimento (Cornelissen et al. 2003). (E também à resistência à cavitação (cf Hacke et al 2001 -> Oecol, 126:457) Os dados sobre a WD das espécies estudadas foi retirada do trabalho de Chave et al. (2006) e de Zanne et al. (2009). Esses trabalhos são na verdade compilações de várias medidas de WD, mas em geral WD foi calculada como a divisão da massa seca de uma amostra de madeira retirada da árvore viva ou

recém caída pelo volume da mesma amostra de madeira ainda verde (antes de secar) (Chave et al 2006, Zanne et al. 2009). Como a WD é relativamente conservada entre as espécies de um mesmo gênero (cf Chave), atribuí a média de WD dentro de cada gênero para as 54 espécies das quais não encontrei informações na literatura.

SM

O tamanho da semente (SM) está ligado à distância que a semente é levada da planta-mãe, ao número de sementes produzidas, ao quanto a semente penetra no solo e a quanta reserva a plântula terá até se estabelecer (Cornelissen *et al.* 2003). O SM, portanto, reflete as estratégias de dispersão, de produção de propágulos, de formação de banco de sementes e de regeneração. Coletei os dados sobre o SM na literatura. Idealmente, o SM deveria ser medido como a massa seca da semente após secagem em estufa (Cornelissen *et al.* 2003), mas o que encontrei na literatura foram diferentes medidas de SM: massa úmida (M_U), massa seca ao ar ou na estufa (M_S), classe logarítmica da massa seca ($\log M_S$), volume (v), comprimento (ℓ), largura (w) e/ou espessura (t). Além disso, não encontrei nenhum tipo de informação para 58 das 157 espécies estudadas. Como a classificação da massa seca da semente em classes logarítmicas é bem conservada entre espécies do mesmo gênero (terSteege com. pess.), usei essas classes como medida do SM e atribuí a classe do gênero para as 94 espécies das quais não tinha informação sobre o SM. Ainda assim, não encontrei informações para dois gêneros (*Chaunochiton* e *Glycydendron*). Para as espécies desses gêneros atribuí a classe mais comum entre todas as espécies estudadas. Porém, para calcular as classes logarítmicas, tive que estabelecer uma hierarquia entre os diferentes tipos de medida de SM. Dei a seguinte ordem de preferência: massa seca ou úmida para a espécie, classe logarítmica da massa seca mais comum no gênero e, finalmente, volume

da semente para a espécie, que pode ter sido calculado a partir das dimensões das sementes. Para alguns gêneros tive que usar informações sobre massa seca e úmida de pelo menos uma espécie para calcular $\log M_S$. As dimensões foram convertidas em volume, que foi convertido em massa seca pelas equações alométricas de Hammond e Brown (cit?):

$$v = (4/3) * \pi * l * w * t ;$$

$$M_S = 1.1 * v .$$

A massa úmida foi convertida em massa seca a partir de uma equação alométrica que obtive analisando os dados de Hammond e Brown (1995):

$$M_S = 0,5566 * M_U + 0,0757.$$

Essa equação foi obtida a partir da regressão entre as massas úmidas e massas secas de 153 espécies (disponíveis no material suplementar do artigo de Hammond & Brown 1995). O ajuste dos dados à reta foi bom ($R^2 = 0,98$). A equação para converter massa seca em classe logarítmica é

$$\log M_S = 9 - (5 - \log (M_S)) .$$

Na prática, como o número de passos que convertiam o volume da semente em $\log M_S$ eram muitos, o volume (calculado diretamente ou a partir das dimensões das sementes) só foi usado quando não encontrei informações sobre a massa seca ou úmida da semente de outras espécies do mesmo gênero. Para calcular $\log M_S$, dei prioridade à massa seca ou úmida por espécie e só usei o $\log M_S$ mais comum no gênero quando não havia massa para a espécie. Para calcular $\log M_S$ do gênero, usei a própria classe que já estava disponível para alguns gêneros ou usei a classe mais comum entre as espécies do mesmo gênero, incluindo as espécies estudadas das quais já tinha informações e espécies de outras áreas, disponíveis no SID (baco de dados eletrônico do Kew Botanical Gardens).

DM

O modo ou síndrome de dispersão (DM) está ligado à distância e ao caminho que os propágulos percorrerão e o local onde eles chegarão (Cornelissen et al. 2003). O DM representa, portanto, a estratégia de dispersão da planta. Classifiquei o DM em três categorias: endozoocoria, ectozoocoria, anemocoria e autocoria, embora em algumas análises, para efeito de simplificação, classifiquei espécies endozoocóricas e ectozoocóricas como zoocóricas. Os DM foram coletados da literatura específica. Obtive informações para 124 espécies; para as demais, atribui o DM mais comum entre as espécies do mesmo gênero da espécie que eu não tinha informação.

Tratamento de NAs

Em toda a matriz de 157 espécies por 14 atributos (2198 entradas), havia apenas 22 dados faltantes. Os atributos LDMC, LT e LSU tem um dado faltante, MH e SM tem dois e NLC, PLC e CLC tem cinco (tab no apêndice 1). Por ser um número relativamente muito baixo de dados faltantes, decidi por substituí-los pela média geral (média das 157 espécies) no caso de LDMC, LT, LSU, NLC, PLC e CLC. No caso de MH e SM que são, respectivamente, variáveis semiquantitativa e ordinal, substituí os dados faltantes pelo valor mais comum (moda) entre as 157 espécies.

Transformação dos atributos

Para que a distribuição dos atributos entre as espécies se aproximasse de uma normal, transformei os atributos usando diferentes equações. Escolhi essas equações com base no resultado apresentado em um *qqplot* (gráficos no Apêndice I): escolhi as transformações que mais aproximavam os quantis observados dos quantis esperados por

uma distribuição normal. Usei o logaritmo neperiano para transformar os atributos SLA, LSU, NLC e PLC , a raiz quadrada para transformar o LTS, a raiz quarta para transformar LS e NUF e o arco seno da raiz quadrada para transformar WD. Não transformei os atributos LDMC, LT, CLC e MH porque a aplicação de nenhuma transformação acima citada tornou a distribuição desses atributos mais próxima a uma distribuição normal ou porque sua distribuição já era bastante próxima da normal. Os atributos SM e DM não foram transformados porque não são variáveis quantitativas: SM é ordinal e DM é categórica.

Pacote estatístico

Fiz todas as análises e gráficos no R (R Core Team???) usando vários pacotes, os quais serão citados sempre que forem usados; quando não houver citação específica é porque usei funções que estavam nos pacotes básicos do programa.

Dissimilaridades ecológicas e pesagem dos atributos

Calculei a dissimilaridade ecológica entre as espécies com base em seus atributos funcionais através da distância de Gower (*função `gowdis` do pacote “FD” ref?*). Essa distância é na verdade uma média de distâncias parciais calculadas para cada variável. Essa característica nos permite usar variáveis de qualquer natureza para se calcular as dissimilaridades entre os objetos, bem como nos permite atribuir pesos diferentes a essas variáveis. Isso me foi muito útil, pois como há um grande desequilíbrio entre os atributos coletados (muitos atributos foliares em relação aos demais: vegetativos não-foliares e regenerativos), dei pesos diferentes para cada atributo tentando neutralizar esse desequilíbrio. Dessa forma, nenhum aspecto da história de vida das espécies será supervalorizado em detrimento dos outros. Se não tivesse feito

essa pesagem diferencial, os atributos foliares ganhavam um peso maior do que os demais atributos, pois estão em maior número.

Apesar de o método de Gower a princípio permitir a pesagem diferencial dos atributos, percebi que o peso final (peso real) do atributo poderia ser maior do que o peso estipulado inicialmente (peso nominal). Aparentemente, o peso é tanto maior quanto menor for a definição da variável. Por exemplo, o peso real de DM que é uma variável qualitativa era muito maior do que seu peso nominal. O mesmo problema acontecia com variáveis com poucas classes como é o caso de SM e de MH. Por outro lado, os atributos foliares, que eram contínuos, apresentavam um peso real menor do que o nominal. Para resolver esse problema, cheguei após tentativa e erro aos pesos nominais que geravam pesos reais próximos dos que eu desejava (Tabela 1.1). Para calcular os pesos reais, criava primeiro a matriz de dissimilaridades entre as espécies usando todos os atributos e pesando-os com os pesos nominais (D_B). Em seguida, calculava as dissimilaridades entre as espécies com base em cada atributo separadamente (D_{B_i}). O peso real de cada atributo, enfim, era a correlação de Spearman entre D_B e D_{B_i} elevada ao quadrado. Se o peso real de um atributo era maior do que o peso nominal, repetia a análise quantas vezes fosse preciso até que o valor do peso real se aproximasse do peso desejado. Os pesos nominais determinados dessa forma estão na tabela 1.1.

Agrupamento, classificação e caracterização dos tipos ecológicos

Para representar as dissimilaridades ecológicas entre as espécies, escolhi o método de agrupamento que maximizou a correlação cofenética (correlação entre as distâncias “reais” e as distâncias cofenéticas). Para classificar as espécies em tipos ecológicos, escolhi um valor de corte para o dendrograma produzido com base num

critério conhecido como número ótimo de Mantel (cf. Numerical Ecology in R). O número ótimo de Mantel é obtido da seguinte maneira: primeiro escolhe-se a altura em que o dendrograma será cortado; esse corte formará k grupos; em seguida, classifica-se as espécies de acordo com esses k grupos e calcula-se a distância entre as espécies baseando-se nessa classificação (D_C); finalmente, calcula-se a correlação entre as distâncias originais (D_B) e D_C . Esse procedimento é repetido inúmeras vezes usando diferentes alturas de cortes que determinarão diferentes k . Aquele k (e consequentemente a altura) que maximizar a correlação entre D_B e D_C será o número ótimo de Mantel. Os tipos ecológicos não serão usados nas análises dos próximos capítulos, mas servirão didaticamente nas figuras e em análises exploratórias.

(falta caracterizar os tipos -> médias e desvios para todos os atributos?)

Dispersão das espécies no espaço de atributo

Se considerarmos que cada atributo determina um eixo de um espaço multidimensional, teremos que as espécies estão distribuídas nesse espaço de atributo. Quanto mais próximas umas das outras, menor a dispersão no espaço de atributo (DEEA) e menor a diversidade de estratégias ecológicas. Calculei a DEEA usando o índice de dispersão funcional, disponível como a função *fdisp* no pacote “FD” (Laliberté & Legendre 2010). A dispersão funcional usa como base as dissimilaridades entre as espécies. Mas, segundo os próprios autores, o índice não atende a um dos requisitos desejáveis de índices de diversidade, que é estar restrito entre zero e um (cf. Ricotta), o que tornaria o índice mais comparável. Porém, se considerarmos um cenário em que todas as espécies são únicas e por isso não compartilham nada em comum com nenhuma outra espécie, teremos uma matriz de distâncias repletas de uns e, consequentemente, a DEEA será máxima. Simulei esse cenário usando o próprio nome

das espécies como um atributo qualitativo; em seguida calculei a dissimilaridade de Gower entre as espécies e, enfim, calculei a DEEA. Como por definição a DEEA mínima é zero, ao dividir o valor de DEEA observado com o valor de DEEA máxima, obtive um índice relativo que vai de zero a um, como propunha Ricota (ref?). Note que a DEEA máxima será maior quanto maior o número de espécies.

1.4 Resultados e discussão

A maioria das espécies (quase dois terços!) pertencem a um único tipo ecológico. A DEEA encontrada foi de 0,13. Esse valor de DEEA equivale a 18%, numa escala que vai de zero a 100%, o que indica uma diversidade de estratégias ecológicas muito baixa. O que pode ser responsável por uma diversidade tão baixa? Uma hipótese é de que os atributos são muito conservados filogeneticamente, de modo que a taxa de diferenciação ecológica não acompanhou a taxa de especiação. Outra hipótese é que a seleção é muito forte, limitando o número de estratégias viáveis.

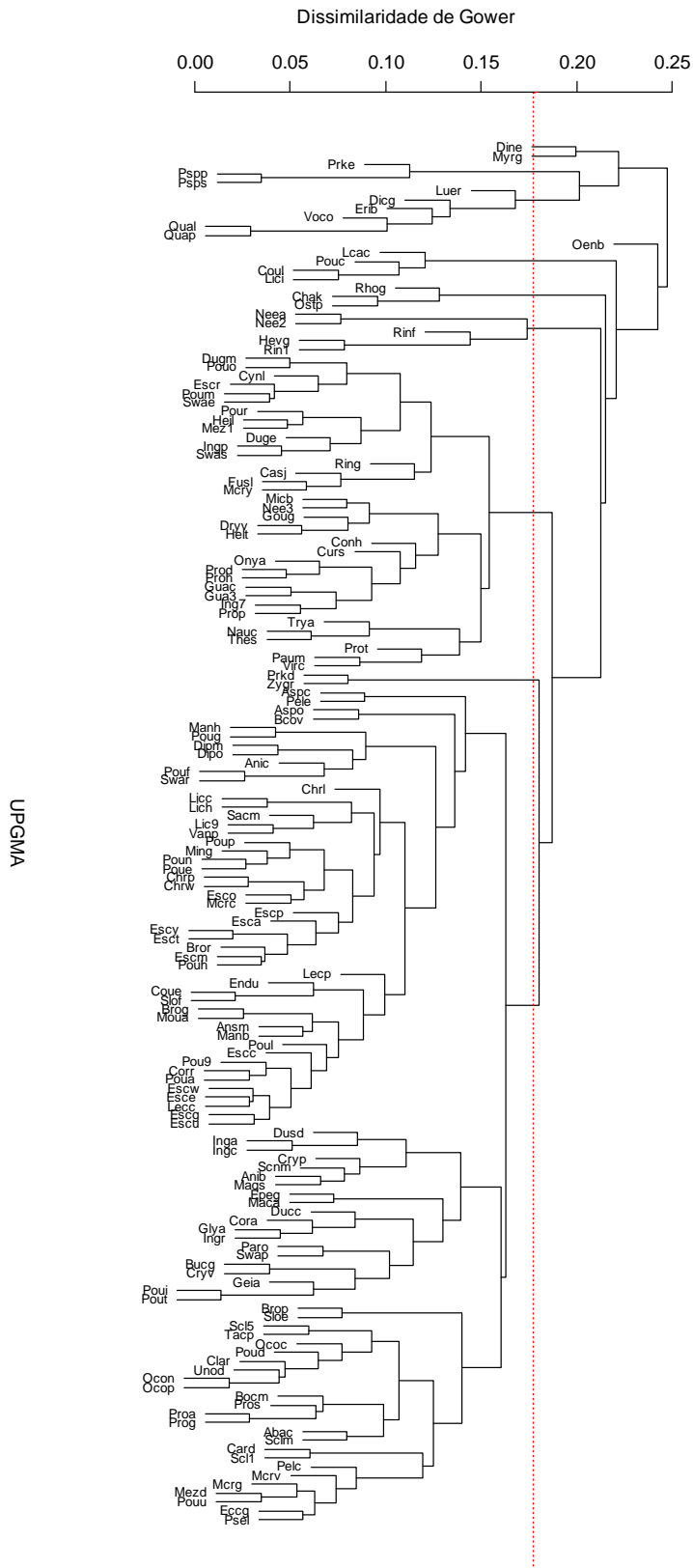


Figura 1.3. Dissimilaridades ecológicas entre as espécies. A linha pontilhada é o corte feito no dendrograma que separa os onze tipos ecológicos.

Tabela 1.1. Pesos desejáveis, nominais e reais dados aos treze atributos ao calcular as dissimilaridades ecológicas entre as espécies.

Atributo	Peso desejável (%)	Peso nominal (%)	Peso real (%)
SLA	2,8	2,3	3,7
LS	2,8	3,4	3,8
LDMC	2,8	6,0	2,9
LTS	2,8	7,4	2,0
LT	2,8	6,0	2,7
NUF	2,8	4,7	3,1
NLC	2,8	6,7	2,6
CLC	2,8	3,0	2,9
PLC	2,8	6,6	2,8
MH	25,0	18,0	24,9
WD	25,0	21,0	24,5
SM	12,5	11,5	13,8
DM	12,5	3,4	10,5
TOTAL	100	100,0	100,2

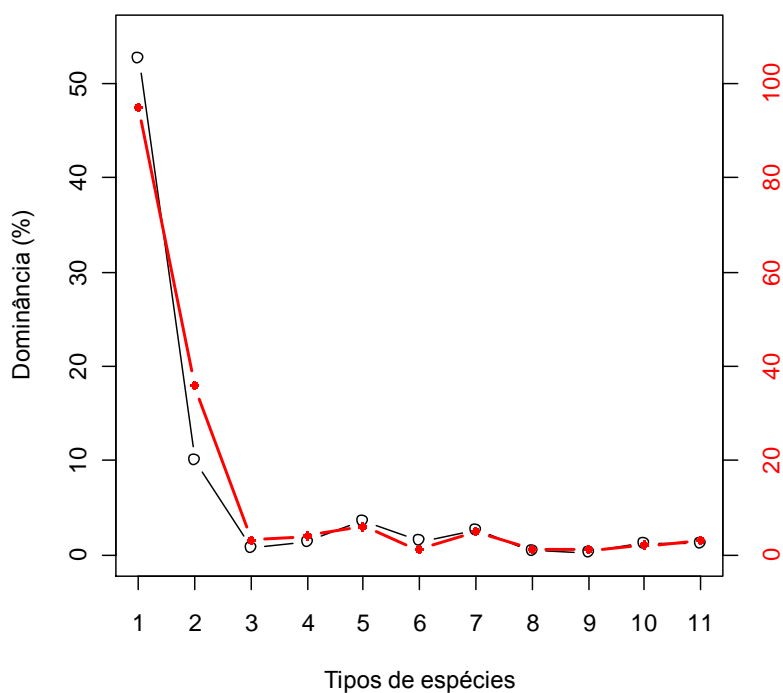


Figura 1.4. Dominância no Cabo Frio (círculos abertos) e número de espécies (círculos fechados em vermelho) de cada tipo funcional. Note como apenas dois tipos respondem pela maior parte da biomassa (em termos de área basal) e do número de espécies.

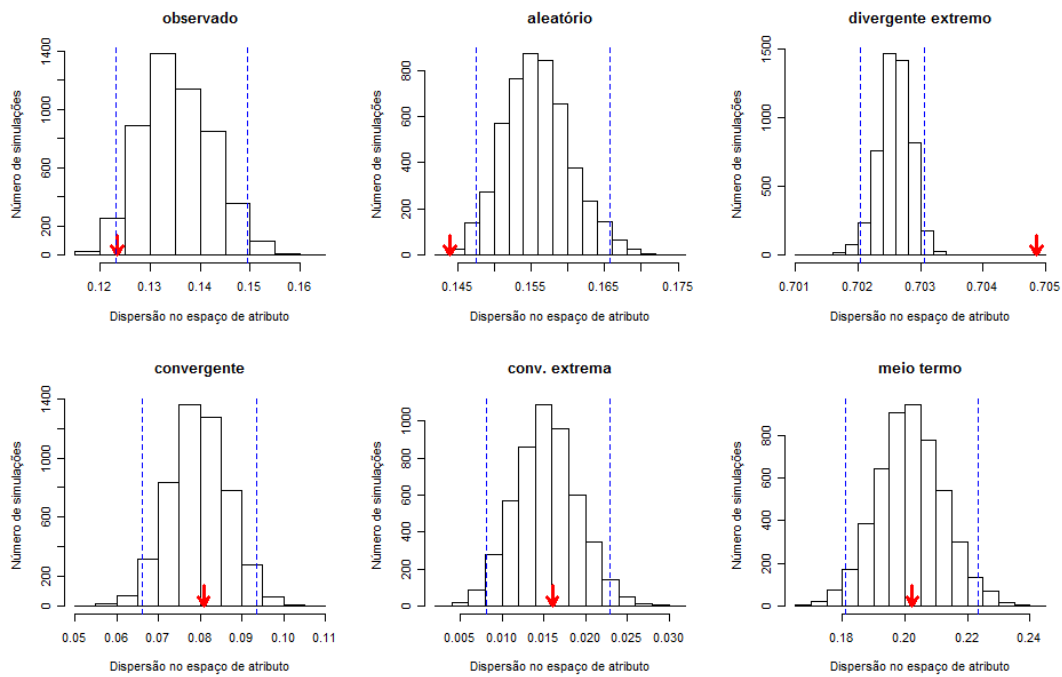


Figura 1.5. Por que o valor observado fica tão enviesado para a esquerda quando comparado à distribuição gerada por bootstrapping (primeiro histograma acima à esquerda)? Quando adoto o mesmo procedimento para dados inventados de modo a simular espécies muito parecidas (convergente e conv. extremo), espécies muito diferentes (divergente extremo), espécies medianamente parecidas (meio-termo) e espécies com atributos aleatórios e normais (aleatório). Note que o observado parece tender para o aleatório. Sinal de uma padrão neutro?

APÊNDICE

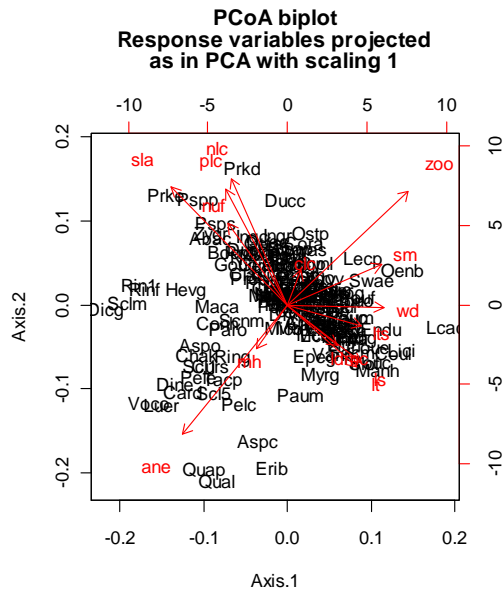


Figura AI.1. Ordenação (PCA) das espécies e dos atributos. Note a grande concentração de espécies no centro do gráfico, o que indica a grande semelhança ecológica entre elas.

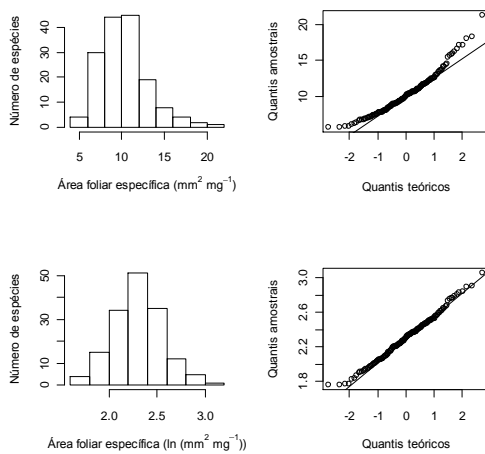


Figura AI.2. Transformação logarítmica do SLA.

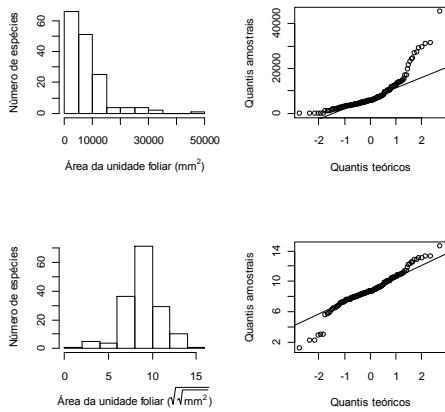


Figura AI.3. Transformação por raiz quarta da LS.

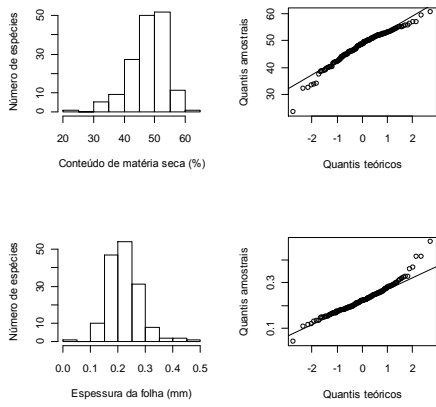


Figura AI.4. Não-transformação de LDMC e LT.

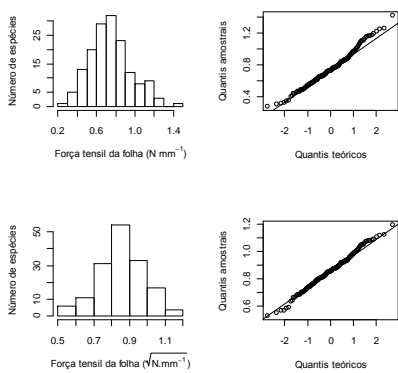


Figura AI.5. Transformação por raiz quadrada da LTS (*Oenacarpus bacaba*, a única palmeira entre as 157 espécies de árvores, é um ponto extremo e não está representada).

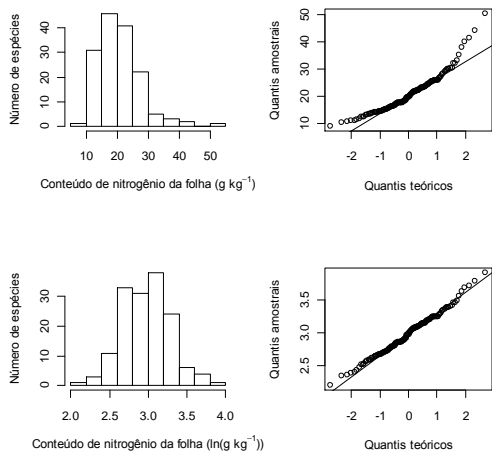


Figura AI.6. Transformação logarítmica do NLC.

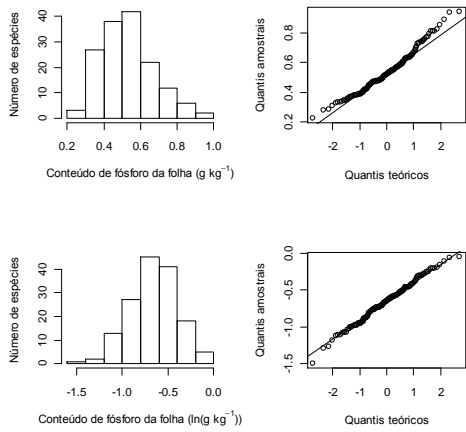


Figura AI.7. Transformação logarítmica do PLC.

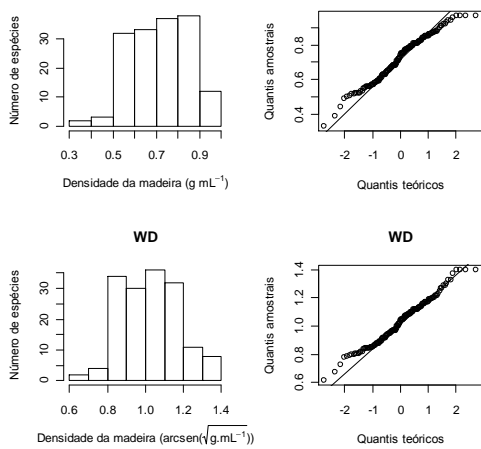


Figura AI.8. Transformação por arco-seno da raiz quadrada da WD.

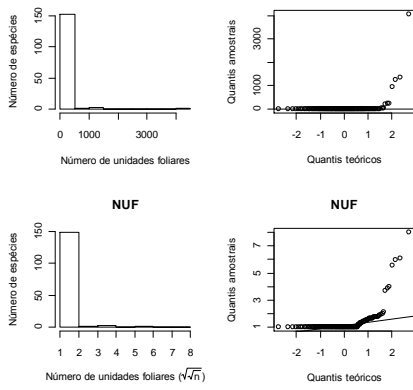


Figura AI.9. Transformação por raiz quarta da NUF.

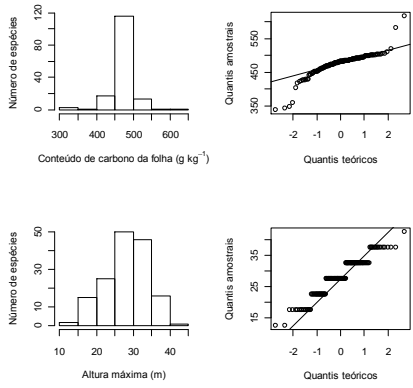


Figura AI.10. Não-transformação de CLC e MH.

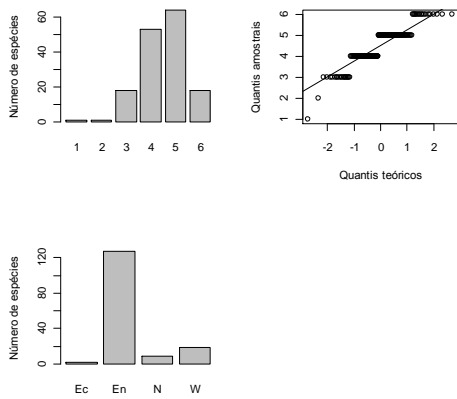


Figura AI.11. Não-transformação de SM e DM.

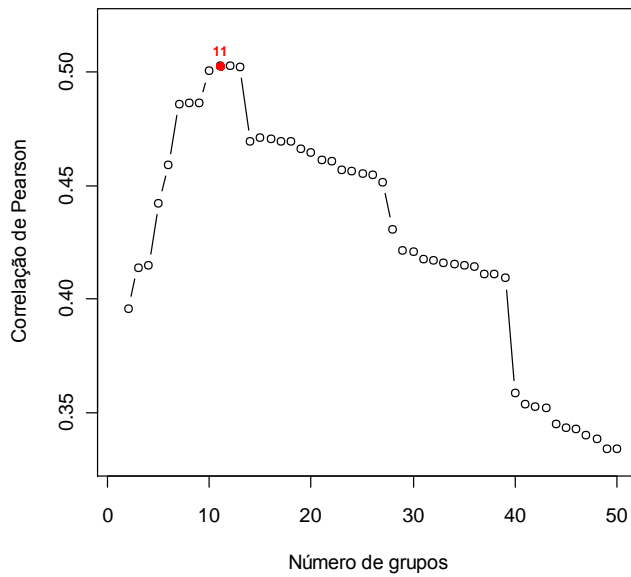


Figura AI.12. Critério (k-ótimo de Mantel) para a escolha do corte do dendrograma da figura 1.3 (linha pontilhada). A correlação é entre as distâncias entre as espécies baseadas nos atributos funcionais (D_B) e a distância calculada a partir da própria classificação baseada em um número k de grupos.

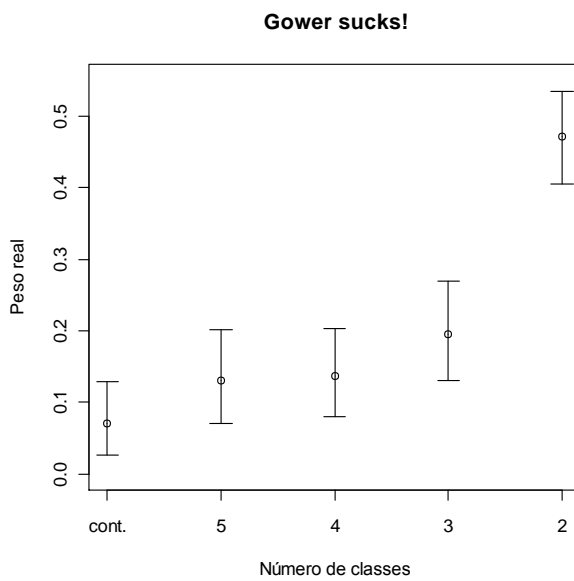


Figura AI.13. Resultado de uma simulação em que variáveis com diferentes precisões (número de classes) tiveram seus pesos reais na distância de Gower calculados.