

CAPÍTULO 2 – RESTRIÇÃO FILOGENÉTICA VS. PRESSÃO SELETIVA

2.1 Introdução

A tendência dos organismos de se diversificarem ao longo da evolução é inegável. Essa diversificação pode ser resultado do simples acúmulo de eventos de especiação: dado tempo suficiente, o que era uma única espécie dá origem a inúmeras espécies-filhas. Essas espécies-filhas podem, no entanto, divergir entre si e em relação à espécie-mãe quanto à forma de vida, comportamento, habitat, enfim, podem divergir quanto à estratégia ecológica. Esse processo de diversificação de estratégias ecológicas (DEE), por sua vez, não é constante, podendo acelerar ou desacelerar ao longo da história evolutiva dos organismos (Swenson 2011). Mas o que seria capaz de atrasar a DEE? Antes de responder a essa pergunta, é preciso considerar que a DEE pode se dar de duas formas: através da evolução dos estados ou valores dos atributos e/ou através da evolução das combinações de atributos. Dessa forma, há pelo menos dois tipos de limitação que podem frear a DEE: limitação genética e seleção natural (Donovan *et al.* 2011).

A limitação genética é certamente a primeira barreira à DEE. O reconhecimento dessa limitação, porém, depende da escala de observação. Se pensarmos na população de uma única espécie, fenômenos como a pleiotropia ou o desequilíbrio de ligação podem ser importantes limitações para o surgimento de tipos com diferentes combinações de atributos (Donovan *et al.* 2011). No entanto, essas limitações aparentemente não são importantes no longo prazo, tendendo a desaparecer com o passar de algumas gerações (cf. Donovan). Uma limitação anterior àquela que determina a relação entre os genes é a própria presença ou ausência dos genes. A

ausência ou perda de um gene não pode ser resolvida facilmente: são necessárias muitas gerações para que os valores dos atributos evoluam e ainda mais gerações para que surjam novos atributos. Evidência disso é que a transição do hábito arbóreo para o hábito de liana aconteceu em diversos momentos ao longo da história evolutiva das plantas, mas raramente houve o processo contrário.

Tanto a perda como a modificação de atributos são heranças que as espécies-filhas herdarão da espécie-mãe. Essa herança constitui um tipo diferente de limitação genética que só se torna perceptível quando comparamos espécies de diferentes ramos filogenéticos. Por ser uma limitação relacionada à filogenia, chamá-la-ei de limitação filogenética. Um exemplo de aparente limitação filogenética são os capítulos florais comuns a todas as milhares de espécies de Asteraceae. Claro que a limitação filogenética dependerá do atributo em questão: atributos mais complexos, que talvez dependam da ação de diversos genes, evoluirão mais lentamente do que atributos determinados por um único gene. A estrutura da madeira (cf Chave) parece ser um exemplo de atributo de evolução lenta e por isso acaba se conservando ao longo da filogenia. Além dos atributos, as combinações de atributos também podem se conservar ao longo da filogenia. Afinal, assim como o valor de um atributo é herdado da espécie-mãe, as relações entre os atributos também são herdadas (cf. Niklas p/ alometria).

Além da limitação genética, outro importante fator limitante da DEE pode ser a seleção natural. A seleção tem um papel contraditório na DEE, pois pode favorecer (vide MacArthur, Scheffer & van Nes) ou coibir a DEE (Donovan *et al.* 2011). A seleção promove a DEE quando privilegia indivíduos com estratégias diferentes da maioria, o que lhes permite explorar novos habitats ou evitar a competição de indivíduos mais competitivos. Por outro lado, a seleção pode coibir a DEE se privilegiar indivíduos com a mesma estratégia dos demais. Voltando aos atributos, indivíduos que

possuam atributos não adaptativos às condições ambientais em que se encontram são eliminados. Da mesma forma, são eliminados indivíduos que contenham combinações de atributos que os tornem menos eficientes em relação aos demais indivíduos (cf. Donovan). Dessa forma, a seleção pode deixar poucas opções para as espécies, limitando a DEE. Essa limitação pode aparecer na forma de demandas conflitantes ou razões alométricas: quanto menor a variação em torno da curva de uma relação entre dois atributos, maior a pressão de seleção (cf. Donovan). Dois belos exemplos do que a pressão de seleção é capaz de fazer são os espectros econômicos foliar (EEF, cf. Wright) e da madeira (cf. Chave). Outro resultado da pressão de seleção é o surgimento de síndromes (combinações) de atributos (cf. Reich) ou tipos funcionais reconhecidos em várias partes do planeta (cf. Raunkier). Qual a chance de espécies com estratégias e conseqüentemente combinações de atributos tão parecidos terem surgido repetidas vezes em diversos lugares por ação da deriva genética? A existência dos mesmos tipos funcionais em lugares com as mesmas condições é a maior evidência da importância da seleção natural na DEE.

2.2 Objetivo

O objetivo neste capítulo é descobrir o que limita a DEE na floresta estudada. A primeira hipótese é que a taxa de especiação foi maior do que a taxa de diferenciação de estratégias (Swenson 2011). Um pressuposto dessa hipótese é que espécies mais aparentadas tivessem estratégias mais parecidas, o que é chamado de sinal filogenético (Blomberg *et al.* 2003). Ademais, esperaria que, ao remover o sinal filogenético, a dispersão das espécies no espaço de atributo (DEEA) aumentasse. Outra hipótese, não

excludente, é que há uma forte pressão de seleção que limita a DEE. Se for este o caso, espero que os atributos que determinam essas estratégias estejam correlacionados. Além disso, espero que, se aliviarmos o efeito da pressão seletiva na combinação dos atributos, a DEEA aumente.

2.3 Análises

Hipótese da limitação filogenética

Para testar a hipótese da limitação filogenética, primeiro calculei a correlação entre a dissimilaridade de atributos (D_B) e a distância filogenética (D_F) entre as 157 espécies. A correlação entre D_B e D_F (ρ_{BF}) é um novo método de se calcular o sinal filogenético (Pillar & Duarte 2010). Para descobrir qual a chance de se encontrar ao acaso (p) um valor de ρ_{BF} igual ao observado, usei o teste de Mantel (1967) usando o programa R 2.12.1 (R Development Core Team 2010, *script* próprio). Esse é um teste de permutação que usa o coeficiente de Pearson como estatística de interesse. Para calcular o valor de p , fiz 9999 simulações em que permutava ao acaso as linhas e colunas de D_B ; ao final, dividi o número de simulações em que a estatística de interesse era maior ou igual à observada pelo número total de simulações mais um. Optei por incluir o valor observado entre os valores simulados porque isso torna o teste mais exato (Manly 1997). O teste é unicaudal porque testa a hipótese de que espécies mais aparentadas serão mais parecidas ecologicamente. Por ter considerado os atributos WD e SM para muitas espécies como a média dos gêneros, repeti a análise sem considerar o gênero, evitando assim incorrer em uma circularidade.

Usei o mesmo teste para calcular o sinal filogenético em cada um dos treze atributos, também fazendo 9999 simulações para cada teste. Neste caso, porém, os valores de p foram corrigidos pelo método sequencial de Holm-Bonferroni, que

conserva mais o poder do teste do que a correção de Bonferroni (Holm 1979). Repeti a mesma análise para os atributos WD e SM sem considerar o gênero. Complementarmente, calculei ρ_{BF} só que usando uma variável filogenética por vez. Isso permitiu ilustrar como diferentes variáveis filogenéticas explicam a diferença ecológica entre as espécies.

Para testar o efeito do sinal filogenético na dispersão das espécies no espaço de atributo (DEEA), comparei o valor de DEEA observado com o valor de DEEA dos resíduos da regressão não-paramétrica de D_B em D_F ($D_{B,F}$). Para calcular DEEA usei a função *fdisp* do pacote “FD” (Laliberté & Shipley 2011). Extraí os resíduos $D_{B,F}$ usando a função *loess* (pacote básico do R), que executa um tipo de regressão polinomial ponderada localmente (Cleveland 1979). $D_{B,F}$ representa, portanto, a dissimilaridade ecológica entre as espécies que não é explicada pela filogenia dessas espécies. Calculei o intervalo de confiança em torno dos valores observados de DEEA por meio de 9999 simulações de reamostragem das espécies com reposição (*bootstrapping*). A cada simulação, as 157 espécies eram reamostradas com reposição e a DEEA era então calculada. O intervalo de confiança consistiu nos quantis de 97,5% e 2,5% da distribuição de DEEA encontrada após as 9999 simulações mais o valor de DEEA observado. A mesma análise foi feita para cada um dos treze atributos separadamente, mas usando apenas 4999 simulações.

Hipótese de restrição por pressão de seleção

Para testar a hipótese de que a baixa diversidade de estratégias é causada por pressão de seleção, calculei a correlação entre os atributos das espécies (TIPs) e também a correlação entre contrastes filogenéticos independentes (PICs). Os contrastes foram calculados usando a função *pic* do pacote “ape” (Paradis *et al.* 2004). Antes, contudo,

foi preciso resolver as politomias presentes na árvore, o que fiz usando a função *multi2di* do mesmo pacote. Após a resolução das politomias, atribui um comprimento igual a zero para os novos ramos formados e um comprimento igual a um para os ramos originais e, enfim, calculei os contrastes filogenéticos (ver Apêndice II). Tanto no caso dos TIPs, como no caso dos PICs, usei o teste de correlação não-paramétrico de Spearman e o método de Holm-Bonferroni para ajustar os valores de p encontrados. Para lidar com o atributo DM, que é qualitativo, transformei-o em duas variáveis binárias: zoocoria e anemocoria. Como há apenas duas espécies ectozoocóricas, fundi as categorias ecto- e endozoocórica na categoria zoocórica.

Finalmente, para testar o efeito das correlações entre os atributos na DEEA, fiz um teste de permutação em que permutava ao acaso os atributos entre as espécies. A cada uma das 9999 simulações, calculava o valor de DEEA. Calculei o valor de p como o número de simulações em que DEEA era maior ou igual à DEEA observada, dividido pelo número total de simulações mais um. O teste neste caso é unicaudal porque a hipótese é de que a DEEA seja restrita pela correlação entre os atributos. Para efeito de comparação, repeti o teste usando D_B sem a pesagem diferencial dos atributos (ver Capítulo 1).

2.4 Resultados

Hipótese da limitação filogenética

As espécies mais aparentadas são ecologicamente mais parecidas (Figura 2.1) e há um sinal filogenético na maioria dos atributos das espécies estudadas (Tabela 2.1), o que é um pré-requisito da hipótese de limitação filogenética. A remoção dos gêneros das análises não alterou significativamente o resultado (Tabela 2.1). As variáveis filogenéticas mais responsáveis pelo sinal filogenético (ρ_{BF}) são aquelas que estão entre

família e ordem (Figura 2.2), evidenciando que o sinal filogenético é fraco no nível de família e acima de ordem e forte acima de gênero e de família. O efeito da remoção do sinal filogenético, no entanto, refuta a hipótese da limitação filogenética, pois a DEEA resultante é consistentemente menor do que a observada (Figura 2.3), justamente o contrário do esperado. Esse resultado mostra que aquilo que não é explicado pela filogenia, a história única de cada espécie após a cladogênese, tende a convergir com a história das demais espécies.

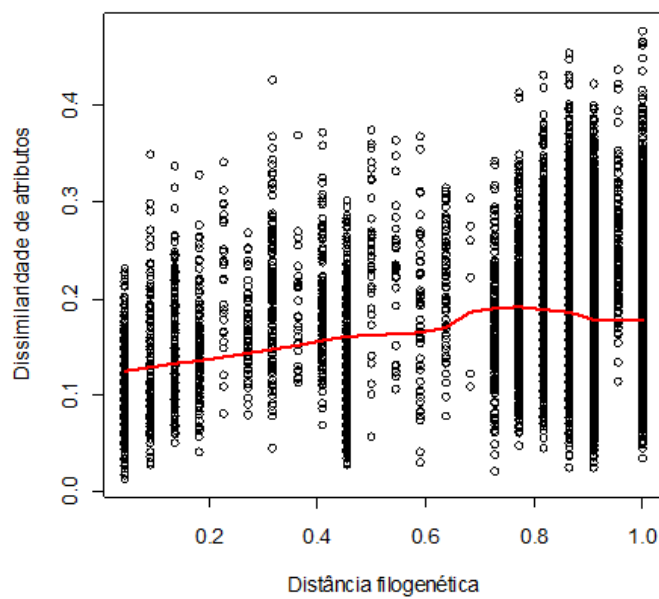


Figura 2.1. Relação entre as distâncias filogenéticas e a dissimilaridade ecológica das 157 espécies dominantes da Reserva do Cabo Frio (PDBFF, Manaus). A linha vermelha representa a regressão polinomial ponderada localmente.

Tabela 2.1. Sinal filogenético total e em cada atributo.

Atributo	Descrição	ρ_{BF}
TOTAL	Todos os atributos juntos	0,19***
TOTAL'	Idem, mas sem contar gênero	0,19***
SLA	Área foliar específica	0,05*
LS	Área da unidade foliar	0,04
LDMC	Conteúdo de matéria seca	0,08*
LTS	Força tensil da folha	0,06*
LT	Espessura da folha	0,04
NUF	Número de unidades foliares	0,03
NLC	Conteúdo de nitrogênio na folha	0,07*
CLC	Conteúdo de carbono na folha	0,11**
PLC	Conteúdo de fósforo na folha	0,06*
MH	Altura máxima	0,07*
WD	Densidade da madeira	0,11***
WD'	Densidade da madeira sem contar gênero	0,11***
SM	Massa da semente	0,08**
SM'	Massa da semente sem contar gênero	0,07**
DM	Modo de dispersão	0,05

‘ remoção de gênero da matriz de variáveis filogenéticas.

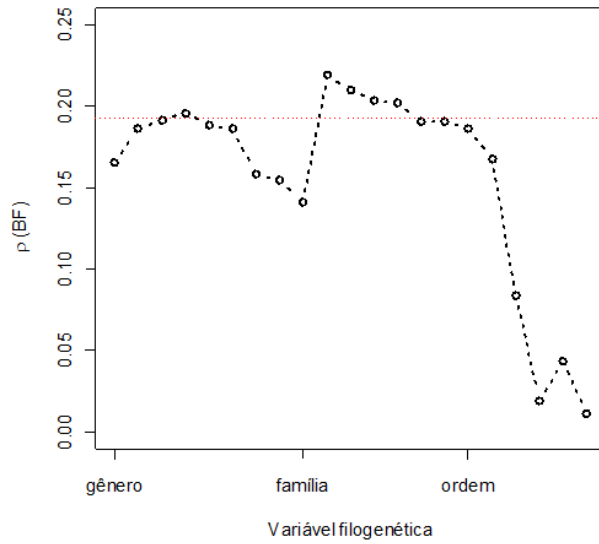


Figura 2.2. Sinal filogenético causado por cada uma das variáveis filogenéticas na dissimilaridade ecológica das 157 espécies estudadas. A linha pontilhada horizontal é o sinal filogenético gerado por todas as variáveis filogenéticas juntas. As três variáveis filogenéticas em destaque são taxonômicas e as demais foram derivadas da topologia da árvore filogenética dessas espécies.

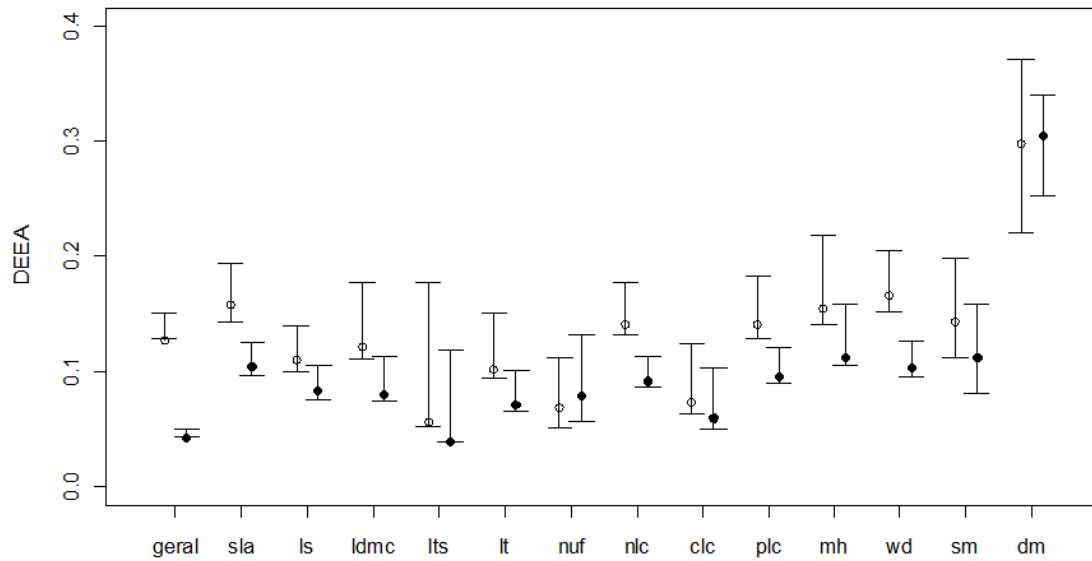


Figura 2.3. Efeito da remoção do sinal filogenético na dispersão das espécies no espaço de atributo (DEEA) geral e de cada atributo em particular. As barras são intervalos de confiança calculados como os quantis de 2,5% e 97,5% de 9999 (geral) ou 4999 (atributos) simulações feitas por reamostragem das espécies.

Hipótese de restrição por pressão de seleção

A análise de correlação entre os atributos mostrou que os atributos foliares estão predominantemente correlacionados entre si e que não há muita diferença entre os resultados obtidos usando-se TIPs ou PICs (Tabela 2.2). De todas as correlações significativas encontradas usando os TIPs, apenas cinco não foram significativas quando usei PICs; a recíproca só é verdadeira para uma correlação (destaque na Tabela 2.2). Esse resultado está de acordo com a hipótese de seleção, que impediria o surgimento de espécies com qualquer combinação de atributos. No entanto, o resultado do teste de permutação dos atributos entre as espécies não foi significativo ($p = 0,45$), evidenciando que a correlação dos atributos não explica o baixo valor de DEEA encontrado. Por outro lado, quando não peso os atributos diferencialmente, o resultado

do teste passa a ser significativo ($p < 0,0001$), evidenciando que a correlação entre os atributos foliares limita sim a DEEA.

Tabela 2.2. Matriz de correlação entre os atributos. O triângulo inferior da matriz se refere aos coeficientes de Spearman encontrados sem tratamento para o sinal filogenético (TIPs). O triângulo superior se refere aos coeficientes resultantes da correlação entre os contrastes filogenéticos independentes (PICs). O retângulo compreende as correlações entre os atributos foliares. Em destaque os resultados discrepantes entre TIPs e PICs.

	SLA	LS	LDMC	LTS	LT	NUF	NLC	CLC	PLC	MH	WD	SM	ZOO	ANE
SLA	---	-0,37***	-0,20	-0,48***	-0,51***	0,28**	0,46***	-0,09	0,26*	0,10	-0,21	-0,19	-0,02	-0,03
LS	-0,37***	---	-0,09	0,21	0,48***	-0,41***	-0,1	0,01	0,01	-0,19	-0,11	0,18	-0,05	0,02
LDMC	-0,19	-0,04	---	0,26*	-0,20	0,04	-0,22	0,15	-0,3**	0,07	0,11	0,03	0,07	0,03
LTS	-0,49***	0,28**	0,34***	---	0,3**	0,06	-0,11	0,16	-0,11	-0,06	0,27*	0,09	0,03	-0,04
LT	-0,54***	0,49***	-0,23	0,33***	---	-0,26*	-0,17	-0,01	-0,07	-0,16	0,02	0,14	0,01	-0,02
NUF	0,38***	-0,29**	0,06	-0,05	-0,36***	---	0,24	0,10	0,26*	0,08	-0,15	-0,17	-0,06	0,11
NLC	0,40***	-0,06	-0,25*	-0,1	-0,14	0,18	---	0,27*	0,49***	0,03	-0,16	0,01	-0,02	-0,02
CLC	-0,12	0,03	0,23	0,24	0,01	0,04	0,27*	---	0,06	0,03	0,05	0,19	0,07	0,01
PLC	0,37***	-0,01	-0,32**	-0,21	-0,15	0,39***	0,45***	-0,01	---	-0,08	-0,26*	0,08	-0,1	-0,04
MH	0,01	-0,19	0,09	-0,01	-0,15	0,02	-0,05	0,09	-0,12	---	-0,05	0,05	-0,14	0,25*
WD	-0,21	-0,04	0,13	0,28**	0,01	-0,21	-0,15	0,16	-0,23	0,04	---	0,20	0,22	-0,2
SM	-0,18	0,23	0,12	0,13	0,06	-0,02	0,02	0,20	0,08	0,04	0,21	---	0,17	-0,22
ZOO	-0,09	0,04	0,12	0,12	0,05	-0,15	0,01	0,11	-0,08	-0,1	0,30**	0,21	---	---
ANE	-0,02	-0,11	-0,01	-0,12	-0,07	0,16	-0,03	0,01	-0,04	0,26*	-0,24*	-0,26*	---	---

2.5 Discussão

Hipótese da limitação filogenética

A maioria dos atributos analisados apresentou sinal filogenético, o que corrobora o pressuposto de que espécies mais aparentadas são ecologicamente mais parecidas (Blomberg *et al.* 2003). No entanto, esse sinal não é muito forte: a filogenia explica apenas 4% de toda a diferença encontrada entre as espécies. O primeiro impulso é interpretar esse sinal fraco como resultado de altas taxas evolutivas e de processos evolutivos de divergência. Porém, independentemente da força, o sinal filogenético não pode ser interpretado como resultado de determinada taxa de evolução ou de algum processo de evolução específico (Revell *et al.* 2008). Dessa forma, a detecção de sinal filogenético é apenas uma evidência circunstancial de que a taxa de especiação foi em média maior do que a taxa de DEE (mas apenas um pouco maior, neste caso).

Entre os atributos não houve muita diferença no sinal filogenético, sendo que apenas quatro não apresentaram sinal filogenético significativo. Novamente, não é possível interpretar em termos evolutivos os valores desses sinais, que todavia servem como evidências circunstanciais. Sendo assim, é mais provável que LS, LT, NUF e DM sejam atributos que evoluam mais rapidamente do que os demais, ao passo que CLC e WD seriam atributos que evoluiriam mais lentamente. Alguns atributos como WD e SM são reconhecidamente conservados filogeneticamente (cf. Chave para madeira e ter Steege para sementes). Outros atributos que são bastante plásticos dentro dos próprios indivíduos como os atributos foliares deveriam não conter sinal filogenético, pois tenderiam a evoluir mais rapidamente (cf Schluter 1996). No entanto, a maioria dos atributos foliares também apresentou sinal filogenético. Quanto aos atributos regenerativos encontrei um resultado interessante, pois o sinal de DM foi menor do que o sinal de SM, que parece ser um atributo de evolução lenta (ter Steege). A ausência de

sinal em DM pode parecer estranha, afinal algumas famílias inteiras possuem um único DM, como é o caso das Sapotaceae e das Burseraceae, que são todas endozoocóricas. Mas Fabaceae, por exemplo, possui os quatro tipos de DM. Essas diferenças entre os atributos quanto ao sinal filogenético está de acordo com a hipótese da evolução em mosaico, segundo a qual alguns atributos evoluíram mais rapidamente do que outros (Niklas 1997).

Houve grande variação da influência das variáveis filogenéticas na produção do sinal filogenético. Mais interessante ainda é constatar que as variáveis com hierarquia entre família e ordem são as que melhor explicam a diferença atual entre as espécies. Isso pode indicar que as modificações que ocorreram nos ramos que dariam origem às ordens até hoje se fazem presentes nas espécies estudadas. Outro momento importante foi a diferenciação dentro das famílias (**pesquisar a época em que ocorreram a diversificação de famílias e de gêneros e descobrir se algo ocorreu nessa época**).

Finalmente, o resultado da remoção do sinal filogenético na DEEA derrubou a hipótese de limitação filogenética, que previa que a filogenia deveria restringir a diversidade de estratégias ecológicas. Eis um resultado interessante, pois apesar de o sinal ser fraco, quando o removi a DEEA caiu para aproximadamente um terço do valor original. Isso indica que, ao contrário do que o esperado, a filogenia deixou como legado uma diversidade de estratégias maior do que a encontrada atualmente. Aliás, como o sinal é determinado basicamente pelas hierarquias entre ordem e família e entre família e gênero, é provável que durante a fase de diversificação de espécies dentro das ordens e dentro das famílias tenha ocorrido um fenômeno de irradiação adaptativa. Nesse processo, pelo menos os ramos que não foram extintos diferenciaram-se uns dos outros a ponto de essa diferenciação poder ser detectada nas espécies atuais. O processo

recente de produção de espécies, no entanto, aponta para outra direção: a da convergência de estratégias ecológicas.

Mas o que teria causado essa convergência recente? Sabemos que as florestas tropicais são talvez o ecossistema terrestre mais antigo da Terra, então é improvável que as condições tenham se alterado dramaticamente de modo a forçar as espécies a convergirem. Talvez o Cabo Frio, que tem o solo mais siltoso entre todas as parcelas analisadas, seja um novo tipo de habitat que favoreceu a adaptação de espécies antes especializadas em outros tipos de habitat. A alta concentração de silte no solo, porém, torna a água mais disponível para as plantas ao mesmo tempo em que é mais fértil se comparada a solos mais argilosos e arenosos. O que pode ter havido então é uma pressão voltada para a eficiência competitiva das espécies. Se assumirmos que cada condição ambiental (biótica e abiótica) favorece mais uma determinada estratégia ecológica, é razoável supor que ao longo da evolução foram selecionadas as espécies que se adequaram a esse ótimo, adotando a estratégia mais eficiente.

Hipótese de restrição por pressão de seleção

Já que as estratégias parecem não estar limitadas pela filogenia, é de se esperar que haja uma forte pressão de seleção coibindo várias combinações de atributos e, conseqüentemente, várias estratégias ecológicas. Isso explicaria porque há um número tão baixo de estratégias ecológicas na floresta estudada. No entanto, encontrei apenas uma evidência parcial da pressão de seleção. Apenas os atributos foliares deram suporte à hipótese da seleção, enquanto os demais atributos parecem poder se combinar livremente. Apesar de a evidência vinda dos atributos foliares ser inequívoca (uma correlação tão forte entre esses atributos certamente não teria ocorrido sem que houvesse uma forte pressão seletiva), a não correlação entre os demais atributos não é

evidência de que esses atributos não sejam selecionados. Na verdade, esses atributos podem estar sendo ainda mais selecionados, de modo que pouca variação é permitida. E sem variação não pode haver correlação entre os atributos.

A correlação entre os atributos, mesmo que demonstre uma certa restrição das possíveis combinações de atributos, indica que há uma diversificação ao longo de um espectro de estratégias ao estilo do espectro econômico foliar (Wright et al). Isso só faz sentido em um ambiente homogêneo como o platô em que está a floresta estudada se considerarmos a grande heterogeneidade do ambiente de luz ali presente. Dessa forma, teriam sido selecionadas diferentes estratégias para explorar diferentes nichos sucessionais como uma clareira recém-aberta ou o sub-bosque de uma mata madura. Outra possibilidade é que as espécies tenham se acomodado (MacArthur & Levins???) adotando estratégias de aquisição de luz complementares de modo a evitar a competição. No próximo capítulo, testarei essas duas hipóteses analisando como as comunidades estão montadas, usando para isso uma escala pequena.

Entre os demais atributos, apenas alguns estão correlacionados. Isso pode indicar que não há pressão sobre esses atributos que podem se combinar livremente ou que há uma pressão ainda mais forte que impede que haja maiores variações nesses atributos. Caberá ao próximo capítulo determinar se não há pressão seletiva nesses atributos, quando analisarei a distribuição das espécies na paisagem.

Apêndice

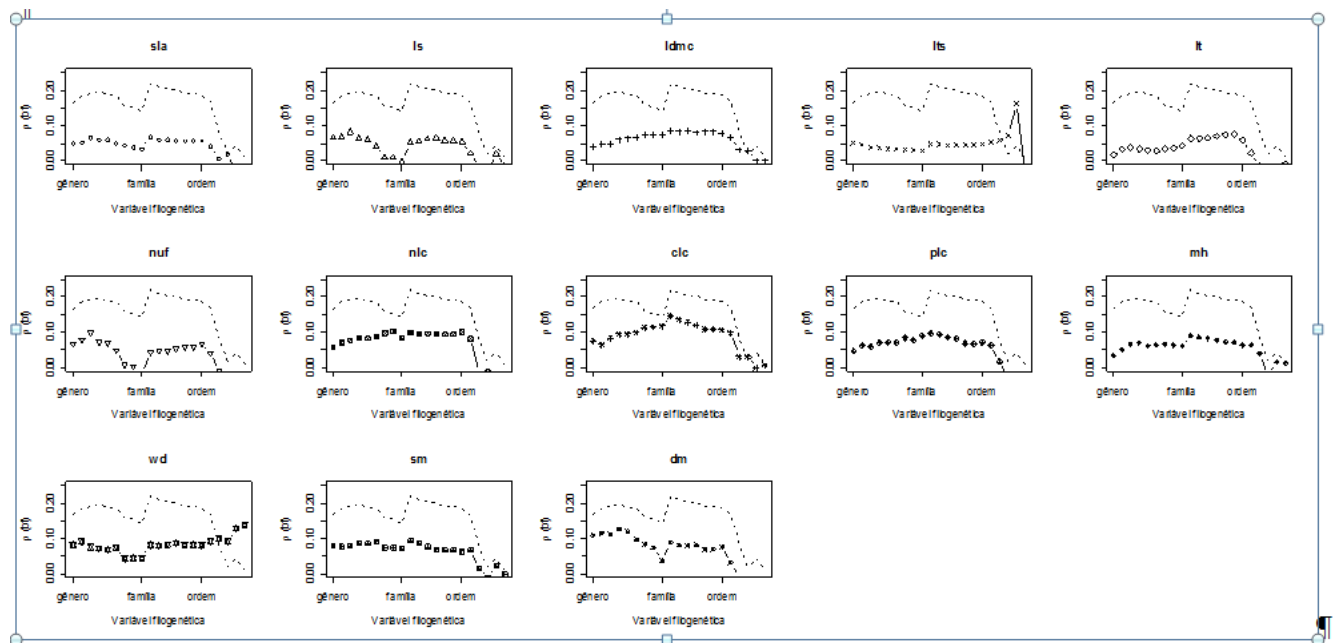


Figura II.1. Sinal filogenético causado por cada uma das variáveis filogenéticas na dissimilaridade ecológica das 157 espécies estudadas. A linha pontilhada horizontal é o sinal filogenético gerado por todas as variáveis filogenéticas juntas. As três variáveis filogenéticas em destaque são taxonômicas e as demais foram derivadas da topologia da árvore filogenética dessas espécies.