



# COMPETIÇÃO INTERESPECÍFICA NÃO EXPLICA A RIQUEZA EM NÍVEL COMUNITÁRIO EM UMA FLORESTA RIBEIRINHA

Eduardo Luís Hettwer Giehl <sup>1</sup>

João André Jarenkow <sup>2</sup>

1 - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós - Graduação em Botânica, Av. Bento Gonçalves, 9500, Prédio 43433, Bloco 4, Sala 214, Campus do Vale, Bairro Agronomia, 91501 - 970, Porto Alegre, Brasil

2 - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Av. Bento Gonçalves, 9500, Prédio 43432, Bloco 4, Sala 206, Campus do Vale, Bairro Agronomia, 91501 - 970, Porto Alegre, Brasil  
eduardohet@gmail.com

## INTRODUÇÃO

As comunidades vegetais são influenciadas por variáveis ambientais e pela interação entre espécies. Modelos como o decorrente da “hipótese do distúrbio intermediário” (Connell 1978) incluem tanto os distúrbios quanto a exclusão competitiva na determinação de picos de riqueza. Segundo o modelo adaptado para áreas ribeirinhas, os distúrbios hidrológicos geram espaço para o recrutamento de novos indivíduos ou espécies. A história de vida controla a fase de estabelecimento, onde espécies pioneiras predominam, favorecidas por processos alogênicos. Em outro extremo, a estabilização da sucessão gera sítios desenvolvidos (maduros), governados por processos autogênicos, favorecendo a dominância de espécies competitivamente mais eficientes (Tabacchi *et al.*, 2002). Contudo, um dos principais impedimentos para o teste direto deste tipo de hipótese é a ausência de estimativas de competição para dados de levantamentos.

Diamond (1975) deu o primeiro passo em direção a comprovação de que a competição é uma força relevante nas comunidades conduzindo à separação de nichos nas espécies. MacArthur & Levins (1967) cunharam o termo limitação de similaridade para denominar situações em que espécies são menos semelhantes que o esperado devido à diferenciação de nichos, resultante da competição.

Posteriormente, Ranta *et al.*, (1981) encontraram diferença no período de floração de espécies que compartilhavam grupo semelhante de polinizadores, e Ambruster *et al.*, (1994) mostraram diferenças florais como definidoras de regras de montagem para nichos de polinização.

Stubbs & Wilson (2004) demonstraram de que a limitação de similaridade opera em diferentes escalas espaciais em vegetação de dunas. O modelo nulo destes se baseia em que a presença de filtros ambientais causa a convergência de atributos nas espécies (Weiher & Keddy 1995), enquanto a divergência está associada com a interferência intere-

specífica (ex. competição) e, assim, poderia ser detectada pela ocorrência de limitação de similaridade (Weiher *et al.*, 1998).

A competição entre espécies é um fator determinante da densidade de espécies, principalmente no que se refere a resultados de trabalhos experimentais (revisão em Grace 1999 e Palmer 1994), mas testes com dados de comunidades contendo grande quantidade de espécies, raramente foram executados (exs.: Stubbs & Wilson 2004, Pillar *et al.*, 2009). Esta ausência de evidências de interação entre espécies tem sido uma causa para contestações da validade de se tratar comunidades como unidades (Lawton 1999; Ricklefs 2008) e levou a proposição de hipóteses alternativas como a teoria neutra que ignora a relevância das interações (Hubbell 2001).

## OBJETIVOS

O objetivo deste trabalho é avaliar o efeito da competição interespecífica e de distúrbios naturais sobre a quantidade de espécies em nível comunitário. Um modelo nulo será empregado para estimar as taxas de competição indiretamente pela avaliação da limitação de similaridade em cada unidade amostral. A hipótese a ser testada é de que tanto os distúrbios quanto a competição são relevantes na determinação da riqueza de espécies, e mais especificamente, que o modelo deve incluir os termos quadráticos das variáveis preditoras.

## MATERIAL E MÉTODOS

A área de estudo está situada nas margens do rio Uruguai, Parque Estadual do Turvo, município de Derrubadas, noroeste do Rio Grande do Sul (27°09' S e 53°53' W, 156 m.s.m.). A coleta de dados estruturais foi realizada através

do método de parcelas, de 10 *imes* 10 m, dispostas paralelamente ao curso do rio, em uma grade de 10 *imes* 10 unidades amostrais (UAs) sem espaçamentos. Todos os indivíduos arbóreos com perímetro à altura do peito (PAP) igual ou superior a 15 cm foram amostrados. Indivíduos apresentando ramificações do tronco abaixo de 1,3 m foram incluídos na amostra apenas em caso de no mínimo um dos perfis apresentarem o PAP mínimo.

As espécies seguiram a nomenclatura proposta por Sobral *et al.*, (2006) e foram agrupadas em famílias conforme delimitação de APG II (2003). Foi construída uma matriz de atributos para caracterizar os nichos das espécies amostradas com base em observações de campo e revisões bibliográficas. As variáveis mensuradas foram: modo de dispersão (anemocoria, autocoria, hidrocoria ou zoocoria), estratégia de estabelecimento (pioneiras, secundárias dependentes de luz e secundárias tolerantes à sombra), tipo de folha (simples, composta ou bicomposta), presença de caducifolia foliar, presença de látex, capacidade de rebrote após quebra do fuste, número de sementes por fruto, comprimento e largura foliar, razão comprimento/largura foliar, área foliar e altura máxima. Variáveis categóricas foram expandidas em variáveis binárias.

A partir da variável elevação de cada UA e de dados provenientes do Sistema de Informações Hidrológicas-HidroWeb (ANA 2006), calculou-se o número de dias por ano que cada UA ficou inundada para um período de 10 anos (jan/1994-dez/2003). Nas análises foi utilizada a frequência de inundações, calculada como a média anual de dias inundados para cada UA (dias ano<sup>-1</sup>).

A limitação de similaridade foi quantificada pelo cálculo da distância de corda entre todos os pares de espécies a partir da matriz de atributos, registro dos pares com menor distância e multiplicação da distância pelo produto das abundâncias das espécies de cada par por UA; para cada UA foi obtida uma média das distâncias mínimas ponderadas pelas abundâncias (TS1 de Stubbs & Wilson 2004). Quanto menor o valor desta estimativa, menor o número de co-ocorrências de pares de espécies semelhantes, e assim, maior a limitação de similaridade e competição. Para os cálculos, foi escrito um algoritmo executado no programa R 2.9.

Análises de regressão múltipla polinomial foram empregadas para analisar a adequação do modelo quadrático. Tentativas de simplificação do modelo foram empregadas para avaliar a possibilidade de exclusão de alguma das variáveis predictoras ou de algum dos seus termos quadráticos.

## RESULTADOS

Foram observadas 82 espécies no total, existindo de modo geral maior número de espécies nas UAs com frequência de inundações intermediária (Giehl & Jarenkow 2008). Este padrão é consistente com a hipótese de pico de riqueza em áreas com distúrbios intermediários (Connell 1978).

O modelo incluindo frequência de inundações e seu termo quadrático foi adequado ( $R^2 = 0,204$ ;  $F_{4,95} = 8,212$ ;  $P < 0,001$ ), não sendo significativos a inclusão da estimativa de competição e o termo quadrático derivado. Para

adequar os resíduos e a homogeneidade de variância foi necessária a aplicação de raiz quadrada às variáveis predictoras. A limitação de similaridade foi levemente mais elevada tanto em áreas frequentemente inundadas quanto em áreas raramente inundadas, o que poderia explicar maior co-existência de espécies potencialmente competidoras em áreas com frequência de distúrbios intermediária. Porém, o padrão não foi suficientemente distinto e recorrente para ser estatisticamente significativo.

Mason *et al.*, (2007) questionam a lógica de considerar que a competição é mais branda em locais com estresse e perturbações pronunciadas. Para os autores, a ocorrência de regras de configuração das comunidades ("assembly rules"), definidas pelas interações entre espécies, estariam associadas principalmente à ocorrência de comunidades previsíveis quanto à composição de espécies e, desta forma, deveriam ser até mais comum em locais com estresse e perturbações acentuados. Isso foi demonstrado por Stubbs & Wilson (2004), em que a limitação de similaridade foi constatada em diferentes escalas na vegetação de dunas, sujeitas ao estresse hídrico e à falta de nutrientes. Por outro lado, estes concluíram que o baixo número de resultados significativos em testes relacionados à limitação de similaridade de atributos vegetativos está ligado à escala de observação e, assim, ao número de espécies observadas em cada unidade amostral. Além disso, os autores apontaram que a exclusão competitiva pode não ser constatada por não haver se processado completamente em todas as unidades amostrais e por poder ser "mascarada" por variações microambientais nestas, além de que tanto atributos relacionados aos nichos quanto aqueles não relacionados são analisados conjuntamente sem discriminação.

Modelos nulos para a estimativa de interações entre espécies ainda são raros mas devem ser idealizados e testados pois somente desta forma será possível identificar a contribuição destas na constituição de comunidades ecológicas. Além disso, mesmo a falha na identificação da importância das interações é relevante, pois concretiza a necessidade de mudanças drásticas na condução de estudos de comunidades, como aquelas propostas por Lawton (1999) e Ricklefs (2008).

## CONCLUSÃO

A competição não é importante na determinação da quantidade de espécies em nível comunitário. Paralelamente, a frequência de distúrbios determina uma resposta curvilínea na riqueza de espécies arbóreas em uma floresta ribeirinha no sul do Brasil.

À Fundação O Boticário (reg. 0695/20061) e ao CNPq (reg. 478190/20077) pelo financiamento; à CAPES pelas bolsas concedidas ao primeiro autor; à Secretaria Estadual do Meio Ambiente (DUC/DEFAP/SEMA) pela autorização de estudo no local e pela concessão de alojamento.

## REFERÊNCIAS

Ambruster, W.S.; Edwards, M.E. & Debevec, E.M. 1994. Floral character displacement generates assemblage struc-

- ture of Western Australian triggerplants (*Stylidium*). *Ecology*, 75: 315 - 329.
- ANA-Agência Nacional das Águas. 2006. HidroWeb: Sistema de Informações Hidrológicas. Disponível on - line em <http://hidroweb.ana.gov.br>. Acessado em 24/07/2006.
- APG II-Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141: 399 - 436.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302 - 1309.
- Diamond, J.M. 1975. Assembly of species communities. In: M.L. Cody & J.M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge, Harvard University Press, p. 342 - 444.
- Giehl, E.L.H. & Jarenkow, J.A. 2008. Gradiente estrutural no componente arbóreo e relação com inundações em uma floresta ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil. *Acta Botanica Brasílica*, 22: 741 - 753.
- Grace, J.B. 1999. The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2: 1 - 28.
- Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. *Monographs in Population Biology* 32. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84:177 - 192.
- MacArthur, R. & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101: 377 - 385.
- Mason, N.W.H.; Lanoiselée, C.; Mouillot, D.; Irz, P. & Argillier, C. 2007. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia*, 153: 441 - 452.
- Palmer, M.W. 1994. Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, 29: 511 - 530.
- Pillar, V.D.; Duarte, L.S.; Sosinski, E.E. & Joner, F. 2009. Discriminating trait - convergence and trait - divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science*, 20: 334 - 348.
- Ranta, E.; Teräs, I. & Lundberg, H. 1981. Phenological spread in flowering of bumblebee - pollinated plants. *Annales Botanici Fennici*, 18: 229 - 236.
- Ricklefs, R.E. 2008. Disintegration of the ecological community. *American Naturalist*, 172: 741 - 750.
- Sobral, M.; Jarenkow, J.A.; Brack, P.; Irgang, B.; Larocca, J. & Rodrigues, R.S. 2006. Flora arbórea e arborescente do Rio Grande do Sul, Brasil. São Carlos, RiMA/Novo Ambiente.
- Stubbs, W.J. & J.B. Wilson. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92: 557 - 567.
- Tabacchi, E.; Correl, D.L.; Hauer, R.; Pinay, G.; Planty - Tabacchi, A. & Wissmar, R.C. 1998. Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. *Freshwater Biology*, 40: 497 - 516.
- Weiher, E. & Keddy, P.A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion-new questions from old patterns. *Oikos*, 74: 159 - 164.
- Weiher, E.; Clarke, G.D.P. & Keddy, P.A. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plants species. *Oikos*, 81: 309 - 322.