

Marcel Caritá Vaz

Diversidade de estratégias ecológicas das espécies de  
árvore dominantes de uma floresta de terra firme da  
Amazônia Central

Versão corrigida após a defesa.  
A versão original desta dissertação  
encontra-se disponível no Instituto de  
Biociências da USP.

São Paulo

2011

Marcel Caritá Vaz

Diversidade de estratégias ecológicas das espécies de  
árvore dominantes de uma floresta de terra firme da  
Amazônia Central

Dissertação apresentada ao Instituto de  
Biotecnologia da Universidade de São  
Paulo para a obtenção do Título de  
Mestre em Ciências, na Área de  
Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Alexandre  
Adalardo de Oliveira

São Paulo

2011

## Ficha Catalográfica

---

Vaz, Marcel Caritá

Diversidade de estratégias ecológicas das espécies de árvore dominantes de uma floresta de terra firme da Amazônia Central

109 páginas

Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Ecologia.

1. Atributos funcionais 2. Diversidade de estratégias 3. Dominância ecológica. 4. Convergência evolutiva 5. Amazônia Central  
I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

---

Prof.(a) Dr.(a)

---

Prof.(a) Dr.(a)

---

Prof. Dr. Alexandre Adalardo de Oliveira  
Orientador

## Dedicatória

---

Às árvores, que são a razão de ser deste trabalho.

## Agradecimentos

---

Ao Instituto Interamericano para Pesquisas em Mudanças Globais (IAI), pelo financiamento do projeto.

À CAPES, pela bolsa concedida.

Ao Instituto de Biociências da USP e ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), pelo apoio logístico.

À equipe do DiverSus e do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, por terem viabilizado a execução deste projeto.

À equipe do Fito Demográfico, pelos dados cedidos.

Aos professores que marcaram indelevelmente minha formação.

Ao Alexandre, pela orientação libertária.

Aos colegas de laboratório e departamento, que sem dúvida tornaram a vida na USP mais interessante.

Aos amigos de verdade, pelos momentos verdadeiros.

Aos amigos de mentira, pelo passatempo.

Aos companheiros na fé e na luta, por tudo (em especial ao Manoel “Antena”).

Aos indiferentes, por nada.

À minha família, pelo apoio incondicional.

Aos inimigos, pela força.

Ao meu amor, pelo amor.

Às plantas, por seu sacrifício.

E a mim mesmo, por nunca ter desistido.

# Índice

---

<b>Resumo</b>	01
<b>Abstract</b>	02
<b>Introdução geral</b>	03
<b>Capítulo 1. Diversidade de estratégias</b>	09
Resumo	09
1.1. Introdução	10
1.2. Objetivo	17
1.3. Materiais e métodos	17
1.4. Resultados	30
1.5. Discussão	39
1.6. Conclusão	49
<b>Capítulo 2. Origens da diversidade de estratégias</b>	50
Resumo	50
2.1. Introdução	51
2.2. Objetivo	57
2.3. Materiais e métodos	59
2.4. Resultados	62
2.5. Discussão	71
2.6. Conclusão	84
<b>Considerações finais</b>	85
<b>Bibliografia</b>	88
<b>Apêndice</b>	97

## Resumo

---

As plantas têm diversos modos de resolver problemas como a escassez de recursos, o ataque de herbívoros ou a perda de água. O modo como uma planta resolve um desses problemas pode ser considerado uma tática e o conjunto dessas táticas constitui uma estratégia ecológica. As estratégias só são possíveis porque as plantas têm uma série de atributos que têm um efeito direto no desempenho ecológico dessas plantas. Esses atributos funcionais, portanto, refletem as estratégias ecológicas das espécies. Com base nessa lógica, descrevemos as 157 espécies de árvore dominantes de uma floresta de terra firme da Amazônia Central segundo treze atributos funcionais (foliares, vegetativos e regenerativos). Nosso objetivo era descomplicar a ecologia de florestas tropicais, até então muito focada na identidade das espécies. Como essas florestas têm muitas espécies e a densidade dessas espécies é muito baixa, os padrões de composição de espécies das comunidades são muito complexos e pouco claros. Com a mudança do foco para a diversidade de estratégias, conseguimos desvendar um padrão interessante de dominância de tipos de estratégia: apesar de haver onze tipos diferentes na floresta estudada, 61% das espécies são de um só tipo. Além de ter o maior número de espécies, o tipo 1 respondeu por 52% da biomassa vegetal da floresta, o que indica que essa é a estratégia ótima. No entanto, como a dominância relativa não varia muito entre as espécies, é possível que o benefício gerado pela adoção da estratégia ótima seja compensado pelo número de espécies que adotam essa estratégia. Concluímos que os padrões encontrados na distribuição das dominâncias entre as espécies e entre os tipos são resultado principalmente das peculiaridades do conjunto de espécies, em especial a grande quantidade de espécies dos tipos 1 e 2. Mas como tantas espécies parecidas podem ter se originado? Para responder essa pergunta, testamos três hipóteses: 1) a taxa de especiação foi maior do que a taxa de divergência ecológica; 2) as espécies convergiram recentemente ou evoluíram paralelamente; e 3) razões alométricas ou demandas conflitantes entre os atributos restringiram a diversidade de estratégias. Encontramos evidências parciais que corroboram essas três hipóteses. Como a diversidade filogenética foi menor do que a diversidade ecológica, as espécies estudadas podem ser fruto de especiação recente, o que é compatível com a teoria dos refúgios. Segundo essa teoria, as espécies teriam se formado em refúgios do Pleistoceno durante as glaciações, o que deve ter proporcionado altas taxas de especiação alopátrica, não necessariamente acompanhada por divergência ecológica. Por outro lado, o efeito positivo do sinal filogenético na diversidade de estratégias revela que os antepassados das espécies atuais eram mais diferentes entre si do que as espécies atuais. Isso indica que houve uma convergência recente de estratégias, o que está de acordo com a hipótese do Lago Amazonas, que cobriu a área estudada até o início do Pleistoceno. O solo rico em silte da área estudada reforça a suspeita de que o leito desse lago deve ter fornecido uma ótima oportunidade ecológica para as espécies de terra firme. Finalmente, encontramos evidência de que a diversidade das estratégias ligadas aos atributos foliares é severamente limitada por demandas conflitantes e razões alométricas.

## Abstract

---

Plants have several ways to solve their problems such as resource limitation, herbivory damage or water loss. How a plant solves one of these problems can be considered a tactic and all the tactics together constitutes an ecological strategy. The strategies are possible only because plants have a series of traits that directly affect ecological performance of these plants. These functional traits, therefore, reflect the ecological strategies of species. Based on this rationale, we described the 157 dominant tree species in a terra firme forest of Central Amazon according to thirteen functional traits (among leaf, vegetative and regenerative traits). Our goal was to simplify the ecology of tropical forests, so far focused on species identity. Since these forests have a lot of species that are in general very rare, the patterns of species composition of these communities are very complex and unclear. By shifting focus to diversity of strategies, instead identities, we unveiled an interesting pattern of dominance among the strategy types: Although there are eleven different types of strategies in the forest studied, 61% of the species were of only one type. In addition to a greater number of species, only one type responded by 52% of the tree biomass of the forest sampled, which indicates that this is the optimal strategy. However, as the dominance does not vary considerably between species, it is possible that the benefit generated by the use of the optimal strategy is offset by the number of species who also use this strategy. We conclude that the neutral pattern found in the distribution of dominances among species and the dominance pattern found among the types are mainly the result of peculiarities of the species set, in particular the large number of the two most common strategies. But how so many similar species can have been originated? To answer to this question, we tested three hypotheses: 1) the rate of speciation was greater than the rate of ecological divergence; 2) species converged recently or evolved parallelly; and 3) allometric relations or tradeoffs between traits restricted the diversity of strategies. We found evidences that partially support these three hypotheses. As phylogenetic diversity was lower than ecological diversity, it is possible that the species studied resulted from recent speciation, which is compatible with the refuge theory. According to this theory, several species would have originated in Pleistocene refuges during the glaciations, which might have enhanced rates of allopatric speciation that was not necessarily followed by ecological divergence. On the other hand, the positive effect of phylogenetic signal in strategy diversity reveals that current species ancestors were ecologically more different from each other than current species are. This indicates that there was a recent convergence of strategies, which is consistent with the hypothesis of Lake Amazonas, which covered the area studied until the early Pleistocene. The large relative amount of silt in the soil of the studied area strengthens the suspect that the bed of this Lake should have provided a great ecological opportunity for species that were adapted to drier and poorer soils. Finally, we found evidence that only the diversity of strategies linked to leaf traits is severely limited by tradeoffs and allometric relations.

## Introdução geral

---

*Grosso modo, todas as plantas fazem a mesma coisa.*  
Knoll (1984)

Todos os organismos parecem ter um objetivo em comum: deixar o maior número possível de descendentes viáveis. É claro que a noção de objetivo é teleológica e não pode ser aplicada a sistemas biológicos sem contradizermos as bases do paradigma evolucionista. Segundo esse paradigma, a informação genética se traduz nas características dos organismos, que por sua vez determinam o desempenho ecológico (número de descendentes viáveis gerados) desses organismos. A informação genética, no entanto, sofre constantes alterações (mutações), alterando também as características dos organismos. Essas mutações podem resultar tanto em um acréscimo quanto em um decréscimo no desempenho ecológico de um mutante. Quando uma mutação aumenta o desempenho de um indivíduo e é hereditária, os descendentes desse indivíduo também portarão a mutação e, por sua vez, gerarão um número maior de descendentes do que os indivíduos que não portarem a mutação. Ao final de várias gerações, haverá muito mais indivíduos portadores da mutação do que indivíduos não portadores. Esse aumento da frequência de mutantes na população, porém, é acelerado por um detalhe importante: os organismos produzem mais descendentes do que o ambiente é capaz de suportar. Mesmo que não haja uma hierarquia competitiva entre mutantes e não mutantes, ao final de algumas gerações os mutantes terão excluído por competição os não mutantes, causando a fixação da mutação na população. Como as mutações estão sempre ocorrendo, esse processo de fixação de mutações deve ser contínuo e, ao longo do tempo, deve fazer com que o desempenho dos organismos esteja sempre aumentando. Com base nessa lógica e levando em conta que houve tempo suficiente para que vários ciclos de fixação de mutações tenham ocorrido (o primeiro organismo deve ter surgido há pelo menos três bilhões de anos), é possível afirmar que os organismos tendem a maximizar o número de descendentes.

Para produzir o maior número possível de descendentes, no entanto, os organismos têm que lidar com uma série de obstáculos que atrapalham desde a aquisição de recursos até a conversão desses recursos em descendentes. Fatores como estresse, predação, doenças e escassez de recursos ou de parceiros sexuais são

problemas que impedem que os organismos alcancem seu desempenho potencial. Para superarem esses obstáculos, os organismos precisam encontrar soluções que neutralizem ou ao menos minimizem a ação negativa desses fatores no seu desempenho. Novamente, não se trata de um fenômeno teleológico; o que deve ocorrer é que indivíduos que apresentam adaptações (características que lhes permitem resolver um determinado problema) conseguem, por esse motivo, produzir um número de descendentes maior do que os indivíduos que não conseguem resolver esse problema ou que não são tão eficientes em fazê-lo. No entanto, não basta resolver apenas um problema: para maximizar o desempenho é preciso que o organismo tenha uma solução para cada tipo de problema que restringe seu desempenho. Uma planta que tenha adaptações contra a perda de água, *e.g.*, é eficiente em lidar com condições de seca. Porém, se seu sistema de polinização for pouco eficiente, essa planta não “encontrará” um parceiro e, conseqüentemente, não deixará um grande número de descendentes. Dessa forma, podemos enxergar os organismos como um conjunto de soluções para diferentes problemas.

Um aspecto interessante dos problemas é que geralmente há mais de uma maneira de se resolvê-los. A planta, *e.g.*, pode proteger seus tecidos do ataque de herbívoros impregnando-os de toxinas (defesa qualitativa) ou os tornando pouco nutritivos e difíceis de serem digeridos (defesa quantitativa; Agrawal, 2007). Portanto, uma maneira específica de resolver um determinado problema pode ser considerada uma tática e, como a resolução de um problema resulta em aumento do desempenho, essa tática pode ser considerada uma tática ecológica. Como os organismos enfrentam vários problemas ao longo de sua vida e vários deles ao mesmo tempo, é preciso que esses organismos tenham várias táticas para lidar com esses diferentes problemas. O conjunto das táticas adotadas por um organismo compõe sua estratégia ecológica.

Não é incomum, no entanto, que a adoção de uma tática para resolver um determinado problema seja incompatível com a adoção de uma segunda tática para resolver outro problema. A baixa concentração de CO<sub>2</sub> no tecido foliar, *e.g.*, é um problema que restringe a taxa fotossintética e uma tática para resolver esse problema é a abertura dos estômatos; porém, uma tática para minimizar a perda de água pela planta é justamente o fechamento dos estômatos (Lambers *et al.*, 2008). É possível também que algumas táticas, mesmo que sejam compatíveis, gerem estratégias pouco eficientes quando combinadas. Em plantas de crescimento rápido, *e.g.*, uma tática para se evitar o auto-sombreamento é produzir folhas com uma vida útil curta; já uma tática para se

evitar danos mecânicos nos tecidos foliares é investir em defesas estruturais nas folhas (Wright *et al.*, 2004). A princípio, uma planta poderia adotar essas duas táticas, mas a produção de folhas mecanicamente resistentes e ao mesmo tempo pouco duráveis representaria um investimento muito maior do que o retorno, o que torna essa estratégia economicamente inviável.

A adoção de qualquer tática implica em um custo, que pode se dar através do gasto de energia, de nutrientes limitantes ou de tempo. Uma tática para ocupar um lugar vago como uma clareira, *e.g.*, é crescer rapidamente; quanto maior a taxa de crescimento, no entanto, maior precisa ser a taxa de respiração e, conseqüentemente, maior o gasto de energia (Lambers *et al.*, 2008). A produção de toxinas como alcaloides requer um gasto considerável de nitrogênio, que pode ser um recurso limitante (Coley *et al.*, 1985). Finalmente, a dormência e a persistência das sementes de plantas anuais de deserto é uma tática para evitar a estação seca e fria (Freas & Kemp, 1983), mas durante o tempo que os indivíduos passam dormentes nenhum descendente é produzido. Apesar do custo dessas táticas, há um benefício que é o aumento do desempenho ecológico, mas nem sempre o benefício de uma tática é maior do que seu custo. Por exemplo, o custo será maior do que o benefício gerado por um crescimento rápido se a planta estiver em um ambiente pouco iluminado; o custo da produção de alcaloides será alto demais se a planta estiver sobre um solo muito pobre em nitrogênio; e, finalmente, o custo da dormência de uma semente será muito alto se um camundongo-do-deserto a encontrar antes que germine. Disso podemos concluir que o benefício proporcionado por uma tática e, conseqüentemente, por uma estratégia ecológica é dependente do contexto em que o organismo se encontra.

O benefício de uma tática ou estratégia depende das condições ambientais, da disponibilidade de recursos e das interações com predadores, patógenos e competidores. Uma planta de deserto, *e.g.*, para evitar a perda de água só abre seus estômatos quando a umidade do ar é alta; isso, porém, faz com que ela absorva menos CO<sub>2</sub> do ar e que tenha uma taxa fotossintética menor, o que por sua vez limita seu desempenho (Orians & Solbrig, 1977). Em um ambiente seco, a estratégia de abrir mão do crescimento ou da reprodução em favor da conservação de água é vantajosa, pois caso contrário a planta morreria por falta de água. Já em ambientes úmidos, essa estratégia faria com que as plantas tivessem um desempenho menor do que as plantas que mantêm seus estômatos sempre abertos e que, por isso, absorvem mais CO<sub>2</sub> e tem maior taxa fotossintética. Ou seja, ao mesmo tempo em que o fechamento dos estômatos permite que algumas

espécies ocupem áreas secas, as impede de resistir à competição com outras plantas em ambientes úmidos (Orians & Solbrig, 1977). Outro exemplo são as táticas de defesa: plantas que protegem seus tecidos através da produção de compostos nitrogenados como alcaloides ou cianetos tem um desempenho maior em solos ricos em nutrientes do que em solos pobres (Agrawal, 2007). Isso nos leva a concluir que o saldo (benefício menos custo) de uma estratégia varia ao longo de gradientes ambientais bióticos e abióticos e que esse saldo é máximo em algum ponto desses gradientes. Porém, como nos revela o exemplo das plantas de deserto, o saldo máximo de uma estratégia não quer dizer que essa estratégia seja a melhor estratégia para aquele conjunto de condições. As plantas de deserto, *e.g.*, têm seu desempenho ótimo em ambientes úmidos, tal como as espécies que vivem nesses ambientes úmidos; o problema é que o ótimo destas últimas é muito maior que o ótimo daquelas, que são excluídas por competição (Orians & Solbrig, 1977). Por isso o ótimo de uma estratégia não corresponde necessariamente à estratégia ótima de um determinado habitat.

Estratégias ótimas são aquelas que permitem aos seus portadores alcançarem o maior desempenho em determinado tipo de ambiente. A estratégia ótima no sub-bosque de uma floresta, é ter crescimento lento, um ponto de saturação fotossintética baixo, baixa taxa de respiração e folhas com longa vida útil (Reich *et al.*, 2003). A existência de uma estratégia ótima não implica que ela seja a melhor estratégia possível, indica apenas que é a melhor estratégia até o momento, pois inovações evolutivas podem gerar novas táticas ainda mais eficientes. As leguminosas, desenvolveram a capacidade de se associar com rizóbios, que fixam o nitrogênio atmosférico; talvez por isso essas plantas sejam capazes de produzir alcaloides mesmo em ambientes com solos pobres em nitrogênio (Coley *et al.*, 1985). A existência de uma estratégia ótima também não quer dizer que em determinado habitat só ocorrerá esse tipo de estratégia, podendo inclusive haver duas ou mais estratégias ótimas em um mesmo habitat. No caso do deserto, *e.g.*, além da estratégia das plantas perenes tolerantes à seca, há também a estratégia das plantas anuais, que germinam no início da estação chuvosa e até o final dessa estação já completaram seu ciclo de vida (Freas & Kemp, 1983). Esse é um exemplo extremo; o mais comum é que haja um contínuo de estratégias, como parece ser o caso do espectro econômico foliar, que varia mais entre as espécies de um mesmo lugar do que entre espécies de diferentes ambientes (Wright *et al.*, 2004). Essa diversidade de estratégias pode ser mantida por demandas conflitantes entre as táticas de uma mesma estratégia de modo que o saldo final seja idêntico para diferentes estratégias. Um caso interessante é

o das estratégias de aquisição de luz nas florestas: as plantas que elevam suas folhas mais alto que as demais conseguem ter acesso prioritário à luz; no entanto, essas plantas tem um alto custo para manter a sustentação de suas copas, o que reduz o benefício dessa estratégia (Falster & Westoby, 2003). As plantas adaptadas à sombra, por sua vez, recebem pouca luz, mas tem menos gastos com sustentação, o que faz com que o saldo de sua estratégia não seja muito diferente do saldo da estratégia das árvores de dossel (Falster & Westoby, 2003). Portanto, como toda estratégia gera custos e há diferentes formas de se resolver um mesmo problema, a coexistência de várias estratégias em um mesmo tipo de habitat é possível.

A coexistência no caso das plantas, no entanto, é mais difícil de ser mantida, pois quase todas ocupam o mesmo nível trófico. Exceto alguns casos especiais, como plantas saprófitas e holoparasitas, todas as plantas precisam dos mesmos recursos: água, luz, gás carbônico, nutrientes e espaço. Ao contrário dos animais, que se diferenciam ocupando vários níveis tróficos, as estratégias nas plantas emergem das diferentes táticas de aquisição, uso e manutenção dos recursos (Westoby *et al.*, 2002). Por exemplo, as plantas podem absorver nitrogênio do solo na forma de nitratos, de amônia ou de aminoácidos ou ainda absorver nitrogênio que é fixado por simbioses, como no caso das leguminosas. Da mesma forma, as plantas podem se especializar em absorver água da camada mais superficial do solo ou ir buscá-la no lençol freático, em camadas muito mais profundas do solo (Lambers *et al.*, 2008). Uma vez captado, o recurso pode ser utilizado de diferentes formas pela planta: captação de mais recursos (crescimento), produção de estruturas reprodutivas (reprodução), reparação de tecidos danificados (manutenção), acúmulo em órgãos especializados (armazenamento) e proteção contra predadores, herbívoros e patógenos (defesa). Se para cada recurso há várias maneiras de se captá-lo e se depois de captado há várias “opções de investimento”, a combinação de todas essas táticas pode gerar um número grande de estratégias potenciais. Talvez essa grande diversidade de estratégias potenciais ajude a explicar por que há tantas espécies de plantas a despeito de ocuparem um mesmo nível trófico. Claro que em um mesmo tipo de ambiente não vão co-ocorrer todos os tipos de estratégia, pois toda estratégia tem um custo e, por isso, só são viáveis em determinadas condições ambientais.

As diferentes estratégias só são possíveis porque as espécies possuem diferentes adaptações. A estratégia de elevar a copa a uma grande altura, *e.g.*, só é possível porque algumas espécies desenvolveram o lenho que sustenta seus caules; da mesma forma, só há espécies tolerantes à seca extrema porque essas espécies aumentaram muito sua

relação volume-área, o que minimiza sua perda de água. As adaptações são atributos dos organismos que aumentam seu desempenho ecológico em determinado tipo de ambiente. Nem todos os atributos dos organismos, no entanto, são adaptativos como prevê o paradigma panglossiano (Gould & Lewontin, 1979); o mais provável é que exista um gradiente de funcionalidade que vai desde atributos neutros (nenhum efeito no desempenho ecológico) até atributos extremamente adaptativos (grande efeito no desempenho). Podemos, portanto, definir como características funcionais aquelas cujos valores (atributos funcionais) determinam o desempenho ecológico dos indivíduos (Violle *et al.*, 2007). Felizmente, o estado da arte atual da eco-fisiologia vegetal permitiu a elaboração de uma lista das características das plantas que podem ser consideradas características funcionais (Cornelissen *et al.*, 2003).

As características funcionais são, portanto, adaptações e determinam as estratégias das espécies. Dessa forma, é possível assumir que, ao conhecermos os atributos funcionais das espécies de uma determinada vegetação, estaremos acessando também as diferentes estratégias ecológicas que são viáveis nesse ambiente. Disso extraímos que a diversidade de atributos funcionais deve refletir a diversidade de estratégias ecológicas de um lugar. É com base nesse pressuposto que construímos o presente trabalho, que tem por objetivo compreender a enorme diversidade de espécies de uma floresta tropical a partir da diversidade de estratégias das árvores dessa floresta. No primeiro capítulo descrevemos as espécies dominantes com base em algumas características funcionais, apresentamos os padrões de diversidade de estratégias encontrados e propomos hipóteses para explicar como esses padrões podem ter surgido. No segundo capítulo testamos algumas hipóteses relacionadas ao processo de formação do conjunto de espécies, que parece ser determinante para os padrões encontrados.

# Capítulo 1

---

## Diversidade de estratégias ecológicas

### Resumo

A razão da grande diversidade de árvores das florestas tropicais úmidas é uma questão ecológica antiga, mas que ainda está em aberto. Essas florestas, que ocorrem geralmente em solos antigos e pobres em nutrientes, são conhecidas pelo incrível número de espécies que em geral apresentam densidade muito baixa. A comparação dessas florestas com as florestas temperadas levou ao surgimento de várias hipóteses que tentam explicar a origem de tantas espécies e como essa grande diversidade é mantida. No entanto, várias tentativas de entender como essas comunidades de plantas são formadas esbarraram na grande complexidade dos padrões de composição de espécies encontrados. O avanço recente da eco-fisiologia, no entanto, desenvolveu um novo arcabouço metodológico que permitiu classificar as centenas de espécies de planta conforme seus tipos de estratégia. Essa nova abordagem permitirá por à prova a ideia de que as florestas tropicais são sistemas altamente complexos. Para compreendermos como essa grande diversidade de espécies se originou e como é mantida, descrevemos as 157 espécies de árvore dominantes em uma floresta de terra firme na Amazônia Central segundo suas estratégias ecológicas. Para tanto, coletamos ou compilamos treze características funcionais relacionadas a diferentes aspectos da história de vida dessas plantas. Com base nessas características, calculamos a dissimilaridade ecológica entre as espécies e então as classificamos em onze diferentes tipos de estratégia. A maioria das características apresentou uma distribuição de atributos assimétrica, o que pode indicar que houve uma pressão de seleção direcional durante a formação das espécies estudadas. Alguns atributos, no entanto, apresentaram distribuições leptocúrticas, o que indica a ocorrência de pressão estabilizadora; outros atributos tiveram distribuição platicúrtica, que é evidência de seleção divergente. Ao contrário do que ocorre com a dominância das espécies, que é baixa, há uma grande dominância de um dos tipos de estratégia, que corresponde basicamente às árvores do dossel. Uma segunda estratégia, adotada pelas árvores de sub-bosque, também responde por boa parte da biomassa cegetal da floresta, no entanto, as outras nove estratégias são menos comuns e são adotadas por uma ou poucas espécies. As evidências apontam que, além da seleção passada, ainda há a seleção a favor de alguns atributos e de certas estratégias ecológicas, especialmente a do tipo 1. As formas para se ter sucesso parecem ser adotar a estratégia ótima (tipo 1), adotar uma estratégia complementar à ótima (tipo 2) ou adotar uma estratégia totalmente diferente (tipo 6). A ausência de dominância entre as espécies e o grande número de espécies que adotam a estratégia ótima parecem indicar a existência de uma demanda conflitante entre a vantagem competitiva de uma estratégia e o número de potenciais competidores. Como o número de espécies em cada tipo de estratégia é determinado por processos de formação e extinção de espécies, concluímos que o fator mais importante na manutenção da coexistência de tantas espécies é o modo como foi formado o conjunto de espécies.

# Capítulo 1

---

## Diversidade de estratégias ecológicas

*A complexidade está nos olhos de quem vê.*  
Janzen (1988)

### 1.1 Introdução

A diversidade nas florestas tropicais encanta os viajantes desde a época de Cristóvão Colombo, que se impressionou com os “mil tipos de árvore” que encontrou na floresta da Ilha de Hispaniola em 1493 (Richards, 1996). A diversidade de espécies das florestas tropicais, no entanto, só se tornaria uma questão científica três séculos depois, com o trabalho minucioso de Humboldt, que abriu a era da exploração científica das florestas tropicais (Mabberley, 1992). Inspirados tanto por Humboldt quanto pelas florestas tropicais, Darwin e Wallace lançaram as bases da teoria da evolução por seleção natural em meados do século XIX (Mabberley, 1992); este último impressionou-se com a dificuldade de se encontrar duas árvores da mesma espécie em uma floresta do Arquipélago Malaio (Richards, 1996). O termo *floresta tropical*, no entanto, só viria a ser cunhado no final do século XIX por A. F. W. Schimper (Richards, 1996) e foi apenas na segunda metade do século XX que passamos a ter ideia da real dimensão da diversidade dessas florestas. A cada novo inventário feito em florestas tropicais, várias espécies novas eram descobertas e descritas, aguçando ainda mais a questão que até hoje permanece sem ser respondida: por que há tantas espécies nas florestas tropicais?

As florestas tropicais, como sugere o nome, são as florestas que se distribuem entre os trópicos de capricórnio e de câncer (entre as latitudes 23° S e 23° N, embora essas florestas possam alcançar latitudes um pouco mais altas). No entanto, como o próprio Schimper notou, as florestas tropicais compreendem desde florestas latifoliadas que ocorrem em climas não sazonais e bastante úmidos até florestas semi-decíduas que ocorrem em climas marcadamente sazonais (Mabberley, 1992). Dependendo do tipo de floresta tropical, a diversidade de espécies pode ser muito grande, como no caso da floresta de terra firme amazônica (Ribeiro *et al.*, 1999), ou muito baixa, como no caso

de algumas florestas africanas monodominantes ou como os manguezais, que têm no máximo 25 espécies (Mabberley, 1992). As florestas tropicais úmidas (florestas tropicais *stricto sensu*) são indubitavelmente um dos ecossistemas mais ricos e produtivos da Terra, rivalizando talvez apenas com os recifes de coral (Reaka-Kudla, 1997).

As florestas tropicais úmidas ocupam (ou ocupavam antes da ação humana) cerca de um terço das terras tropicais (Mabberley, 1992), principalmente nos Neotrópicos, África Central e Sudeste Asiático. Apesar da ampla distribuição ao redor do globo, essas florestas têm uma fisionomia e uma estrutura muito parecidas: a fisionomia é marcada pela dominância de plantas lenhosas de hábito arbóreo; a estrutura, no entanto, é marcada tanto pela alta riqueza de espécies como pela ausência de dominância (Richards, 1996). Apesar de estarem presentes, outras formas de vida como palmeiras, lianas, arbustos e herbáceas não estão bem representadas nas florestas tropicais úmidas (Richards, 1996). Em uma floresta de terra firme na Amazônia Central, *e.g.*, 54% das 2175 espécies de planta descritas eram árvores (Ribeiro *et al.*, 1999). Se, por si só, a existência de tantas espécies de planta é um grande mistério, como explicar que uma única forma de vida abrigue a maior parte dessa diversidade? Ao contrário dos animais, que podem ocupar distintos níveis tróficos, as plantas têm basicamente os mesmos requerimentos (água, CO<sub>2</sub>, nutrientes, luz e espaço) e não podem ocupar nichos muito distintos (Terborgh, 1992). Sob a luz das teorias clássicas de exclusão competitiva (Gause, 1934) e de segregação de nicho (Hutchinson, 1959), portanto, a questão da diversidade de árvores nos trópicos fica ainda mais difícil de ser respondida.

A questão do por que há tantas espécies de árvores nas florestas tropicais pode ser dividida em duas questões diferentes, mas interdependentes: 1) como se originou a diversidade atual; e 2) como essa diversidade é mantida (Gentry, 1989). Entender como se formam novas espécies, afinal, é tão importante para o entendimento da diversidade atual quanto compreender os mecanismos que permitem a coexistência dessas espécies. As duas questões ainda estão em aberto e são o centro de debates intensos e antigos. Geralmente, o pano de fundo desses debates é a comparação entre as florestas tropicais e as florestas temperadas. A comparação entre esses dois tipos de floresta é muito usada porque é ilustrativa: enquanto em algumas florestas tropicais podemos encontrar quase 300 espécies de árvores em um único hectare (Terborgh, 1992; de Oliveira & Mori, 1999), nas florestas temperadas esse número não chega a 50 espécies por hectare (Latham & Ricklefs, 1993). Um exemplo interessante é a comparação entre a flora da

Península Malaia e a flora da Grã-Bretanha: enquanto a primeira tem cerca de 7900 espécies de planta, a flora britânica, que ocupa uma área duas vezes maior, tem apenas 1750 espécies (Morley, 2000). Um último exemplo: nos 69 hectares monitorados pelo Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), estima-se que haja cerca de 1300 espécies de árvores (Laurance, 2001), enquanto as florestas temperadas da América do Norte, Ásia e Europa, que juntas ocupam  $4,2 \times 10^6$  km<sup>2</sup>, têm apenas 1166 espécies de árvore (Latham & Ricklefs, 1993).

Várias hipóteses foram aventadas para explicar como surgiu tamanha diversidade nas florestas tropicais, mas essas hipóteses podem ser classificadas em três tipos: 1) a taxa de diversificação nos trópicos é idêntica à das florestas temperadas; 2) a taxa de especiação é maior nas florestas tropicais; e 3) a taxa de extinção é menor nas florestas tropicais (Mittelbach *et al.*, 2007). Os proponentes da primeira hipótese argumentam que, ao contrário das zonas temperadas, as zonas tropicais nunca ficaram cobertas por gelo durante as glaciações. Portanto, as florestas tropicais teriam muito mais espécies simplesmente porque são mais antigas. Retomando o contraste entre a Península Malaia e a Grã Bretanha, veremos que a segunda esteve debaixo de gelo há apenas 14000 anos; já as florestas da Península Malaia podem ter mais de 100 milhões de anos (Morley, 2000). Os defensores dessa hipótese apontam como evidência o fato de que a maioria das famílias de angiospermas possuem adaptações para ambientes tropicais e suas distribuições são restritas aos trópicos: das 316 famílias de angiospermas que existem, 167 são exclusiva ou basicamente tropicais e só 43 são exclusiva ou basicamente temperadas (Morley, 2000). Ainda assim, todas as famílias tipicamente temperadas têm uma família-irmã tropical, que por sua vez, exhibe características mais primitivas (Morley, 2000). As outras duas hipóteses são conhecidas como a hipótese do berçário e do museu, respectivamente (Stenseth, 1984).

Segundo a hipótese do berçário, a taxa de especiação teria sido maior nos trópicos e por isso as florestas tropicais são tão diversas. Há uma grande diversidade de mecanismos propostos para explicar porque a taxa de especiação seria maior nos trópicos, como maior deriva genética, maior chance de isolamento geográfico, tolerâncias fisiológicas mais estreitas e interações bióticas mais intensas (Mittelbach *et al.*, 2007). A hipótese do museu, por outro lado, afirma que as florestas tropicais são mais diversas porque a taxa de extinção é menor e isso seria devido à maior estabilidade climática dos trópicos ou à maior área ocupada pelos trópicos ao longo da história evolutiva das plantas (Mittelbach *et al.*, 2007). Apesar das diferenças, essas hipóteses

não são mutuamente exclusivas, como demonstra a hipótese dos refúgios: as florestas tropicais não atravessaram as glaciações incólumes, tendo se retraído e fragmentado (Morley, 2000). Isso certamente deve ter criado inúmeras espécies por especiação alopátrica (Mayr & O'Hara, 1986) ao mesmo tempo em que impediu que as florestas desaparecessem.

A segunda questão sobre a alta diversidade dos trópicos é como tantas espécies podem existir em um mesmo lugar. A explicação mais simples é conhecida como teoria neutra e propõe que todas as espécies de um mesmo nível trófico teriam as mesmas taxas *per capita* de mortalidade, recrutamento e dispersão; enfim, todas as espécies seriam ecologicamente equivalentes (Hubbell, 2006). No outro extremo há hipóteses que necessitam de muitos pressupostos como é o caso da teoria de segregação de nicho que propõe que, para haver coexistência, é preciso que as espécies ocupem diferentes nichos, o que evitaria a competição e, conseqüentemente, a exclusão competitiva (Hutchinson, 1959). Uma grande diversidade de mecanismos foi proposta para explicar como a segregação de nichos é possível nas florestas tropicais, como a hipótese dos nichos de regeneração ou de heterogeneidade ambiental (Wright, 2002). No entanto, como a heterogeneidade temporal ou ambiental podem ser tão maiores quanto mais precisa for a análise do ambiente, é possível encontrar quantos nichos se queira. Há outras hipóteses que propõem que não é preciso haver segregação de nicho para que não haja exclusão competitiva: a hipótese de limitação de dispersão e a hipótese de Janzen-Connell, *e.g.*, propõem que, devido a falhas de dispersão ou ao ataque de predadores e patógenos, a espécie que é a melhor competidora não exclui as demais espécies (Wright, 2002).

As hipóteses de segregação de nicho e de limitação de dispersão e recrutamento não são excludentes e os mecanismos propostos por elas podem co-ocorrer em uma floresta tropical (Wright, 2002), porém essas hipóteses se assentam sobre o princípio da exclusão competitiva. Segundo esse princípio, duas espécies com nichos idênticos não podem coexistir, mas recentemente esse pressuposto foi posto à prova. Experimentos numéricos baseados nas equações de Lotka-Volterra (as mesmas usadas na elaboração do princípio da exclusão competitiva) demonstraram não apenas que espécies com nichos muito parecidos podem coexistir, mas que o nicho das espécies tendem a convergir evolutivamente (Scheffer & van Nes, 2006). Isso indica que talvez o princípio da exclusão competitiva precise ser reformulado, afinal duas espécies com o mesmo nicho podem ser igualmente competitivas de modo que nenhuma seja capaz de excluir a

outra. Essa descoberta deu novo ímpeto à teoria neutra, que pregava justamente a equivalência ecológica das espécies (Hubbell, 2006). No entanto, as mesmas simulações apontaram uma tendência de os nichos das espécies divergirem, o que em parte corrobora a hipótese de segregação de nicho. Teoricamente, portanto, as espécies tenderiam a formar grupos com nichos muito parecidos, dentro dos quais não há exclusão competitiva; por outro lado, espécies cujo nicho fosse intermediário entre os nichos de dois grupos seriam excluídas, pois sofreriam a competição desses dois grupos (Scheffer & van Nes, 2006).

A descoberta de que a competição pode também ser um mecanismo de coexistência pavimentou o surgimento de teorias reconciliatórias entre as teorias neutra e de nicho como a teoria dos grupos emergentes (Hérault, 2007). Segundo essa teoria, as espécies se organizariam em grupos com nichos bem distintos, porém as espécies dentro de cada grupo teriam nichos idênticos. Como as espécies dentro de cada grupo seriam ecologicamente equivalentes, os padrões de diversidade dentro desses grupos seriam gerados basicamente por processos estocásticos, como propõe a teoria neutra. Já a diferença ecológica entre os grupos seria gerada por processos determinísticos como a segregação de nichos. A teoria dos grupos emergentes é muito interessante, mas como seria possível testá-la nas florestas tropicais? Dada a inviabilidade de se fazer experimentos que determinem o nicho de cada espécie em um sistema hiper-diverso como as florestas tropicais, a teoria dos grupos emergentes não poderia ser testada não fosse o grande avanço da eco-fisiologia vegetal nas décadas anteriores.

O acúmulo de informações na área da eco-fisiologia foi fundamental para o reconhecimento de que alguns atributos fisiológicos explicavam a variação no desempenho das plantas ao longo de gradientes ambientais (Reich *et al.*, 2003). Esses atributos, que são chamados de atributos funcionais, afetam o crescimento, a reprodução e/ou a sobrevivência das plantas e limitam sua distribuição ao longo de gradientes ambientais (Violle *et al.*, 2007). Por afetar o desempenho dos indivíduos e limitar a distribuição das espécies, os atributos funcionais podem ser considerados como um meio de se acessar o nicho dessas espécies (Violle & Jiang, 2009). Pela primeira vez, portanto, seria possível descrever o nicho das espécies sem a necessidade de se fazer grandes e longos experimentos como os de Tilman *et al.* (1997). No entanto, a medição de atributos fisiológicos é inviável em larga escala, o que limita bastante o número de espécies que poderiam ter seu nicho acessado. Felizmente, os atributos fisiológicos geralmente estão correlacionados entre si e com outros atributos menos complicados de

serem medidos (Cornelissen *et al.*, 2003), o que nos permite descrever o nicho de um grande número de espécies. A correlação entre os atributos também nos permite classificar as espécies em síndromes ou tipos funcionais que refletem as estratégias ecológicas dessas espécies (Reich *et al.*, 2003).

A construção da ponte entre os atributos funcionais e o nicho ou a estratégia das espécies permitiu que a ecologia de comunidades deixasse de focar apenas na identidade das espécies e na interação par-a-par entre essas espécies e reascendeu o ânimo pela busca de leis gerais que expliquem a montagem das comunidades (McGill *et al.*, 2006). A busca por essas regras de montagem teve início na década de 60 com trabalhos que focavam basicamente a dinâmica de populações de pares de espécies (McGill *et al.*, 2006). A busca pelas regras de montagem teve seu apogeu na década de 70 com o trabalho de J. M. Diamond (1975) que, com base em padrões de co-ocorrência de espécies de aves nas ilhas de Papua-Nova Guiné, propôs regras que permitiram prever quais combinações de espécies eram mais prováveis. Essas regras tiveram êxito em explicar comunidades com uma ou poucas espécies, mas raramente foram capazes de explicar comunidades mais ricas em espécies (McGill *et al.*, 2006). Além disso, discussões metodológicas sobre a adequação dos modelos nulos usados nesses trabalhos e o reconhecimento da importância de processos estocásticos fizeram esmorecer as buscas pelas regras de montagem (Fox, 2004). Surgiu então um contra-movimento que pregava que a natureza complexa das comunidades não permitia que regras gerais pudessem ser extraídas dos padrões encontrados nas comunidades (Simberloff, 2004). Esses padrões seriam extremamente dependentes de peculiaridades locais, que podem ser contornadas na análise de comunidades muito simples ou na análise macroecológica, que considera escalas espaciais e temporais muito maiores do que a usada na ecologia de comunidades (Lawton, 1999). A ausência de regras gerais, portanto, seria uma propriedade da escala intermediária usada para estudar as comunidades (Lawton, 1999).

A complexidade das comunidades já era conhecida pelos ecólogos que estudavam florestas tropicais, afinal, comunidades com milhares de espécies deveriam ser regidas por milhões de interações par-a-par (Terborgh, 1992). No caso das plantas, sabia-se que a composição de espécies variava de forma previsível ao longo de gradientes ambientais ou sucessionais, mas a hierarquia entre as espécies dentro de um mesmo tipo de habitat era um grande mistério geralmente atribuído à complexidade do sistema (Ashton, 1989). Além do grande número de espécies, a baixa densidade da maior parte dessas espécies gera um grande ruído que impede a detecção de padrões

gerais em comunidades de florestas tropicais. A falta de padrões consistentes reforçava a ideia de que a alta complexidade desses sistemas faz com que as comunidades sejam regidas basicamente por eventos estocásticos e históricos (Holt, 2006). A visão das florestas tropicais como sistemas ultra-complexos está assentada sobre o pressuposto de que cada espécie é única nos seus requerimentos e no modo como interage com as outras espécies e por isso, quanto maior o número de espécies maior a complexidade do sistema. O número de espécies, no entanto, não está necessariamente atrelado à complexidade do sistema, já que podem existir várias espécies que se comportam de forma muito parecida e que têm basicamente os mesmos efeitos na comunidade. Segundo Janzen (1988), o que importa na complexidade é quantos tipos de organismos um determinado organismo é capaz de reconhecer em suas interações com os demais organismos. Em suma, talvez a falta de padrões nas comunidades tropicais não se deva apenas à complexidade do sistema, mas a um problema de foco por parte dos ecólogos de comunidades.

A partir do momento em que os ecólogos passaram a focar menos na identidade das espécies e mais nas estratégias dessas espécies, padrões interessantes de montagem de comunidades passaram a emergir de sistemas que antes pareciam complexos demais para serem explicados por leis gerais. O trabalho de Fukami *et al.* (2005) é um exemplo de como a composição de espécies pode levar a conclusões precipitadas a respeito de como as comunidades são montadas. Nesse trabalho, que acompanhou a sucessão em parcelas de campo ao longo de nove anos, a composição de espécies divergiu bastante entre as comunidades de planta estudadas, mas a composição de tipos funcionais convergiu para uma mesma configuração. Essa convergência de atributos funcionais ao longo da sucessão dá suporte à regra de montagem de Fox (2004), segundo a qual a composição de guildas ou tipos funcionais é determinística. No entanto, a composição de espécies dentro de cada guilda parece ser predominantemente dependente de eventos estocásticos ou do histórico do local (Fukami *et al.*, 2005). Essas evidências são compatíveis com a teoria dos grupos emergentes, segundo a qual a neutralidade é possível dentro dos grupos de espécies semelhantes, mas que entre esses grupos ocorre segregação de nicho (Héroult, 2007). Se combinarmos essas duas hipóteses, teremos uma regra de montagem que determina que as comunidades devem ter uma composição de tipos funcionais que é fixa e que a diferença ecológica entre esses tipos deve ser a máxima possível. O número de espécies em cada tipo funcional ou a abundância das espécies dentro desses tipos, no entanto, seriam determinados principalmente pelo

histórico do local de estudo e por eventos estocásticos. Conhecer as estratégias das plantas, portanto, é a condição necessária para que possamos enxergar além dos padrões confusos e complexos gerados pela composição e abundância de espécies e continuar a busca por padrões comuns e pelas leis que governam a montagem das comunidades.

## **1.2 Objetivo**

Considerando que o número e a composição de espécies não geram padrões que ajudem a compreender como são montadas as comunidades de plantas, o objetivo neste capítulo é descrever um novo padrão de diversidade baseado nas estratégias das espécies dominantes de uma floresta hiper-diversa de terra firme na Amazônia Central. Uma vez descritos os atributos das espécies, será possível termos ideia de quais e quantas são as principais estratégias ecológicas dessa floresta e de como as espécies estão distribuídas entre essas estratégias. O número de estratégias pode ser igual ao número de espécies, o que corroboraria a teoria hutchinsoniana ou pode haver uma única estratégia, o que corroboraria a equivalência ecológica entre as espécies. Da mesma forma, pode haver várias estratégias com números parecidos de espécies ou uma única estratégia pode conter a maioria das espécies. Enfim, a diversidade de estratégias da floresta estudada pode gerar padrões que ajudem a compreender melhor como foi formada e como é mantida a incrível diversidade das florestas tropicais.

## **1.3 Materiais e métodos**

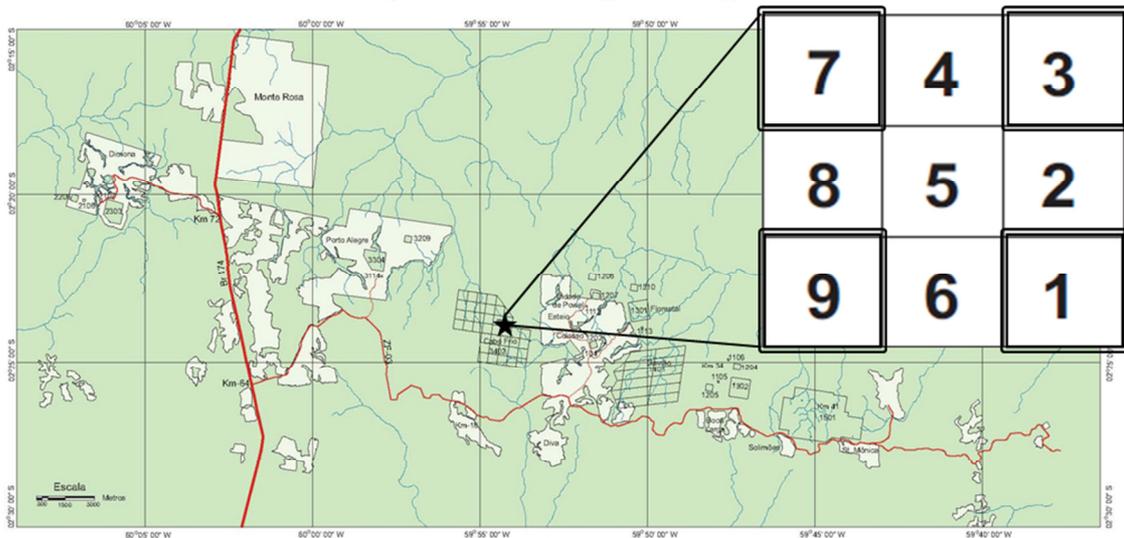
### *Área de estudo*

A floresta estudada situa-se na reserva do Cabo Frio, uma das 23 reservas que o Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) mantém em uma área que compreende 1000 km<sup>2</sup> localizada 80 km ao norte de Manaus, Amazonas (2°30'S, 60°W; Laurance, 2001). Essa grande área é coberta por uma floresta tropical úmida representativa da floresta de terra firme, típica da Amazônia Central. A altitude varia entre 50 e 100 m acima do nível do mar (Laurance, 2001) e o relevo é composto por platôs, vertentes, campinaranas e baixios (Ribeiro *et al.*, 1999). O clima da região é do

tipo tropical úmido (Köppen, 1948), com temperatura média anual de 26,7°C. As temperaturas máximas geralmente variam entre 35 e 39°C e as mínimas entre 19 e 21°C, mas excepcionalmente a temperatura pode cair a 17°C durante a passagem de uma frente fria (de Oliveira & Mori, 1999). A precipitação anual varia entre 1900 e 3500 mm, com médias mensais que variam entre 300 mm na estação chuvosa (novembro a maio) e 100 mm na estação seca (junho a outubro; Laurance, 2001); no entanto, em anos de El-Niño a seca pode ser muito mais pronunciada (precipitação média mensal de cerca de 50 mm; Williamson *et al.*, 2000). O solo é argiloso, bem drenado e pobre em nutrientes nos platôs (latossolo amarelo-álido) e arenoso e encharcado durante as chuvas nos baixios; a vertente é uma zona de transição entre esses dois tipos de solo (Ribeiro *et al.*, 1999).

Nessas 23 reservas do PDBFF foram instaladas 69 parcelas permanentes de um hectare, onde todas as árvores com diâmetro à altura do peito (DAP) igual ou superior a 10 cm foram marcadas, identificadas e vêm sendo monitoradas desde a década de 80 (Laurence, 2001). O dossel das florestas monitoradas varia entre 35 e 40 m de altura, mas a copa de algumas árvores emergentes podem ultrapassar 50 m de altura, embora essas árvores gigantes sejam raras (Laurence, 2001). 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); em toda a área monitorada, devem existir pelo menos 1300 espécies de árvores, das quais apenas 156 têm densidade superior a um indivíduo por hectare (Laurence, 2001). As famílias mais comuns são Lecythidaceae, Fabaceae, Sapotaceae e Burseraceae, que contém juntas mais da metade de todos os indivíduos amostrados (Laurence, 2001).

A floresta amostrada neste trabalho fica na reserva do Cabo Frio numa parcela quadrada e contínua de nove hectares (2°23'S, 59°54'W; figura 1.1). Essa parcela está situada em um platô, mas o solo é diferente do esperado para esse tipo de terreno: o solo, cuja textura não varia consideravelmente dentro da parcela, é composto em média por 63% de argila, 30% de silte e 7% de areia (W. F. Laurence, comm. pess.); em platôs típicos, onde estão situadas a maioria das parcelas da reserva do Km 37, *e.g.*, o solo é composto em média por 86% de argila, 5% de silte e 9% de areia (K. Harms, comm. pess.).



**Figura 1.1.** Área em que se situam as reservas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), localizada 80 km a norte de Manaus, Amazonas. Em destaque, no canto superior direito, as quatro parcelas de um hectare localizadas na reserva do Cabo Frio que foram usadas para criar a lista das espécies dominantes. Figura adaptada do mapa fornecido pelo PDBFF (2011).

### *Espécies*

Elaboramos uma lista com as espécies de árvore que juntas somavam 80% da área basal total de quatro parcelas de um hectare da reserva do Cabo Frio (figura 1.1). Essa lista incluía mais de 170 espécies, das quais conseguimos analisar apenas 157 espécies, que consideramos serem representativas das espécies dominantes da floresta estudada. Somadas, as áreas basais dessas 157 espécies inteiram 75,5% da área basal total das quatro parcelas amostradas (considerando apenas as árvores com DAP maior ou igual a 10 cm). Das 157 espécies de árvore, apenas uma, *Oenocarpus bacaba* Mart. (Arecaceae), é uma palmeira.

### *Coleta dos atributos*

As estratégias ecológicas das plantas são formadas pela combinação de diferentes táticas eco-fisiológicas que estão ligadas à resolução de problemas específicos, como perda de água, defesa contra herbívoros e coleta de luz e nutrientes. Cada tática eco-fisiológica, por sua vez, é desempenhada por um atributo ou por um conjunto de atributos da planta: a perda de água, *e.g.*, pode ser minimizada através da diminuição da área foliar ou do aumento da espessura da folha. Alguns atributos, no entanto, são difíceis de serem medidos em larga escala ou em plantas de grande porte como as árvores; a coleta de atributos fisiológicos como a condutância estomática ou a taxa de crescimento máxima são mais precisos, porém são limitados a poucas espécies

por questões logísticas (Cornelissen *et al.*, 2003). Felizmente, há atributos mais fáceis de serem medidos (atributos suaves) e que estão bem correlacionados com aqueles atributos fisiológicos, o que permite que um grande número de espécies seja estudado (Cornelissen *et al.*, 2003). Há um grande número dessas atributos suaves, comprovadamente relacionados direta ou indiretamente a funções eco-fisiológicas das plantas: o protocolo de Cornelissen *et al.* (2003) propõe a medição de 26 atributos suaves. Desses 26 atributos, selecionamos os dez que julgamos serem os mais importantes no contexto da floresta estudada: área foliar específica (SLA), área da unidade foliar (LS), conteúdo de matéria seca (LDMC), resistência mecânica da folha (LTS), concentração de nitrogênio e fósforo na massa seca da folha (NLC e PLC, respectivamente), altura máxima (MH), densidade da madeira (WD), tamanho da semente (SM) e modo de dispersão (DM); destes, WD, SM e DM não foram coletados, mas compilados da literatura. Adicionalmente, coletamos três atributos que não estavam descritos, mas que consideramos importantes: espessura da folha (LT), número de unidades foliares (NUF) e concentração de carbono na massa seca da folha (CLC). Resumindo, coletamos ou compilamos para cada espécie nove atributos foliares, dois atributos vegetativos não-foliares e dois atributos regenerativos, segundo a classificação de Cornelissen *et al.* (2003).

A coleta dos atributos foliares não ficou restrita às parcelas da reserva do Cabo Frio: coletamos também nas parcelas das reservas do Km 37, Km 41 e Florestal. Para medir os atributos foliares, selecionamos de um a seis indivíduos de cada espécie, dependendo da disponibilidade dos indivíduos de cada espécie: algumas espécies como *Dinizia excelsa* Ducke (Fabaceae) eram muito raras e altas, o que nos impediu de amostrar um número maior de indivíduos (os números de amostras por atributo por espécie estão na tabela A.3 do Apêndice). Para cada indivíduo amostrado, coletamos o ramo mais alto que pudemos alcançar escalando as árvores e usando um podão de cerca de 15 m de comprimento. O ideal é que fossem coletadas apenas folhas completamente expostas à luz solar, mas isso raramente foi possível, seja devido à altura do dossel, que frequentemente passava de 30 m de altura, seja porque algumas espécies simplesmente nunca atingem o dossel, como *Protium tenuifolium* (Engl.) Engl. (Bursaceae) e *Rinorea flavescens* (Aubl.) Kuntze (Violaceae), que não ultrapassam 15 m de altura. Depois da coleta, deixávamos o ramo no escuro e mergulhado em água por algumas horas para que reidratassem. De cada ramo, escolhíamos as cinco primeiras folhas totalmente expandidas para medir os atributos foliares, exceto a resistência à tração

(LTS), para a qual usamos as três primeiras folhas expandidas de outro ramo. Evitamos as folhas novas e muito herbivoradas, doentes ou infestadas por galhas. Com as mesmas folhas, portanto, medimos 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). Usamos essas mesmas folhas para fazer amostras compostas (vários indivíduos por espécie) que enviamos para a análise dos conteúdos de nitrogênio (NLC), fósforo (PLC) e carbono (CLC). A função eco-fisiológica de cada atributo e a metodologia detalhada para obtê-los ou medi-los está detalhada a seguir.

**Área da unidade foliar** - A área da unidade foliar (LS) é em grande parte responsável pelo balanço de energia e de água da planta (Cornelissen *et al.*, 2003). Folhas com grande LS mantém uma espessa camada de ar na superfície da folha, o que dificulta a perda de calor por convecção e faz com que a temperatura da folha fique maior do que a do ambiente (Westoby *et al.*, 2002). Esse sobreaquecimento faz aumentar a perda de água da planta, o que pode ser prejudicial em um ambiente bem iluminado e seco, como o dossel, mas pode ser vantajosa em um ambiente úmido e sombreado, como o sub-bosque (Lambers *et al.*, 2008). Além disso, folhas menores estão menos sujeitas à herbivoria durante a fase de expansão, durante a qual as folhas estão mais vulneráveis (Westoby *et al.*, 2002). Para calcular a LS escaneamos cinco folhas de cada indivíduo e, usando o programa ImageJ (Rasband, 2007) calculamos a área das imagens digitalizadas. No cálculo da área não incluímos pecíolos e raques e não descontamos as áreas foliares perdidas por herbivoria. Consideramos como unidades foliares os folíolos e foliólulos de folhas compostas e bipinadas, respectivamente; no caso das folhas compostas, escaneamos pelo menos metade dos folíolos e no caso das folhas bipinadas, amostramos dez foliólulos. O valor final da LS por indivíduo foi calculado como a área média das unidades foliares escaneadas.

**Área foliar específica** - 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 da folha e, conseqüentemente, ao potencial de crescimento da planta (Cornelissen *et al.*, 2003). Além disso, valores baixos de SLA indicam alto investimento da planta em defesas estruturais nas folhas, o que garante uma grande longevidade dessas folhas (Cornelissen *et al.*, 2003). Calculamos a SLA como a divisão

da área foliar de cinco folhas pela massa seca dessas mesmas folhas. O método que usamos para calcular a área foliar foi basicamente o mesmo do usado para calcular LS, com a diferença que desta vez descontamos as áreas perdidas por herbivoria. Secamos as folhas em estufa de campo a gás (temperatura e tempo não controlados) e então as pesamos em uma balança eletrônica com precisão de 0,01 g. Também não incluímos pecíolos e raques no cálculo da SLA.

**Conteúdo de matéria seca** - O conteúdo de matéria seca da folha (LDMC) está ligado à densidade média dos tecidos da folha, que por sua vez está negativamente correlacionado com o potencial de crescimento da planta (Cornelissen *et al.*, 2003). Seu complemento, o conteúdo de água da folha, reflete o grau de suculência da folha; folhas que acumulam água servem como capacitores, tamponando a perda de água da planta, que pode manter os estômatos abertos por mais tempo e absorver mais CO<sub>2</sub> do que as demais plantas (Ogburn & Edwards, 2010). Medimos o LDMC através da divisão da massa seca de cinco folhas pela massa úmida dessas mesmas folhas. Não incluímos pecíolos e raques no cálculo do LDMC.

**Espessura da folha** - 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 CO<sub>2</sub> é difundido através dos tecidos da folha é determinado pelo menos em parte pela LT (Vile *et al.*, 2005). A LT está associada ainda à longevidade e ao custo de produção da folha e geralmente está correlacionada ao produto da SLA com o LDMC (Vile *et al.*, 2005). Medimos a LT com um paquímetro digital com precisão de 0,01 mm, evitando as nervuras primárias e secundárias das folhas.

**Resistência mecânica da folha** - 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). Calculamos a LTS como a divisão entre a força necessária para romper uma amostra da folha e a largura dessa amostra. A amostra consistia em um recorte retangular da lâmina foliar (cerca de 1 cm de largura e 2 cm de comprimento), retirado do meio da folha, paralelamente à nervura central. Quando a unidade foliar era muito pequena, como no caso das folhas bipinadas, usávamos o folíolo ou foliólulo inteiro como amostra. Depois de retirada a amostra, medíamos sua largura com o paquímetro digital (0,01 mm de

precisão) e a colocávamos no tensiômetro (*tearing apparatus*; Hendry & 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.

**Conteúdos de nitrogênio, fósforo e carbono** – Os conteúdos de nitrogênio e fósforo da folha (NLC e PLC) estão relacionados à eficiência fotossintética e à qualidade nutricional das folhas (Cornelissen *et al.*, 2003). O nitrogênio na folha está associado principalmente às proteínas da fotossíntese, em especial da Rubisco, e o fósforo é encontrado nos ácidos nucleicos, nos lipídios das membranas celulares e em moléculas bioenergéticas como o ATP e o NADPH (Wright *et al.*, 2001; Wright *et al.*, 2004). Já o conteúdo de carbono na folha (CLC) pode estar relacionado ao acúmulo de celulose, amido, óleos ou toxinas, como taninos e alcaloides. A estequiometria de carbono, nitrogênio e fósforo está ligada a características da história de vida dos organismos, como o potencial de crescimento (Elser & Hamilton, 2007). Para fazer a análise química das folhas, fizemos amostras compostas a partir das folhas secas e as enviamos para o Laboratório Temático de Solos e Plantas (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia). A quantidade total de carbono e nitrogênio foi determinada pelo método de digestão seca e a quantidade total de fósforo foi determinada pelo método colorimétrico. Calculamos NLC, PLC e CLC como as quantidades totais de N, P e C divididas pelas massas secas das amostras analisadas.

**Número de unidades foliares** - 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. A divisão do limbo foliar em subunidades maximiza a área fotossintética ao mesmo tempo em que evita a tensão mecânica a que uma lâmina inteira estaria submetida (Ingrouille & Eddie, 2006). A divisão do limbo foliar também pode aumentar a circulação de ar na superfície da folha e diminuir os danos por herbivoria (Sinha, 1997). Calculamos o NUF como a média do número de unidades foliares de cinco folhas.

**Altura máxima** - A altura máxima (MH) está relacionada à capacidade competitiva e à fecundidade da planta (Cornelissen *et al.*, 2003), pois uma planta mais alta que suas vizinhas tem prioridade no acesso à luz (Westoby *et al.*, 2002). Para calcular a MH, selecionamos o indivíduo de cada espécie que tinha o maior DAP; medimos a altura das árvores em intervalos de 5 m com uma trena eletrônica.

**Densidade da madeira** - A densidade da madeira (WD) está relacionada à resistência a patógenos e ao potencial de crescimento (Cornelissen *et al.*, 2003). A WD pode ser encarada como uma síntese das propriedades da madeira, estando relacionada ao suporte mecânico, à eficiência do transporte de água e à capacidade de estocagem dos tecidos lenhosos (Chave *et al.*, 2009). Compilamos a WD das espécies principalmente a partir do trabalho de compilação de Chave *et al.* (2009), que é uma compilação global de estudos que descrevem os atributos da madeira de várias espécies. A 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 (Chave *et al.*, 2009). Para 54 espécies da nossa lista não encontramos informações sobre WD na literatura, mas, como a WD é relativamente conservada entre as espécies de um mesmo gênero (Chave *et al.*, 2006), atribuímos a essas 54 espécies o valor médio de WD dos gêneros a que pertencem.

**Tamanho da semente** - O tamanho da semente (SM) está ligado à distância que a semente é levada da planta-mãe, ao número de sementes produzidas, à profundidade que a semente pode penetrar 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. Coletamos os dados sobre o SM na literatura especializada e no banco de dados eletrônico *Seed Information Database* (SID, 2008; as demais referências consultadas estão discriminadas na tabela A.3 do Apêndice). Idealmente, o SM deveria ser medido como a massa seca da semente após secagem em estufa (Cornelissen *et al.*, 2003), mas encontramos na literatura 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 ( $\ell$ ), largura ( $w$ ) e/ou espessura ( $t$ ). Além disso, não havia 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 (H.

ter Steege, com. pess.), usamos essas classes como medida do SM e atribuímos a classe mais comum dentro de cada gênero para as 94 espécies das quais não tínhamos o SM; ainda assim, não havia informações para dois gêneros: *Chaunochiton* e *Glycydendron*. Para calcular as  $\log M_S$ , estabelecemos uma hierarquia entre os diferentes tipos de medida de SM. Demos 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 calculamos a partir das dimensões das sementes. Para alguns gêneros usamos a massa seca ou úmida de pelo menos uma espécie para calcular as  $\log M_S$ . Para calcular a massa seca ( $M_S$ ) da semente de algumas espécies, convertemos as dimensões da semente ( $l$ ,  $w$  e  $t$ ) em volume ( $v$ ) e então convertemos o volume em massa seca usando as seguintes equações alométricas fornecidas por H. ter Steege (com. pess.):

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

$$M_S = 1.1 * v .$$

Para obter  $M_S$  a partir da massa úmida ( $M_U$ ), usamos a seguinte equação alométrica:

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

Otivemos essa equação a partir da regressão entre  $M_U$  e  $M_S$  de 153 espécies (dados disponíveis no material suplementar do artigo de Hammond & Brown, 1995); o ajuste dos dados à reta foi bom ( $R^2 = 0,98$ ). A equação que usamos para converter  $M_S$  em classe logarítmica ( $\log M_S$ ) foi a seguinte:

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

Na prática, como eram muitos o número de passos que convertiam o volume da semente em  $\log M_S$ , só usamos o volume (calculado diretamente ou a partir das dimensões das sementes) quando não havia informações sobre  $M_S$  ou  $M_U$  da semente de outras espécies do mesmo gênero. Para calcular  $\log M_S$ , demos prioridade à  $M_S$  ou  $M_U$  por espécie e só usamos a  $\log M_S$  mais comum no gênero quando não havia dados sobre a massa da semente para a espécie em questão. Para calcular  $\log M_S$  do gênero, usamos a própria classe que já estava disponível para alguns gêneros ou a classe mais comum entre as espécies do mesmo gênero, incluindo as espécies estudadas das quais já tínhamos a  $\log M_S$  e espécies de outras áreas, disponíveis no SID (2008).

**Modo de dispersão** - O modo ou síndrome de dispersão (DM) está ligado à distância e ao caminho que os propágulos percorrerão e o local aonde eles chegarão (Cornelissen *et al.*, 2003). Classificamos o DM em quatro categorias: endozoocoria, ectozoocoria, anemocoria e autocoria, embora em algumas análises, para efeito de simplificação, consideramos espécies endozoocóricas e ectozoocóricas como zoocóricas. Compilamos os DM das espécies na literatura e no SID (as referências consultadas estão discriminadas na tabela A.3 do Apêndice). Obtivemos informações para 124 espécies; para as demais, atribuímos o DM mais comum dentro de cada gênero, incluindo as espécies estudadas das quais já tínhamos o DM e espécies de outras áreas, disponíveis no SID (2008).

#### *Dados faltantes*

Em toda a matriz de 157 espécies e 13 atributos (2041 entradas; tabela A.3 do Apêndice), havia apenas 21 dados faltantes (1%). Os atributos LDMC e LT tem um dado faltante, MH e SM têm dois e NLC, PLC e CLC têm cinco. Por ser um número relativamente muito baixo de dados faltantes, decidimos substituí-los pela média geral (média das 157 espécies) no caso dos atributos LDMC, LT, NLC, PLC e CLC. No caso de MH e SM que são, respectivamente, semiquantitativa e ordinal, substituímos os dados faltantes pelo valor mais comum (moda) entre as 157 espécies.

#### *Pacote estatístico*

Fizemos todas as análises e gráficos no R (R Core Team, 2010) usando vários pacotes, os quais citaremos sempre que tiverem sido usados. Quando não houver referência a nenhum pacote específico é porque usamos funções que estavam nos pacotes básicos do programa.

#### *Estatísticas básicas*

Para descrever a distribuição dos atributos, calculamos a média, desvio padrão, coeficiente de variação, assimetria e curtose. Para calcular a assimetria e a curtose das distribuições usamos a função *rowStats* do pacote “fBasics” (Wuertz, 2010). Adicionalmente, calculamos a média de cada atributo ponderada pela dominância relativa de cada espécie (CWM); calculamos as dominâncias relativas com base nas quatro parcelas de 1 ha da reserva do Cabo Frio que foram usadas para gerar a lista de espécies. Para testar se havia diferença significativa entre a média e a CWM dos

atributos, fizemos 9999 simulações de permutação; a cada simulação, permutávamos as dominâncias relativas entre as espécies e então calculávamos a estatística de interesse, que era o módulo da diferença entre a média e a CWM. Para calcular a probabilidade  $p$  de a diferença encontrada ter sido gerada ao acaso, dividimos o número de simulações em que a estatística de interesse era maior ou igual à observada pelo número total de simulações mais um. Optamos por incluir o valor observado entre os valores simulados porque isso torna o teste mais exato (Manly, 2006). Corrigimos os valores de  $p$  pelo método sequencial de Holm-Bonferroni, que conserva mais o poder do teste do que a correção de Bonferroni (Holm, 1979).

### *Transformação dos dados*

Para que a distribuição dos atributos entre as espécies se aproximasse de uma normal, transformamos os atributos usando diferentes equações. Usando gráficos de quantil-quantil, escolhemos as transformações que mais aproximavam os quantis observados dos quantis esperados por uma distribuição normal. Usamos o logaritmo neperiano para transformar os atributos SLA, 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 transformamos os atributos LDMC, LT, CLC e MH porque a aplicação de nenhuma transformação acima citada tornou a distribuição desses atributos mais próxima de uma distribuição normal ou porque sua distribuição já era bastante próxima da normal. Não transformamos os atributos SM e DM porque não são variáveis quantitativas: SM é ordinal e DM é categórica.

### *Dissimilaridades ecológicas*

Calculamos a diversidade ecológica com base nas dissimilaridades entre as espécies, calculadas com base nos atributos dessas espécies. Para calcular essas dissimilaridades usamos a distância de Gower (função *gowdis* do pacote “FD”; Laliberté & Shipley, 2011): essa distância é uma média de distâncias parciais calculadas para cada variável. Essa característica nos permite usar variáveis de qualquer natureza para se calcular as dissimilaridades entre as espécies, bem como nos permite atribuir pesos diferentes a essas variáveis. Isso nos 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) pudemos dar 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 tivéssemos feito essa pesagem diferencial, os atributos foliares ganhariam um peso maior do que os demais atributos, pois estão em maior número.

Apesar do método de Gower, a princípio, permitir a pesagem diferencial dos atributos, percebemos 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 (número de classes). 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, chegamos após tentativa e erro aos pesos nominais que geravam pesos reais próximos dos pesos que desejávamos (pesos almejados; Tabela A.1 do Apêndice). Para calcular os pesos reais, primeiro criávamos a matriz de dissimilaridades entre as espécies ( $D_B$ ) usando todos os atributos e pesando-os com os pesos nominais. Em seguida, calculávamos as dissimilaridades entre as espécies com base em cada atributo separadamente ( $D_{Bi}$ ). O peso real de cada atributo, enfim, era calculado como o quadrado da correlação de Spearman entre  $D_B$  e  $D_{Bi}$ . Se o peso real de um atributo era maior do que o peso nominal, repetíamos 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 A.1 (Apêndice).

#### *Agrupamento, classificação, ordenação e caracterização dos tipos de estratégia*

Para representar as dissimilaridades ecológicas entre as espécies escolhemos o método de agrupamento que maximizou a correlação cofenética (correlação entre as distâncias de Gower e as distâncias cofenéticas; Borcard *et al.*, 2011). Para classificar as espécies em tipos de estratégia, adotamos um valor de corte para o dendrograma produzido com base num critério conhecido como *k-ótimo* de Mantel (Borcard *et al.*, 2011). O *k-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, classificam-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 *k-ótimo* de

Mantel. Para complementar a classificação, fizemos a ordenação das espécies em função de seus atributos usando uma análise de coordenadas principais (PCoA); para fazer a PCoA usamos a função *pcoa* do pacote “ape” (Paradis *et al.*, 2004). Para analisar a equidade na distribuição de espécies e de área basal entre os tipos de estratégias, calculamos o modelo da vara quebrada (usamos a função *broken.stick* obtida da página pessoal de Legendre, 2007); fizemos o mesmo para a distribuição de área basal entre as espécies. Finalmente, caracterizamos os tipos de estratégia calculando a média e o desvio padrão dos atributos das espécies que pertencem a cada tipo de estratégia.

### *Diversidade de estratégias ecológicas*

Se considerarmos que cada atributo determina um eixo de um espaço multidimensional, teremos que as espécies estão distribuídas nesse espaço de atributo *n*-dimensional. Quanto mais próximas as espécies estão umas das outras, menor a dispersão das espécies no espaço de atributo (DEEA) e menor a diversidade de estratégias ecológicas. Calculamos a DEEA (o equivalente à dispersão funcional ou *FDis* de Laliberté & Legendre, 2010) usando a função *fdisp* do pacote “FD” (Laliberté & Shipley, 2011). O *FDis* usa como base as dissimilaridades entre as espécies, mas esse índice não atende a um dos requisitos desejáveis de índices de diversidade, que é estar restrito entre zero e um (Ricotta, 2005). Porém, se considerarmos um cenário em que todas as espécies são únicas e por isso não compartilham nada em comum umas com as outras, teremos uma matriz de distâncias repletas de uns e, conseqüentemente, a DEEA será máxima. Simulamos esse cenário e em seguida calculamos a dissimilaridade de Gower entre as espécies e, enfim, calculamos a DEEA, que nesse caso corresponde à máxima DEEA possível. Como por definição a DEEA mínima é zero, ao dividir o valor de DEEA observada com o valor de DEEA máxima, obtivemos um índice relativo que vai de zero a um (como propunha Ricotta, 2005). Adicionalmente, calculamos DEEA incluindo as dominâncias relativas das espécies (DEEA<sub>p</sub>) que funcionam como pesos no cálculo do índice de dispersão (Laliberté & Legendre, 2010). Para testar a diferença entre DEEA e DEEA<sub>p</sub>, fizemos 9999 simulações de reamostragem (*bootstrapping*); a cada simulação, reamostrávamos as 157 espécies com reposição e calculávamos a DEEA e a DEEA<sub>p</sub>. Ao final, havia 9999 valores de DEEA e de DEEA<sub>p</sub>, com os quais calculamos os quantis de 97,5% e 2,5%, que consideramos como envelope de confiança.

## 1.4 Resultados

Os valores das médias, desvios padrões, médias ponderadas pela dominância relativa das espécies (CWM), coeficiente de variação, assimetria (*skewness*) e curtose dos atributos são mostrados na tabela 1.1 e as distribuições dos atributos estão representadas na figura 1.2. Entre os atributos, alguns apresentaram distribuições muito distantes da normal, como foi o caso do número de unidades foliares (NUF); a distribuição desse atributo apresenta uma grande assimetria positiva (longa cauda para a direita) causada principalmente por seis espécies bipinadas, que têm de centenas a milhares de unidades foliares (foliólulos) como é o caso de *Parkia pendula* (Willd.) Walp. (Fabaceae), cujas folhas têm cerca de 4000 foliólulos. No caso da resistência mecânica (LTS), a grande assimetria é causada principalmente pela palmeira *Oenocarpus bacaba* Mart., que tem folhas muito fibrosas e resistentes. Fora esses dois casos, a distribuição dos demais atributos apresentam certo grau de assimetria, algumas maiores como no caso da área foliar específica (SLA) e do conteúdo de nitrogênio na folha (NLC), ambas com uma longa cauda para a direita, e como no caso do conteúdo de matéria seca (LDMC), do conteúdo de carbono na folha (CLC) e do tamanho da semente (SM), que têm uma longa cauda para a esquerda. A densidade da madeira (WD) apresenta uma distribuição bimodal e o conteúdo de carbono na folha (CLC) tem uma curtose bem elevada o que as distinguem das outras distribuições.

O conjunto de 157 espécies apresenta algumas espécies idiossincráticas que são muito diferentes das demais. Esse é o caso de *Oenocarpus bacaba* Mart., que é a única palmeira amostrada e talvez por isso tenha a maior LTS (6,13 N mm<sup>-1</sup>). *Parkia pendula* (Willd.) Walp. (Fabaceae - Mimosoideae) é outra espécie idiossincrática, pois possui a menor LS (0,02 cm<sup>2</sup>), a menor LT (0,04 mm), o maior NUF (4066) e a maior SLA (21,3 mm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup>). Outros exemplos de espécies idiossincráticas: *Chrysophyllum lucentifolium* Cronquist (Sapotaceae) tem a menor SLA (5,8 mm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup>); *Pausandra macropetala* Ducke (Euphorbiaceae) tem a maior LS (454,6 cm<sup>2</sup>); *Eschweilera amazoniciformis* S. A. Mori (Lecythidaceae) tem a maior LDMC (60,7%); *Caryocar pallidum* A. C. Smith (Caryocaraceae) tem a menor LTS (0,28 N mm<sup>-1</sup>); *Brosimum parinarioides* Ducke (Moraceae) tem a maior LT (0,48 mm); *Neea* sp. 2 (Nyctaginaceae) tem a menor LDMC (23,7%); *Neea* aff. *madeirana* (Nyctaginaceae) tem o maior NLC (50,4 g kg<sup>-1</sup>); *Myrcia grandis* McVaugh (Myrtaceae) tem os menores NLC e PLC (8,9 e 0,2 g kg<sup>-1</sup>, respectivamente); *Dinizia excelsa* Ducke (Fabaceae - Mimosoideae) é a maior árvore da

região (42,5 m de altura) enquanto que *Rinorea flavescens* (Aubl.) Kuntze (Violaceae) e *Protium tenuifolium* (Engl.) Engl. (Burseraceae) são as menores árvores amostradas (12,5 m de altura); *Lueheopsis rosea* (Ducke) Burret (Malvaceae) tem a menor WD (0,33 ); *Licaria canella* (Meissn.) Kosterm (Lauraceae) tem o maior CLC (617,5 g kg<sup>-1</sup>) e a maior WD (0,97 g mL<sup>-1</sup>); *Swartzia recurva* Poepp. (Fabaceae - Faboideae), *Pouteria cladanta* Sandw. e *Pouteria filipes* Eyma (Sapotaceae) também tem a maior WD (0,97 g mL<sup>-1</sup>); *Dicorynia guianensis* Amshoff (Fabaceae - Caesalpinoideae) tem o maior PLC (0,95 g kg<sup>-1</sup>); *Licania* sp. 9 (Chrysobalanaceae) tem a menor CLC (337,7 g kg<sup>-1</sup>); *Miconia burchelli* Triana (Melastomataceae) tem a menor semente (10<sup>-5</sup> - 10<sup>-4</sup> g); *Trymatococcus amazonicus* Poepp. & Endl. (Moraceae) e *Zygia racemosa* (Ducke) Barn & Grimes (Fabaceae - Mimosoideae) são as únicas espécies ectozoocóricas.

A diferença entre as médias dos atributos e as CWM não foram grandes comparadas aos desvios padrões (tabela 1.1), no entanto, em dois atributos essa diferença foi significativa: altura máxima (MH;  $p < 0,001$ ) e espessura foliar (LT;  $p < 0,05$ ) tiveram uma CWM maior e menor do que a média, respectivamente. O modo de dispersão (DM), por ser um atributo de natureza categórica, não tem média, mas a distribuição das espécies entre as categorias foi muito desigual: 82% das espécies são zoocóricas, 12% são anemocóricas e 6% são autocóricas. Entre as 129 espécies zoocóricas, duas são ectozoocóricas: *Trymatococcus amazonicus* Poepp. & Endl., que deve ser dispersa por grandes mamíferos, e *Zygia racemosa* (Ducke) Barn & Grimes, que é dispersa por abelhas (Bacelar-Lima *et al.*, 2006).

As dissimilaridades entre as espécies de acordo com seus atributos estão representadas pelo dendrograma da figura 1.3. A dissimilaridade média entre as espécies foi de 0,18 (DP = 0,07), sendo que a dissimilaridade de Gower vai de zero a um. Segundo o número de grupos ótimo de Mantel ( $k$ -ótimo = 11; figura A.1 do Apêndice), as espécies podem ser classificadas em onze tipos diferentes, que estão caracterizados na tabela 1.2. A ordenação das espécies segundo seus atributos é apresentada na figura 1.4, sendo que somente a primeira coordenada é interpretável (figura A.2) e explica apenas 4% da variação dos atributos entre as espécies.

A maioria das espécies tem estratégia do tipo 1 ou do tipo 2 que são adotadas por 61% e 23% das espécies, respectivamente (tabela 1.2). A estratégia do tipo 2 é composta pelas espécies com menor MH (20,3 m) e com a maior LS depois da palmeira (106 cm<sup>2</sup>). O tipo 3 é composto apenas por espécies de folhas simples e tem o maior PLC e CLC (0,67 e 494,91 g kg<sup>-1</sup>, respectivamente), a menor WD (0,45 g mL<sup>-1</sup>) e a

maior SM (1 – 10 g). A estratégia do tipo 4 é composta apenas por espécies zoocóricas de folhas simples e tem a menor SLA ( $7,3 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$ ), a maior LT (0,29 mm) e a maior WD ( $0,95 \text{ g mL}^{-1}$ ). O tipo 5 é composto apenas por espécies anemocóricas e basicamente pelas espécies de Vochysiaceae. O tipo 6 é composto apenas por *Dinizia excelsa* Ducke (Fabaceae), a maior árvore da região (42,5 m) e tem a menor LTS ( $0,44 \text{ N mm}^{-1}$ ). O tipo 7 tem o menor LDMC (34%) e o maior NLC ( $32,0 \text{ g kg}^{-1}$ ). O tipo 8 é composto apenas por *Myrcia grandis* McVaugh (Myrtaceae) e tem os menores NLC, PLC e CLC (8,90 ; 0,22 e  $417,59 \text{ g kg}^{-1}$ , respectivamente) e a menor SM (0,01 - 0,001 g). O tipo 9 é composto apenas pela palmeira *Oenocarpus bacaba* Mart. (Arecaceae) e tem a maior LS ( $312,9 \text{ cm}^2$ ), o maior LDMC (53%), a maior LTS ( $6,13 \text{ N mm}^{-1}$ ) e a maior SM (1 – 10 g). Os tipos 10 e 11 são compostos somente por leguminosas de folhas bipinadas; as espécies do tipo 11 são todas zoocóricas e apresentam o maior NUF (2086), a menor LS ( $0,17 \text{ cm}^2$ ), a menor LT (0,12 mm) e a maior SLA ( $18,1 \text{ mm}^2 \text{ mg}^{-1}$ ).

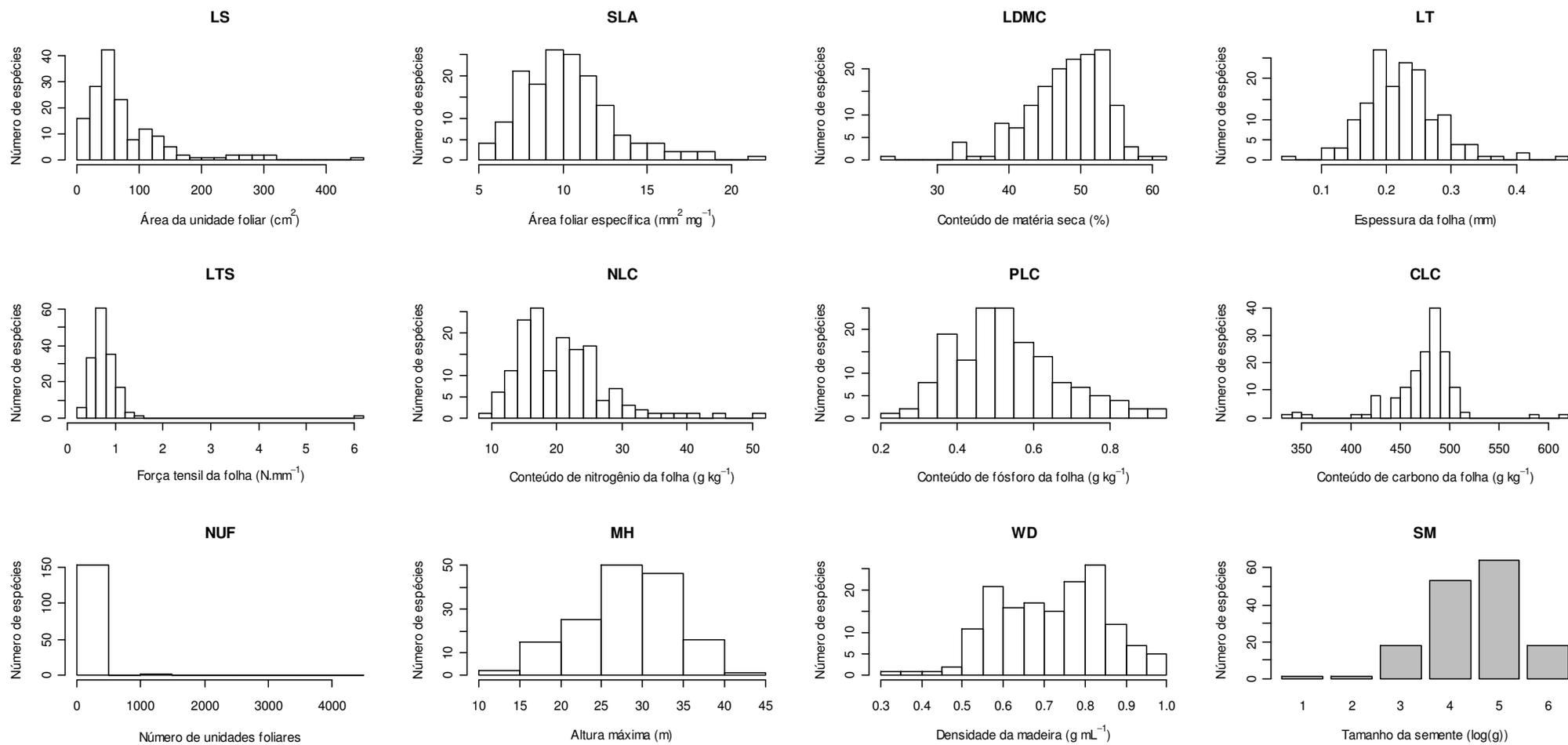
Ao contrário do que ocorre com as dominâncias relativas das 157 espécies (figura 1.5), há uma grande dominância relativa das espécies com estratégia do tipo 1 (figura 1.6). Nos dois casos, as curvas produzidas foram comparadas à curva produzida pelo modelo da vara quebrada (linha pontilhada nos gráficos das figuras 1.5 e 1.6): a distribuição de dominâncias relativas entre as espécies se aproxima do esperado pelo modelo da vara quebrada enquanto que a distribuição das dominâncias relativas entre os tipos de estratégia apresenta um grande desvio que é devido principalmente à grande dominância da estratégia do tipo 1. A diversidade ecológica encontrada (DEEA) foi de 0,13 , que equivale a 18,1 % numa escala que vai de zero a 100 %. Quando incluímos as dominâncias relativas das espécies no cálculo da diversidade ecológica (DEEAp) a diversidade caiu para 17,6 % . A diferença entre DEEA e DEEAp, no entanto, não foi significativa ( $16,5 \% < \text{IC}_{\text{DEEAp}} < 21,1 \%$  ;  $17,2 \% < \text{IC}_{\text{DEEA}} < 20,6 \%$  ; escala de zero a um).

**Tabela 1.1.** Estatística descritiva de doze atributos das 157 espécies dominantes de uma floresta de terra firme (PDBFF, Manaus). *DP* – desvio padrão; *CWM* – média ponderada pelas dominâncias relativas das espécies; *CV* – coeficiente de variação.

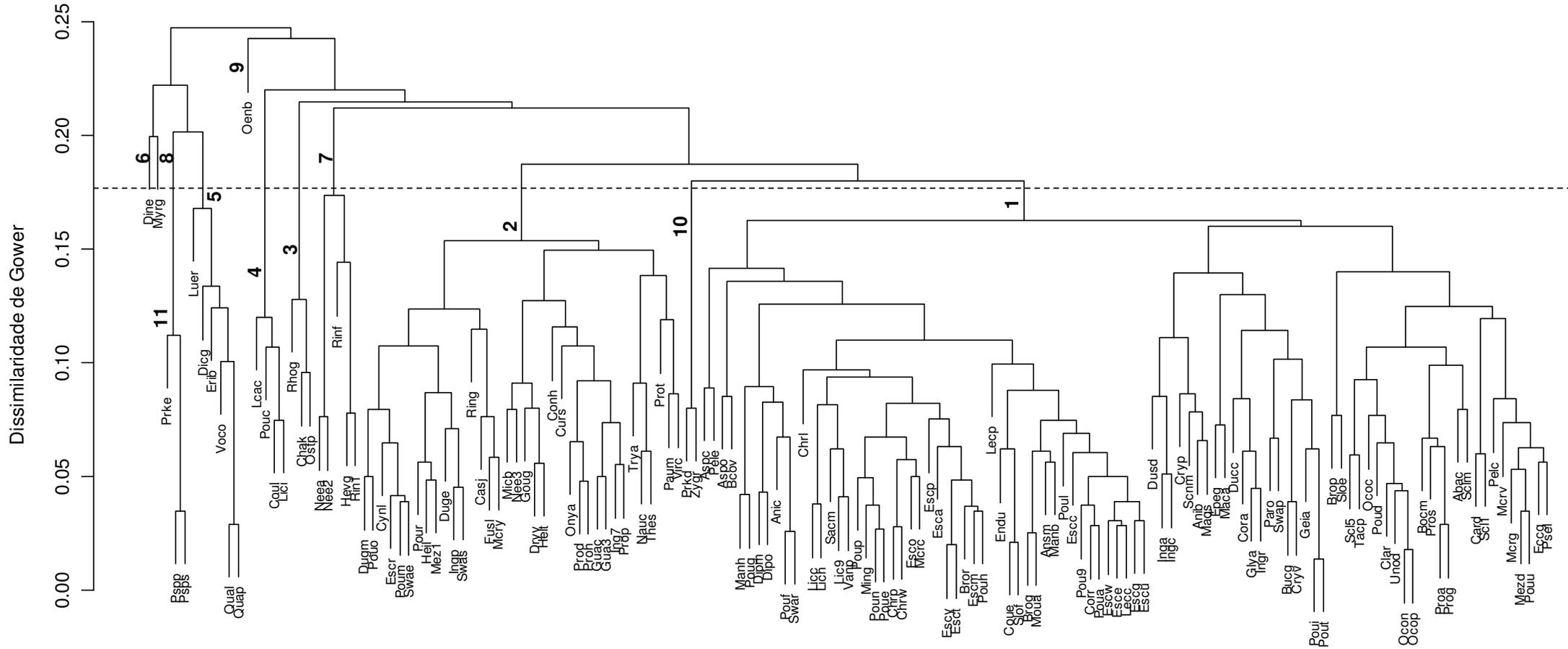
Atributo	Média	DP	CWM	CV	Mínimo	Mediana	Máximo	Assimetria	Curtose
LS (cm <sup>2</sup> )	78,78	70,75	72,25	0,90	0,02	56,78	454,61	2,23	6,19
SLA (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	10,31	2,77	10,68	0,27	5,79	10,01	21,27	0,96	1,26
LDMC (%)	47,86	5,77	47,99	0,12	23,70	48,69	60,72	-0,90	1,48
LT (mm)	0,225	0,06	0,216	0,27	0,04	0,22	0,48	0,81	2,40
LTS (N mm <sup>-1</sup> )	0,78	0,48	0,77	0,62	0,28	0,73	6,13	8,73	94,26
LTS (N mm <sup>-1</sup> )*	0,75	0,22	0,75	0,29	0,28	0,73	1,4	0,40	-0,01
NLC (g kg <sup>-1</sup> )	20,59	6,77	21,33	0,33	8,95	20,01	50,39	1,30	2,88
CLC (g kg <sup>-1</sup> )	473,78	32,92	478,27	0,07	337,74	480,48	617,50	-0,97	7,12
PLC (g kg <sup>-1</sup> )	0,53	0,14	0,53	0,26	0,22	0,53	0,95	0,58	0,21
NUF	55,09	362,49	44,89	6,58	1	1	4067	9,25	94,56
NUF**	2,48	3,35	2,04	1,35	1	1	20	2,74	8,02
MH (m)	28,15	5,97	29,64	0,21	12,5	27,5	42,5	-0,31	-0,33
WD (g mL <sup>-1</sup> )	0,72	0,13	0,74	0,18	0,33	0,73	0,97	-0,20	-0,61
SM (log(g))	4,50	0,91	4,59	0,20	1	5	6	-0,49	0,52

\* Parâmetros de LTS calculados sem incluir a palmeira *Oenocarpus bacab* Mart.

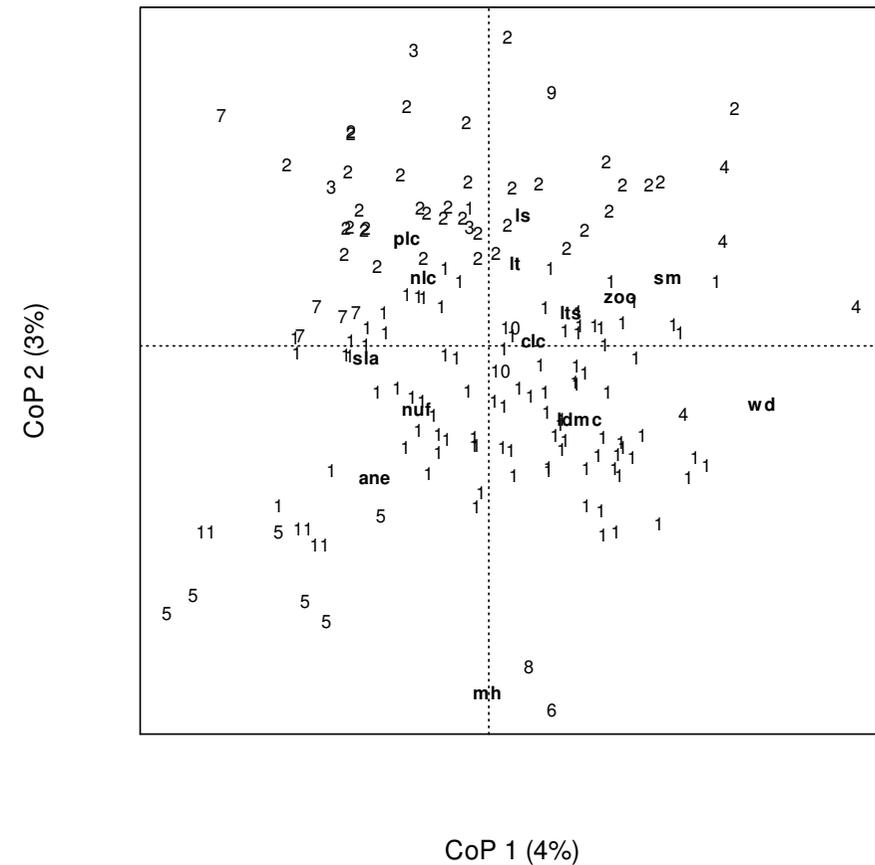
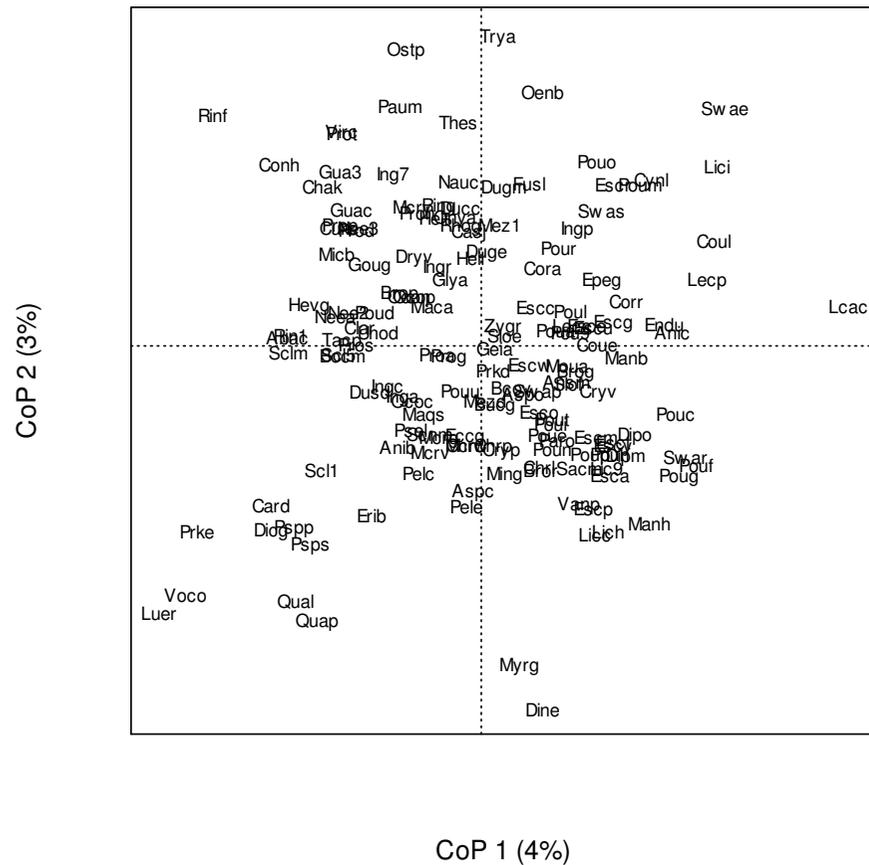
\*\* Parâmetros de NUF calculados sem incluir as seis espécies de folhas bipinadas (gêneros *Dinizia*, *Parkia*, *Pseudopiptadenia* e *Zygia*) e a espécie de palmeira (*Oenocarpus bacab* Mart.).



**Figura 1.2.** Distribuições dos atributos em função do número de espécies. A única variável que não é contínua é o tamanho da semente (SM), que foi determinada com base em classes logarítmicas das massas das sementes.



**Figura 1.3.** Dendrograma ilustrando as dissimilaridades entre as 157 espécies estudadas. O método de agrupamento usado foi a ligação média (UPGMA); a altura de corte foi determinada pelo  $k$ -ótimo de Mantel e está representada pela linha pontilhada. A numeração de um a onze se refere aos grupos formados (tipos de estratégia).

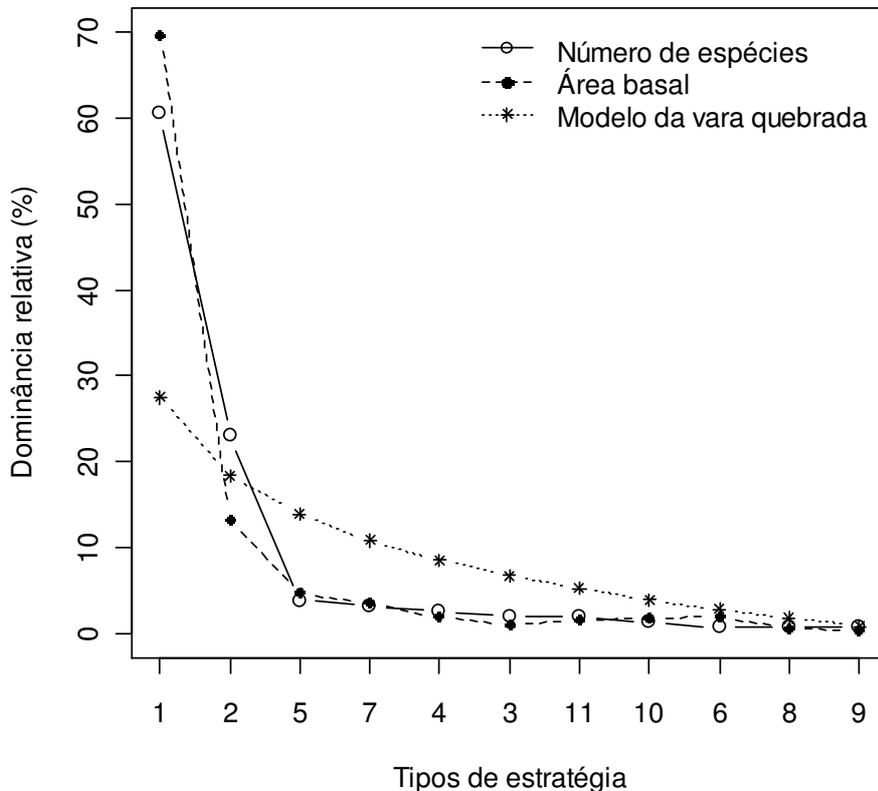


**Figura 1.4.** Ordenação das 157 espécies estudadas segundo uma análise de coordenadas principais (PCoA). Só o primeiro eixo é interpretável segundo o critério do modelo da vara quebrada (figura A.2). Os dois gráficos representam a mesma ordenação: o gráfico da esquerda mostra o código das espécies e o da direita mostra o tipo de estratégia dessas mesmas espécies. Entre parênteses a porcentagem da variação explicada por cada coordena principal (CoP). No gráfico da direita estão projetados os atributos de acordo com suas correlações com os CoPs; os atributos *zoo* e *ane* são variáveis binárias obtidas a partir do modo de dispersão (DM) e se referem à zoocoria e à anemocoria, respectivamente.

**Tabela 1.2.** Caracterização dos onze tipos de estratégias das 157 espécies estudadas. Os valores se referem às médias de doze atributos (desvios padrões entre parênteses). Os atributos *ZOO* e *ANE* são variáveis binárias obtidas a partir do modo de dispersão (DM) e se referem à zoocoria e à anemocoria, respectivamente.

Tipos	N	LS (cm <sup>2</sup> )	SLA (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	LDMC (%)	LT (mm)	LTS (N mm <sup>-1</sup> )	NLC (g kg <sup>-1</sup> )	CLC (g kg <sup>-1</sup> )	PLC (g kg <sup>-1</sup> )	NUF	MH (m)	WD (g mL <sup>-1</sup> )	SM (log(g))	ZOO	ANE
1	95	73,57 (54,92)	10,02 (2,39)	48,78 (5,09)	0,22 (0,06)	0,75 (0,22)	20,29 (6,07)	477 (31)	0,53 (0,13)	2,6 (3,7)	30,6 (3,1)	0,74 (0,12)	5 (0,8)	0,86 (0,35)	0,11 (0,31)
2	36	106,37 (97,86)	10,25 (2,29)	47,53 (4,61)	0,24 (0,06)	0,75 (0,21)	20,75 (6,29)	470 (23)	0,56 (0,13)	2,8 (3,1)	20,3 (2,8)	0,69 (0,11)	4 (1,0)	0,86 (0,35)	0,03 (0,17)
3	3	61,76 (37,34)	9,26 (1,90)	38,54 (8,54)	0,26 (0,03)	0,55 (0,09)	22,69 (1,36)	495 (5)	0,67 (0,18)	1,0 (0)	24,2 (2,9)	0,45 (0,07)	6 (0)	0,67 (0,58)	0,33 (0,58)
4	4	59,04 (9,99)	7,30 (0,28)	50,71 (2,83)	0,29 (0,03)	0,91 (0,17)	13,72 (2,71)	467 (117)	0,36 (0,02)	1,0 (0)	22,5 (5,0)	0,95 (0,02)	5 (0,8)	1,00 (0)	0 (0)
5	6	75,99 (72,47)	10,79 (4,26)	47,00 (6,74)	0,24 (0,05)	0,68 (0,19)	17,04 (5,08)	454 (19)	0,47 (0,24)	2,1 (2,7)	37,5 (0)	0,55 (0,13)	4 (0,8)	0 (0)	1,00 (0)
6	1	0,68	11,59	52,20	0,14	0,44	14,85	488	0,47	247,3	42,5	0,85	4	0	1,00
7	5	68,08 (32,09)	12,69 (3,05)	34,30 (7,14)	0,25 (0,10)	0,66 (0,18)	31,97 (12,61)	460 (26)	0,64 (0,14)	1,4 (0,9)	24,5 (6,7)	0,64 (0,05)	3 (0,4)	0,4 (0,55)	0 (0)
8	1	15,84	9,04	47,98	0,23	0,87	8,95	418	0,22	1,0	37,5	0,81	3	1,00	0
9	1	312,94	7,42	53,28	0,20	6,13	16,12	483	0,56	185,3	22,5	0,65	6	1,00	0
10	2	0,81 (0,05)	15,14 (2,84)	50,98 (1,11)	0,17 (0,02)	1,14 (0,12)	31,19 (1,08)	477 (0)	0,66 (0,07)	793,0 (796,7)	27,5 (0)	0,77 (0,02)	5 (0,7)	0,50 (0,71)	0 (0)
11	3	0,17 (0,13)	18,09 (2,82)	47,25 (4,24)	0,12 (0,07)	0,75 (0,08)	25,78 (0,07)	479 (3)	0,55 (0,12)	2086,1 (1721,8)	35,8 (2,9)	0,57 (0,03)	4 (0,6)	1,00 (0)	0 (0)





**Figura 1.6.** Dominância relativa em termos de número de espécies e em termos de dominância relativa de cada um dos onze tipos de estratégia encontrados entre as espécies de árvore dominantes na parcela permanente da reserva do Cabo Frio (PDBFF, Manaus).

## 1.5 Discussão

Os atributos apresentaram distribuições com graus bastante variáveis de assimetria e curtose tanto positivos quanto negativos. Se considerarmos apenas uma população de determinada espécie, uma grande assimetria na distribuição de um atributo indica que essa população está em um ambiente muito diferente do seu ótimo ao passo que em populações que estão em condições ótimas a distribuição do atributo é acentuadamente leptocúrtica e com baixa variância (Fraser, 1977). Se esse mesmo princípio puder ser aplicado à comunidade, uma distribuição leptocúrtica deve indicar que houve uma forte seleção do tipo estabilizadora. Da mesma forma, uma distribuição muito assimétrica deve indicar a ocorrência de seleção direcional e uma distribuição platicúrtica indica uma seleção do tipo divergente. Se for esse o caso, então na área estudada deve ter havido uma pressão de seleção muito forte sobre o número e a área

das unidades foliares (NUF e LS), sendo as espécies com folhas simples e pequenas (cerca de 50 cm<sup>2</sup>) as mais favorecidas. O mesmo deve ocorrer com o CLC, que tem uma grande curtose aliada a um pequeno coeficiente de variação, o que indica que deve ter havido uma forte seleção estabilizadora, que impediu que o CLC variasse. O conteúdo de nitrogênio foliar (NLC) tem uma distribuição bem assimétrica, o que indica que houve seleção direcional favorecendo indivíduos com menor NLC. Em outros atributos como SLA, LDMC, PLC e SM, também é perceptível a assimetria da distribuição, mas a pressão sobre esses atributos não deve ter sido tão forte. Finalmente, a altura máxima (MH) e a densidade da madeira (WD) tem uma distribuição platicúrtica, o que pode ser evidência de seleção divergente, que deve ter sido ainda mais forte sobre a WD que tem uma distribuição bimodal.

A predominância de espécies com folhas simples e relativamente pequenas (cerca de 50 cm<sup>2</sup>) sugere que pode haver restrição de água no local. A princípio, quanto maior a área da unidade foliar (LS), maior a espessura da camada de ar envolvente da folha e menor a troca convectiva de calor da folha com o ar; conseqüentemente, a folha tende a esquentar muito acima da temperatura do ar quando exposta à radiação solar, o que faz aumentar a transpiração (Westoby *et al.*, 2002). O super-aquecimento das folhas em si já é um grave problema para seu funcionamento, mas a perda de água por transpiração também causa a perda de grandes quantidades de calor, o que mantém a temperatura da folha abaixo de níveis críticos. Quando há restrição de água, no entanto, esse mecanismo entra em colapso, fazendo as plantas perderem muita água e causando o super-aquecimento das folhas. A vitória-régia é um exemplo didático: uma folha tão grande exposta à radiação solar direta só é possível em um ambiente saturado de umidade, onde a planta pode perder grandes quantidades de água por transpiração. Nas florestas de terra firme, por outro lado, apesar de haver uma alta precipitação média anual, há também uma estação seca bem marcada que inclusive é acentuada em anos de El Niño (Williamson *et al.*, 1997). Portanto, a combinação da alta radiação solar típica da zona equatorial somada a períodos de seca pronunciada devem selecionar apenas espécies com folhas pequenas.

Essa seleção deveria ser mais evidente nas espécies emergentes ou de dossel, cujas folhas estão diretamente expostas à radiação solar. De fato, as espécies que atingem as maiores alturas (tipos 1, 5, 6, 8, 10 e 11) têm folhas menores (0 - 100 cm<sup>2</sup>) e, como mostra a figura 1.7, a LS máxima em cada classe de altura diminui conforme a altura máxima que a espécie pode alcançar. Esse padrão também pode estar ligado ao

risco de cavitação, que aumenta proporcionalmente à altura da planta e à falta de água (Reich *et al.*, 2003). Uma espécie muito alta com folhas grandes perderia muita água por transpiração, o que geraria uma grande tensão na coluna de água dentro dos vasos condutores da planta; essa grande tensão é capaz de romper a coluna de água causando a cavitação dos vasos, o que pode levar a planta à morte (Reich *et al.*, 2003). As espécies mais baixas, no entanto, não teriam esse problema; além disso, essas espécies ocupam o sub-bosque da mata, um ambiente mal iluminado. As plantas de sombra devem inclusive sofrer uma seleção inversa, favorecendo os indivíduos com folhas maiores: como a radiação solar é tênue no sub-bosque, folhas pequenas não conseguiriam se aquecer o suficiente para transpirarem. De fato há um grupo de espécies de sub-bosque que apresentam folhas grandes (estratégias do tipo 2 e 9); porém, a maior parte dessas espécies têm unidades foliares pequenas (estratégias do tipo 2, 3, 4 e 7). Talvez isso reflita uma estratégia diferente: apesar de não se aquecerem muito mais do que a temperatura do ar, folhas pequenas aumentam consideravelmente a turbulência do ar na superfície da folha, o que por sua vez aumenta a perda de água da planta (Lambers *et al.*, 2008).

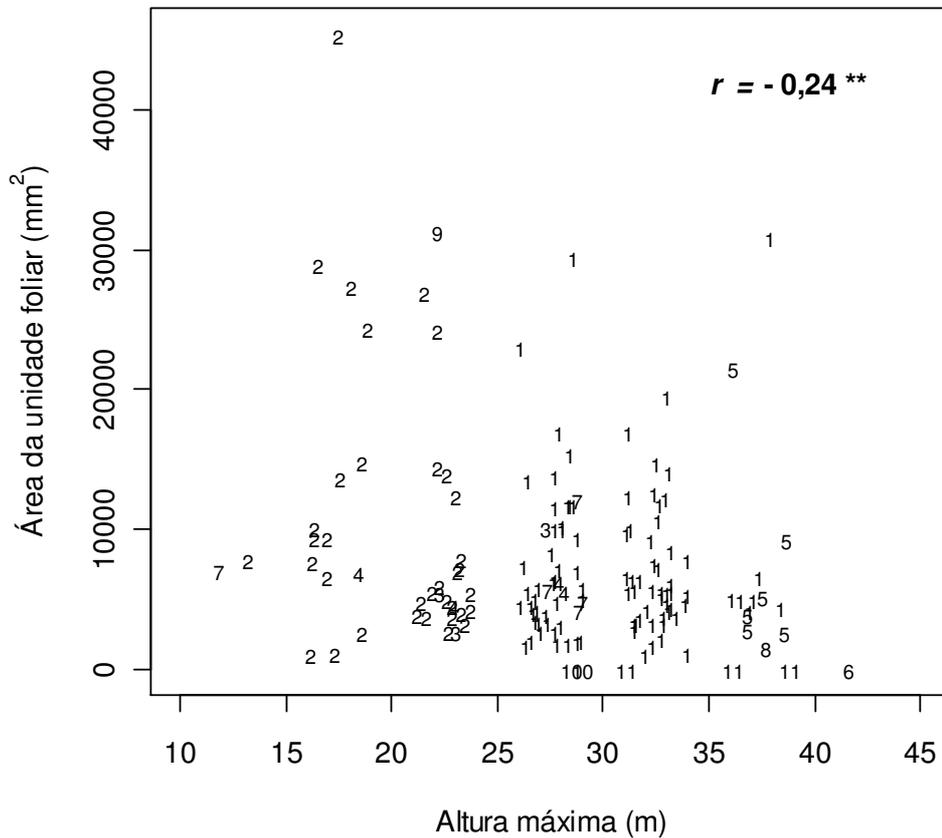
O conteúdo de nitrogênio e fósforo da folha (NLC e PLC) e a área foliar específica (SLA), que geralmente estão correlacionados, também são atributos que parecem estar sob forte pressão seletiva. A concentração de nitrogênio e fósforo na folha está ligada à capacidade fotossintética dessa folha e por isso limita o potencial de crescimento da planta (Cornelissen *et al.*, 2003). O esperado, portanto, seria que a seleção atuasse favorecendo indivíduos com altos NLC, PLC e SLA; a evidência, no entanto, aponta justamente o contrário. Aparentemente foram selecionadas espécies que tinham NLC, PLC e SLA menores. Isso só faz sentido quando consideramos que altos NLC e PLC também tornam a folha um alimento mais nutritivo para os herbívoros (Cornelissen *et al.*, 2003), o que causaria uma pressão seletiva que favoreceria plantas com NLC e PLC menores. Outro aspecto negativo de altos NLC e PLC é que a taxa de respiração na fase escura também aumenta, o que pode ser deletério em ambientes pouco iluminados (Wright *et al.*, 2001). Como a maior parte dessas espécies provavelmente passa os primeiros estádios da sua vida na sombra (em Barro Colorado, *e.g.*, a grande maioria das espécies é adaptada a regenerar no sub-bosque; Hubbel & Foster, 1992), é provável que a seleção favoreça espécies com menores taxas de respiração (espécies de NLC e PLC baixos). Finalmente, os baixos NLC e PLC podem ser um reflexo da baixa concentração de nutrientes no solo, que é uma característica do

latossolo que predomina no local de estudo (Laurance, 2001). Segundo a hipótese do  $R^*$  (Tilman, 1990), quando há escassez de um recurso e, conseqüentemente, quando a competição por ele passa a ser importante, são favorecidas as espécies que toleram as menores concentrações desse recurso. No nosso caso, portanto, haveria uma seleção a favor de espécies que usam menores quantidades de nitrogênio e fósforo nos seus tecidos, especialmente as folhas. De modo geral, a alta luminosidade na fase adulta e a baixa luminosidade nos estádios ontogenéticos iniciais, a escassez de água durante a estação seca, a pressão de herbivoria e a pobreza do solo devem agir sinergicamente de modo a selecionar espécies com estratégias que pendem para o extremo mais conservador do espectro econômico foliar, caracterizado por plantas com folhas com baixos NLC, PLC e SLA (Wright *et al.*, 2004).

A estratégia de dispersão e regeneração, descritas pelo modo de dispersão (DM) e pelo tamanho da semente (SM), respectivamente, também parecem estar sob forte pressão de seleção, pois predominam espécies endozoocóricas de sementes relativamente grandes (0,01 – 1,00 g). Espécies de sementes grandes são favorecidas em ambientes competitivos, sombreados e com solos pobres (Westoby *et al.*, 2002), ou seja, ambientes como o sub-bosque da floresta estudada. Se a maioria das espécies de fato regenerar no sub-bosque, então as espécies com sementes grandes devem ser favorecidas. Já o DM geralmente está associado ao tamanho da semente (Westoby *et al.*, 2002) e, no nosso caso, a predominância da zoocoria entre as espécies pode ser um simples reflexo da seleção sobre SM.

Finalmente, a distribuição platicúrtica das alturas máximas (MH) e a distribuição bimodal das densidades da madeira (WD) sugerem que houve segregação de nichos entre as espécies estudadas. No caso da MH, a princípio, a melhor estratégia é ser a árvore mais alta, pois assim se tem prioridade no acesso à luz; no entanto, a elevação da folhagem requer da planta um grande investimento em suporte (Falster & Westoby, 2003). O custo com o suporte pode descompensar a vantagem do monopólio da luz, o que permite que outras estratégias sejam bem sucedidas e se mantenham no sistema, como deve ser o caso das árvores de sub-bosque (estratégias do tipo 2 e 9). Do mesmo modo, a WD reflete uma demanda conflitante à moda do espectro econômico foliar: espécies com alta WD em geral têm uma taxa de crescimento menor, mas uma taxa de sobrevivência maior do que espécies com baixa WD (Chave *et al.*, 2009). Só a demanda conflitante entre crescimento e sobrevivência, porém, não explica por que a distribuição da WD tem dois picos; provavelmente há dois ótimos adaptativos com relação à WD

que podem ser resultado de um processo de similaridade auto-organizada, que prevê a formação de dois ou mais grupos de espécies que se diferenciam fenotipicamente de forma a evitar a competição entre esses grupos (Scheffer & van Nes, 2006).

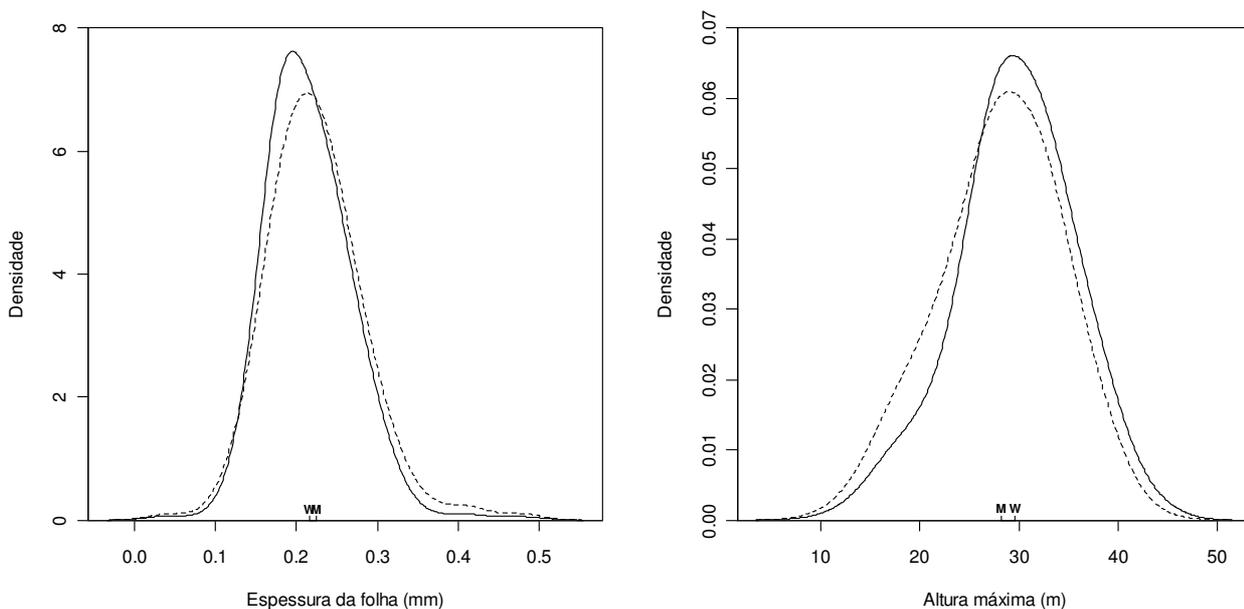


**Figura 1.7.** Relação entre altura máxima e área da unidade foliar entre as 157 espécies estudadas. Os números no gráfico se referem aos tipos de estratégias dessas espécies. À altura máxima, que foi medida em intervalos de 5 m, foi acrescentado ruído para melhor visualização dos pontos. No detalhe, o coeficiente de correlação de Pearson ( $r$ ) encontrado.

\*\*  $p < 0,01$

A despeito das evidências de que vários atributos foram selecionados, não encontramos evidência de que essa seleção ainda esteja atuando, exceto para dois atributos. Se a seleção ainda atuasse sobre as espécies, seria esperado que a distribuição de um atributo em função da dominância das espécies fosse diferente da distribuição desse atributo em função do número de espécies. Esse, contudo, não foi o caso para a maioria dos atributos: apenas espessura da folha (LT) e altura máxima (MH) tiveram uma média ponderada pelas dominâncias significativamente diferente da média aritmética (tabela 1.1). No caso de LT, a distribuição ponderada pelas dominâncias tem uma média menor e uma curtose maior do que a distribuição em função do número de

espécies (figura 1.8). Isso indica que há uma seleção que favorece espécies com folhas mais finas, mas também indica que há uma seleção que impede que a espessura seja muito menor do que 0,1 mm (figura 1.8). LT também está associada ao espectro econômico foliar, sendo que as espécies de folhas mais grossas geralmente adotam estratégias mais conservativas (Vile *et al.*, 2005). LT, portanto, fornece evidência contrária à assimetria da distribuição de SLA, que indica ter havido seleção favorável a estratégias mais conservativas. É possível que tenha havido seleção a favor de estratégias mais conservativas no passado, mas que atualmente a seleção favoreça espécies com uma estratégia um pouco mais aquisitiva. O mesmo pode-se dizer de MH: pode ter havido pressão divergente no passado, mas atualmente a pressão se dá em favor de espécies mais altas (figura 1.8). Quanto aos demais atributos, é possível que suas distribuições tenham atingido um equilíbrio evolutivo (*stasis*), pois os efeitos da seleção passada (distribuição de MH em função do número de espécies) não são diferentes dos efeitos da seleção atual (distribuição de MH em função das áreas basais; figura 1.8).



**Figura 1.8.** Distribuição das espessuras foliares e das alturas máximas ponderadas (linhas contínuas) e não ponderadas (linhas pontilhadas) pela dominância relativa das espécies estudadas. As distribuições foram suavizadas de modo a se aproximarem de uma curva normal. Nos gráficos, são mostradas as posições das médias ponderadas (*W*) e das médias aritméticas (*M*) dos atributos.

A baixa dissimilaridade ecológica encontrada (18%) pode dar a impressão de que as espécies são muito parecidas ecologicamente, mas dentre as espécies estudadas, algumas têm estratégias muito diferentes das demais (figura 1.4). Essa pode ser uma característica interessante de um sistema dominado por espécies com estratégias muito parecidas: enquanto a maior parte das espécies adota a estratégia do tipo 1, que provavelmente é a estratégia ótima da floresta estudada, algumas espécies adotam estratégias muito diferentes e conseguem ser tão ou até mais bem sucedidas que várias espécies que adotam a estratégia ótima (figura 1.5). O melhor exemplo de estratégia heterodoxa bem sucedida é *Dinizia excelsa* Ducke (Fabaceae; estratégia do tipo 6), que é a sexta espécie com maior área basal total na floresta estudada. Outros exemplos são *Qualea labouriana* Paula (Vochysiaceae; tipo 5), que está na sétima posição entre as espécies mais dominantes, *Rinorea* sp. 1 (Violaceae; tipo 7), com a 11ª posição e *Zygia racemosa* (Ducke) Barn & Grimes (Fabaceae; tipo 10), na 16ª posição. Essas estratégias heterodoxas, portanto, são alternativas viáveis à dominância exercida pelas espécies do tipo 1. Isso é evidência de que a segregação de nicho no caso dessas espécies pode ter se dado em um espaço de estratégias multidimensional. No entanto, outras espécies, como a própria palmeira e a maioria das espécies que adotam a estratégia do tipo 2, são as menos dominantes. Isso não quer dizer, porém, que essas espécies não sejam bem-sucedidas: apesar do pequeno porte, essas espécies ocupam com sucesso o ambiente pouco iluminado do sub-bosque, e devem ser capazes de completar seu ciclo de vida inteiro na sombra. *Rinorea flavescens* (Aubl.) Kuntze (Violaceae; tipo 7) e *Protium hebetatum* Daly (Burseraceae; tipo 2), *e.g.*, apesar de serem pouco dominantes, são respectivamente a quinta e a sexta espécies mais abundantes na área estudada. Como vivem em um ambiente energeticamente pobre, é de se esperar que essas árvores tenham um porte pequeno e que, assim sendo, não contribuam tanto para a biomassa total da floresta, apesar de serem mais abundantes que as árvores de grande porte.

Os resultados nos levam, então, a uma aparente contradição: a diversidade de estratégias ecológicas é baixa (18%), mas a riqueza de estratégias (onze) é substancial, considerando que estamos tratando de uma guilda muito específica: árvores de mais de 10 cm de DAP que dominam uma área homogênea de floresta tropical de quatro hectares. De fato, se levarmos em conta a especificidade do conjunto de espécies amostrado, a diversidade ecológica parece bem maior: quando relativizamos as dissimilaridades entre as espécies em função das dissimilaridades mínima e máxima encontradas, a diversidade ecológica passou de 18% para 64%. Essa diferença indica

que o hábito arbóreo e as condições ambientais impõem restrições às estratégias das espécies, de modo que se essas estratégias forem vistas em um contexto mais amplo parecerão praticamente idênticas. Se compararmos as espécies amostradas com todo o conjunto de espécies do reino vegetal, *e.g.*, elas parecerão muito semelhantes entre si do mesmo modo que todas as plantas em relação a todos os outros organismos parecerão muito semelhantes. Contudo, se diminuirmos a escala de comparação para nosso próprio conjunto de espécies, veremos que houve uma considerável diferenciação das estratégias entre as espécies.

No entanto, há uma clara dominância de um único tipo de estratégia, tanto em número de espécies quanto em área basal (figura 1.6). A dominância da estratégia do tipo 1 em termos de número de espécies indica que no passado a seleção favoreceu as espécies que adotaram essa estratégia, enquanto que a maioria das espécies que tinham estratégias diferentes foram extintas. Alternativamente, é possível que as estratégias que não são bem representadas na amostra (*i.e.*, quase todas as outras) sejam estratégias que surgiram recentemente e apenas não houve tempo suficiente para que se fixassem na comunidade. (Do mesmo modo que uma adaptação pode se fixar em uma população por ação da seleção natural, uma estratégia pode se fixar na comunidade se for selecionada e se, por isso, as espécies que a adotarem forem menos suscetíveis a se extinguir.) Provavelmente, entre as estratégias com menos espécies deve haver os dois tipos de caso: estratégias antigas em vias de se extinguir e estratégias recentes, mas eficientes que estão tomando o espaço das espécies com outras estratégias. Há ainda a possibilidade de que as estratégias com menos espécies ocupem nichos específicos ou efêmeros que ocorrem em menor abundância na floresta estudada, como charqueados ou clareiras.

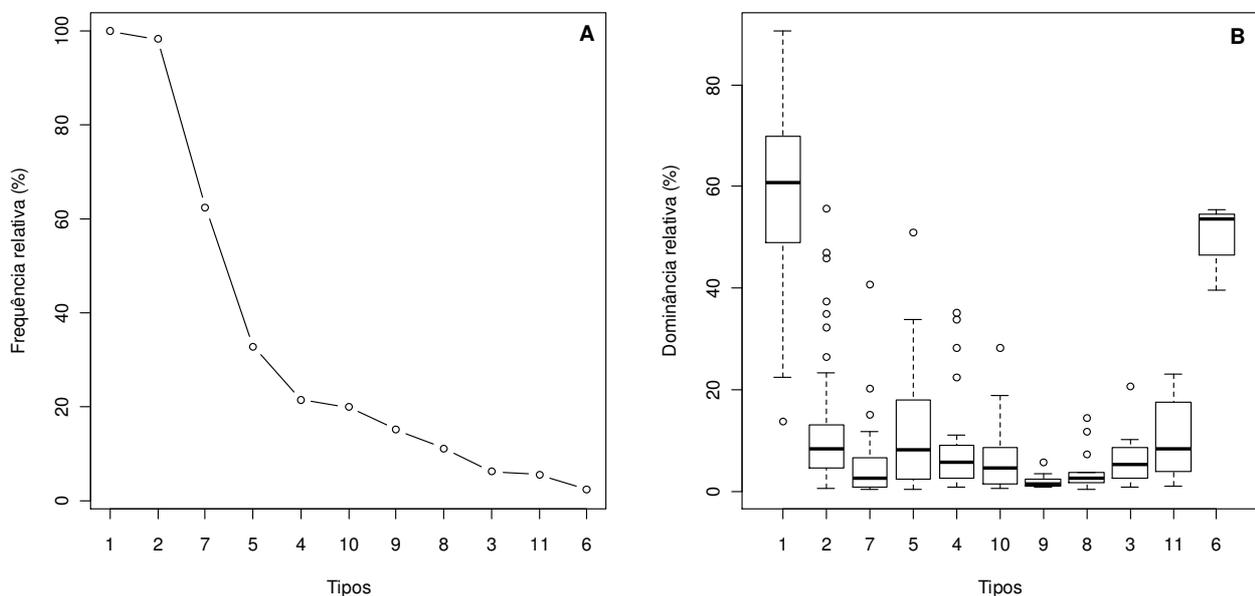
A seleção passada, no entanto, não explica sozinha a grande dominância da estratégia do tipo 1. O fato de a dominância em termos de área basal ter sido maior do que a dominância em termos de número de espécies demonstra que ainda está ocorrendo seleção a favor das espécies do tipo 1 (figura 1.6). É interessante notar que, se tivéssemos analisado apenas a distribuição das dominâncias relativas entre as 157 espécies, não teríamos encontrado evidência de dominância, pois a curva encontrada quase coincide com a curva gerada por um modelo nulo, no caso o modelo da vara quebrada (figura 1.5). Essa diferença entre os padrões de distribuição de dominâncias entre espécies e entre estratégias é, sem dúvida, uma observação muito interessante: enquanto a hierarquia entre as espécies parece ser gerada ao acaso, a hierarquia entre as

estratégias parece muito bem estabelecida. No entanto, a inclusão das dominâncias no cálculo da diversidade de estratégias não a afetou significativamente, indicando que os padrões de diversidade de estratégia encontrados são na maior parte determinados pelos processos evolutivos de geração e perda de espécies que formaram o conjunto de espécies estudado. Em suma, a dominância da estratégia do tipo 1 é principalmente consequência do grande número de espécies que adotam essa estratégia.

A dominância em termos de área basal, no entanto, demonstra que realmente há um favorecimento de espécies do tipo 1 em detrimento às demais. Isso indica que a seleção atual age na mesma direção que a seleção passada e que, portanto, há uma certa consistência entre os processos evolutivos que formaram o conjunto de espécies e os processos ecológicos que organizam a comunidade. Assim sendo, se pudermos compreender como funcionam os mecanismos de coexistência, talvez entenderemos também como se forma o conjunto de espécies. A coexistência de 95 espécies com a estratégia do tipo 1, *e.g.*, demonstra que é possível que espécies ecologicamente muito parecidas coexistam, o que corrobora a ideia da equivalência ecológica de Hubbell (2006), mas fere o princípio da exclusão competitiva de Gause (1934). Além disso, como essa é a estratégia que parece ser a mais vantajosa e como não parece haver restrições à semelhança ecológica entre as espécies, é plausível que as espécies tenham convergido evolutivamente de modo a adotarem a estratégia ótima. Isso está de acordo com a hipótese da similaridade auto-organizada (Scheffer & van Nes, 2006), segundo a qual uma espécie nova invadirá com sucesso uma comunidade somente se tiver uma estratégia muito parecida com as dominantes. Essa mesma hipótese prevê que diferentes grupos de dominantes se formem através da diferenciação de estratégias, o que criaria diversos grupos muito diferentes, mas formados por espécies muito parecidas entre si. No entanto, o fato de a estratégia do tipo 2 ser a segunda mais dominante viola a hipótese da segregação de nichos entre os grupos, afinal a estratégia do tipo 2 é mais parecida com a estratégia do tipo 1 do que com as demais (exceto o tipo 10; figura 1.3). Se ocorresse segregação de nichos, um entre os tipos 5, 6, 8 ou 11 deveria ser a segunda estratégia mais dominante, pois são as estratégias mais diferentes em relação ao tipo 1. Por outro lado, a estratégia do tipo 2 é composta por espécies de sub-bosque, o que configuraria uma segregação de nicho em relação à estratégia do tipo 1, composta por espécies de dossel.

A dominância das estratégias 1 e 2 nos quatro hectares de floresta amostrados, no entanto, não é suficiente para provar que elas coexistem: é possível que as espécies

do tipo 1 se segreguem espacialmente das espécies do tipo 2, como deve ocorrer com as espécies que regeneram em clareiras e espécies que regeneram no sub-bosque. Porém, se analisarmos a distribuição das espécies entre as subparcelas (a parcela do Cabo Frio é dividida em 225 subparcelas de 400m<sup>2</sup>), veremos que os tipos 1 e 2 co-ocorrem em praticamente todos os lugares (figura 1.9 A), o que mostra que essas duas estratégias de fato coexistem. Exceto os tipos 7 e 5, a maioria dos tipos ocorre em no máximo um quinto das subparcelas. O tipo 2 é tão frequente quanto o tipo 1, mas tem uma dominância média em torno de 10%, tal como o resto dos tipos de estratégia (figura 1.9 B). A exceção é o tipo 6, que embora infrequente, alcança uma grande dominância nos locais em que se estabelece, podendo inclusive deslocar o tipo 1, que por sua vez ocorre em todas as subparcelas e nelas raramente responde por menos de 50% da área basal. Aparentemente, há um certo determinismo na composição dos tipos que formam as comunidades locais (subparcelas), pois sempre os tipos 1 e 2 estão presentes. Já na distribuição das dominâncias, há uma hierarquia clara entre os tipos 1 e 6 e os demais tipos.



**Figura 1.9.** Frequência (A) e dominância (B) relativas dos onze tipos de estratégias em 125 subparcelas de 400 m<sup>2</sup> da parcela permanente da reserva do Cabo Frio (PDBFF, Manaus).

## 1.6 Conclusão

Encontramos evidências de pressões seletivas que moldaram as estratégias ecológicas das espécies e que ainda moldam a dominância dessas estratégias na floresta estudada. Aparentemente, são favorecidas espécies com estratégias conservativas que atingem o dossel e também, embora em menor grau, espécies capazes de completar seu ciclo à sombra dessas grandes árvores. Algumas espécies com estratégias heterodoxas como a emergente *Dinizia excelsa* parecem ser também favorecidas. No entanto, o favorecimento de um tipo de estratégia não se reflete no aumento da dominância das espécies individualmente, pois é justamente o tipo dominante aquele com maior número de espécies. Figurativamente, isso equivale a um rico banquete servido a 100 convidados, mas em uma mesa onde só podem se sentar vinte pessoas por vez. As várias espécies que adotam a estratégia ótima, no final, devem ter desempenhos semelhantes a espécies que adotam estratégias sub-ótimas, mas que dividem o banquete com menos espécies. Ter-se-ia, portanto, uma demanda conflitante entre a vantagem de uma estratégia e o número de potenciais competidores; essa demanda explicaria porque praticamente não há dominância entre as espécies. O número de espécies por tipo, por sua vez, é um fenômeno causado por processos evolutivos que formam o conjunto de espécies. Como o número de espécies em cada tipo determina quão vantajoso é adotar a estratégia ótima, compreender como se deu a formação do conjunto de espécies estudado é imprescindível para compreendermos como se dá a manutenção desse conjunto de espécies.

## Capítulo 2

---

### Origens da diversidade de estratégias

#### Resumo

A seleção natural tem um papel crucial no direcionamento e na velocidade da evolução. A seleção acelera o processo de evolução quando o organismo está longe de um ótimo adaptativo e a desacelera à medida que o organismo se aproxima do ótimo. Quando finalmente chega ao ótimo, a própria seleção serve de restrição à evolução e a espécie permanece inalterada enquanto o ótimo não se mover. Se o ótimo permanecer estável por um período muito longo, é provável que sejam selecionados mecanismos genéticos que amortecem os efeitos das mutações, tornando os organismos mais insensíveis à seleção. A restrição genética à evolução do fenótipo pode restringir a capacidade dos organismos de se adaptar a novas condições, mas sempre há alguns atributos variáveis que podem evoluir mais rapidamente que os outros. Como resultado desse mosaico de atributos neutros, em pleno processo de seleção ou estáveis, temos que as espécies de uma linhagem podem ser restritas a um tipo de habitat, ao mesmo tempo em que divergem para ocupar diferentes micro-habitats. Essa divergência em uma população pode causar isolamento reprodutivo e produzir duas novas espécies, mas o processo de especiação também pode ocorrer ao acaso ou via especiação alopátrica. Em conjunto, a evolução e a especiação ao longo do tempo produzem padrões de diversidade ecológica e de espécies que só podem ser compreendidos se considerarmos a história filogenética das espécies. A floresta de terra firme amazônica é um ótimo objeto de estudo para entender como esses padrões de diversidade emergem, afinal é um dos ecossistemas mais ricos em espécies do mundo. Nosso objetivo foi entender por que há tantas espécies que são ecologicamente muito parecidas. Para isso, testamos estas hipóteses: 1) a taxa de especiação foi maior do que a taxa de divergência ecológica durante a formação dessas espécies; 2) houve paralelismo ou convergência das estratégias ecológicas; e 3) demandas conflitantes e razões alométricas restringem a diversidade de estratégias. Reconstruímos a filogenia das 157 espécies estudadas com base em filogenias moleculares publicadas e calculamos a diversidade filogenética com base nas distâncias filogenéticas entre as espécies; calculamos o sinal filogenético nos atributos funcionais através da correlação entre distâncias filogenéticas e dissimilaridades ecológicas; e testamos a correlação entre os atributos dos contrastes filogenéticos. A diversidade filogenética é a metade da diversidade ecológica; o sinal filogenético é fraco (4%), variou entre os atributos e entre as variáveis filogenéticas (usadas para calcular as distâncias filogenéticas) e tem um efeito positivo na diversidade ecológica. Os atributos foliares estão fortemente correlacionados entre si, mas essas correlações não restringem significativamente a diversidade ecológica. A diversidade filogenética é reduzida em boa medida pela grande diversificação de alguns gêneros como *Pouteria* e *Eschweilera*, que podem ter ocorrido durante a formação dos refúgios no Pleistoceno. Já a variação do sinal filogenético ao longo do tempo evolutivo coincide com os eventos que marcaram a ascensão das angiospermas durante o Cretáceo e a variação do sinal entre os atributos indica que alguns evoluíram mais rapidamente do que outros, o que sustenta a hipótese de seleção em mosaico. Encontramos evidências de que houve convergência evolutiva das estratégias ecológicas recentemente, mas os indícios de seleção atual não explicam a grande semelhança entre as espécies estudadas.

## Capítulo 2

---

### Origens da diversidade de estratégias

*Restrições [evolutivas] nos fazem lembrar que nem tudo é possível e que os organismos armam o palco da sua própria evolução.*  
Schwenk (2002)

#### 2.1 Introdução

As estratégias ecológicas, bem como qualquer outra característica dos organismos, podem evoluir ao longo das gerações. Para que a evolução de uma estratégia ocorra, basta que as características que determinam essa estratégia sejam hereditários e mutáveis. A hereditariedade permite que a informação genética que expressa os atributos seja passada de uma geração a outra e as mutações genéticas modificam os atributos ao alterar a informação genética. Juntas, essas duas propriedades são condições *sine qua non* para que ocorra a evolução: mutações são a origem da mudança fenotípica e vão sendo acumuladas de uma geração a outra por meio da hereditariedade. Embora nem toda mutação genética resulte em mudança fenotípica significativa, a produção constante de mutações e seu acúmulo nos organismos (Kimura, 1991) acabaria alterando o fenótipo em algum momento. Se a característica alterada não tiver nenhum impacto na aptidão do organismo (característica neutra), então ela continuará a evoluir ao acaso. Eventualmente, porém, a característica modificada pode estar ligado à reprodução e aí as consequências podem ser muito mais importantes.

Conforme as mutações vão se acumulando, aumenta a chance de características ligadas à reprodução serem alteradas. A alteração de uma característica reprodutiva pode não ter maiores consequências, mas pode também levar ao isolamento reprodutivo entre dois grupos de indivíduos em uma mesma população. Uma mutação que altere a época de florescimento, *e.g.*, pode fazer com que as plantas mutantes não mais se reproduzam com as plantas não-mutantes, causando um isolamento reprodutivo entre esses grupos. Uma vez isolados reprodutivamente, esses dois grupos seguirão trajetórias evolutivas independentes e darão origem a duas novas espécies, que por sua vez

continuarão a evoluir e darão origem a outras novas espécies. Ao longo do tempo, portanto, teremos em uma população um acúmulo de mutações que aumentará a chance de ocorrer especiação. Após muitos eventos de especiação, uma única linhagem terá dado origem a inúmeras espécies com características distintas, mas que ainda guardam certa semelhança entre si (sinal filogenético); tudo isso devido ao acaso. Assim, a princípio, não é preciso haver seleção natural para que haja evolução nem para que haja a produção de novas espécies.

Apesar de não ser indispensável para a evolução, é a seleção natural quem dita o ritmo da evolução. A seleção tem um efeito contraditório na evolução, podendo restringi-la ou promovê-la (Schwenk, 2002), dependendo da situação. Se uma mutação aumentar a aptidão de um indivíduo (aumento do número de descendentes), essa mutação será selecionada positivamente e se fixará na população. Uma mutação que leve ao aumento da eficiência no uso de um recurso limitante, *e.g.*, fará com que o mutante seja mais competitivo e conseqüentemente, mais fértil. Essa mutação tenderá a se fixar na população à medida que os descendentes desse mutante excluem os descendentes dos não-mutantes; isso até que um novo mutante ainda mais eficiente surja e comece a excluir seus antecessores. Esse processo se repete até que os indivíduos atinjam uma eficiência bem próxima à máxima possível. A partir desse ponto ótimo, qualquer nova mutação tem mais chance de diminuir a aptidão do que de aumentá-la.

Quando a população atinge um ótimo adaptativo, dificilmente ela sairá desse ótimo, a não ser que a alteração das condições ambientais mude o ótimo de lugar. O caminho evolutivo percorrido pela espécie desde a condição sub-ótima até o ponto ótimo é conduzido pela seleção natural, que favorece os indivíduos mais eficientes e é chamada de seleção direcional. Quando uma característica chega a uma conformação ótima, a seleção tende a excluir qualquer mutação que altere o atributo em questão, pois qualquer desvio em relação ao ótimo torna o indivíduo menos eficiente do que os demais indivíduos da sua população. Nesse caso, a seleção é estabilizadora e constitui uma restrição evolutiva, pois dificulta ou até impede o atributo de continuar evoluindo. Essa situação de paralização evolutiva (*stasis*) é mantida enquanto as condições ambientais e, conseqüentemente, o ótimo permanecerem os mesmos. Essa visão da evolução é suportada pelo registro fóssil, em que os táxons permanecem praticamente inalterados por longos períodos evolutivos enquanto novas espécies que divergem desses táxons parecem evoluir rapidamente para novos fenótipos (equilíbrio pontuado

de Gould & Eldrege, 1977). Se a *stasis* de uma espécie se mantiver por tempo suficiente, podem ser selecionados mecanismos regulatórios que promovam e assegurem a estabilidade do fenótipo, que passa a ser mais resistente às mutações.

A resistência de um fenótipo à seleção direcional é outro tipo de restrição evolutiva conhecida como restrição genética e é mantida por mecanismos como a pleiotropia (Schwenk 2002). A pleiotropia é uma forte restrição à evolução, pois qualquer mutação em um gene pleitrópico altera mais de um atributo ao mesmo tempo (Schwenk, 2002). A princípio, quanto maior o número de atributos alterados de uma só vez, menor a chance de todas essas alterações fenotípicas terem um efeito positivo no desempenho do organismo. Outra forma de restrição genética se dá quando dois ou mais atributos devem agir sinergicamente de modo a desempenhar uma única função (Schwenk, 2002): se, *e.g.*, um mutante apresenta área foliar duas vezes maior do que a média, mas mantém a mesma quantidade de elementos estruturais na folha, a folha perde sustentação e não intercepta adequadamente a radiação solar. Outros mecanismos como a canalização (tamponamento do efeito das mutações ao longo do desenvolvimento) ou a simples falta de variação genética também podem restringir a evolução, embora este último tipo de restrição não deva persistir por muito tempo na população (Schwenk, 2002). As restrições genéticas são produto de uma seleção estabilizadora passada e duradoura e, em certa medida, restringem a capacidade adaptativa das espécies para ocupar ambientes diferentes daqueles em que evoluíram seus ancestrais. Em manchas de floresta que se espalham pelos campos sulinos, *e.g.*, todas as espécies de Magnoliidae ocorrem em um mesmo tipo de hábitat, no caso manchas de um mesmo tamanho (Duarte, 2011).

É pouco provável, no entanto, que todos os atributos de um organismo estejam sob o efeito de uma restrição evolutiva (seleção estabilizadora ou restrição genética). Alguns atributos devem ter pouco ou nenhum impacto na aptidão dos organismos e, por isso, sofrem pouca ou nenhuma pressão seletiva. Justamente por não serem selecionados, os atributos menos pressionados devem ser os atributos mais genética e fenotipicamente variáveis de um organismo. Como a variação é a base em que opera a seleção direcional, os atributos mais variáveis serão também os mais sujeitos a evoluírem rapidamente, podendo inclusive adquirir novas e inusitadas funções, permitindo assim a ocupação de outros tipos de ambiente. Essa é a lei do mínimo esforço evolutivo, segundo a qual os atributos mais variáveis são também os que evoluem mais rapidamente (Niklas, 1997). É interessante notar, porém, que assim que

um atributo neutro adquire uma nova função, ele passa a ter um efeito importante na aptidão do organismo e, conseqüentemente, passa a ser selecionado. Os organismos, portanto, devem ser mosaicos evolutivos compostos de atributos em diferentes fases evolutivas e com diferentes graus de engessamento por restrição genética.

Em um mesmo organismo devem coexistir atributos neutros, atributos em pleno processo de evolução, atributos recém-estabilizados, mas ainda não engessados por restrições genéticas, e atributos geneticamente restringidos que se mantiveram inalterados por um longo período evolutivo (evolução em mosaico). A evolução em mosaico é bem comum em plantas (Niklas, 1997) e um bom exemplo parecem ser as Asteraceae: todas as milhares de espécies dessa família conservaram o mesmo tipo de inflorescência, no entanto adotaram uma gama incrível de estratégias ecológicas (há herbáceas anuais, arbustos, suculentas de áreas secas, lianas e árvores). Apesar dessa diversidade de estratégias ecológicas, a inflorescência do tipo capítulo parece restringir o tamanho das sementes, que em geral são pequenas, o que por sua vez restringe o tipo de habitat de regeneração dessas plantas (Coomes & Grubb, 2003). Um único organismo, portanto, terá atributos conservados que lhe imporão um determinado tipo de habitat ao mesmo tempo em que atributos mais lábeis lhe permitirão ocupar diferentes tipos de micro-habitat. Extrapolando essa propriedade para a população, teremos que todos os indivíduos ocuparão um mesmo tipo de habitat, devido a atributos conservados que são compartilhados por todos. Ao mesmo tempo, diferentes tipos de indivíduos ocuparão diferentes tipos de micro-habitat, devido a características variáveis, mas que os tornam mais adaptados a esses micro-habitats. Quando, em uma mesma população, uma característica lábil passa a afetar diferentemente a aptidão dos indivíduos conforme o tipo de micro-habitat, essa característica passa a sofrer uma seleção do tipo divergente.

A seleção divergente ocorre quando a população se encontra em um ambiente heterogêneo e uma mesma característica possui pelo menos dois estados adaptativos. Ambientes heterogêneos possuem diferentes recursos e condições abióticas, o que faz com que tenham mais de um ótimo adaptativo: florestas, *e.g.*, são bem heterogêneas no que diz respeito à luminosidade, possuindo desde áreas extremamente sombreadas até áreas de clareira totalmente iluminadas. Só a presença de dois ótimos, porém, não garante a ocorrência da seleção divergente; é preciso que a característica possua diferentes estados e que cada estado aumente o desempenho dos indivíduos em pelo menos um dos micro-habitats. Se, numa população de plantas de sub-bosque adaptadas

à sombra, surge um mutante que tem um melhor desempenho em clareiras do que na sombra, a tendência é que esses mutantes sejam favorecidos quando estiverem em clareiras. Essa seleção em duas direções, que define a seleção divergente (Rundle & Nosil, 2005), resulta em dois grupos de indivíduos de uma mesma população (subespécies) evoluindo no sentido dos dois ótimos adaptativos (sub-bosque e clareira, no exemplo). No decorrer dessa evolução divergente, no entanto, há a chance de que seja selecionado um gene pleiotrópico que expresse um atributo adaptativo a um dos micro-habitat e um atributo ligado à reprodução (Rice & Salt, 1990). Quando isso ocorrer, poderá haver mudanças no comportamento reprodutivo, incompatibilidade de gametas ou outro mecanismo de isolamento reprodutivo entre as duas subespécies, levando ao surgimento de duas novas espécies.

A especiação causada por seleção divergente é conhecida como seleção ecológica e tem uma propriedade importante: as espécies-filhas necessariamente devem ser ecologicamente mais divergentes do que seria esperado por um modelo de evolução ao acaso. Essa propriedade é justamente o contrário do esperado quando ocorre seleção direcional ou estabilizadora: as espécies-filhas devem ser mais parecidas ecologicamente do que seria esperado ao acaso. Os efeitos desses diferentes tipos de seleção e de especiação, acumulados ao longo do tempo evolutivo, geram padrões de diversidade de espécies (número de espécies) e de diversidade ecológica (número de estratégias ecológicas) incompreensíveis se não considerarmos a história filogenética dos organismos estudados (Swenson, 2011). Por exemplo, se a diversidade de espécies de um lugar for muito maior do que a diversidade ecológica (como é o caso da floresta estudada neste trabalho), é porque: 1) as espécies se originaram de um surto muito recente de especiação não-ecológica e por isso ainda são muito parecidas ecologicamente; 2) as espécies são antigas, mas vem sendo mantidas parecidas por seleção estabilizadora; 3) as espécies descendem de um grupo restrito (uma única ordem, *e.g.*) que possui uma série de restrições genéticas que a impedem de diferenciarem-se ecologicamente; 4) as espécies se originaram de ramos distintos, mas convergiram recentemente ou no decorrer da evolução (paralelismo). A análise da diversidade filogenética (soma da quantidade de história evolutiva exclusiva de cada ramo; Faith, 1992) aliada à análise do sinal filogenético nos permite distinguir entre essas alternativas. Uma alta diversidade filogenética e um alto sinal filogenético, *e.g.*, indica que a segunda hipótese é a mais provável. Um problema dessa abordagem é que é impossível distinguir entre os efeitos da seleção estabilizadora e os efeitos das restrições

genéticas, problema esse que só pode ser resolvido através de experimentação: se, ao removermos a pressão seletiva, os indivíduos continuarem apresentando o mesmo fenótipo, é sinal de que restrições genéticas estão restringindo a evolução dessa população (Donovan *et al.*, 2011).

As florestas tropicais nos oferecem uma ótima oportunidade para estudar padrões de diversidade, afinal são os ecossistemas terrestres mais diversos e talvez um dos mais antigos. A diversidade exuberante dessas florestas dá a impressão de que esse é um ecossistema benigno (Swenson, 2011), com temperaturas médias elevadas, grande umidade, sem grandes oscilações de temperatura e de insolação ao longo do ano, enfim, as condições ideais para o crescimento das plantas. Além dessa estabilidade ao longo do ano, os trópicos sempre estiveram livres do congelamento durante as glaciações, o que explicaria em parte a tamanha diversidade de espécies em relação às florestas temperadas (Morley, 2000). Um fato que corrobora a visão das florestas tropicais como refúgios antigos e estáveis é a presença dos grupos mais basais das angiospermas (Morley, 2000). Por outro lado, estudos palinológicos demonstraram que as florestas tropicais foram tão afetadas pelas glaciações quanto os ecossistemas temperados (Morley, 2000), pondo em xeque a visão dos trópicos como ambientes estáveis. Esses períodos secos teriam causado o avanço das savanas e a retração e fragmentação das florestas, que constituíram refúgios para as espécies de floresta. Segundo a teoria dos refúgios, repetidos ciclos de retração e expansão teriam produzido grande diversificação de espécies via especiação alopátrica (Mayr & O'Hara, 1986), que não é necessariamente acompanhada de diversificação ecológica. Outro aspecto interessante dessas florestas é que são um dos ecossistemas mais produtivos da Terra (Clark *et al.*, 2001), o que as deve tornar também um dos ecossistemas mais competitivos para as plantas: a alta estatura da floresta, *e.g.*, é uma evidência da intensidade da competição por luz. Um agravante é que essas florestas ocupam solos muito pobres em nutrientes, o que deve fazer com que a competição por nutrientes seja também intensa. Por esse ponto de vista, não há nada de benigno nas florestas tropicais.

## 2.2 Objetivo

Dado que a formação de um conjunto de espécies pode ocorrer por meio de diferentes processos evolutivos e de especiação, o objetivo deste capítulo é entender por que na floresta estudada há tantas espécies com estratégias ecológicas tão parecidas (figura 1.6, do Capítulo 1). A explicação mais simples é que ao longo da evolução dessas espécies a taxa de especiação foi maior do que a taxa de divergência ecológica, mas há duas formas de essa discrepância ter ocorrido: aumento da taxa de especiação ou diminuição da taxa de divergência ecológica. Se as florestas tropicais forem realmente um ecossistema antigo e estável, o ótimo adaptativo não deve ter se alterado substancialmente ao longo do tempo evolutivo. Com um ótimo fixo, é provável que as estratégias ecológicas das espécies tenham se conservado ao longo da evolução, reduzindo a taxa de divergência ecológica em relação à taxa de especiação. Nesse caso, espera-se que a diversidade filogenética seja maior do que a ecológica e que as estratégias ecológicas apresentem um forte sinal filogenético. No entanto, se as florestas passaram por vários ciclos de retração e expansão recentes, a taxa de especiação (nesse caso, alopátrica) deve ter aumentado em relação à taxa de divergência ecológica, produzindo várias espécies parecidas filogenética e ecologicamente. Nesse caso, espera-se que a diversidade filogenética seja baixa, pois a maior parte das espécies seria recente, e que o sinal filogenético das estratégias ecológicas seja fraco. Essa última hipótese não requer que tenha havido pressão estabilizadora, porém, as duas coisas (pressão estabilizadora e surto de especiação recente) podem ter ocorrido juntas. A fragmentação da floresta em refúgios pode ter aumentado a taxa de especiação ao mesmo tempo em que preservou as condições da floresta original, produzindo uma seleção estabilizadora. Nesse caso, espera-se que a diversidade filogenética seja baixa, mas que o sinal filogenético seja forte.

Outra explicação possível para a diferença entre a diversidade de espécies e a diversidade ecológica é que tenha havido paralelismo ou convergência das estratégias ecológicas. Se as florestas forem ambientes instáveis e muito competitivos, o ótimo adaptativo deve estar sempre se movendo à medida que novas espécies surgem e velhas espécies se extinguem (Inouye & Stinchcombe, 2001). À medida que o ótimo se move em uma direção, a maioria das espécies evolui nessa mesma direção, fazendo com que tenham sempre a mesma estratégia ecológica. Nesse caso, como não é preciso que haja um aceleração da taxa de especiação, a diversidade filogenética pode ser elevada; ao

mesmo tempo, a instabilidade do ótimo adaptativo impede que as estratégias se conservem ao longo da evolução e por isso espera-se que o sinal filogenético seja fraco. Assim, estamos diante de quatro hipóteses (resumidas na tabela 2.1) que podem ser testadas a partir da análise da diversidade filogenética e do sinal filogenético encontrado nas estratégias ecológicas das espécies estudadas.

Finalmente, a diversidade ecológica pode não ser maior simplesmente porque nem todos os tipos de estratégia são possíveis. A seleção pode atuar não apenas no estado ou no valor de um atributo, mas também na combinação de atributos, especialmente quando uma função vital depende da ação conjunta e coordenada de diferentes atributos (seleção interna; Schwenk, 2002). A seleção, portanto, exclui os indivíduos com combinações não funcionais de atributos e favorece aqueles com as combinações mais eficientes. Porém, é possível que várias combinações diferentes sejam viáveis, mas geralmente essas combinações seguem certas regras: uma planta só poderá atingir uma altura maior se o caule for reforçado; uma folha pequena perde tanta água quanto uma folha maior, mas com uma cutícula mais espessa. Essas regras podem se manifestar na forma de razões alométricas ou de demandas conflitantes e fazem com que os atributos estejam correlacionados entre si. Assim, ao reduzir o número de combinações de atributos viáveis, a seleção também reduz as estratégias ecológicas possíveis. Se essa for a causa da baixa diversidade ecológica nas espécies estudadas, esperamos que os atributos estejam correlacionados entre si.

**Tabela 2.1.** Resumo das quatro hipóteses que explicam como a diversidade de estratégias ecológicas pode ser menor do que a diversidade de espécies. As predições são feitas com base na diversidade filogenética (DF) das espécies e no sinal filogenético (SF) das estratégias ecológicas dessas espécies.

Hipótese	Explicação	Predições
<b>A taxa de especiação foi maior do que a taxa de divergência ecológica.</b>		
Baixa taxa de divergência ecológica.	Ambientes estáveis causam seleção estabilizadora.	Alta DF; SF forte
Alta taxa de especiação.	Fragmentação do habitat promove especiação alopátrica.	Baixa DF; SF fraco
Baixa taxa de divergência e alta taxa de especiação.	Refúgios mantêm as condições originais do habitat, ao mesmo tempo em que promovem a especiação alopátrica.	Baixa DF; SF forte
<b>As espécies convergiram ou evoluíram paralelamente.</b>		
	Espécies de diferentes ramos filogenéticos adquiriram a mesma estratégia ecológica.	Alta DF; SF fraco

## 2.3 Material e métodos

### *Diversidade filogenética*

Reconstruímos a filogenia das 157 espécies dominantes da reserva do Cabo Frio (PDBFF, Manaus) com base em trabalhos de filogenia molecular obtido de várias fontes. Reconstruímos a relação entre as ordens com base na topologia da árvore gerada pelo APGIII (2009); obtivemos a relação entre as famílias a partir dos dados contidos no site *Phylomatic* (Webb & Donoghue, 2005); obtivemos a relação entre os gêneros a partir da literatura específica (tabela A.2 do Apêndice); e não reconstruímos a relação entre as espécies de um mesmo gênero por falta de informações na literatura ou pela incoerência das filogenias publicadas. Com esses dados construímos uma árvore topológica para os 83 gêneros das espécies estudadas.

Calculamos a distância filogenética ( $D_F$ ) entre as espécies com base nessa árvore topológica seguindo a mesma metodologia do trabalho de Pillar & Duarte (2010). Calculamos a  $D_F$  com base em uma matriz das 157 espécies e de 22 variáveis filogenéticas categóricas. Das 22 variáveis filogenéticas, quatro são as próprias classificações taxonômicas: espécies, gênero, família e ordem. Criamos as outras 18 variáveis 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. Usamos a dissimilaridade de Gower (1971) para calcular a  $D_F$ . Para calcular a diversidade filogenética usamos a mesma metodologia usada para calcular a diversidade ecológica (ver metodologia do Capítulo 1): usamos uma modificação do índice de dispersão funcional (função *fdisp* do pacote “FD”; Laliberté & Shipley, 2011), que se baseia nas  $D_F$  entre as espécies; nesse caso, o índice calcula a dispersão das espécies no espaço filogenético (DEEF). Para tornar a diversidade filogenética comparável à diversidade ecológica dessas espécies, padronizamos as distâncias antes de calcular DEEF e dividimos o valor de DEEF pelo valor máximo teórico de DEEF, que é o mesmo máximo teórico de DEEA, pois o número de espécies é o mesmo; tomamos o mesmo procedimento para calcular DEEA. Fizemos a padronização das distâncias com base na amplitude das distâncias, segundo a fórmula abaixo:

$$x' = (max - x) / (max - min) ;$$

onde  $x'$  é a distância padronizada,  $x$  é a distância bruta e *max* e *min* são a maior e a menor distância, respectivamente. Essa padronização tem o efeito de padronizar as distâncias em uma escala de zero a um tornando-as comparáveis. Da mesma forma, ao

dividir DEEF e DEEA pelo máximo teórico, enquadramos o índice de dispersão funcional em uma escala de zero a um, que é mais intuitiva. Finalmente, para testar a diferença entre DEEF e DEEA (já devidamente padronizados) fizemos 9999 simulações de reamostragem (*bootstrapping*); a cada simulação, reamostrávamos as 157 espécies com reposição e calculávamos a DEEF e a DEEA. Ao final, havia 9999 valores de DEEF e de DEEA, com os quais calculamos os quantis de 97,5% e 2,5%, que consideramos como envelope de confiança.

### *Sinal filogenético*

Para obter o sinal filogenético das estratégias ecológicas calculamos a correlação entre a dissimilaridade ecológica ( $D_B$ ) e a distância filogenética ( $D_F$ ) entre as 157 espécies. A correlação entre  $D_B$  e  $D_F$  é um dos modos de se calcular o sinal filogenético (Pillar & Duarte, 2010). Para descobrir qual a chance de se encontrar ao acaso ( $p$ ) um sinal igual ao observado, usamos 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  $p$ , fizemos 9999 simulações em que permutava ao acaso as linhas e colunas de  $D_B$ ; ao final, dividimos o número de simulações em que a estatística de interesse era maior ou igual à observada pelo número total de simulações mais um. Optamos por incluir o valor observado entre os valores simulados porque isso torna o teste mais exato (Manly, 2006). O teste é unicaudal porque testa a hipótese de que espécies mais aparentadas serão mais parecidas ecologicamente. Como para muitas espécies os atributos densidade da madeira (WD) e massa da semente (SM) foram atribuídos ao nível de gênero (média ou moda do gênero), repetimos essa análise excluindo a variável filogenética *gênero* do cálculo da  $D_F$ , de modo a não incorrer em uma circularidade.

Usamos o mesmo teste para calcular o sinal filogenético em cada um dos treze atributos, também fazendo 9999 simulações para cada teste. Neste caso, porém, corrigimos os valores de  $p$  pelo método sequencial de Holm-Bonferroni, que conserva mais o poder do teste do que a correção de Bonferroni (Holm, 1979). Repetimos a mesma análise para os atributos WD e SM excluindo gênero do cálculo da  $D_F$ , pois esses atributos não foram medidos ao nível da espécie. Complementarmente, calculamos o sinal filogenético usando uma variável filogenética por vez; isso permite ilustrar como o sinal filogenético varia da base até as pontas da árvore filogenética (Gittleman *et al*, 1998).

Para testar o efeito do sinal filogenético na diversidade ecológica (DEEA), comparamos o valor de DEEA observado com o valor de DEEA dos resíduos da regressão não-paramétrica de  $D_B$  em  $D_F$  ( $D_{B,F}$ ). Extraímos 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. Calculamos 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, reamostrávamos com reposição as 157 espécies e então calculávamos a DEEA. O envelope 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. Fizemos a mesma análise para cada um dos treze atributos separadamente, mas usando apenas 4999 simulações.

#### *Correlações entre os atributos*

Para testar o grau de dependência entre os atributos calculamos a correlação entre os atributos das espécies (TIPs) e também a correlação entre contrastes filogenéticos independentes (PICs). Calculamos os contrastes usando a função *pic* do pacote “ape” (Paradis *et al.*, 2004). Antes, contudo, foi preciso resolver as politomias presentes na árvore, o que fizemos usando a função *multi2di* do mesmo pacote. Após a resolução das politomias, atribuímos um comprimento igual a zero para os novos ramos formados e um comprimento igual a um para os ramos originais e, enfim, calculamos os contrastes filogenéticos. Tanto no caso dos TIPs, como no caso dos PICs, usamos 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, transformamo-lo em duas variáveis binárias: ZOO (zoocoria) e ANE (anemocoria). Como há apenas duas espécies ectozoocóricas, fundimos as categorias ecto- e endozoocórica na categoria zoocórica.

Finalmente, para testar o efeito das correlações entre os atributos na DEEA, fizemos um teste de permutação em que permutávamos ao acaso os atributos entre as espécies. A cada uma das 9999 simulações, calculávamos o valor de DEEA. Calculamos 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, repetimos o teste usando  $D_B$  sem a pesagem diferencial dos atributos.

## 2.4 Resultados

### *Diversidade filogenética*

A árvore filogenética apresenta considerável riqueza filogenética (Figura 2.1), sendo composta por 16 ordens, 29 famílias e 83 gêneros. No entanto, alguns ramos são muito melhor representados: apenas três ordens (Ericales, Fabales e Malpighiales) detêm 97 (62%) das 157 espécies estudadas; o mesmo ocorre no nível de família, em que três famílias (Fabaceae, Sapotaceae e Lecythidaceae) possuem 76 espécies (48%); no nível de gênero o desequilíbrio é menor, mas continua ocorrendo, com três gêneros (*Pouteria*, *Eschweilera* e *Protium*) detendo 36 espécies (23%). Por outro lado, vários ramos estão mal representados: oito ordens têm três espécies ou menos, treze famílias possuem duas espécies ou menos e 54 gêneros possuem apenas uma espécie. A média de espécies por ordem, família e gênero é de 9,8 (DP = 12,4), 5,4 (DP = 7,5) e 1,9 (DP = 2,3), respectivamente.

A diversidade filogenética (DEEF) do conjunto de espécies é de 84%. Este valor está bem acima do encontrado para a diversidade ecológica (DEEA = 18% , também em uma escala de zero a um; Capítulo 1). Contudo, como as distâncias que são usadas para se calcular DEEF são arbitrárias, é razoável supor que a diferença entre DEEF e DEEA é um mero artefato. De fato, quando padronizamos as distâncias filogenéticas e as dissimilaridades ecológicas antes de calcular DEEF e DEEA, o valor de DEEF passa a ser menor do que a metade do valor de DEEA (DEEF = 30% e DEEA = 64%). Os envelopes de confiança obtidos por *bootstrapping* para DEEF e DEEA não se sobrepõem ( $18\% < IC_{DEEF} < 24\%$  ;  $39\% < IC_{DEEA} < 44\%$ ), indicando que a diferença entre as diversidades filogenética e ecológica são significativas.

A diversidade ecológica varia muito entre os diferentes grupos taxonômicos (figura 2.1): enquanto alguns grupos apresentam considerável variedade de tipos de estratégia, outros apresentam um único tipo. Todas as espécies de Vochysiaceae, *e.g.*, adotaram a estratégia do tipo 5; em Lecythidaceae, 16 das 18 espécies adotaram o tipo 1. Já em alguns grupos, como *Protium*, *Pouteria* e Moraceae, se observa uma mistura de estratégias do tipo 1 e do tipo 2. Finalmente, alguns grupos como Fabaceae têm grande

variedade de estratégias (tipos 1, 2, 5, 6, 10 e 11, embora o tipo 1 ainda seja o mais comum). Laurales, Malpighiales e Myrtales também apresentam considerável diversidade ecológica, cada uma com quatro tipos de estratégia. Malvaceae e Olacaceae, apesar de terem apenas três espécies representadas, são grupos ecologicamente diversos, pois cada espécie é de um tipo diferente, ao contrário do que ocorre com Apocynaceae, que também tem três espécies, mas só um tipo de estratégia.

A distribuição dos tipos entre os clados pode variar muito, podendo ser muito ampla ou muito restrita. Alguns tipos, como o tipo 1 e 2 são quase onipresentes ao longo da filogenia, só não ocorrendo em grupos pouco representados (o tipo 1 só não ocorre em Arecales e Caryophyllales e o tipo 2 não ocorre em Arecales, Gentianales, Solanales, Cucurbitales, Oxalidales). Alguns tipos, em contrapartida, só aparecem uma única vez e em clados isolados: o tipo 9 só é representado pela palmeira *Oenocarpus bacaba* Mart., única monocotiledônea entre as espécies estudadas; o tipo 8 só aparece na única espécie de Myrtaceae (*Myrcia grandis* McVaugh), um clado isolado dentro de Myrtales; e o tipo 6 aparece na única espécie de um clado relativamente isolado dentro de Fabaceae (*Dinizia excelsa* Ducke, a maior árvore emergente da região). Os tipos 10 e 11 também estão restritos à subfamília Mimosoideae, mas dividem espaço com espécies diferentes dos gêneros *Abarema* e *Inga* (ao contrário das outras Mimosoideae, essas espécies não possuem foliólulos diminutos). Finalmente, alguns tipos aparecem várias vezes, mas em clados não relacionados: o tipo 4 ocorre quatro vezes em clados muito distintos (Lauraceae, Chrysobalanaceae e Sapotaceae); o tipo 3 ocorre nos grupos-irmãos Laurales e Magnoliales e no grupo Santalales, que guarda pouca relação com os dois primeiros; o tipo 5 ocorre em Vochysiaceae (onde predomina), Malvaceae e em um clado isolado dentro de Fabaceae; o tipo 7 ocorre em Malpighiales (Euphorbiaceae e Violaceae) e em Caryophyllales (Nyctaginaceae).



### *Sinal filogenético*

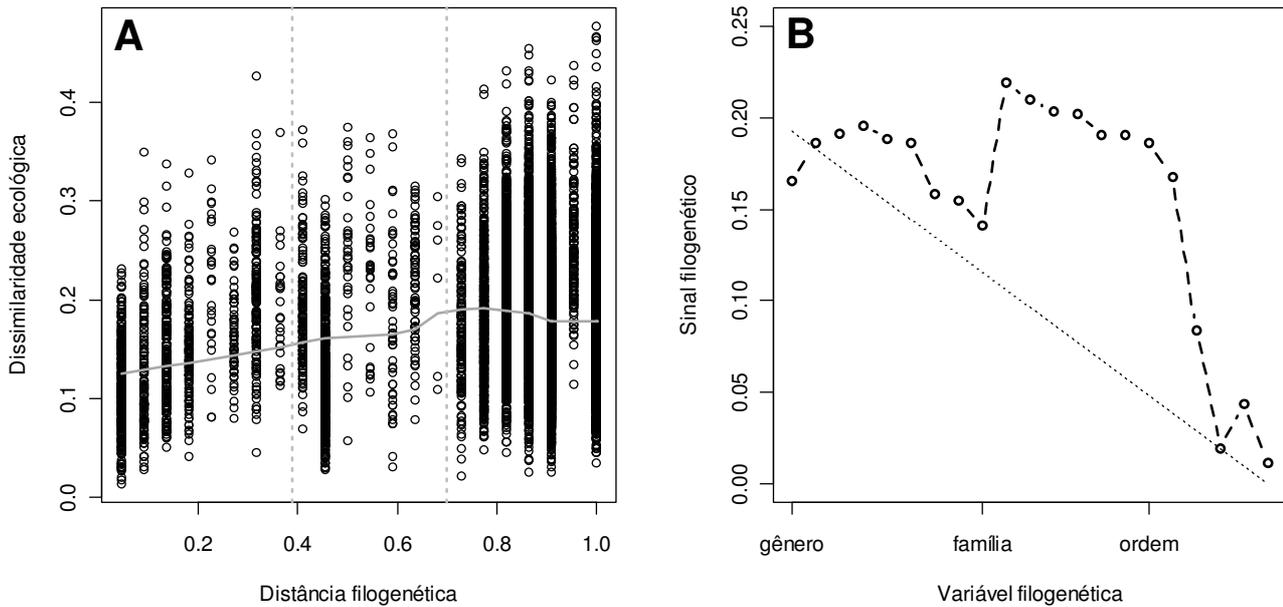
As espécies mais aparentadas são em geral mais parecidas ecologicamente, embora haja uma grande variação: a dissimilaridade ecológica entre espécies-irmãs pode ser quase zero, mas também pode ser relativamente grande (figura 2.2 A). O gráfico da figura 2.2 A pode ser dividido horizontalmente em três terços, o primeiro terço trata da dissimilaridade ecológica ( $D_B$ ) entre espécies que pertencem à mesma família, o segundo de espécies da mesma ordem e o terceiro de espécies filogeneticamente distantes. No primeiro terço do gráfico parece haver um piso e um teto para  $D_B$  entre as espécies que aumentam à medida que aumenta a distância filogenética ( $D_F$ ) entre elas. No terceiro terço, o piso parece diminuir à medida que o teto aumenta, o que faz com que a amplitude da  $D_B$  entre as espécies aumente à medida que aumenta a  $D_F$ . O segundo terço não apresenta um padrão muito claro, mas é certamente o ponto de inflexão da curva que descreve a relação entre  $D_B$  e  $D_F$ .

O sinal filogenético geral (correlação entre  $D_B$  e  $D_F$ ) é significativo quando consideramos todas as características juntas (tabela 2.2). Quando analisamos as características separadamente, porém, quatro das treze características não apresentaram sinal filogenético significativo e as demais características apresentaram sinais de diferentes magnitudes (tabela 2.2). A correção aplicada ao cálculo do sinal filogenético das características WD e SM não alterou substancialmente os resultados (tabela 2.2).

O sinal filogenético também variou bastante entre as variáveis filogenéticas (figura 2.2 B). O esperado sob um modelo neutro (browniano) de evolução é que o sinal filogenético diminua à medida que voltamos no tempo (gênero  $\rightarrow$  ordem), o que de fato ocorre com as variáveis filogenéticas hierarquicamente superiores (queda do sinal nas variáveis acima de ordem). No entanto, a expectativa é quebrada duas vezes: na variável família o sinal filogenético cai bruscamente e na variável gênero o sinal volta a cair (figura 2.2 B). As variáveis filogenéticas que produziram os maiores sinais são as que estão entre ordem e família e entre família e gênero (figura 2.2 B).

Quando removemos o efeito do sinal filogenético geral na diversidade ecológica das espécies (DEEA) tivemos um resultado muito interessante: a DEEA diminuiu significativamente após a remoção do sinal filogenético (figura 2.3), contrariando a hipótese de restrição filogenética. O resultado da mesma análise para cada uma das características separadamente foi consistente com esse padrão, sendo que em apenas duas das características (NUF e DM) a DEEA observada foi menor do que a DEEA após a remoção do sinal filogenético (figura 2.3). Apesar de nas demais características a

DEEA observada ter sido sempre maior do que a DEEA após a remoção do sinal filogenético, em apenas quatro características (PLC, NLC, SLA e WD) essa diferença foi significativa (os envelopes de confiança não se sobrepuseram; figura 2.3).



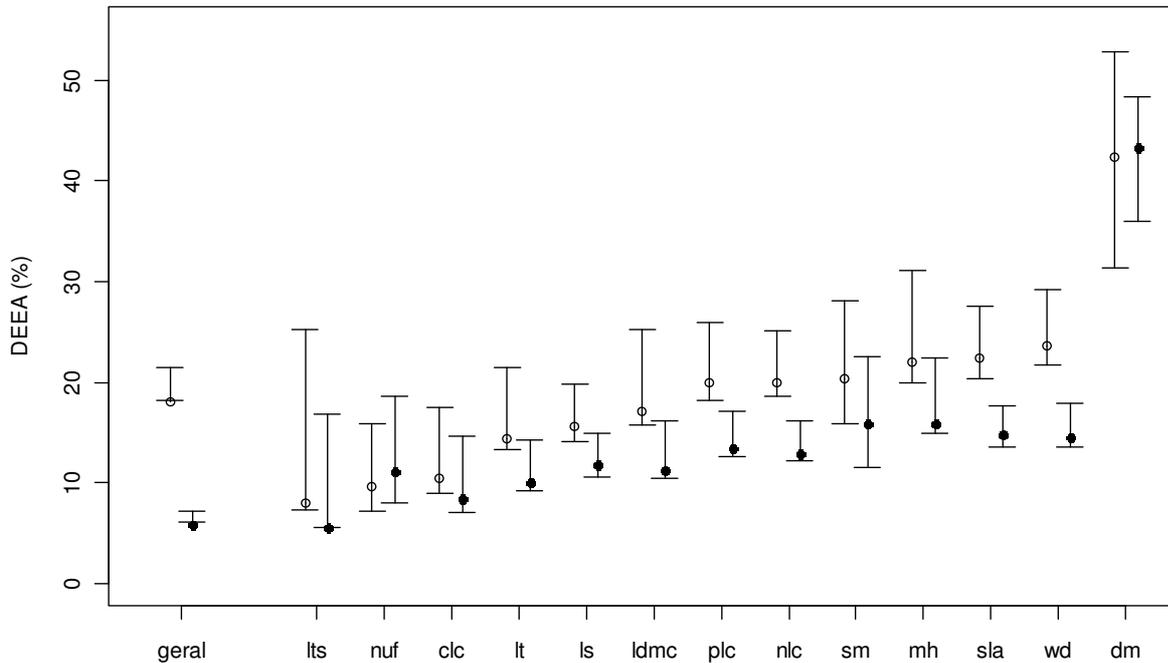
**Figura 2.2.** Sinal filogenético das estratégias eco-fisiológicas das 157 espécies estudadas. **(A)** Relação entre as distâncias filogenéticas e a dissimilaridade ecológica das espécies. A linha cinza representa a regressão polinomial ponderada localmente ajustada aos dados. **(B)** Sinal filogenético produzido por cada uma das variáveis filogenéticas. A linha pontilhada é o sinal filogenético esperado por um modelo browniano de evolução. As três variáveis filogenéticas em destaque são taxonômicas e as demais foram derivadas da topologia da árvore filogenética dessas espécies.

**Tabela 2.2.** Sinal filogenético geral e de cada característica calculado como a correlação entre as distâncias filogenéticas e as dissimilaridades ecológicas entre as 157 espécies de árvores estudadas. Usamos o teste de permutação de Mantel (9999 simulações) para calcular a significância dos sinais encontrados.

<b>Característica</b>	<b>Descrição</b>	<b>Sinal filogenético</b>
<b>GERAL</b>	Todas as características juntas	0,19***
<b>GERAL'</b>	Todas as características juntas (sem contar gênero)	0,19***
<b>WD</b>	Densidade da madeira	0,11***
<b>WD'</b>	Densidade da madeira (sem contar gênero)	0,11***
<b>CLC</b>	Conteúdo de carbono na folha	0,11**
<b>SM</b>	Massa da semente	0,08**
<b>LDMC</b>	Conteúdo de matéria seca	0,08*
<b>SM'</b>	Massa da semente (sem contar gênero)	0,07**
<b>NLC</b>	Conteúdo de nitrogênio na folha	0,07*
<b>MH</b>	Altura máxima	0,07*
<b>LTS</b>	Força tensil da folha	0,06*
<b>PLC</b>	Conteúdo de fósforo na folha	0,06*
<b>SLA</b>	Área foliar específica	0,05*
<b>DM</b>	Modo de dispersão	0,05
<b>LS</b>	Área da unidade foliar	0,04
<b>LT</b>	Espessura da folha	0,04
<b>NUF</b>	Número de unidades foliares	0,03

\* Remoção de gênero do cálculo das distâncias filogenéticas.

\*  $p < 0,05$  ; \*\*  $p < 0,01$  ; \*\*\*  $p < 0,001$



**Figura 2.3.** Efeito da remoção do sinal filogenético na diversidade ecológica (dispersão das espécies no espaço de atributo, DEEA). Fizemos a análise para todas as características juntas (geral) e para cada característica separadamente. Pontos abertos são os valores de DEEA observados e pontos cheios são a DEEA após a remoção do sinal filogenético. As barras são envelopes de confiança calculados como os quantis de 2,5% e 97,5% de 9999 (sinal geral) ou de 4999 (sinal de cada característica) simulações feitas por reamostragem das espécies.

### *Correlações entre os atributos*

A análise de correlação entre os atributos mostrou que os atributos foliares estão fortemente correlacionados entre si ao contrário dos demais atributos (na tabela 2.3 os atributos foliares estão destacados). Considerando apenas os contrastes filogenéticos (PICs), não há nenhum atributo foliar que não esteja correlacionado com pelo menos outros dois atributos foliares: SLA é o que está correlacionado ao maior número de outros atributos foliares (seis) e pode ser considerado como um atributo diagnóstico do tipo de folha; PLC está correlacionado a outros quatro atributos foliares; LS, LTS, LT, NUF e NLC estão correlacionados a três outros atributos foliares; e LDMC e CLC estão correlacionados a apenas dois e um atributos foliares, respectivamente, sendo os atributos foliares mais independentes dos demais. Entre os atributos não-foliares apenas uma correlação foi significativa (ANE e MH); e entre os atributos foliares e não-foliares apenas duas correlações foram significativas (WD está correlacionado com PLC e com LTS).

Não fez muita diferença nos resultados o uso das espécies (TIPs) ou dos contrastes filogenéticos (PICs): de todas as correlações significativas encontradas usando os TIPs, apenas cinco não foram significativas quando usamos PICs; o contrário só é verdadeiro para uma correlação (diferenças entre os resultados estão destacadas na tabela 2.3). Esse resultado demonstra que algumas correlações devem ser peculiaridades de certos grupos que estão melhor representados no conjunto de espécies estudado, como é o caso das Ericales. Por outro lado, uma correlação só apareceu quando consideramos as relações filogenéticas entre as espécies (WD e PLC), o que indica que não há a correlação entre esses atributos nos grupos melhor representados.

Exceto os atributos foliares, os atributos parecem ser independentes uns dos outros e, portanto, a correlação entre eles não deveria limitar a diversidade ecológica das espécies (DEEA). De fato, a DEEA não se alterou significativamente depois de permutarmos ao acaso os atributos entre as espécies ( $p = 0,45$  ;  $N = 9999$ ). Esse resultado, no entanto, deve ter sido afetado pela pesagem diferencial dada aos atributos e usada para calcular DEEA (tabela A.1 do Apêndice). Por isso, repetimos a análise, desta vez sem usar o mesmo peso para todos os atributos e o resultado foi o oposto, indicando que DEEA é limitada pela correlação entre os atributos foliares ( $p < 0,0001$  ;  $N = 9999$ ).

**Tabela 2.3.** Matriz de correlação entre os atributos. O triângulo inferior da matriz se refere aos coeficientes de Spearman encontrados sem levar em conta a filogenia das espécies (TIPs). O triângulo superior se refere aos coeficientes de Spearman resultantes da correlação entre os contrastes filogenéticos independentes (PICs). O retângulo compreende as correlações entre os atributos foliares. Os resultados discrepantes entre TIPs e PICs estão hachurados. *ZOO* (zoocoria) e *ANE* (anemocoria) se referem às duas variáveis binárias que substituíram a variável categórica DM (modo de dispersão).

	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*	---	---

\*  $p < 0,05$  ; \*\*  $p < 0,01$  ; \*\*\*  $p < 0,001$

## 2.5 Discussão

O conjunto das espécies dominantes é filogeneticamente rico, mas pouco diverso. O conjunto de espécies é rico porque vários ramos da filogenia das angiospermas estão representados, com um elevado número de ordens, famílias e gêneros, especialmente se considerarmos que estamos tratando apenas de espécies de hábito arbóreo, com mais de 10 cm de diâmetro à altura do peito e que são as espécies mais comuns em apenas quatro hectares de floresta. Ao mesmo tempo, o conjunto de espécies é pouco diverso filogeneticamente, pois mais da metade das 157 espécies estudadas são de três ordens; a mesma desigualdade se repete no caso das famílias e gêneros. Há alguns grupos que contribuem substancialmente para a baixa diversidade filogenética e essa contribuição se dá em diferentes níveis: gêneros, famílias e ordens. Alguns gêneros têm muito mais espécies do que a média, como no caso de *Pouteria*, *Eschweilera* e *Protium*, o que aumenta a concentração de espécies em alguns gêneros (a diversidade seria máxima se cada gênero tivesse uma única espécie). Da mesma forma, famílias com muitos gêneros, como Fabaceae, e ordens com muitas famílias, como Malpighiales, concentram espécies nesses ramos e fazem com que a diversidade filogenética seja baixa. O que mais limita a diversidade, porém, é a concentração de espécies em poucos gêneros: como a distância filogenética entre espécies congênicas é a menor possível, quanto maior o número de espécies em um único gênero, menor será as médias das distâncias filogenéticas e menor a diversidade filogenética.

Se gêneros com muitas espécies limitam a diversidade filogenética, Ericales é sem dúvida o principal fator limitante da diversidade filogenética: 18% das espécies dominantes pertencem a apenas dois gêneros desse grupo: *Pouteria* (Sapotaceae) e *Eschweilera* (Lecythidaceae). Fabales e Malpighiales também têm muitas espécies (20% e 13%, respectivamente), mas a primeira tem grande diversidade de gêneros e a segunda tem muitas famílias (figura 2.1), o que ameniza o efeito negativo dessas ordens na diversidade filogenética. Diante desse padrão de distribuição de espécies entre os gêneros, famílias e ordens, é lícito perguntar se esse padrão é apenas um artefato de amostragem, afinal contemplamos apenas as 157 das cerca de 700 espécies de árvores que existem no local de estudo. No entanto, esse não parece ser o caso: quando consideramos todas as espécies, e não apenas as dominantes, temos que 48% das espécies pertencem a apenas três ordens (novamente Malpighiales, Fabales e Ericales); Fabaceae, Sapotaceae e Lauraceae detêm juntas 32% das espécies; e *Pouteria*, *Licania* e

*Ocotea* têm 14% das espécies. Essas proporções são menores do que as observadas entre as espécies dominantes, mas considerando que as espécies dominantes são apenas 1/5 do número total de espécies, essas diferenças não parecem tão grandes. A distribuição desigual das espécies entre os táxons tampouco é exclusiva da floresta estudada: em Barro Colorado, *e.g.*, 42% das espécies pertencem a três ordens (Malpighiales, Gentianales e Fabales), 30% pertencem a três famílias (Fabaceae, Rubiaceae e Moraceae) e 13% pertencem a três gêneros (*Inga*, *Psychotria* e *Ficus*; Kress *et al.*, 2009).

Em vez de exceção, a existência de gêneros super-diversos parece ser uma regra nas florestas tropicais e parece não depender da densidade de espécies do local (tabela 2.4). Mas o que faz com que alguns gêneros tenham tantas espécies? A primeira hipótese é que gêneros são agrupamentos taxonômicos até certo ponto arbitrários e, por isso, podem agrupar espécies que divergiram há muitos de milhões de anos, mas que não divergiram morfologicamente (efeito de pressão estabilizadora); nesse caso, é necessário assumir que houve menor taxa de extinção nesses grupos. A segunda hipótese é que tenha havido um surto de especiação relativamente recente (Gentry, 1989). Há suporte teórico para ambas as hipóteses, mas esse assunto ainda é controverso (Arita *et al.*, 2008): ou a taxa de extinção nos trópicos é baixa, ou a taxa de especiação é alta ou ambos. No entanto, a análise de filogenias moleculares tem fornecido evidências de que o processo predominante nos trópicos é uma alta taxa de especiação (Mittelbach *et al.*, 2007), o que indica que esses gêneros super-diversos são resultado de um surto de especiação recente. Esses surtos de especiação podem ocorrer como consequência de uma radiação adaptativa (Schluter, 2001), que por sua vez pode ter duas causas: extinções em massa ou inovações evolutivas. Após um evento de extinção em massa, as espécies sobreviventes tenderiam a ocupar os nichos vagos deixados pelas espécies que foram extintas (McKinney, 1998); esse processo de diversificação teria favorecido a ocorrência de diversos eventos de especiação (Schluter, 2001). Por outro lado, o surgimento de uma inovação adaptativa pode ter conferido maior plasticidade ou uma vantagem competitiva a uma espécie, dando-lhe acesso a nichos antes restritos (Donoghue, 2005). Esses mecanismos, é claro, assumem que a elevação na taxa de especiação deve ter uma causa ecológica, mas é possível que certos gêneros sejam diversos simplesmente por terem adquirido características reprodutivas que facilitam a ocorrência de isolamento reprodutivo, como apomixia, partenocarpia e autopolinização (Gentry, 1989).

O mesmo tipo de surto de especiação parece ter ocorrido num passado mais distante no ramo que deu origem às Fabaceae e em um passado ainda mais distante no ramo das Malpighiales, o que indica que surtos de especiação são um fenômeno recorrente ao longo da evolução das Angiospermas. É tentador associar a diversificação de Fabaceae, a terceira maior família de plantas, com sua capacidade de nodular (inovação adaptativa), mas a associação com rizóbios já foi documentada em outras nove famílias e nenhuma delas é muito diversa (Doyle & Lukow, 2003). Por outro lado, a nodulação só é comum em duas sub-famílias (Mimosoideae e Papilionoideae), justamente os clados mais diversos dentro de Fabaceae (Doyle & Lukow, 2003). Isso nos leva a pensar que a simbiose com fixadores de nitrogênio pode ter desencadeado o surto de especiação em Fabaceae, que deve ter ocorrido entre 35 e 54 milhões de anos atrás (Doyle & Lukow, 2003). Malpighiales, por sua vez, teve uma radiação mais antiga, há cerca de 70 a 100 milhões de anos (Davis *et al.*, 2005), o que está de acordo com a forma desse ramo na nossa árvore filogenética (figura 2.1). No caso de Malpighiales, o surto de especiação foi provavelmente causado por uma inovação que permitiu a sobrevivência e a reprodução dessas plantas na sombra, permitindo-lhes ocupar o sub-bosque das florestas tropicais da época (Davis *et al.*, 2005). A época de diversificação de Ericales, que também é formado por plantas adaptadas à sombra, coincide com a de Malpighiales (Davis *et al.*, 2005), mas o grande número de espécies nos gêneros *Pouteria* e *Eschweilera* deve ter tido uma origem mais recente. Provavelmente, a diversificação desses gêneros ocorreu junto com a diversificação do gênero *Inga*, que ocorreu entre 2 e 10 milhões de anos atrás, período que compreende o soerguimento dos Andes, a formação do Istmo do Panamá e os ciclos glaciais do Quaternário (Richardson *et al.*, 2001). Esses grandes eventos geológicos seriam a causa dos recentes surtos de especiação que podem ter gerado nada menos do que metade das espécies de plantas neotropicais (Gentry, 1989).

Da mesma forma que os grupos super-diversos nos chamam atenção, a presença de grupos como Arecales, Cucurbitales e Solanales, cada um com uma única espécie, são também intrigantes. Há duas possibilidades: ou as espécies que pertencem a esses grupos pobres são relictas de extinções passadas (quanto mais antigo o ramo, por mais eventos de extinção ele terá passado), ou são linhagens especializadas em outros tipos de habitats. Segundo a hipótese do museu (Stebbins, 1974), o clima estável das florestas tropicais permitiu que as espécies se acumulassem ao longo do tempo: isso explica como alguns grupos muito antigos chegaram aos dias atuais, porém não explica porque

esses ramos que foram tão diversos no passado, agora são representados por poucas espécies. Outras teorias afirmam que se os trópicos são um museu, são um museu muito ruim, pois a perda de espécies lá é tão grave ou até maior do que em outros lugares (Stenseth, 1984). Na maior parte dos casos, a extinção em plantas parece estar ligada ao surgimento de novas linhagens mais competitivas que deslocam as antigas para habitats específicos, como ocorreu com as Gimnospermas após a ascensão das Angiospermas (Knoll, 1984). Nesse caso, alguns ramos estariam mal representados por um efeito de amostragem: Arecaceae, *e.g.*, uma família antiga (surgiu há pelo menos 90 milhões de anos; Soltis *et al.*, 2005), de fato está confinada na Amazônia a áreas muito úmidas ou alagadas, como os baixios (dominados por *Oenocarpus bataua* Mart.; Kahn & de Castro, 1985) e os buritizais (dominados por *Mauritia flexuosa* L.), ou estão restritas ao sub-bosque (dominados por espécies de *Astrocaryum* e *Attalea*; Kahn & de Castro, 1985). Portanto, apesar de ter se diversificado recentemente (entre 65 a 2 milhões de anos atrás; Svenning *et al.*, 2008), Arecaceae parece estar confinada a determinados habitats, onde aliás, é muito bem sucedida.

Ericales e Arecaceae são exemplos extremos de como a diversidade pode variar entre os ramos filogenéticos e demonstram que para entender o padrão geral de diversidade filogenética é preciso considerar a particularidade de cada ramo. Ao mesmo tempo, parece haver um padrão recorrente: sempre que um ramo se diversifica, outro ramo se empobrece. Isso acontece porque talvez haja um limite no número de espécies: novas espécies surgiriam só até que todos os nichos fossem ocupados (McKinney, 1998). Por outro lado, numa escala geológica, o número de espécies de plantas parece estar crescendo exponencialmente (Knoll, 1984) e isso só ocorreria se houvesse o confinamento do nicho ou da distribuição geográfica das espécies (Gentry, 1989). De qualquer forma, ao analisar os ramos individualmente, parece que há um período de grande diversificação, seguido por relativo tempo de estabilidade (ou saturação; McKinney, 1998) e então de declínio. No caso das plantas, a ascensão e o declínio dos ramos parecem estar ligados ao surgimento de inovações adaptativas ligadas à competitividade ou à eficiência reprodutiva (Knoll, 1984). Entre esses dois eventos há um platô em que a taxa de especiação se iguala à de extinção, fazendo com que o número de espécies permaneça relativamente constante, o que provavelmente se deve à saturação do espaço de nicho (McKinney, 1998). Nossa árvore fornece bons exemplos das três fases: *Pouteria*, *Eschweilera*, *Protium*, *Ocotea*, *Licania* e *Inga* estariam em

ascensão; Fabaceae estaria em uma fase pós estabilização; Malpighiales estaria começando a declinar; e Arecaceae estaria em fase adiantada de declínio.

**Tabela 2.4.** Dados de onze parcelas permanentes de florestas tropicais ao redor do mundo. Dados obtidos do *Center for Tropical Forest Science* (CTFS, 2011).

Local	Número de espécies por hectare	Porcentagem do número total de espécies*
Manaus, Brasil	47,2	13%
Lambir, Malásia	23,1	12%
Yasuní, Equador	23,1	11%
Edoro, Congo	20,1	7%
Pasoh, Malásia	16,5	11%
Korup, Camarões	9,9	10%
La Planada, Colômbia	9,6	13%
Luquillo, Porto Rico	9,2	13%
Sinhajara, Sri Lanka	8,3	16%
BCI, Panamá	6,4	13%
Mudumalai, Índia	1,5	16%

\* Soma dos três gêneros mais ricos de cada lugar.

A despeito da heterogeneidade da árvore filogenética, o padrão geral indica uma diversidade filogenética baixa quando comparada à diversidade ecológica, o que indica que: 1) predominam ramos que estão sofrendo surto de especiação; ou 2) os eventos de especiação foram predominantemente causados por divergências ecológicas. A primeira explicação faz sentido, afinal estamos lidando com o conjunto das espécies dominantes e, em teoria, ramos que estão em pleno processo de diversificação devem ter alguma inovação adaptativa que os torna mais competitivos (Knoll, 1984). Já a segunda hipótese parece não explicar por que nos gêneros super-diversos (*Pouteria* e *Eschweilera*) há a dominância da estratégia do tipo 1 (figura 2.1). No entanto, essa aparente homogeneidade dentro desses gêneros pode se dar ou por conservação das estratégias ecológicas (seleção estabilizadora), que geraria um sinal filogenético forte, ou por inércia evolutiva (evolução ao acaso), que também geraria um sinal, porém fraco. O baixo sinal filogenético encontrado indica que a segunda alternativa é a mais provável: as espécies são muito parecidas simplesmente porque divergiram há pouco tempo e não houve tempo suficiente para que se diferenciassem. Ao mesmo tempo,

alguns ramos são ecologicamente diversos, como Fabaceae e Malpighiales, mas estes são também ramos de diversificação mais antiga, o que explicaria a diversidade de estratégias. Finalmente, algumas estratégias aparecem apenas uma vez ou poucas vezes na filogenia e podem representar tanto o surgimento recente de uma nova estratégia, ou a preservação de uma estratégia ancestral não mais adotada pela maioria das espécies. Novamente, o baixo sinal filogenético sugere que essas são estratégias novas, mas, como esses ramos contribuem pouco para o cálculo do sinal filogenético, é impossível afirmar com segurança se essas são estratégias recentes ou relictuais.

Considerando que possa ter havido conservação em certos ramos, no geral não há um sinal filogenético forte: espécies muito aparentadas podem ser tanto muito parecidas ecologicamente ou muito distintas (figura 2.2 A). Um sinal filogenético fraco aliado a uma diversidade filogenética baixa é exatamente o contrário do esperado caso as florestas tropicais pouco tivessem se alterado ao longo do tempo evolutivo. Com um ambiente estável e, conseqüentemente, um ótimo fixo, as espécies tenderiam a conservar seus atributos, que seriam impedidos de evoluir, gerando um forte sinal filogenético. Como eventos de especiação não-ecológicos continuariam acontecendo, a diversidade ecológica acabaria sendo muito menor do que a diversidade filogenética. De modo geral, portanto, a visão de que as florestas tropicais são ambientes extremamente estáveis não foi corroborada; no entanto, parece que as espécies estudadas experimentaram alguns períodos de estabilidade ao longo de sua evolução. Se observarmos a variação do grau de conservação (sinal filogenético) das estratégias ecológicas ao longo do tempo evolutivo (representado pelas variáveis filogenéticas; figura 2.2 B) veremos que houve pelo menos duas fases curtas de estabilidade (platôs): uma logo após a diversificação das ordens e outra um pouco antes da diversificação dos gêneros. Como o esperado num caso de evolução ao acaso (evolução não associada a pressões seletivas) é que o sinal aumente gradualmente ao longo do tempo, sempre que o sinal se mantiver estável é indício de que houve pressão estabilizadora (Gittleman *et al.*, 1998).

O sinal aumenta gradualmente em dois momentos: após o primeiro período de estabilidade e após a separação das famílias. O aumento gradual do sinal indica que durante esse período as estratégias ecológicas tenham evoluído a uma taxa constante, compatível com um modelo de evolução ao acaso. Em três momentos, porém, o sinal filogenético cai bruscamente indicando que a taxa de evolução foi acelerada; e em dois momentos o sinal aumenta rapidamente, indicando que houve uma grande

desaceleração da taxa de evolução. A primeira subida ocorre justamente no momento em que as monocotiledôneas surgem; isso indica que o período de divergência que separou as monocotiledôneas das eudicotiledôneas (cerca de 150 m.a.a.; Wikström *et al*, 2001) foi acompanhado por uma importante diferenciação ecológica que foi mantida até os nossos dias. A queda do sinal filogenético logo após a divergência das monocotiledôneas indica que as eudicotiledôneas continuaram a diversificar-se ecologicamente; esse período se deu entre 150 e 125 milhões de anos atrás (Wikström *et al*, 2001). Esse período de radiação adaptativa, porém, foi interrompido por um período de forte pressão estabilizadora, que coincide com a época de formação da maioria das ordens (entre 125 e 100 m.a.a.; Wikström *et al*, 2001). Esse período de intensa desaceleração da evolução deve ter sido fundamental para que as diferenças ecológicas entre as ordens fossem conservadas; da mesma forma, também devem ter se conservado várias diferenças morfológicas entre esses ramos, o que permitiu aos taxônomos classificar corretamente as plantas em ordens (Soltis *et al.*, 2005).

Depois de um período de estagnação, as estratégias ecológicas voltaram a evoluir, porém em um ritmo mais lento, compatível com o que se esperaria por um modelo de evolução ao acaso. Esse período de deriva teria acabado com um grande evento de radiação adaptativa que coincide com o período em que se formaram as famílias (entre 80 e 50 m.a.a.; Wikström *et al*, 2001). Após esse evento, as estratégias continuaram evoluindo à deriva até que a taxa de evolução novamente desacelerou e um novo, porém menor, evento de radiação aconteceu, culminando com a formação da maioria dos gêneros. De modo geral, portanto, a taxa de evolução das estratégias ecológicas sofreu pulsos de aceleração seguidos por períodos de estabilização (taxa constante de evolução) que coincidem com os eventos de diversificação das angiospermas. Os períodos de diversificação das angiospermas, por sua vez, coincidem com o declínio das gimnospermas no registro fóssil, o que indica que as angiospermas excluíram as gimnospermas competitivamente (Knoll, 1984).

Apesar de ser controversa, a origem das angiospermas provavelmente se deu nos trópicos, como atesta o registro palinológico (Morley, 2000), mas talvez tenha se dado fora das florestas tropicais da época. Angiospermas basais, que não possuem xilema desenvolvido, são evidência de que as primeiras angiospermas eram herbáceas e que ocupavam ambientes muito úmidos. Registros palinológicos, porém, indicam que as primeiras angiospermas surgiram em um ambiente seco ou sazonal, o que teria propiciado a evolução de vasos condutores eficientes (Morley, 2000). Independente da

ordem dos acontecimentos, a evolução dos vasos condutores foi o pré-requisito da evolução de grandes folhas, que teriam permitido às angiospermas invadirem com sucesso as florestas tropicais (Morley, 2000). Entre seu surgimento (início do Jurássico) e a invasão das florestas tropicais (transição entre Jurássico e Cretáceo), as angiospermas pouco se diversificaram (Morley, 2000). No entanto, no início do Cretáceo teve início a ascensão das angiospermas e o conseqüente declínio das gimnospermas e outras traqueófitas (Knoll, 1984). No entanto, a ascensão das angiospermas e o declínio das demais traqueófitas não ocorreram de uma só vez: houve pelo menos quatro períodos de expansão que foram acompanhados pela extinção de outras traqueófitas. A primeira diversificação das angiospermas ocorreu no início do Cretáceo (cerca de 125 m.a.a.), mas durante esse período as angiospermas ocuparam apenas ambientes instáveis (Knoll, 1984); data desse período o surgimento das monocotiledôneas, magnoliídeas e eudicotiledôneas (Wikström *et al*, 2001). Um segundo evento de diversificação ocorreu por volta de 100 milhões de anos atrás (Wikström *et al*, 2001) que coincide com a expulsão das Bennettitales e Gnetales dos trópicos e com a extinção de outras traqueófitas (Knoll, 1984; Morley, 2000); data desse período o surgimento das principais ordens atuais. As coníferas, no entanto, pouco foram afetadas pela ascensão recente das angiospermas e continuaram dominando as florestas tropicais (Morley, 2000). Entretanto, num período de cerca de 20 milhões de anos (entre 90 e 70 m.a.a.), as angiospermas expulsaram as coníferas dos trópicos e avançaram rumo aos polos (Morley, 2000); data dessa época o surgimento de boa parte das famílias que conhecemos hoje (Wikström *et al*, 2001).

Assim, é possível que a oscilação do sinal filogenético ao longo do tempo evolutivo seja um reflexo da invasão das florestas tropicais pelas angiospermas e da conseqüente exclusão competitiva das demais linhagens de traqueófitas. Adicionalmente, é provável que cada processo de radiação esteja relacionado à evolução de um determinado atributo, assim como prevê a lei do mínimo esforço evolutivo. Segundo essa teoria, as radiações adaptativas só são possíveis porque alguns atributos muito variáveis adquirem novas funções permitindo às plantas ocupar nichos muito diferentes do original (Niklas, 1997). É possível, *e.g.*, que o desenvolvimento de diferentes tipos de folha tenha ajudado as angiospermas a dominarem as florestas tropicais (Morley, 2000). A variação do sinal filogenético entre os atributos (tabela 2.2) parece dar suporte a essa teoria, a despeito da fraqueza do sinal: as espécies estudadas têm atributos conservados (em especial densidade da madeira e conteúdo de carbono na

folha) e atributos lábeis (em especial o número, o tamanho e a espessura das unidades foliares). Esses atributos mais conservados devem ter apresentado uma taxa de evolução consideravelmente mais baixa do que os demais atributos e, portanto, também se alteraram pouco ao longo da evolução.

A densidade da madeira (WD) é sabidamente um atributo conservado nas espécies arbóreas neotropicais, embora o sinal filogenético desse atributo possa variar entre os grupos de angiospermas (Chave *et al.*, 2006). Acredita-se que a WD possa servir de restrição à distribuição de várias famílias; evidência disso é que a Amazônia Oriental é constituída principalmente por famílias com alta WD, enquanto a Amazônia Ocidental é composta por famílias com baixa WD (Chave *et al.*, 2006). Outro atributo tão conservado quanto a densidade da madeira é o conteúdo de carbono na folha (CLC), que pode estar relacionado à quantidade de elementos estruturais, amido ou compostos tóxicos. Como o CLC não está correlacionado à resistência mecânica da folha (LTS; tabela 2.3), é pouco provável que o CLC seja reflexo da quantidade de elementos estruturais das folhas, pelo menos no conjunto de espécies estudado. Em contrapartida, o CLC está positivamente correlacionado ao conteúdo de nitrogênio na folha (PLC), que também é usado na produção de toxinas como cianetos e alcaloides. A produção de toxinas é uma estratégia de defesa contra a herbivoria e é filogeneticamente conservada, pois dependem de um maquinário bioquímico para serem produzidas (Agrawal, 2007). O tamanho da semente (SM) é outro atributo reconhecidamente conservado, especialmente entre as espécies do mesmo gênero ou família (Chazdon *et al.*, 2003).

No outro extremo estão quatro atributos que não apresentaram sinal filogenético, indicando que esses atributos estão à deriva ou que as espécies estão divergindo. É pouco provável, no entanto, que atributos importantes para o balanço energético da planta como a área e a espessura foliar (LS e LT) estejam evoluindo à deriva. É mais plausível que esses atributos devam estar evoluindo à medida que novas espécies surgem e velhas espécies se extinguem da região, afinal a eficiência da estratégia ligada a esses atributos deve depender das estratégias adotadas pelas outras espécies de planta da comunidade (Schieving & Poorter, 1999). O modo de dispersão não é filogeneticamente conservado, o que contrasta com o padrão obtido em outra floresta neotropical, em que o DM, bem como outros caracteres reprodutivos, apresentou forte sinal filogenético (Chazdon *et al.*, 2003). No entanto, a competição interespecífica por dispersores pode ter propiciado a divergência dos modos de dispersão entre ramos-irmãos. Alguns atributos, portanto, evoluíram menos do que outros, provavelmente

porque as condições que o tornavam adaptativos também mudaram pouco, ao passo que atributos que determinam a capacidade competitiva das espécies devem estar sempre se acomodando à configuração das comunidades, que está sempre mudando.

Esse constante rearranjo das estratégias das espécies deveria ter causado um padrão de evolução paralela entre as espécies que compõe a comunidade. Porém, como houve períodos de intensa diversificação ecológica na história evolutiva das espécies estudadas, a hipótese de paralelismo para explicar a semelhança ecológica entre as espécies não mais se sustenta. Aliada às quedas do sinal filogenético ao longo da evolução, a diminuição da diversidade ecológica depois da remoção do efeito filogenético é evidência de que as estratégias ecológicas primeiro divergiram e depois convergiram ao longo da história das angiospermas. Aparentemente, o processo de convergência foi recente, pois ainda no nível de gênero o sinal filogenético demonstrava uma tendência de queda, o que sugere que os gêneros também surgiram durante um período de radiação adaptativa. Alguns gêneros, porém, parecem ter sofrido um surto de especiação que não foi acompanhado pela divergência ecológica entre as espécies produzidas. Esse descompasso entre especiação e divergência ecológica pode ser resultado tanto de pressões estabilizadoras que impedem a divergência ecológica ou pode ser causado pela recente especiação alopátrica das espécies. Qualquer que seja a causa, esse resultado está de acordo com a teoria dos refúgios (Mayr & O'Hara, 1986), que prevê a formação de espécies ecologicamente indistinguíveis. A teoria dos refúgios explica porque espécies congênicas são tão parecidas ecologicamente, mas não explica porque houve a convergência das estratégias ecológicas entre ramos muito diferentes.

Talvez a melhor explicação não esteja na evolução das plantas, mas sim no ambiente, que pode ter selecionado espécies de diferentes ramos que continham o mesmo tipo de estratégia. A grande semelhança ecológica entre espécies de ramos tão distintos, portanto, seria efeito de uma forte seleção atual e não causa de restrições evolutivas. Uma forte seleção limitaria o número de estratégias possíveis, que por sua vez são feitas da combinação de vários atributos. Portanto, se a baixa diversidade ecológica fosse causada por uma forte seleção natural esperaríamos que os atributos estivessem fortemente correlacionados entre si (Donovan *et al.*, 2011) e que essas correlações diminuíssem significativamente a diversidade ecológica. Porém, não é isso que acontece: alguns atributos estão de fato correlacionados, mas essa correlação não é capaz de restringir a diversidade ecológica das espécies estudadas. Isso indica que a

combinação entre os atributos no geral é livre, mas seguramente isso não se aplica aos atributos foliares. A forte correlação entre os atributos foliares tem sim um efeito negativo na diversidade ecológica, mas como as estratégias foliares são apenas um aspecto da estratégia geral das plantas, o efeito final é baixo.

A correlação entre os atributos foliares já foi extensivamente explorada e é conhecida como o espectro econômico foliar (EEF) (Wright *et al.*, 2004). Esse espectro é um resumo das correlações entre vários atributos e na prática representa um gradiente de estratégias que vai da estratégia mais conservativa à mais aquisitiva. A estratégia conservativa, um dos extremos do EEF, está relacionada a uma estratégia de investimento com retorno a longo prazo; fazem parte desse grupo plantas com folhas que tem uma vida útil muito longa, alto investimento em defesas estruturais e pouca capacidade fotossintética (Wright *et al.*, 2004). Já o outro extremo do EEF é representado por uma estratégia de investimento com retorno rápido; as plantas desse grupo investem em folhas com alta capacidade fotossintética, mas com vida útil breve (Wright *et al.*, 2004). A existência do EEF, no entanto, não quer dizer que todas as estratégias têm a mesma eficiência em um determinado ambiente: apesar de haver muita variação dentro de um mesmo ambiente, a estratégia ótima muda conforme as condições ambientais (Wright *et al.*, 2004). Essa variedade de estratégias, no entanto, indica que deve existir uma seleção divergente ao longo do EEF que permite que várias estratégias coexistam em um único hábitat. O EEF, portanto, apenas representa o conjunto de estratégias que são possíveis, dadas as limitações físicas e químicas, que são universais e também limitações bióticas como competição e herbivoria, que são locais.

Certas combinações de atributos podem ser ineficientes porque, *e.g.*, falham em lidar com leis da física como a gravidade. A correlação positiva entre a área e a espessura da folha (LS e LT; tabela 2.3) é um exemplo desse tipo de seleção biomecânica: folhas finas e muito grandes não conseguiriam se sustentar e ficariam caídas, paralelas ao ângulo de incidência da luz. Talvez em um ambiente aberto e sem competição por luz isso não seja um problema, mas esse não parece ser o caso da floresta estudada. A seleção pode também ser bioquímica: a fotossíntese, *e.g.*, requer uma série de compostos, desde a clorofila até o ATP, mas se um deles faltar, a cadeia é quebrada e a fotossíntese não acontece. No caso da fotossíntese, a estequiometria também é um fator importante, pois a eficiência de todo o processo será limitada pela concentração do composto menos concentrado. Um exemplo dessa seleção bioquímica é a correlação positiva entre o conteúdo de nitrogênio e de fósforo na folha (NLC e PLC),

que devem representar a concentração de rubisco e a concentração de ATP e NADPH, respectivamente. Tanto NLC quanto PLC estão positivamente associados à capacidade fotossintética da folha (Wright *et al.*, 2001), no entanto, folhas com grande NLC, mas com baixo PLC, *e.g.*, devem ter uma capacidade fotossintética tão grande quanto folhas com baixos NLC e PLC. Além de desperdiçarem fósforo, um nutriente geralmente escasso, plantas com alta PLC são mais suscetíveis ao ataque de herbívoros, pois são muito nutritivas (Wright *et al.*, 2001); o mesmo vale para folhas com alto PLC e baixo NLC. A pressão de herbivoria aliada à baixa eficiência do uso do nitrogênio ou do fósforo explica porque NLC e PLC estão tão fortemente correlacionados (tabela 2.3). Finalmente, combinações energeticamente ineficientes são eliminadas pela competição com combinações mais eficientes. Um exemplo de seleção por competição é a forte correlação negativa entre resistência mecânica e área foliar específica da folha (LTS e SLA; tabela 2.3). Plantas com SLA geralmente estão no extremo aquisitivo do EEF e plantas com baixa SLA estão no extremo conservador do EEF (Wright *et al.*, 2004). Plantas com estratégias aquisitivas apresentam crescimento rápido e alta taxa de substituição de folhas, enquanto plantas conservativas crescem lentamente e têm folhas longevas. A princípio, é possível que as plantas tenham folhas de vida curta e bem resistentes, do mesmo modo que é possível que as folhas sejam longevas, mas pouco protegidas. Porém, ao investir em folhas estruturalmente resistentes, a planta gasta bastante energia; pelo outro lado, folhas desprotegidas são mais suscetíveis ao ataque de herbívoros e a danos provocados pelo vento, pela chuva ou pela queda de galhos, *e.g.* (Wright *et al.*, 2004). Assim, é economicamente inviável investir muito em folhas que vão durar pouco, da mesma forma que é impossível uma folha desprotegida ter uma longa vida útil.

Os vários tipos de seleção sobre os atributos foliares parecem operar por meio da competição entre as plantas, o que demonstra que a eficiência na captação e uso da luz é uma função crítica para o sucesso das plantas. Ao mesmo tempo em que limita o número de combinações possíveis, a competição propicia a divergência entre as espécies ao longo do EEF. Isso só é possível em um ambiente como a floresta estudada, que é topográfica e edaficamente homogênea, por causa da grande heterogeneidade espacial na distribuição da luz. Em uma floresta, a intensidade da luz varia em três dimensões: verticalmente, a intensidade da luz aumenta à medida que nos aproximamos do dossel; horizontalmente, a abertura e o fechamento das clareiras faz com que tenhamos um gradiente de luminosidade no chão da floresta (Montgomery & Chazdon,

2001). A grande variedade de ambientes luminosos, portanto, explica como são possíveis várias estratégias de aquisição e uso de luz, sendo que estratégias aquisitivas são mais eficientes em ambientes efêmeros e bem iluminados como as clareiras, enquanto ambientes estáveis, mas sombreados como o sub-bosque devem favorecer estratégias conservativas. Além da luminosidade, a eficiência de uma estratégia também será determinada pela estratégia adotada pelas outras espécies (Schieving & Poorter, 1999), o que possibilita uma maior variação de estratégias viáveis.

A seleção também se faz sentir em alguns atributos não foliares, que representam outros aspectos da ecologia das plantas, como o porte, a dispersão e a regeneração. Altura máxima (MH), *e.g.*, está relacionada ao modo de dispersão: espécies anemocóricas são em média mais altas do que as zoocóricas e autocóricas. Certamente, no caso das anemocóricas, a altura da planta deve ser proporcional ao raio de alcance da dispersão de suas sementes, uma vez que o vento acima do dossel deve ser bem mais forte do que no interior da mata. A densidade da madeira (WD) está correlacionada positivamente com a resistência mecânica da folha (LTS) e negativamente com o conteúdo de fósforo na folha (PLC), o que indica que WD também é um atributo ligado ao espectro aquisitivo-conservativo. WD é baixa em plantas com estratégias aquisitivas e alta em plantas com estratégias conservativas; essa diferença na WD pode ser causada pela maior taxa de crescimento das plantas com estratégia aquisitiva (Chave *et al.*, 2009). Fora esses exemplos, porém, os atributos não foliares não estão correlacionados entre si ou com os atributos foliares, o que em certos casos é estranho. Árvores de sub-bosque, *e.g.*, deveriam ter um tipo de folha diferente das árvores de dossel, que sofrem intensa radiação, mas os atributos foliares não estão correlacionados com a altura máxima (MH). No entanto, a ausência de correlações entre os atributos não foliares não pode ser considerada como evidência de que esses atributos não sofrem pressões seletivas. Ao contrário, é possível que a seleção nesses atributos seja tão forte que os impeça de variar; se os atributos não apresentam variação, então também não é possível que haja correlação entre eles.

## 2.6 Conclusão

O objetivo principal deste capítulo era descobrir o que fez com que as espécies de árvores dominantes da floresta estudada se tornassem tão parecidas ecologicamente. Testamos então as hipóteses de que a diversidade ecológica estaria limitada pela história evolutiva das espécies ou por pressões seletivas presentes. Encontramos evidência de que a história evolutiva limita a diversidade ecológica, mas não através da conservação de atributos ao longo da evolução, mas pela radiação recente de alguns gêneros como *Pouteria* e *Eschweillera*. Além disso, descobrimos que houve uma convergência recente das estratégias ecológicas dessas espécies, o que as tornou ainda mais parecidas, mas não encontramos evidência de que a seleção atual restrinja a diversidade ecológica, exceto no caso da diversidade de estratégias de aquisição de luz. A convergência das estratégias ecológicas sugere que o local estudado seja um novo tipo de habitat que teria sido colonizado recentemente por espécies oriundas de ramos filogenéticos que tinham estratégias ecológicas divergentes. Considerando que o solo no local de estudo é rico em silte (material que se deposita no leito de corpos de água e que torna o solo mais fértil) e que até 2,5 milhões de anos atrás a Amazônia Central pode ter sido ocupada por um grande lago (hipótese do Lago Amazonas; Campbell *et al.*, 2006), é provável que o local de estudo já tenha sido um braço de lago ou um alagado. Quando secou, o leito desse lago deve ter fornecido uma ótima oportunidade ecológica para as espécies de terras mais altas, adaptadas aos solos oligotróficos típicos da terra-firme amazônica. O que se seguiu deve ter sido uma corrida evolutiva dessas espécies para se adaptarem a esse novo tipo de solo, mais rico em nutrientes e com maior disponibilidade de água.

## Considerações finais

---

O estudo das estratégias ecológicas das espécies de árvore dominantes em uma floresta de terra firme amazônica resultou em algumas importantes lições sobre esse sistema em específico e sobre a ecologia das plantas como um todo. A primeira lição é que há regras de combinação de atributos que são universais. Essas regras, que emergem na forma de correlação entre os atributos, são causadas por demandas conflitantes ou por razões alométricas, que por sua vez são consequência das leis da física e da química. Essas leis não diferem de um ambiente para outro e agem da mesma forma em todos os organismos, restringindo o número de estratégias possíveis. No sistema estudado, somente encontramos evidência dessa restrição nos atributos foliares, descritos em outro estudo como formando um espectro econômico em escala mundial (Wright *et al.*, 2004). As folhas desempenham várias funções cruciais nas plantas, como trocas gasosas e aquisição de energia, ao mesmo tempo em que são muito vulneráveis, *e.g.*, ao ataque de herbívoros e à perda de água. É esperado, portanto, que as folhas sejam alvo de intensa seleção natural, o que de fato as evidências aqui apresentadas parecem apontar. A aparente ausência desse tipo de restrição em outros atributos, contudo, não demonstra que eles não sejam selecionados, apenas que o mecanismo de seleção não resulta em um espectro como no caso dos atributos foliares.

Uma segunda lição gerada por nosso estudo é que há características específicas de cada tipo de sistema e que, portanto, não podem ser generalizadas. O sistema estudado se caracteriza por um clima equatorial úmido, por solos antigos e muito pobres em nutrientes e por uma grande produtividade vegetal, rivalizada somente por outras florestas tropicais. Essas características fazem das florestas tropicais sistemas onde o potencial de crescimento das plantas é muito alto, o que deve aumentar a importância e a intensidade da competição entre elas. A corrida evolutiva rumo ao dossel e a segregação das espécies em vários estratos verticais é evidência dessa competição. A disputa por luz através do crescimento vertical, porém, traz seus custos, que vêm na forma do necessário investimento em tecidos de sustentação (Falster & Westoby, 2003) e no risco de cavitação dos vasos condutores (Reich *et al.*, 2003). Esses custos descompensam em parte o ganho de receber radiação solar direta e talvez expliquem porque a maior parte das estratégias tende para o extremo conservador do espectro

econômico. Todo esse conflito, porém, só existe porque as florestas tropicais podem sustentar uma grande quantidade de biomassa acima do solo, o que não acontece nos cerrados ou nos campos, *e.g.* A convergência da maioria das espécies para ocupar o dossel e a divergência de algumas espécies que se especializaram em ocupar o sub-bosque são, portanto, peculiares de sistemas onde a luz é um recurso limitante, como no caso das florestas, tropicais ou temperadas.

A terceira lição que a floresta da reserva do Cabo Frio tem a nos ensinar é sobre a importância da história. Eventos climáticos e geológicos como as glaciações e a formação de grandes lagos têm um papel determinante na formação do conjunto de espécies, que por sua vez determinará os mecanismos de coexistência entre essas espécies. No caso da floresta estudada, a retração e fragmentação das florestas deve ter sido fundamental para o surgimento de várias espécies ecologicamente equivalentes via especiação alopátrica (Mayr & O'Hara, 1986). Essa pode ser a explicação de por que na Amazônia há tantas espécies congenéricas como as espécies de *Pouteria*, *Eschweilera*, *Inga*, *Ocotea*, *Protium* e *Licania*, *e.g.* O escoamento do grande Lago Amazonas, que ocupava a área estudada (Campbell *et al.*, 2006), deve ter contribuído ainda mais para a grande similaridade ecológica das espécies estudadas. Quando secou, o leito desse lago deve ter fornecido uma ótima oportunidade para as espécies de planta adaptadas aos solos mais pobres e secos das áreas que não foram alagadas e que hoje consistem os platôs típicos da terra firme. A súbita disponibilidade de terras férteis pode ter propiciado a convergência das estratégias ecológicas das espécies de terra firme de que teriam se adaptado a essa nova situação. Portanto, como resultado desses dois eventos históricos, formou-se um conjunto de espécies com baixa diversidade de estratégias, o que pode explicar como essas espécies são mantidas no sistema.

Uma vez que o conceito da exclusão competitiva parece não se aplicar à floresta estudada, a equivalência ecológica entre as espécies parece ser o principal mecanismo de manutenção da diversidade. Embora ocorra a diferenciação de nichos, ela não é suficiente para explicar a coexistência da maioria das espécies, que adota a estratégia ótima. As espécies que adotam a estratégia ótima, no entanto, não têm desempenhos ecológicos muito maiores do que as demais espécies e isso pode ser consequência justamente do maior número de espécies que adotam essa estratégia. Propusemos então a existência de uma demanda conflitante entre os benefícios de se adotar a estratégia ótima e o número de competidores que também a adotam. A partir disso, podemos

prever que quanto maior o número de espécies com as estratégias mais eficientes, maior será a diversidade passível de ser mantida. Aqui reside a importância dos processos de formação e perda de espécies, afinal são eles que moldam o conjunto de espécies e suas estratégias. Esse mecanismo de coexistência, no entanto, deve ser potencializado por mecanismos de denso-dependência, que também impedem que algumas espécies dominem a floresta.

Como lição final e talvez mais importante, vimos que sistemas aparentemente complexos como as florestas tropicais podem se revelar muito mais simples do que imaginávamos. Na floresta estudada, encontramos apenas dois tipos básicos de estratégia que de certa forma são complementares e que dominam praticamente todas as comunidades locais. Isso demonstra a relativa simplicidade do sistema e nos ensina que a complexidade pode estar no modo como um problema é abordado. A mudança de uma abordagem baseada na identidade das espécies para uma abordagem funcional dessas espécies provou-se uma ferramenta muito útil para contemplarmos propriedades antes insuspeitas de sistemas que são incompreendidos há séculos. As propriedades de um sistema, por sua vez, são o primeiro passo para compreendermos como funcionam e como evoluem esses sistemas altamente diversos.

## Bibliografia

---

- AABP. (2010) *Atrium Biodiversity Information System*. Botanical Institute of Texas. Disponível em: <<http://atrium.andesamazon.org/>>. Acessado em: 20/12/2010.
- Agrawal, A. (2007) Macroevolution of plant defense strategies. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 103-109.
- Alverson, W.S., Whitlock, B.A., Nyffeler, R., Bayer, C. & Baum, D.A. (1999) Phylogeny of the core Malvales: evidence from ndhF sequence data. *American Journal of Botany*, 86, 1474-1486.
- APGIII. (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 105-121.
- Arita, H.T. & Vázquez-Domínguez, E. (2008) The tropics: cradle, museum or casino? A dynamic null model for latitudinal gradients of species diversity. *Ecology letters*, 11, 653-663.
- Ashton, P.S. (1989) Species richness in tropical forests. In: L.B. Holm-Nielsen, I.C. Nielsen & H. Balslev (eds.). *Tropical Forests – botanical dynamics, speciation and diversity*. Pp. 239-251. Academic Press, London.
- Bacelar-lima, C.G., Freire, D.C.B., Coletto-silva, A., Costa, K.B. da, Laray, J.P.B., Vilas-boas, H.C. & Carvalho-Zilse, G.A. (2006) Melitocoria de *Zygia racemosa* (Ducke) Barneby & Grimes por *Melipona seminigra merrillae* Cockerell, 1919 y *Melipona compressipes manaosensis* Schwarz, 1932 (Hymenoptera, Meliponina) en la Amazonía Central, Brasil. *Acta Amazonica*, 36, 343 - 348.
- Baraloto, C. & Forget, P.-M. (2007) Seed size, seedling morphology, and response to deep shade and damage in neotropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, 94, 901-911.
- Berg, C.C. (1972) Olmedieae and Brosimeae (Moraceae). *Flora Neotropica*, 7, 1-230.
- Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. (2011) *Numerical Ecology with R*. Springer, New York.
- Camargo, J.L.C., Ferraz, I.D.K., Mesquita, M.R., Santos, B.A. & Brum, H.D. (2008) *Guia de Propágulos e Plântulas da Amazônia*. Vol. 1. INPA, Manaus.
- Campbell Jr., K.E., Frailey, C.D. & Romero-Pittman, L. (2006) The Pan-Amazonian Ucayali Peneplain, late Neogene sedimentation in Amazonia, and the birth of the modern Amazon River system. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 239, 166-219.
- Chanderbali, A.S., Der Werff, H. Van & Renner, S.S. (2001) Phylogeny and historical biogeography of Lauraceae: evidence from the chloroplast and nuclear genomes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 88, 104–134.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. & Zanne, A.E. (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, 12, 351-366.
- Chave, J., Muller-Landau, H.C., Baker, T.R., Easdale, T.A., Steege, H. & Webb, C.O. (2006) Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications*, 16, 2356–2367.

- Chazdon, R.L., Careaga, S., Webb, C. & Vargas, O. (2003) Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs*, 73, 331–348.
- Clark, D.A., Brown, S., Kicklighter, D.W., Chambers, J.Q., Thomlinson, J.R., Ni, J. & Holland, E.A. (2001) Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological Applications*, 11, 371–384.
- Cleveland, W.S., Grosse, E. & Shyu, W.M. (1992) Local regression models. In: J.M. Chambers & T.J. Hastie (eds.) *Statistical models in S*. Pp. 309–376. Chapman & Hall / CRC, Boca Raton.
- Coley, P.D., Bryant, J.P. & Chapin, F.S. (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230, 895–899.
- Conti, E., Litt, A. & Sytsma, K.J. (1996) Circumscription of Myrtales and their relationships to other rosids: evidence from rbcL sequence data. *American Journal of Botany*, 83, 221–233.
- Coomes, D.A. & Grubb, P.J. (2003) Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 283–291.
- Cornelissen, J., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D., Reich, P., Steege, H. ter, Morgan, H.D., Heijden, M.G.A. van der, Pausas, J. & Poorter, H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- CTFS. (2011). *Center for Tropical Forest Science*. Smithsonian Institute. Disponível em: <<http://www.ctfs.si.edu/>>. Acessado em: 15/07/2011.
- Davis, C.C., Webb, C.O., Wurdack, K.J., Jaramillo, C. a & Donoghue, M.J. (2005) Explosive radiation of Malpighiales supports a mid-cretaceous origin of modern tropical rain forests. *American naturalist*, 165, E36–E65.
- De Oliveira, A.A. De & Mori, S.A. (1999) A central Amazonian terra firme forest . I. High tree species richness on poor soils. *Biodiversity and Conservation*, 8, 1219–1244.
- Diamond, J.M. (1975) Assembly of species communities. In: M.L. Cody & J.M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Pp. 342–444. Belknap Press, Cambridge.
- Donoghue, M.J. (2005) Key innovations, convergence, and success: macroevolutionary lessons from plant phylogeny. *Paleobiology*, 31, 77–93.
- Donovan, L. a, Maherali, H., Caruso, C.M., Huber, H. & Kroon, H. de. (2011) The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 88–95.
- Doyle, J.J. & Luckow, M.A. (2003) The rest of the iceberg. Legume diversity and evolution in a phylogenetic context. *Plant Physiology*, 131, 900–910.
- Doyle, J.J., Doyle, J.L., Ballenger, J.A., Dickson, E.E., Kajita, T. & Ohashi, H. (1997) A phylogeny of the chloroplast gene rbcL in the Leguminosae: taxonomic correlations and insights into the evolution of nodulation. *American Journal of Botany*, 84, 541–554.

- Doyle, J.A., Sauquet, H., Scharaschkin, T. & Thomas, A. Le. (2004) Phylogeny, molecular and fossil dating, and biogeographic history of Annonaceae and Myristicaceae (Magnoliales). *International Journal of Plant Sciences*, 165, S55–S67.
- Duarte, L. (2011) Phylogenetic habitat filtering influences forest nucleation in grasslands. *Oikos*, 120, 208-215.
- Elser, J.J. & Hamilton, A. (2007) Stoichiometry and the new biology: the future is now. *PLoS Biology*, 5, 1403-1405.
- Faith, D. (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1-10.
- Falster, D.S. & Westoby, M. (2003) Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 337-343.
- Fearnside, P. (1997) Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 90, 59-87.
- Ferraz, I.D.K., Leal Filho, N., Imakawa, A.M., Varela, V.P. & Piña-Rodrigues, F.C.M. (2004) Características básicas para um agrupamento ecológico preliminar de espécies madeireiras da floresta de terra firme da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 34, 621-633.
- Fox, B.J. (2004) The genesis and development of guild assembly rules. In: E. Weiher & P. Keddy (eds.). *Ecological assembly rules – perspectives, advances, retreats*. Pp. 23-57. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fraser, A. (1977) The use of canalized characters to specify the limits of ecological niches. *American Naturalist*, 111, 196–198.
- Freas, K.E. & Kemp, P.R. (1983) Some relationships between environmental reliability and seed dormancy in desert annual plants. *Journal of Ecology*, 71, 211-217.
- Fukami, T., Martijn Bezemer, T., Mortimer, S.R. & Putten, W.H. (2005) Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters*, 8, 1283-1290.
- Gause, G. (1934) Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science*, 79, 16-17.
- Gentry, A.H. (1989) Speciation in tropical forests. In: L.B. Holm-Nielsen, I.C. Nielsen & H. Balslev (eds.). *Tropical Forests: Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*. Pp. 113-134. Academic Press, London.
- Gittleman, J., Anderson, C., Cates, S., Luh, H.-K. & Smith, J.D. (1998) Detecting Ecological Pattern in Phylogenies. In: M.L. McKinney (ed.). *Biodiversity dynamics: turnover of populations, taxa, and communities*. Pp. 51-69. Columbia University Press, New York.
- Gould, S.J. & Eldredge, N. (1977) Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3, 115–151.
- Gould, S.J. & Lewontin, R.C. (1979) The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society B*, 205, 581-598.

- Gower, J.C. (1971) A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 27, 857–871.
- Hammond, D. & Brown, V. (1995) Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology*, 76, 2544–2561.
- Hendry, G.A.F. & Grime, J.P. (1993) *Methods in comparative plant ecology: a laboratory manual*. Chapman & Hall, London.
- Herauld, B. (2007) Reconciling niche and neutrality through the Emergent Group approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9, 71–78.
- Herrera, F., Manchester, S.R., Jaramillo, C., MacFadden, B. & Silva-Caminha, S.A. da. (2010) Phytogeographic History and Phylogeny of the Humiriaceae. *International Journal of Plant Sciences*, 171, 392–408.
- Holm, S. (1979) A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6, 65–70
- Holt, R.D. (2006) Emergent neutrality. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 531–533.
- Hubbell, S.P. (2006) Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 87, 1387–1398.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (1992) Short-Term Dynamics of a Neotropical Forest: Why Ecological Research Matters to Tropical Conservation and Management. *Oikos*, 63, 48–61.
- Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, 93, 145–159.
- Huysmans, S., Verstraete, B., Smets, E. & Chatrou, L.W. (2010) Distribution of orbicules in Annonaceae mirrors evolutionary trend in angiosperms. *Plant Ecology and Evolution*, 143, 199–211.
- Ingrouille, M. & Eddie, B. (2006) *Plants: evolution and diversity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Inouye, B. & Stinchcombe, J.R. (2001) Relationships between ecological interaction modifications and diffuse coevolution: similarities, differences, and causal links. *Oikos*, 95, 353–360.
- Janzen, D. (1988) Complexity is in the eye of the beholder. In: F. Almeda & C.M. Pringle (eds.). *Tropical rainforests: Diversity and conservation*. Pp. 29–51. California Academy of Science, San Francisco.
- Kimura, M. (1991) The neutral theory of molecular evolution: a review of recent evidence. *Japanese Journal of Genetics*, 66, 367–386.
- Kahn, F. & de Castro, A. (1985) The Palm Community in a Forest of Central Amazonia, Brazil. *Biotropica*, 17, 210–216.
- Knoll, A.H. (1984) Patterns of extinction in the fossil record of vascular plants. In: M.H. Nitecki (ed.) *Extinctions*. Pp. 21–68, University of Chicago Press: Chicago.
- Kress, W.J., Erickson, D.L., Jones, F.A., Swenson, N.G., Perez, R., Sanjurjo, O. & Bermingham, E. (2009) Plant DNA barcodes and a community phylogeny of a tropical forest

- dynamics plot in Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 18621-18626.
- Köppen, W. (1989) *Climatología*. Fondo Cultura Económica, Ciudad de Mexico.
- Laliberté, E. & Legendre, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299-305.
- Laliberté, E. & Shipley, B. (2011) *FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology*. Versão: 1.0-11.
- Lambers, H., Chapin, F.S. & Pons, T.L. (2008) *Plant physiological ecology*. 2ª ed., Springer Verlag, New York.
- Latham, R.E. & Ricklefs, R.E. (1993) Global patterns of tree species richness in moist forests: energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos*, 67, 325-333.
- Laurence, W.F. (2001) The hyper-diverse flora of the Central Amazon. In: R.O. Bierregaard, C. Gascon, T.E. Lovejoy & R. Mesquita (eds.). *Lessons from Amazonia – the ecology and conservation of a fragmented forest*. Pp. 47-53. Yale University Press, New Haven.
- Lawton, J.H. (1999) Are there general laws in Ecology? *Oikos*, 84, 177-192.
- Legendre, P. (2007) *Pierre Legendre*. Département de sciences biologiques - Université de Montréal. Disponível em: < <http://www.bio.umontreal.ca/legendre/>>. Acessado em: 15/07/2011.
- Lorenzi, H. (2008) *Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil*. Vol 1, 5ª ed. Plantarum, Nova Odessa.
- Lorenzi, H. (1992) *Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil*. Vol. 2. Plantarum, Nova Odessa.
- Lorenzi, H. (2009) *Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil*. Vol 3. Plantarum, Nova Odessa.
- Lorenzi, H., Bacher, L., Lacerda, M. & Sartori, S. (2006) *Frutas brasileiras e exóticas cultivadas (de consumo in natura)*. Plantarum, Nova Odessa.
- Maas, P.J.M., Maas, H. & Miralha, J.M.S. (2007) Flora da reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Annonaceae. *Rodriguésia*, 58, 617-662.
- Mabberley, D.J. (1992) *Tropical Rain Forest Ecology*. 2ª ed., Chapman & Hall, New York.
- Madrñan, S. (2004) Rhodostemonodaphne (Lauraceae). *Flora Neotropica*, 92, 1-102.
- Malécot, V. & Nickrent, D.L. (2008) Molecular Phylogenetic Relationships of Olacaceae and Related Santalales. *Systematic Botany*, 33, 97-106.
- Manly, B.F.J. (2006) *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in Biology*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton.
- Mantel, N. (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer research*, 27, 209-220.
- Mayr, E. & O'Hara, R.J. (1986) The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution*, 40, 55-67.

- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21, 178-185.
- McKinney, M.L. (1998) Biodiversity dynamics: niche preemption and saturation in diversity equilibria. In: M.L. McKinney (ed.). *Biodiversity dynamics: turnover of populations, taxa, and communities*. Pp. 1-18. Columbia University Press, New York.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, J.M., Bush, M.B., Harrison, S.P., Hurlbert, A.H., Knowlton, N., Lessios, H. a, McCain, C.M., McCune, A.R., McDade, L. a, McPeck, M. a, Near, T.J., Price, T.D., Ricklefs, R.E., Roy, K., Sax, D.F., Schluter, D., Sobel, J.M. & Turelli, M. (2007) Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology letters*, 10, 315-331.
- Montgomery, R. a & Chazdon, R.L. (2001) Forest Structure, Canopy Architecture, and Light Transmittance in Tropical Wet Forests. *Ecology*, 82, 2707-2718.
- Mori, S.A. & Prance, G.T. (1990) Lecythidaceae Part II . The Zygomorphic-flowered New World Lecythidaceae (Couroupita , Corythophora , Bertholletia , Couratari , Eschweilera , and Lecythis). *Flora Neotropica*, 21, 1-376.
- Mori, S.A., Tsou, C.H., Wu, C.C., Cronholm, B. & Anderberg, A.A. (2007) Evolution of Lecythidaceae with an emphasis on the circumscription of neotropical genera: information from combined ndhF and trnL-F sequence data. *American Journal of Botany*, 94, 289-301.
- Morley, R.J. (2000) *Origin and evolution of tropical rain forests*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Niklas, K.J. (1997) *The evolutionary biology of plants*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Ogburn, R.M. & Edwards, E.J. (2010) The Ecological Water-Use Strategies of Succulent Plants. In: J.-C. Kader & M. Delseny (eds.). *Advances in Botanical Research*. Vol. 55, pp. 179-225. Academic Press, Burlington.
- Orians, G.H. & Solbrig, O.T. (1977) A cost-income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. *American Naturalist*, 111, 677-690.
- Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. (2004) APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289-290.
- PDBFF (2011) *Projeto dinâmica biológica de fragmentos florestais*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e Smithsonian Institute. Disponível em: <<http://pdbff.inpa.gov.br/>>. Acessado em: 20/07/2011.
- Pillar, V.D. & Duarte, L.D.S. (2010) A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology letters*, 13, 587-96.
- R Development Core Team. (2010) *R: A language and environment for statistical computing*. Versão: 2.12.1. R Foundation for Statistical Computing Vienna, Austria.
- Rasband, W.S. (2007) *ImageJ*. Versão: 1.42q. National Institute of Health, USA.
- Reaka-Kudla, M.L. (1997) The global biodiversity of coral reefs: a comparison with rain forests. In: M.L. Reaka-Kudla, D.E. Wilson & E.O. Wilson (eds.). *Biodiversity II*:

- understanding and protecting our biological resources*. Pp. 83-108. National Academy of Sciences, Washington.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M. & Walters, M.B. (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164, S143-S164.
- Ribeiro, J.E.L., Hopkins, M.J.G., Vicentini, A., Sothers, C.A., Costa, M.A., Brito, J.M., Souza, M.A.D., Martins, L.H., Lohmann, L.G., Assunção, P.A., Pereira, E.C., Silva, C.F., Mesquita, M.R. & Procópio, L.C. (1999) *Flora da Reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. INPA-DFID, Manaus.
- Rice, W.R. & Salt, G.W. (1990) The evolution of reproductive isolation as a correlated character under sympatric conditions: experimental evidence. *Evolution*, 44, 1140–1152.
- Richards, P.W. (1996) *The tropical rain forest*. 2<sup>a</sup> ed., Cambridge University Press, Cambridge.
- Richardson, J.E., Pennington, R.T., Pennington, T.D. & Hollingsworth, P.M. (2001) Rapid diversification of a species-rich genus of neotropical rain forest trees. *Science*, 293, 2242-2245.
- Ricotta, C. (2005) A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology*, 6, 479–486.
- Rudd, V.E. (1981) Two new species of *Paramachaerium* (Leguminosae) and a brief resume of the genus. *Brittonia*, 33, 435–440.
- Rundle, H.D. & Nosil, P. (2005) Ecological speciation. *Ecology Letters*, 8, 336-352.
- Scheffer, M. & van Nes, E.H. (2006) Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 6230-6235.
- Schieving, F. & Poorter, H. (1999) Carbon gain in a multispecies canopy: the role of specific leaf area and photosynthetic nitrogen-use efficiency in the tragedy of the commons. *New Phytologist*, 143, 201–211.
- Schluter, D. (2001) Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 372-380.
- Schwenk, K. (2002) Constraint. In: M. Pagel (ed.). *Encyclopedia of Evolution*. Pp. 196-199. Oxford University Press, Oxford.
- Secco, R.D.S. (2005) Flora da reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Euphorbiaceae - parte I. *Rodriguésia*, 56, 143-168.
- SID. (2008) *Seed Information Database*. Royal Botanical Gardens Kew. Disponível em: <<http://data.kew.org/sid/>>. Acessado em: 20/12/2010.
- Simberloff, D. (2004) Community ecology: is it time to move on? *American naturalist*, 163, 787-799.
- Sinha, N. (1997) Simple and compound leaves: reduction or multiplication? *Trends in Plant Science*, 2, 396–402.

- Smedmark, J.E.E., Swenson, U. & Anderberg, A. a. (2006) Accounting for variation of substitution rates through time in Bayesian phylogeny reconstruction of Sapotoideae (Sapotaceae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 39, 706-21.
- Soltis, D.E., Soltis, P.S., Endress, P.K. & Chase, M.W. (2005) *Phylogeny and evolution of Angiosperms*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Stebbins, G.L. (1974) *Flowering plants: evolution above the species level*. Harvard University Press, Cambridge.
- Stenseth, N.C. (1984) The Tropics: Cradle or Museum? *Oikos*, 43, 417–420.
- Svenning, J.-C., Borchsenius, F., Bjorholm, S. & Balslev, H. (2008) High tropical net diversification drives the New World latitudinal gradient in palm (Arecaceae) species richness. *Journal of Biogeography*, 35, 394-406.
- Swenson, N.G. (2011) The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany*, 98, 472-480.
- Swenson, U. & Anderberg, A.A. (2005) Cladistics Phylogeny , character evolution , and classification of Sapotaceae. *Cladistics*, 21, 101-130.
- Swenson, U., Richardson, J.E. & Bartish, I.V. (2008) Chrysophylloideae (Sapotaceae): evidence of generic polyphyly and extensive morphological homoplasy. *Cladistics*, 24, 1006-1031.
- Terborgh, J. (1992) *Diversity and the tropical rain forest*. Scientific American Library, New York.
- Ter Steege, H. & Hammond, D.S. (2001) Character Convergence, Diversity, and Disturbance in Tropical Rain Forest in Guyana. *Ecology*, 82, 3197-3212.
- Tilman, D. (1990) Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. In: J.B. Grace & D. Tilman (eds.). *Perspectives on plant competition*. Pp. 435-459. Academic Press, New York.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. (1997) The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science*, 277, 1300-1302.
- Triono, T., Brown, A.H.D., West, J.G. & Crisp, M.D. (2007) A phylogeny of Pouteria (Sapotaceae) from Malesia and Australasia. *Australian Systematic Botany*, 20, 107-118.
- Van Roosmalen, M., Bardales, M.D.P. & Garcia, M.C.G. (1996) Frutos da floresta Amazonica, Parte I: Myristicaceae. *Acta Amazonica*, 26, 209-264.
- Vile, D., Garnier, É., Shipley, B., Laurent, G., Navas, M.L., Roumet, C., Lavorel, S., Diaz, S., Hodgson, J.G., Lloret, F., Midgley, G.F., Poorter, H., Rutherford, M.C., Wilson, P. & Wright, I.J. (2005) Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany*, 96, 1129-1136.
- Violle, C. & Jiang, L. (2009) Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology*, 2, 87-93.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.

- Webb, C.O. & Donoghue, M.J. (2005) Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, 5, 181-183.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.
- Wikström, N., Savolainen, V. & Chase, M.W. (2001) Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society B*, 268, 2211-2220.
- Williamson, G.B., Laurance, W.F., Oliveira, A. a de, Delamonica, P., Gascon, C., Lovejoy, T.E. & Pohl, L. (2000) Amazonian tree mortality during the 1997 El Nino drought. *Conservation Biology*, 14, 1538-1542.
- Wright, J.S. (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1–14.
- Wright, I., Reich, P. & Westoby, M. (2001) Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15, 423-434.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J. & Villar, R. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821-827.
- Wuertz, D. (2010) *fBasics: Rmetrics - Markets and Basic Statistics*. Versão: 2110.79.
- Wurdack, K., Hoffmann, P. & Chase, M.W. (2005) Molecular phylogenetic analysis of uniovulate Euphorbiaceae (Euphorbiaceae sensu stricto) using plastid rbcL and trnL-F DNA sequences. *American Journal of Botany*, 92, 1397-1420.

## Apêndice

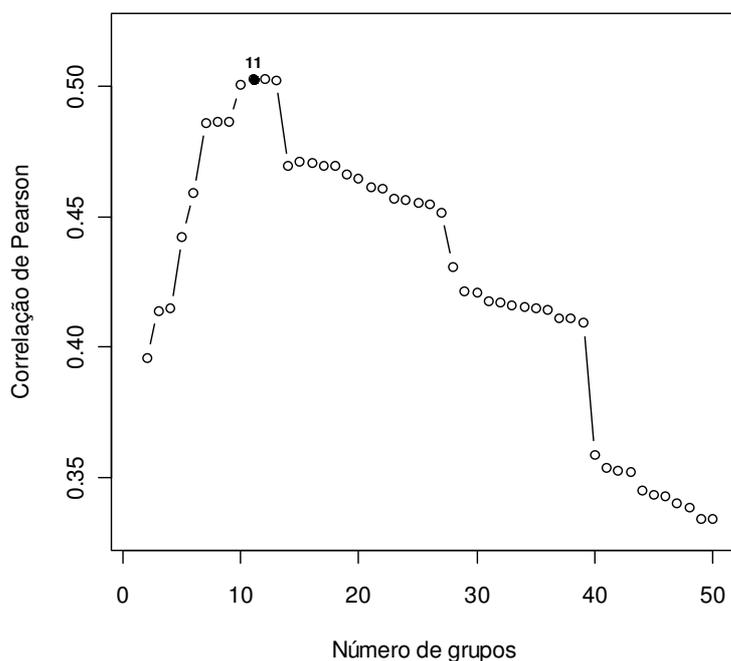
---

**Tabela A.1.** Pesos almejados, nominais e reais dados aos treze atributos usados para calcular as dissimilaridades ecológicas entre as 157 espécies de árvore dominantes de uma floresta de terra firme (PDBFF, Manaus).

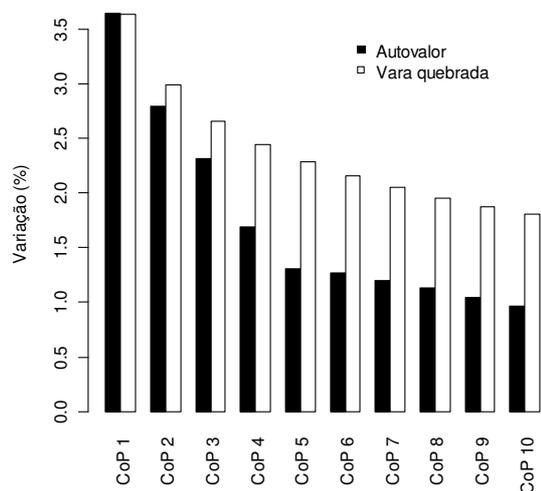
<b>Atributo</b>	<b>Peso almejado (%)</b>	<b>Peso nominal (%)</b>	<b>Peso real (%)</b>
LS	2,8	3,4	3,8
SLA	2,8	2,3	3,7
LDMC	2,8	6,0	2,9
LT	2,8	6,0	2,7
LTS	2,8	7,4	2,0
NLC	2,8	6,7	2,6
CLC	2,8	3,0	2,9
PLC	2,8	6,6	2,8
NUF	2,8	4,7	3,1
MH	25,0	18,0	24,9
WD	25,0	21,0	24,5
SM	12,5	11,5	13,8
DM	12,5	3,4	10,5
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

**Tabela A.2.** Referências de onde foram extraídas as relações filogenéticas entre os gêneros das espécies estudadas.

<b>Família</b>	<b>Referência</b>
<b>Annonaceae</b>	Doyle <i>et al.</i> , 2004; Huysmans <i>et al.</i> , 2010.
<b>Euphorbiaceae</b>	Wurdack <i>et al.</i> , 2005.
<b>Fabaceae</b>	Doyle <i>et al.</i> , 1997.
<b>Humiriaceae</b>	Herrera <i>et al.</i> , 2010.
<b>Lauraceae</b>	Chanderbali <i>et al.</i> , 2001.
<b>Lecythidaceae</b>	Mori <i>et al.</i> , 2007.
<b>Malvaceae</b>	Alverson <i>et al.</i> , 1999.
<b>Olacaceae</b>	Malécot & Nickrent, 2008.
<b>Sapotaceae</b>	Swenson & Anderberg, 2005; Smedmark <i>et al.</i> , 2006; Triono <i>et al.</i> , 2007; Swenson <i>et al.</i> , 2008.
<b>Vochysiaceae</b>	Conti <i>et al.</i> , 1996.



**Figura A.1.** Correlações entre a matriz de dissimilaridade calculada com base nos atributos das espécies estudadas ( $D_B$ ) e a matriz de dissimilaridades calculada com base na classificação dessas espécies em grupos. O número de grupos que maximiza essa correlação é o  $k$ -ótimo de Mantel e foi o critério usado para fazer o corte do dendrograma da figura 1.3.



**Figura A.2.** Porcentagem da variação explicada pelas dez primeiras coordenadas principais (CoP) de uma análise de coordenadas principais feita nas 157 espécies estudadas em função dos treze atributos analisados. As barras brancas representam a partição da variação esperada pelo modelo da vara quebrada.

**Tabela A.3.** Atributos funcionais calculados para cada uma das 157 espécies de árvore dominantes em quatro parcelas da reserva do Cabo Frio (PDBFF, Manaus). *Tipo* – tipo de estratégia ecológica; *SLA* – área foliar específica; *LS* – área da unidade foliar; *LDMC* – conteúdo de matéria seca da folha; *LTS* – resistência mecânica da folha; *LT* – espessura da folha; *NUF* – número de unidades foliares; *NLC*, *CLC* e *PLC* – conteúdo de nitrogênio, carbono e fósforo da folha; *MH* – altura máxima; *WD* – densidade da madeira; *SM* – massa da semente; *DM* – modo de dispersão: *Zoo* (dispersão por endozoocoria), *Zoo'* (ectozoocoria), *Ane* (anemocoria) e *Auto* (autocoria). *SLA*, *LS*, *LDMC*, *LTS*, *LT* e *NUF* são médias e entre parênteses estão o número de réplicas usado para obter cada valor; *NLC*, *CLC* e *PLC* foram obtidos a partir de amostras compostas; *MH* foi obtido do indivíduo com maior diâmetro à altura do peito; *WD*, *SM* e *DM* foram obtidos de várias fontes da literatura especificadas na tabela. *DF* – dados faltantes.

Ordem	Família	Espécie	Código	Tipo	SLA (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	LS (mm <sup>2</sup> )	LDMC (%)	LTS (N mm <sup>-1</sup> )	LT (mm)	NUF	NLC (g kg <sup>-1</sup> )	CLC (g kg <sup>-1</sup> )	PLC (g kg <sup>-1</sup> )	MH (m)	WD (g mL <sup>-1</sup> )	SM (log(g))	DM	Referências de SM / DM
Arecales	Areaceae	<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	Oenb	9	7,42 (3)	31294 (3)	53,28 (3)	6,13 (4)	0,2 (3)	185,3 (4)	16,12	482,76	0,56	22,5	0,65 <sup>z</sup>	6	Zoo	Lorenzi <i>et al.</i> (2006) / SID (2008)
Caryophyllales	Nyctaginaceae	<i>Neea aff. madeirana</i> Standl.	Neea	7	9,62 (3)	4163 (3)	32,3 (3)	0,65 (3)	0,29 (3)	1 (3)	50,39	453,9	0,73	27,5	0,68* <sup>c</sup>	3*	Zoo*	SID (2008)
		<i>Neea sp. 2</i>	Nee2	7	10,51 (6)	12216 (6)	23,7 (6)	0,96 (6)	0,41 (6)	1 (6)	39,93	464,28	0,47	27,5	0,68* <sup>c</sup>	3*	Zoo*	SID (2008)
		<i>Neea sp. 3</i>	Nee3	2	9,05 (4)	4987 (4)	39,05 (4)	0,76 (4)	0,29 (4)	1 (4)	37,76	464,89	0,45	22,5	0,68* <sup>c</sup>	3*	Zoo*	SID (2008)
Cucurbitales	Anisophylleaceae	<i>Anisophyllea manausensis</i> Pires & W. A. Rodrigues	Ansm	1	10,77 (6)	6280 (6)	43,5 (6)	0,67 (6)	0,23 (6)	1 (6)	14,46	465,01	0,34	27,5	0,86 <sup>c</sup>	4*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
Ericales	Lecythidaceae	<i>Cariniana decandra</i> Ducke	Card	1	9,52 (1)	9231 (1)	52,88 (1)	0,47 (1)	0,17 (1)	1 (1)	15,35	483,52	0,63	32,5	0,58 <sup>c</sup>	3*	Ane	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Corythophora alta</i> R. Knuth	Cora	1	12,53 (14)	7418 (14)	51,86 (8)	0,57 (14)	0,18 (7)	1 (14)	24,65	484,83	0,63	27,5	0,71 <sup>c</sup>	6	Zoo	Mori & Prance (1990) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Corythophora rimosa</i> W. A. Rodrigues	Corr	1	9,12 (4)	7235 (4)	49,81 (3)	0,63 (4)	0,21 (3)	1 (4)	18,35	484,03	0,44	27,5	0,79 <sup>c</sup>	6	Zoo	Mori & Prance (1990) / Ferraz <i>et al.</i> (2004)
		<i>Couratari stellata</i> A. C. Smith	Curs	2	7,91 (1)	4883 (3)	44,75 (1)	0,88 (1)	0,25 (1)	1 (3)	24,5	461,92	0,82	22,5	0,63 <sup>c</sup>	4*	Ane	SID (2008)
		<i>Eschweilera amazoniciformis</i> S. A. Mori	Esca	1	7,6 (5)	1687 (6)	60,72 (5)	1,1 (6)	0,2 (5)	1 (6)	17,45	498,59	0,38	32,5	0,82 <sup>c</sup>	5*	Zoo*	SID (2008)
		<i>Eschweilera atropetiolata</i> S. A. Mori	Esco	1	7,78 (12)	12418 (15)	50 (7)	1,13 (15)	0,26 (8)	1 (15)	21,65	499,6	0,44	32,5	0,75 <sup>c</sup>	5*	Zoo*	SID (2008)

Ordem	Família	Espécie	Código	Tipo	SLA (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	LS (mm <sup>2</sup> )	LDMC (%)	LTS (N mm <sup>-1</sup> )	LT (mm)	NUF	NLC (g kg <sup>-1</sup> )	CLC (g kg <sup>-1</sup> )	PLC (g kg <sup>-1</sup> )	MH (m)	WD (g mL <sup>-1</sup> )	SM (log(g))	DM	Referências de SM / DM	
Ericales	Lecythidaceae	<i>Eschweilera collina</i>	Escc	1	9,5 (8)	5597 (8)	42,09 (6)	0,84 (8)	0,28 (6)	1 (8)	27,26	485,51	0,51	27,5	0,78 <sup>C</sup>	5*	Zoo*	SID (2008)	
		<i>Eyma</i>																	
		<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S. A. Mori	Esce	1	9,06 (13)	10372 (13)	47,71 (7)	0,84 (13)	0,23 (5)	1 (13)	17,51	480,87	0,52	27,5	0,84 <sup>C</sup>	5	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008) / SID (2008)	
		<i>Eschweilera cyathiformis</i> S. A. Mori	Escy	1	7,93 (9)	4700 (9)	48,74 (6)	1,19 (12)	0,26 (6)	1 (12)	18,44	498,04	0,41	32,5	0,85* <sup>C</sup>	5	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008)	
		<i>Eschweilera grandiflora</i> (Aubl.) Sandw.	Escg	1	9,03 (12)	13875 (12)	50,71 (6)	0,84 (12)	0,22 (6)	1 (12)	21,22	492,06	0,53	27,5	0,88 <sup>C</sup>	5*	Zoo	SID (2008)	
		<i>Eschweilera micrantha</i> (O. Berg) Miers	Escm	1	11,11 (8)	4702 (8)	48,66 (6)	0,85 (9)	0,19 (6)	1 (9)	22,91	500,69	0,51	32,5	0,86 <sup>C</sup>	5*	Zoo	SID (2008)	
		<i>Eschweilera pseudodecolorans</i> S. A. Mori	Escp	1	11,76 (9)	4929 (10)	50,56 (4)	0,82 (10)	0,18 (5)	1 (10)	25,86	502,16	0,5	37,5	0,85* <sup>C</sup>	5*	Zoo*	SID (2008)	
		<i>Eschweilera rankiniae</i> S. A. Mori	Escr	2	9,79 (6)	2590 (6)	45,98 (6)	0,85 (6)	0,23 (6)	1 (6)	22,35	496,25	0,47	17,5	0,85* <sup>C</sup>	5*	Zoo*	SID (2008)	
		<i>Eschweilera romeu-cardosoi</i> S. A. Mori	Escu	1	8,8 (13)	5861 (13)	52,71 (5)	0,93 (14)	0,23 (5)	1 (14)	20,73	487,5	0,59	27,5	0,85* <sup>C</sup>	5	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008)	
		<i>Eschweilera truncata</i> A. C. Smith	Esct	1	7,83 (12)	7528 (13)	52,47 (9)	1,1 (16)	0,25 (10)	1 (17)	17,61	492,21	0,47	32,5	0,85* <sup>C</sup>	5	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008)	
		<i>Eschweilera wachenheimii</i> (Benoist) Sandw.	Escw	1	10,76 (15)	4855 (18)	49,62 (12)	0,72 (23)	0,18 (15)	1 (24)	19,4	484,54	0,54	27,5	0,83 <sup>C</sup>	4	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008)	
		<i>Lecythis chartacea</i> Berg	Lecc	1	5,85 (1)	6392 (1)	0 (0)	0,65 (1)	0 (0)	1 (1)	DF	DF	DF	27,5	0,82 <sup>C</sup>	5	Zoo	Lorenzi (1992) / SID (2008)	
		<i>Lecythis prancei</i> S. A. Mori	Lecp	1	10,66 (14)	16918 (15)	45,94 (9)	0,74 (15)	0,23 (8)	1 (15)	28,83	582,32	0,48	27,5	0,88 <sup>C</sup>	6	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008)	
Ericales	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum lucentifolium</i> Cronquist	Chrl	1	5,79 (1)	5678 (1)	51,19 (1)	1,24 (1)	0,32 (1)	1 (1)	12,43	484,12	0,6	32,5	0,79 <sup>C</sup>	4*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)	
		<i>Chrysophyllum pomiferum</i> (Eyma) T. D. Penn.	Chrp	1	8,34 (3)	7876 (3)	39,06 (3)	0,58 (3)	0,25 (3)	1 (3)	25,56	482,83	0,46	32,5	0,78 <sup>C</sup>	4	Zoo	SID (2008)	
		<i>Chrysophyllum wilsonii</i> Penn.	Chrw	1	11,01 (3)	5406 (3)	38,48 (3)	0,66 (3)	0,23 (3)	1 (3)	29,57	484,79	0,45	32,5	0,75* <sup>C</sup>	4*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)	
		<i>Ecclinusa guianensis</i> Eyma	Eccg	1	9,08 (9)	6403 (10)	55,72 (4)	0,79 (10)	0,19 (4)	1 (10)	13,26	485,26	0,34	32,5	0,63 <sup>C</sup>	5*	Zoo	SID (2008)	

Ordem	Família	Espécie	Código	Tipo	SLA (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	LS (mm <sup>2</sup> )	LDMC (%)	LTS (N mm <sup>-1</sup> )	LT (mm)	NUF	NLC (g kg <sup>-1</sup> )	CLC (g kg <sup>-1</sup> )	PLC (g kg <sup>-1</sup> )	MH (m)	WD (g mL <sup>-1</sup> )	SM (log(g))	DM	Referências de SM / DM
Ericales	Sapotaceae	<i>Manilkara bidentata</i> (A. DC.) A. Chev.	Manb	1	9,37 (6)	3411 (6)	52,09 (6)	0,96 (9)	0,17 (6)	1 (9)	16,05	477,2	0,41	27,5	0,88 <sup>c</sup>	5	Zoo	Baraloto & Forget (2007) / SID (2008)
		<i>Manilkara huberi</i> (Ducke) A. Chev.	Manh	1	5,86 (7)	14724 (7)	48,89 (6)	1,16 (7)	0,27 (6)	1 (7)	12,97	502,45	0,39	32,5	0,93 <sup>c</sup>	4	Zoo	Lorenzi (1992) / SID (2008)
		<i>Micropholis casiquiarensis</i> /mensalis	Mcrc	1	9,73 (3)	5244 (3)	44,38 (4)	0,78 (4)	0,27 (4)	1 (4)	18,07	484,6	0,38	32,5	0,72 <sup>c</sup>	4*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Micropholis cylindrocarpa</i> (Poepp.) Pierre	Mcry	2	10,62 (3)	1215 (3)	51,55 (3)	0,33 (3)	0,18 (3)	1 (3)	17,89	470,03	0,36	17,5	0,66* <sup>c</sup>	4*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Micropholis guyanensis</i> (A. DC.) Pierre	Mcrg	1	7,28 (12)	6677 (13)	52,97 (4)	1,04 (14)	0,28 (6)	1 (14)	23,18	492,92	0,37	32,5	0,66 <sup>c</sup>	4*	Zoo	SID (2008)
		<i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler) Pierre	Mcrv	1	9,85 (4)	1048 (4)	54,22 (3)	0,44 (4)	0,15 (3)	1 (4)	DF	DF	DF	32,5	0,69 <sup>c</sup>	4	Zoo	Hammond & Brown (1995) / SID (2008)
		<i>Pouteria aff. engleri</i> Eyma	Poua	1	9,65 (6)	4524 (6)	46,47 (6)	0,71 (6)	0,2 (6)	1 (6)	21,53	481,16	0,47	27,5	0,81* <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Pouteria anomala</i> (Pires) T. D. Penn.	Poun	1	10,56 (7)	3662 (8)	53,35 (4)	0,78 (9)	0,13 (5)	1 (9)	23,14	489,11	0,38	32,5	0,78 <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Pouteria cladantha</i> Sandw.	Pouc	4	7,22 (8)	6333 (9)	54,58 (6)	0,82 (11)	0,27 (6)	1 (11)	12,46	486,49	0,33	27,5	0,97 <sup>c</sup>	4	Zoo	Hammond & Brown (1995)
		<i>Pouteria durlandii</i> /peruviensis	Poud	1	8,81 (8)	7021 (8)	40,38 (4)	0,79 (9)	0,3 (4)	1 (9)	25,84	481,21	0,45	27,5	0,58 <sup>c</sup>	4	Zoo	Lorenzi (2009)
		<i>Pouteria engleri</i> Eyma	Poue	1	8,55 (9)	6105 (10)	55,64 (6)	0,84 (10)	0,17 (7)	1 (10)	22,15	489,35	0,42	32,5	0,77 <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Pouteria filipes</i> Eyma	Pouf	1	6,19 (5)	5749 (5)	51,54 (3)	0,98 (6)	0,24 (2)	1 (6)	25,05	519,17	0,59	32,5	0,97 <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Pouteria fimbriata</i> Baehni	Poui	1	10,78 (4)	10730 (4)	45,19 (3)	0,6 (4)	0,13 (3)	1 (4)	29,77	484,39	0,73	32,5	0,81* <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Pouteria flavilata</i> Penn.	Poul	1	5,83 (1)	8340 (2)	39,86 (1)	0,76 (2)	0,25 (2)	1 (2)	14,52	470	0,74	27,5	0,81* <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Pouteria guianensis</i> Aubl.	Poug	1	7,8 (9)	9782 (10)	50,13 (5)	0,68 (10)	0,22 (5)	1 (10)	14,43	484,44	0,42	32,5	0,94 <sup>c</sup>	5	Zoo	SID (2008)
<i>Pouteria hispida</i> Eyma	Pouh	1	10,72 (6)	3296 (7)	52,06 (6)	0,61 (8)	0,2 (7)	1 (8)	16,47	490,64	0,48	32,5	0,87 <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008)		
<i>Pouteria macrophylla</i> (Lam.) Eyma	Poum	2	8,07 (4)	9390 (4)	49,58 (5)	0,91 (5)	0,22 (5)	1 (5)	16,26	462,56	0,48	17,5	0,86 <sup>c</sup>	5	Zoo	Lorenzi (1992) / SID (2008)		

Ordem	Família	Espécie	Código	Tipo	SLA (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	LS (mm <sup>2</sup> )	LDMC (%)	LTS (N mm <sup>-1</sup> )	LT (mm)	NUF	NLC (g kg <sup>-1</sup> )	CLC (g kg <sup>-1</sup> )	PLC (g kg <sup>-1</sup> )	MH (m)	WD (g mL <sup>-1</sup> )	SM (log(g))	DM	Referências de SM / DM
Ericales	Sapotaceae	<i>Pouteria manaosensis</i> (Aubrev. & Pellegr.) T. D. Penn.	Pouu	1	9,15 (3)	14060 (4)	52,88 (2)	0,7 (4)	0,31 (3)	1 (4)	16,19	503,19	0,55	32,5	0,64 <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Pouteria pentamera</i> Penn.	Poup	1	9,12 (3)	10099 (3)	52,2 (3)	0,76 (3)	0,21 (3)	1 (3)	20,8	485,93	0,28	32,5	0,81* <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	Pour	2	10,03 (10)	3858 (14)	46,76 (4)	0,77 (14)	0,2 (8)	1 (14)	16,99	500,08	0,43	22,5	0,79 <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Pouteria retinervis</i> T. D. Penn.	Pout	1	10,69 (8)	12283 (9)	46,14 (6)	0,68 (11)	0,18 (6)	1 (12)	30,13	479,52	0,7	32,5	0,81* <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Pouteria rostrata</i> (Huber) Baehni	Pouo	2	6,46 (6)	7691 (6)	48,35 (4)	0,98 (6)	0,28 (4)	1 (6)	22,91	497,73	0,54	17,5	0,81* <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Pouteria</i> sp. 9	Pou9	1	7,9 (4)	5089 (4)	46,02 (1)	0,66 (4)	0,26 (1)	1 (4)	13,94	472,26	0,48	27,5	0,81* <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
Fabales	Fabaceae	<i>Abarema cochleata</i> (Willd.) Barneby & J. W. Grimes	Abac	1	14,11 (1)	1997 (1)	44,07 (1)	0,3 (1)	0,19 (1)	20 (1)	29,22	471,5	0,55	27,5	0,59* <sup>c</sup>	3*	Zoo*	SID (2008)
		<i>Bocoa viridiflora</i> (Ducke) Cowan	Bcov	1	11,77 (10)	3888 (10)	50,15 (5)	1,16 (11)	0,19 (6)	3,1 (11)	24,28	491,64	0,57	27,5	0,84 <sup>c</sup>	3*	Zoo*	SID (2008)
		<i>Cynometra longicuspis</i> Ducke	Cynl	2	11,79 (6)	1012 (6)	52,66 (6)	0,94 (9)	0,14 (6)	2 (9)	16,37	452,6	0,55	17,5	0,89* <sup>c</sup>	5*	Zoo*	SID (2008)
		<i>Dicorynia guianensis</i> Amshoff	Dicg	5	18,02 (4)	5279 (4)	41,89 (4)	0,51 (3)	0,17 (4)	7,6 (4)	24,15	468,44	0,95	37,5	0,63 <sup>c</sup>	4	Ane	Baraloto & Forget (2007) / SID (2008)
		<i>Dinizia excelsa</i> Ducke	Dine	6	11,59 (3)	67 (3)	52,2 (3)	0,44 (3)	0,14 (3)	247,3 (3)	14,85	488,15	0,47	42,5	0,85 <sup>c</sup>	4	Ane	Camargo <i>et al.</i> (2008) / Ferraz <i>et al.</i> (2004)
		<i>Dipteryx magnifica</i> (Ducke) Ducke	Dipm	1	14,36 (3)	3247 (3)	51,38 (3)	0,74 (3)	0,18 (3)	9,4 (3)	21,89	486,01	0,6	32,5	0,91* <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ferraz <i>et al.</i> (2004)
		<i>Dipteryx odorata</i> (Aubl.) Willd.	Dipo	1	9,69 (4)	11890 (4)	47,22 (4)	0,73 (4)	0,22 (4)	6 (4)	21,89	484,32	0,76	32,5	0,92 <sup>c</sup>	5	Zoo	SID (2008)
		<i>Dussia discolor</i> (Benth.) Amshoff	Dusd	1	15,44 (1)	8445 (1)	40,17 (1)	0,32 (1)	0,2 (1)	13 (1)	19,45	455,51	0,65	32,5	0,55 <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008)
<i>Eperua glabriflora</i> (Ducke) Cowan	Epeg	1	8,72 (7)	9367 (7)	47,21 (6)	1,09 (8)	0,25 (5)	4 (8)	14,04	480,48	0,57	27,5	0,76 <sup>c</sup>	6*	Auto*	SID (2008)		

Ordem	Família	Espécie	Código	Tipo	SLA (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	LS (mm <sup>2</sup> )	LDMC (%)	LTS (N mm <sup>-1</sup> )	LT (mm)	NUF	NLC (g kg <sup>-1</sup> )	CLC (g kg <sup>-1</sup> )	PLC (g kg <sup>-1</sup> )	MH (m)	WD (g mL <sup>-1</sup> )	SM (log(g))	DM	Referências de SM / DM
Fabales	Fabaceae	<i>Inga alba</i> (Sw.) Willd.	Inga	1	6,79 (1)	4308 (1)	48,81 (1)	0,59 (1)	0,15 (1)	4 (1)	28,23	478,65	0,9	32,5	0,59 <sup>c</sup>	5	Zoo	ter Steege & Hammond (2001) / SID (2008)
		<i>Inga capitata</i> Desv.	Ingc	1	12,75 (6)	3262 (6)	42,05 (6)	0,67 (6)	0,23 (6)	3,8 (6)	35,11	467,38	0,85	32,5	0,60 <sup>c</sup>	5	Zoo	Lorenzi (2009)
		<i>Inga paraensis</i> Ducke	Ingp	2	10,4 (7)	3748 (8)	52,39 (6)	0,9 (8)	0,22 (6)	5,2 (8)	26,6	497,02	0,58	22,5	0,82 <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Inga rubiginosa</i> (L. C. Rich.) DC.	Ingr	1	14,09 (3)	11749 (3)	44,63 (3)	0,66 (3)	0,3 (3)	7,2 (3)	28,01	504,78	0,81	27,5	0,66 <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008)
		<i>Inga</i> sp. 7	Ing7	2	11,44 (3)	12434 (4)	43,44 (3)	0,72 (4)	0,2 (4)	3,8 (4)	25,54	447,48	0,69	22,5	0,59* <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Macrolobium angustifolium</i> (Benth.) Cowan	Maca	1	12,46 (3)	3390 (3)	44,95 (3)	0,49 (3)	0,18 (3)	2 (3)	15,06	471,93	0,63	27,5	0,68 <sup>c</sup>	5	Auto*	SID (2008)
		<i>Paramachaerium ormosioides</i> (Ducke) Ducke	Paro	1	12,46 (7)	3792 (9)	51,21 (6)	0,76 (10)	0,18 (8)	5,6 (10)	24,24	500,42	0,56	32,5	0,75* <sup>c</sup>	6	Ane	Rudd (1981)
		<i>Parkia decussata</i> Ducke	Prkd	10	17,15 (5)	78 (5)	50,2 (4)	1,22 (5)	0,15 (4)	1356,4 (5)	30,43	477,18	0,71	27,5	0,78 <sup>c</sup>	4*	Zoo*	SID (2008)
		<i>Parkia pendula</i> (Willd.) Walp.	Prke	11	21,27 (2)	2 (2)	43,97 (1)	0,72 (2)	0,04 (1)	4066,5 (2)	DF	DF	DF	32,5	0,53 <sup>c</sup>	3	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008) / SID (2008)
		<i>Peltogyne catingae</i> Ducke	Pelc	1	7,9 (3)	5449 (4)	56,9 (2)	0,83 (4)	0,24 (3)	2 (4)	20,34	490,28	0,49	32,5	0,69 <sup>c</sup>	4*	Ane	SID (2008) / Ferraz <i>et al.</i> (2004)
		<i>Peltogyne excelsa</i> Ducke	Pele	1	10,01 (3)	1155 (3)	46,54 (3)	0,61 (3)	0,17 (3)	2 (3)	14,86	440,22	0,63	32,5	0,78* <sup>c</sup>	4*	Ane*	SID (2008)
		<i>Pseudopiptadenia psilostachya</i> (DC.) Lewis & Lima	Pspp	11	15,93 (3)	25 (3)	45,74 (3)	0,84 (3)	0,16 (3)	1247,7 (3)	25,73	477,23	0,63	37,5	0,59* <sup>c</sup>	4*	Zoo*	SID (2008)
		<i>Pseudopiptadenia suaveolens</i> (Miq.) Grimes	PspS	11	17,06 (1)	24 (1)	52,04 (1)	0,7 (1)	0,16 (1)	944 (1)	25,83	481,14	0,47	37,5	0,58 <sup>c</sup>	4*	Zoo	SID (2008)
		<i>Sclerolobium melinonii</i> Harms	Sclm	1	16,55 (1)	1841 (2)	53,54 (1)	0,45 (2)	0,12 (2)	17,2 (2)	29,88	489,43	0,55	27,5	0,55 <sup>c</sup>	4*	Ane	SID (2008)
		<i>Sclerolobium</i> sp. 1	Scl1	1	7,62 (2)	4194 (2)	52,7 (1)	1,17 (2)	0,18 (1)	15,3 (2)	25,24	500,19	0,63	32,5	0,56* <sup>c</sup>	4*	Ane*	SID (2008)
		<i>Sclerolobium</i> sp. 5	Scl5	1	10,27 (3)	11806 (3)	44,61 (3)	0,65 (3)	0,22 (3)	9,5 (3)	15,7	481,28	0,41	27,5	0,56* <sup>c</sup>	4*	Ane*	SID (2008)
		<i>Swartzia polyphylla</i> DC.	Swap	1	11,86 (3)	2225 (5)	46,01 (3)	0,65 (5)	0,18 (5)	7,9 (5)	25,79	486,6	0,51	32,5	0,71 <sup>c</sup>	6	Zoo	SID (2008)

Ordem	Família	Espécie	Código	Tipo	SLA (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	LS (mm <sup>2</sup> )	LDMC (%)	LTS (N mm <sup>-1</sup> )	LT (mm)	NUF	NLC (g kg <sup>-1</sup> )	CLC (g kg <sup>-1</sup> )	PLC (g kg <sup>-1</sup> )	MH (m)	WD (g mL <sup>-1</sup> )	SM (log(g))	DM	Referências de SM / DM
Fabales	Fabaceae	<i>Swartzia recurva</i> Poepp.	Swar	1	9,34 (7)	7349 (7)	50,31 (5)	1,16 (8)	0,25 (4)	4 (9)	23,3	483,06	0,59	32,5	0,97 <sup>c</sup>	5	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008)
		<i>Swartzia reticulata</i> Ducke	Swae	2	9,38 (12)	13724 (14)	50,84 (5)	0,76 (15)	0,26 (6)	5,3 (15)	21,36	482,24	0,51	17,5	0,87* <sup>c</sup>	6	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008)
		<i>Swartzia schomburgkii</i> Benth.	Swas	2	11,05 (3)	6054 (3)	45,11 (3)	0,8 (3)	0,22 (3)	9,7 (3)	32,95	490,16	0,58	22,5	0,87* <sup>c</sup>	5	Zoo	Hammond & Brown (1995)
		<i>Tachigali plumbea</i> Ducke	Tacp	1	8,46 (4)	15452 (4)	55,12 (4)	0,81 (4)	0,23 (4)	6,9 (4)	26,77	482,86	0,48	27,5	0,57* <sup>c</sup>	4*	Ane*	SID (2008)
		<i>Zygia racemosa</i> (Ducke) Barn. & Grimes	Zygr	10	13,13 (9)	85 (9)	51,76 (6)	1,05 (7)	0,19 (5)	229,7 (9)	31,95	476,62	0,61	27,5	0,75 <sup>c</sup>	5*	Zoo'	SID (2008) / Bacelar-Lima <i>et al.</i> (2006)
Gentianales	Apocynaceae	<i>Aspidosperma carapanauba</i> Pichon	Aspc	1	8,93 (1)	17016 (1)	40,17 (1)	0,87 (1)	0,31 (1)	1 (1)	14,75	499,03	0,39	32,5	0,75* <sup>c</sup>	4*	Ane	SID (2008)
		<i>Aspidosperma oblongum</i> A. DC.	Aspo	1	10,36 (3)	1785 (3)	39,87 (3)	0,57 (3)	0,19 (3)	1 (3)	24,72	510,79	0,53	27,5	0,87 <sup>c</sup>	4*	Ane	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Geissospermum argenteum</i> Woodson	Geia	1	13,37 (9)	4594 (10)	48,15 (5)	0,58 (11)	0,17 (4)	1 (11)	32,08	504,31	0,74	27,5	0,79* <sup>c</sup>	4*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
Laurales	Lauraceae	<i>Aniba burchellii</i> / <i>panurensis</i>	Anib	1	12,19 (4)	5071 (5)	48,69 (3)	0,69 (5)	0,25 (4)	1 (5)	18,56	488,25	0,55	37,5	0,57 <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Aniba canelilla</i> (Kunth) Mez	Anic	1	9,28 (3)	5085 (3)	54,62 (3)	0,96 (3)	0,21 (2)	1 (3)	21,4	493,24	0,54	27,5	0,96 <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ferraz <i>et al.</i> (2004)
		<i>Licaria cannella</i> (Meissn.) Kosterm.	Lcac	4	7,46 (5)	5680 (5)	49,52 (4)	1,15 (5)	0,32 (4)	1 (5)	17,1	617,5	0,38	DF	0,97 <sup>c</sup>	6*	Zoo	SID (2008)
		<i>Mezilaurus duckei</i> van der Werff	Mezd	1	7,5 (6)	19583 (6)	55,22 (6)	0,91 (7)	0,32 (6)	1 (7)	17,39	488,36	0,47	32,5	0,67 <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Mezilaurus</i> sp.	Mez1	2	11,26 (6)	7061 (6)	49,56 (6)	0,58 (6)	0,19 (6)	1 (6)	17,44	481,17	0,59	22,5	0,72* <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Ocotea cinerea</i> van der Werff	Ococ	1	8,19 (4)	2895 (4)	53,16 (3)	0,73 (4)	0,28 (3)	1 (4)	20,95	497,33	0,51	32,5	0,52* <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Ocotea nigrescens</i> Vicentini	Ocon	1	8,14 (3)	4210 (4)	51,09 (3)	0,57 (4)	0,2 (4)	1 (4)	23,31	471,49	0,48	27,5	0,52* <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
<i>Ocotea percurrrens</i> Vicentini	Ocop	1	10,63 (5)	4005 (5)	50,29 (4)	0,73 (5)	0,22 (3)	1 (5)	21,93	491,2	0,48	27,5	0,52 <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)		

Ordem	Família	Espécie	Código	Tipo	SLA (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	LS (mm <sup>2</sup> )	LDMC (%)	LTS (N mm <sup>-1</sup> )	LT (mm)	NUF	NLC (g kg <sup>-1</sup> )	CLC (g kg <sup>-1</sup> )	PLC (g kg <sup>-1</sup> )	MH (m)	WD (g mL <sup>-1</sup> )	SM (log(g))	DM	Referências de SM / DM
Laurales	Lauraceae	<i>Rhodostemonodaphne grandis</i> (Mez) Rohwer	Rhog	3	7,06 (3)	10196 (3)	48,4 (3)	0,65 (3)	0,24 (3)	1 (3)	21,73	491,45	0,54	27,5	0,39 <sup>c</sup>	6	Zoo	Madriñan (2004) / SID (2008)
Magnoliales	Annonaceae	<i>Bocageopsis multiflora</i> (Mart.) R. E. Fries	Bocm	1	13,6 (8)	2063 (9)	53,73 (5)	0,4 (9)	0,12 (5)	1 (9)	21,85	493,93	0,64	27,5	0,65 <sup>c</sup>	3	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008)
		<i>Duguetia echinophora</i> R. E. Fries	Duge	2	12,99 (6)	4042 (7)	52,02 (6)	0,61 (7)	0,15 (7)	1 (7)	41,33	464,21	0,57	22,5	0,78* <sup>c</sup>	4*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Duguetia manausensis</i> Maas & Boon	Dugm	2	11,86 (5)	27356 (5)	48,06 (6)	0,78 (9)	0,26 (6)	1 (9)	26,34	467,2	0,56	17,5	0,78* <sup>c</sup>	4*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Fusaea longifolia</i> (Aubl.) Saff.	Fusl	2	9,88 (6)	9442 (6)	52,33 (6)	0,59 (11)	0,19 (6)	1 (11)	19,65	476,67	0,42	17,5	0,74 <sup>c</sup>	5	Zoo	Maas <i>et al.</i> (2007) / AABP (2011)
		<i>Onychopetalum amazonicum</i> R. E. Fries	Onya	2	7,2 (3)	13980 (5)	54,61 (3)	0,73 (5)	0,24 (5)	1 (5)	14,15	493,62	0,38	22,5	0,61 <sup>c</sup>	5	Zoo	Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
	<i>Unonopsis duckei</i> R. E. Fries	Unod	1	11,93 (8)	10051 (9)	56,33 (5)	0,76 (11)	0,18 (6)	1 (11)	20,99	487,69	0,44	27,5	0,56* <sup>c</sup>	4*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)	
	Myristicaceae	<i>Osteophloeum platyspermum</i> (A. DC.) Warb.	Ostp	3	10,27 (5)	5514 (5)	33,51 (4)	0,55 (5)	0,29 (4)	1 (5)	23,65	498,37	0,79	22,5	0,44 <sup>c</sup>	6	Zoo	van Roosmalen <i>et al.</i> (1996) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Virola calophylla</i> Warb.	Virc	2	7,74 (6)	28940 (6)	43,96 (6)	1,02 (7)	0,26 (5)	1 (7)	17,51	490,55	0,49	17,5	0,49 <sup>c</sup>	4	Zoo	van Roosmalen <i>et al.</i> (1996) / SID (2008)
Malpighiales	Caryocaraceae	<i>Caryocar pallidum</i> A. C. Smith	Cryp	1	12,55 (3)	4965 (3)	46,42 (3)	0,28 (3)	0,17 (3)	3 (3)	17,47	474,14	0,64	37,5	0,68 <sup>c</sup>	6*	Zoo	SID (2008) / Ferraz <i>et al.</i> (2004)
		<i>Caryocar villosum</i> (Aubl.) Pers.	Cryv	1	9,24 (3)	4470 (3)	43,05 (3)	0,35 (4)	0,24 (3)	3 (4)	17,13	475,72	0,78	32,5	0,77 <sup>c</sup>	6	Zoo	Lorenzi (2008) / SID (2008)
	Chrysobalanaceae	<i>Couepia excelsa</i> Ducke	Coue	1	6,78 (3)	11811 (3)	51,32 (3)	1,1 (3)	0,25 (3)	1 (3)	12,27	475,43	0,37	27,5	0,80* <sup>c</sup>	5*	Zoo*	SID (2008)
<i>Couepia longipendula</i> Pilger		Coul	4	6,95 (4)	4632 (4)	50,79 (4)	0,89 (7)	0,27 (5)	1 (7)	10,83	421,33	0,37	22,5	0,94 <sup>c</sup>	5	Zoo	Lorenzi (2009) / Camargo <i>et al.</i> (2008)	

Ordem	Família	Espécie	Código	Tipo	SLA (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	LS (mm <sup>2</sup> )	LDMC (%)	LTS (N mm <sup>-1</sup> )	LT (mm)	NUF	NLC (g kg <sup>-1</sup> )	CLC (g kg <sup>-1</sup> )	PLC (g kg <sup>-1</sup> )	MH (m)	WD (g mL <sup>-1</sup> )	SM (log(g))	DM	Referências de SM / DM
Malpighiales	Chrysobalanaceae	<i>Licania caudata</i> Prance	Licc	1	11,12 (3)	4416 (3)	41,94 (3)	0,49 (3)	0,23 (3)	1 (3)	13,28	347,6	0,37	37,5	0,82* <sup>c</sup>	5*	Zoo*	SID (2008)
		<i>Licania heteromorpha</i> Benth.	Lich	1	9,02 (8)	4213 (9)	49,95 (5)	0,93 (9)	0,21 (6)	1 (9)	13,34	357,54	0,41	37,5	0,82 <sup>c</sup>	5	Zoo	Hammond & Brown (1995)
		<i>Licania impressa</i> Prance	Lici	4	7,56 (3)	6972 (3)	47,94 (3)	0,77 (3)	0,29 (3)	1 (3)	14,48	342,23	0,38	17,5	0,92 <sup>c</sup>	5*	Zoo*	SID (2008)
		<i>Licania</i> sp. 9	Lic9	1	10,24 (1)	5632 (1)	48,92 (1)	0,61 (1)	0,2 (1)	1 (1)	14,13	337,74	0,34	32,5	0,82* <sup>c</sup>	5*	Zoo*	SID (2008)
	Euphorbiaceae	<i>Conceveiba hostmannii</i> Benth.	Conh	2	10,73 (8)	26988 (8)	46,21 (6)	0,53 (7)	0,3 (6)	1 (8)	21,52	470,43	0,73	22,5	0,51* <sup>c</sup>	4	Auto	Camargo <i>et al.</i> (2008)
		<i>Glycydendron amazonicum</i> Ducke	Glya	1	12,13 (3)	13617 (3)	41,43 (3)	0,63 (3)	0,22 (3)	1 (3)	23,18	473,42	0,75	27,5	0,68 <sup>c</sup>	DF	Zoo	SID (2008)
		<i>Hevea guianensis</i> Aubl.	Hevg	7	11,43 (8)	5729 (8)	42,45 (6)	0,66 (11)	0,19 (5)	3 (11)	22,27	500,84	0,81	27,5	0,56 <sup>c</sup>	4	Auto	Camargo <i>et al.</i> (2008) / SID (2008)
		<i>Pausandra macropetala</i> Ducke	Paum	2	7 (7)	45461 (7)	46,76 (6)	1,07 (11)	0,22 (6)	1 (11)	15,16	444,52	0,48	17,5	0,59* <sup>c</sup>	5	Auto	Secco (2005)
	Goupiaceae	<i>Goupia glabra</i> Aubl.	Goug	2	18,22 (3)	3966 (4)	39,63 (2)	0,35 (4)	0,15 (3)	1 (4)	16,43	478,08	0,48	22,5	0,72 <sup>c</sup>	2	Zoo	Lorenzi (1992) / SID (2008)
	Humiriaceae	<i>Endopleura uchi</i> (Huber) Cuatrec	Endu	1	8,16 (3)	10018 (4)	55,31 (3)	0,8 (3)	0,19 (3)	1 (4)	11,79	481,07	0,38	27,5	0,79 <sup>c</sup>	6	Zoo	Lorenzi (1992)
		<i>Sacoglottis mattogrossensis</i> Malme	Sacm	1	7,81 (3)	3341 (5)	52,5 (2)	0,67 (5)	0,25 (4)	1 (5)	10,46	465,68	0,28	32,5	0,77 <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Vantanea parviflora</i> Lam.	Vanp	1	8,58 (6)	6389 (6)	50,1 (6)	0,74 (8)	0,24 (6)	1 (8)	11,07	447,48	0,34	32,5	0,84 <sup>c</sup>	4	Zoo	Lorenzi (1992) / SID (2008)
	Putranjivaceae	<i>Drypetes variabilis</i> Uittien	Dryv	2	8,48 (5)	5677 (5)	42,13 (6)	0,63 (7)	0,24 (5)	1 (7)	16,3	428,1	0,57	22,5	0,73 <sup>c</sup>	3*	Zoo	SID (2008)
	Salicaceae	<i>Casearia javitensis</i> Kunth	Casj	2	10,97 (6)	14859 (7)	49,5 (5)	0,65 (11)	0,21 (6)	1 (11)	15,31	484,98	0,38	17,5	0,76 <sup>c</sup>	3	Zoo	Hammond & Brown (1995)
	Violaceae	<i>Rinorea flavescens</i> (Aubl.) Kuntze	Rinf	7	15,68 (7)	7056 (7)	38,87 (6)	0,49 (10)	0,17 (6)	1 (10)	23,45	455,09	0,53	12,5	0,63 <sup>c</sup>	3*	Auto*	SID (2008)
		<i>Rinorea guianensis</i> Aubl.	Ring	2	10,73 (12)	6646 (12)	44,55 (7)	0,77 (13)	0,25 (6)	1 (13)	17,83	450,54	0,51	17,5	0,78 <sup>c</sup>	3*	Auto*	SID (2008)
		<i>Rinorea</i> sp. 1	Rin1	7	16,24 (4)	4877 (4)	34,17 (6)	0,54 (10)	0,2 (6)	1 (10)	23,79	428	0,65	27,5	0,67* <sup>c</sup>	3*	Auto*	SID (2008)

Ordem	Família	Espécie	Código	Tipo	SLA (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	LS (mm <sup>2</sup> )	LDMC (%)	LTS (N mm <sup>-1</sup> )	LT (mm)	NUF	NLC (g kg <sup>-1</sup> )	CLC (g kg <sup>-1</sup> )	PLC (g kg <sup>-1</sup> )	MH (m)	WD (g mL <sup>-1</sup> )	SM (log(g))	DM	Referências de SM / DM
Malvales	Malvaceae	<i>Lueheopsis rosea</i> (Ducke) Burret	Luer	5	13,45 (3)	9260 (4)	59,24 (2)	0,97 (4)	0,27 (3)	1 (4)	20,01	480,5	0,49	37,5	0,33 <sup>z</sup>	3*	Ane	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Scleronema micranthum</i> (Ducke) Ducke	Scnm	1	12,24 (8)	6736 (9)	45,05 (5)	0,85 (12)	0,23 (6)	1 (12)	17,79	467,07	0,65	37,5	0,60 <sup>c</sup>	6	Auto	Camargo <i>et al.</i> (2008)
		<i>Theobroma sylvestris</i> Aubl. ex Mart.	Thes	2	10,35 (7)	24460 (7)	46,12 (6)	0,68 (11)	0,33 (7)	1 (11)	19,52	451,15	0,59	17,5	0,67 <sup>c</sup>	5*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
Myrtales	Combretaceae	<i>Buchenavia grandis</i> Ducke	Bucg	1	12,95 (3)	5693 (3)	42,18 (3)	0,41 (3)	0,21 (2)	1 (3)	22,97	472,61	0,75	32,5	0,75 <sup>c</sup>	5	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008) / SID (2008)
		Melastomataceae	<i>Miconia burchellii</i> Triana	Micb	2	9,32 (3)	2724 (3)	49,7 (1)	0,55 (3)	0,28 (1)	1 (3)	17,44	476,21	0,4	22,5	0,63* <sup>c</sup>	1*	Zoo
	<i>Mouriri angulicosta</i> / <i>duckeana</i> / <i>duckeanoides</i>		Moua	1	9,68 (7)	1745 (7)	45,05 (6)	0,51 (9)	0,21 (6)	1 (9)	17,24	476,99	0,61	27,5	0,90 <sup>c</sup>	4*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
	Myrtaceae	<i>Myrcia grandis</i> McVaugh	Myrg	8	9,04 (8)	1584 (8)	47,98 (6)	0,87 (12)	0,23 (6)	1 (12)	8,95	417,59	0,22	37,5	0,81* <sup>c</sup>	3*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		Vochysiaceae	<i>Erisma bicolor</i> Ducke	Erib	5	7,01 (4)	21553 (4)	48,61 (4)	0,86 (4)	0,25 (4)	1 (4)	13,63	449,09	0,4	37,5	0,52* <sup>c</sup>	5*	Ane*
	<i>Qualea labouriauana</i> Paula		Qual	5	7,16 (3)	3912 (3)	45,83 (3)	0,56 (3)	0,29 (3)	1 (3)	13,02	443,31	0,32	37,5	0,65* <sup>c</sup>	3*	Ane*	SID (2008)
	<i>Qualea paraensis</i> Ducke		Quap	5	8,95 (3)	2914 (3)	46,23 (2)	0,61 (3)	0,25 (2)	1 (3)	11,33	425,3	0,31	37,5	0,67 <sup>c</sup>	3	Ane	Lorenzi (1992)
		<i>Vochysia obidensis</i> (Huber) Ducke	Voco	5	10,13 (3)	2677 (3)	40,2 (3)	0,55 (3)	0,19 (3)	1 (3)	20,1	457,48	0,38	37,5	0,50 <sup>c</sup>	3*	Ane*	SID (2008)
Oxalidales	Elaeocarpaceae	<i>Sloanea eichleri</i> K. Schum.	Sloe	1	8,07 (4)	23126 (4)	51,37 (4)	0,87 (4)	0,42 (4)	1 (4)	13,58	468,6	0,54	27,5	0,75 <sup>c</sup>	4*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Sloanea floribunda</i> Spruce ex Benth.	Slof	1	6,28 (6)	11597 (6)	53,78 (6)	1,01 (6)	0,26 (5)	1 (6)	10,54	484,29	0,35	27,5	0,81* <sup>c</sup>	4*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)

Ordem	Família	Espécie	Código	Tipo	SLA (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	LS (mm <sup>2</sup> )	LDMC (%)	LTS (N mm <sup>-1</sup> )	LT (mm)	NUF	NLC (g kg <sup>-1</sup> )	CLC (g kg <sup>-1</sup> )	PLC (g kg <sup>-1</sup> )	MH (m)	WD (g mL <sup>-1</sup> )	SM (log(g))	DM	Referências de SM / DM
Rosales	Moraceae	<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	Brog	1	11,23 (5)	3148 (6)	46,68 (4)	0,47 (6)	0,21 (5)	1 (6)	17,52	467,23	0,49	27,5	0,91 <sup>C</sup>	4	Zoo	Lorenzi (1992)
		<i>Brosimum parinarioides</i> Ducke	Brop	1	6,66 (3)	29470 (3)	46,81 (3)	1,26 (3)	0,48 (3)	1 (3)	16,92	469,8	0,57	27,5	0,62 <sup>C</sup>	4*	Zoo*	SID (2008)
		<i>Brosimum rubescens</i> Taub.	Bror	1	11,09 (8)	3781 (8)	47,75 (6)	0,8 (10)	0,19 (6)	1 (10)	15,67	457,41	0,56	32,5	0,84 <sup>C</sup>	4*	Zoo	Lorenzi (1992)
		<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz & Pav.	Clar	1	13,61 (1)	3555 (2)	44,94 (1)	0,5 (2)	0,18 (1)	1 (2)	DF	DF	DF	27,5	0,56 <sup>C</sup>	4	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008) / SID (2008)
		<i>Helicostylis tomentosa</i> (Poepp. & Endl.) Rusby	Helt	2	12,6 (6)	14489 (6)	42,81 (3)	0,72 (6)	0,28 (3)	1 (6)	22,64	442,72	0,81	22,5	0,72 <sup>F</sup>	4	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008)
		<i>Maquira sclerophylla</i> (Ducke) C. C. Berg	Maqs	1	8,11 (6)	30907 (6)	42,66 (5)	0,67 (6)	0,22 (6)	1 (6)	21,8	427,89	0,67	37,5	0,53 <sup>C</sup>	6	Zoo*	Berg (1972) / SID (2008)
		<i>Naucleopsis caloneura</i> (Huber) Ducke	Nauc	2	6,85 (10)	24258 (11)	48,69 (6)	1 (12)	0,33 (7)	1 (12)	19,15	426,38	0,54	22,5	0,65* <sup>C</sup>	5	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008)
		<i>Pseudolmedia laevis</i> (Ruiz & Pav.) J. F. Macbr.	Psel	1	11,44 (8)	5799 (8)	52,04 (6)	0,72 (9)	0,21 (6)	1 (9)	15,81	423,94	0,58	32,5	0,64 <sup>C</sup>	4	Zoo	SID (2008)
		<i>Trymatococcus amazonicus</i> Poepp. & Endl.	Trya	2	12,31 (7)	10180 (7)	49,84 (3)	0,56 (9)	0,37 (3)	1 (9)	22,63	402,35	0,53	17,5	0,66 <sup>C</sup>	6*	Zoo'	SID (2008)
Santalales	Olacaceae	<i>Chaunochiton kappleri</i> (Engl.) Ducke	Chak	3	10,44 (1)	2817 (1)	33,71 (1)	0,46 (1)	0,24 (1)	1 (1)	DF	DF	DF	22,5	0,52 <sup>C</sup>	DF	Ane	SID (2008)
		<i>Heisteria laxiflora</i> Engl.	Heil	2	8,3 (4)	7272 (4)	50,76 (4)	1,42 (4)	0,23 (4)	1 (4)	17,7	492,27	0,45	22,5	0,71* <sup>C</sup>	4*	Zoo*	SID (2008)
		<i>Minquartia guianensis</i> Aubl.	Ming	1	11,68 (11)	12737 (11)	53,48 (6)	0,86 (17)	0,19 (7)	1 (17)	25,46	450,49	0,33	32,5	0,77 <sup>C</sup>	4	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008) / SID (2008)
Sapindales	Burseraceae	<i>Protium altsonii</i> Sandwith	Proa	1	10,4 (5)	2713 (6)	55,1 (5)	0,87 (7)	0,16 (6)	11,2 (6)	14,17	454,74	0,53	27,5	0,68 <sup>C</sup>	4*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Protium apiculatum</i> Swart	Prop	2	13,82 (8)	4649 (10)	47,84 (5)	0,47 (10)	0,16 (6)	10,4 (10)	19,59	473,42	0,62	22,5	0,57* <sup>C</sup>	4	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008)
		<i>Protium decandrum</i> (Aubl.) Marchand	Prod	2	10,43 (11)	4271 (11)	51,66 (5)	0,88 (12)	0,22 (6)	4,1 (12)	14,58	461,95	0,63	22,5	0,52 <sup>C</sup>	4	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008) / SID (2008)
		<i>Protium guianense</i> (Aubl.) Marchand	Prog	1	12,25 (6)	2102 (6)	54,23 (6)	0,52 (6)	0,15 (6)	6,9 (6)	15,56	461,03	0,52	DF	0,71 <sup>C</sup>	4*	Zoo	SID (2008)
		<i>Protium hebetatum</i> Daly	Proh	2	11,99 (12)	5475 (11)	56,96 (8)	0,76 (18)	0,21 (7)	10,3 (19)	14,17	479,65	0,48	22,5	0,57* <sup>C</sup>	5	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008)

Ordem	Família	Espécie	Código	Tipo	SLA (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	LS (mm <sup>2</sup> )	LDMC (%)	LTS (N mm <sup>-1</sup> )	LT (mm)	NUF	NLC (g kg <sup>-1</sup> )	CLC (g kg <sup>-1</sup> )	PLC (g kg <sup>-1</sup> )	MH (m)	WD (g mL <sup>-1</sup> )	SM (log(g))	DM	Referências de SM / DM
Sapindales	Burseraceae	<i>Protium sagotianum</i> Marchand	Pros	1	15,88 (3)	2757 (3)	55,07 (3)	0,53 (3)	0,11 (3)	6,1 (3)	14,96	426,71	0,5	27,5	0,56 <sup>C</sup>	4*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Protium tenuifolium</i> (Engl.) Engl.	Prot	2	9,75 (3)	7865 (4)	50,75 (4)	0,77 (4)	0,2 (5)	7,8 (5)	15,2	450,79	0,66	12,5	0,57 <sup>C</sup>	4	Zoo	SID (2008)
	Meliaceae	<i>Guarea convergens</i> Penn.	Guac	2	11,66 (4)	3332 (4)	38,63 (4)	0,65 (4)	0,27 (4)	9,3 (4)	18,2	494,24	0,77	22,5	0,60* <sup>C</sup>	4*	Zoo	SID (2008) / Ribeiro <i>et al.</i> (1999)
		<i>Guarea</i> sp. 3	Gua3	2	8,63 (1)	7935 (1)	37,57 (1)	0,73 (1)	0,36 (1)	7,2 (1)	25,8	502,38	0,94	22,5	0,60* <sup>C</sup>	4*	Zoo*	SID (2008)
Solanales	Solanaceae	<i>Duckeodendron cestroides</i> Kuhl.	Ducc	1	14,53 (5)	5829 (5)	32,52 (4)	0,49 (5)	0,24 (4)	1 (5)	44,22	461,45	0,68	27,5	0,63 <sup>C</sup>	6	Zoo	Camargo <i>et al.</i> (2008)

WD: <sup>C</sup> (Chave *et al.*, 2006); <sup>Z</sup> (Chave *et al.*, 2009); <sup>F</sup> (Fearnside, 1997)

\* Dado obtido a partir da média ou do valor mais comum do gênero.