

Estratégias adaptativas e padrões de variação da vegetação

Valério De Patta Pillar

Departamento de Botânica, UFRGS

A sobrevivência e habilidade competitiva dos organismos em um dado hábitat depende de estratégias adaptativas desenvolvidas na sua evolução. Essas estratégias moldam a complexa variação morfo-fisiológica associada à variação ambiental. Este texto aborda algumas teorias que buscam extrair da aparente complexidade da natureza os mecanismos que têm determinado o desenvolvimento das diferentes estratégias.

1. Introdução

Padrões espaço-temporais de variação da vegetação são evidentes e podem ser revelados em diferentes escalas através de simples observação ou usando técnicas analíticas. Os padrões podem ser definidos de várias formas dependendo da taxonomia de organismos que se usa para descrever comunidades, *e.g.*, padrões de espécies, de formas-vitais, de CSTs (veja Pillar 1993a). Os padrões são expressão de diferenças ou similaridades entre comunidades relacionadas à variação do hábitat, sugerindo a existência de mecanismos comuns moldando a estrutura de plantas e de comunidades no processo evolutivo em diferentes hábitats (Tilman 1988). O objetivo último da ecologia é entender os mecanismos determinantes desses padrões, de modo a permitir predições.

A vegetação varia porque organismos de uma mesma espécie não são capazes de sobreviver e competir com sucesso numa faixa muito ampla de condições de ambiente. A sobrevivência e capacidade competitiva depende de estruturas morfo-fisiológicas determinadas pela ontogenia do organismo. Essas características, resultado do processo evolutivo, constituem *estratégias* ou *adaptações* (Harper & Ogden 1970, Harper 1982). Não há como saber quais caracteres foram críticos no processo de seleção natural, mas é possível observar através de estudos de vegetação se uma estrutura morfo-fisiológica, ou fenótipo em um sentido amplo, é indicativa de condições extrínsecas particulares. Tais estudos têm mostrado tendências ambientais na variação de vários caracteres de plantas (veja Pillar 1993b). Essas tendências indicam que provavelmente os caracteres em foco são adaptativos, funcionais no sentido ecológico. Constituem estratégias adaptativas, por exemplo, a seleção r e K (Pianka 1970), as estratégias C , S e R (Grime 1977), as formas-vitais (Raunkiaer 1907, estratégias de perenização segundo Harper & Ogden 1970), a alocação a raízes, caules e folhas (Tilman 1988), outros caracteres ou combinações de caracteres (CSTs, Orlóci *et al.* 1986, Pillar & Orlóci 1993a, b) com significado adaptativo.

Quais seriam os mecanismos explicativos para determinadas estratégias resultarem mais eficientes do que outras em dadas circunstâncias? Este texto aborda algumas teorias que buscam extrair da aparente complexidade da natureza os mecanismos que têm determinado o desenvolvimento das diferentes estratégias.

2. *Estratégias de alocação de recursos*

Organismos têm um certa quantidade limitada de tempo e energia disponíveis, de modo que cada resposta ontogênica, cada estratégia, representa uma alocação ou partição desse tempo e energia (Cody 1966 apud Harper & Ogden 1970). O programa de alocação de energia de um dado organismo em dada comunidade é uma característica essencial da sua estratégia.

Diferentes estruturas usam energia e nutrientes que são limitados e poderiam ser alternativamente alocados pela planta a outras estruturas. Padrões são portanto causados pelas limitações do meio físico e biótico e pelo balanço entre diferentes objetivos que não poderiam ser atingidos ao mesmo tempo. Por exemplo, ramos lenhosos permitem o desenvolvimento em altura e a obtenção de mais luz; raízes mais profundas podem obter mais água se a disponibilidade desta for limitante; mas essas estratégias imobilizam recursos que poderiam alternativamente serem usados para crescimento de folhas. Outro exemplo, plantas anuais ao final do ciclo alocam todos os recursos para a produção de sementes; morrem ao final mas garantem o aparecimento de nova sementeira no início do próximo ciclo. Portanto, o balanço entre objetivos contraditórios possivelmente tenha determinado que as espécies tenham evoluído de modo a sobreviverem e competirem com sucesso numa faixa restrita de condições ambientais; a demanda de recursos para desenvolver na mesma planta estratégias para atender às diferentes situações ambientais tornaria essa planta ineficiente.

É importante notar que estratégias diferentes podem ter tendências ecológicas paralelas. Como apontado por Warming (1909:3), a planta carrega limitações hereditárias ("limitações filogenéticas" de acordo com Givnish 1987) que canalizam as alternativas viáveis no processo evolutivo. Assim, sob a influência de fatores idênticos e dependendo das limitações filogenéticas, podem evoluir espécies com diferentes soluções para o mesmo problema de adaptação. Por exemplo, uma espécie pode estar adaptada a um ambiente seco por apresentar uma cobertura densa de pelos, outra pode nas mesmas circunstâncias apresentar uma cobertura de cera, ou ter folhas reduzidas e um caule suculento, ou pode ser efêmera no seu ciclo de vida. Esse fato explica a alta diversidade de formas encontradas em condições de ambiente similares.

3. *Estratégias r e K*

Refere-se à alocação de recursos para a reprodução de organismos em geral (Pianka 1970); organismos com estratégia r alocam mais, com estratégia K alocam menos. São estratégias reprodutivas na acepção de Harper & Ogden (1970), e no caso de vegetais, caracterizam claramente as estratégias de plantas anuais e perenes. Para Pianka (1970) há um contínuo entre r e K. O extremo r representa um "vácuo-ecológico", com ausência de competição; a estratégia ótima é colocar o máximo de energia e matéria na reprodução, com um mínimo em cada descendente e máxima quantidade de descendentes. O extremo K representa o máximo de saturação do meio com organismos, com máxima competição; a

estratégia ótima é canalizar o máximo de energia e matéria na manutenção e na produção de poucos e bem capacitados descendentes (veja Tabela 1).

Pianka (1970) aponta a importância do tempo de geração (curto em r , longo em K) no processo evolutivo. O tempo de geração maior do que 1 ano (perene) é o limiar na história evolutiva de uma população, pois os organismos têm assim menos "surpresas" ambientais e tendem à seleção K .

4. *O princípio do projeto ótimo*

Modelos de otimização têm sido propostos para explicar os mecanismos determinantes das diferentes estratégias adaptativas (Parkhurst & Loucks 1972, Givnish & Vermeij 1976, Orians & Solbrig 1977, Givnish 1979, 1986, 1987, Ehleringer & Werk 1986, Tilman 1988). O princípio de "projeto ótimo" aplica-se à definição dos modelos (Mooney 1974, Cody 1974, Givnish 1986:3), isto é, a "seleção natural gera organismos tendo uma combinação de forma e função que é ótima para o crescimento e reprodução nos ambientes nas quais eles vivem" (Parkhurst & Loucks 1972).

Os modelos são primariamente baseados na economia de trocas gasosas, suporte mecânico da planta, e interações bióticas (Givnish 1986). Nesses modelos os custos e benefícios de diferentes estratégias são avaliados sob diferentes limitações ambientais, em particular a disponibilidade de luz e recursos do solo (Orians & Solbrig 1977, Givnish 1979, Tilman 1988), e a taxa de perda e mortalidade (Tilman 1988). Os modelos levam em conta fatores como o balanço entre ganho de gás carbônico e perda de água que usam a mesma porta, os estômatos, ou entre capacidade fotossintética da folha e os custos energéticos para obter nutrientes e manter tecidos fotossintéticos de alta eficiência fotossintética (Givnish 1986:11). Os modelos são válidos quando a estratégia ótima ditada pelo modelo concorda com os padrões observados na natureza. Por exemplo, Orians & Solbrig (1977), usando um modelo de custo-benefício, explicam as estratégias de planta encontradas em um gradiente de disponibilidade de água. Eles concluem que "folhas mesofíticas têm custo mais baixo e maior benefício potencial do que folhas xerofíticas" e são amortizadas "em um período de tempo menor desde que haja água", e que existe uma inevitável associação "entre a habilidade em fotossintetizar rapidamente quando a umidade do solo é facilmente extraível e a falta de habilidade em extrair água quando o solo está seco, e vice-versa". Além disso, a ocorrência de plantas com folhas mesofíticas em ambientes bem áridos é explicada pela maior eficiência fotossintética que determina maiores ganhos anuais de biomassa do que folhas xerofíticas, mesmo quando o período de alta disponibilidade de água é breve. Essas plantas ocupam um nicho disponível por um período de tempo bem curto. Givnish (1979) explica tamanho de folha considerando o seu efeito na temperatura da folha e taxa de respiração (veja Pillar 1993b).

5. *O modelo de Tilman*

O modelo ALLOCATE de Tilman (1988) se baseia no fato de que há uma separação física entre os recursos essenciais das plantas: as plantas terrestres necessitam luz, que está disponível acima da superfície do solo, e água e minerais, que estão disponíveis no solo. A alocação de crescimento para aumentar a captura de um desses recursos necessariamente reduz o crescimento que pode ser alocado para a captura dos outros, e portanto, diferentes estratégias serão ótimas dependendo de quais recursos são limitados. Por exemplo, se mais luz é para ser obtida em condições de competição por luz, as plantas devem ter sido selecionadas no processo de evolução para alocar maior porção do seu crescimento a ramos e folhas ao invés de a raízes; do mesmo modo, se mais água ou nutrientes do solo são para ser obtidos em condições de solo mais seco ou mais pobre, as plantas devem ter sido selecionadas para alocar maior porção do seu crescimento a raízes do que a ramos e folhas, o que é acompanhado por uma redução na competição por luz. Qualquer alocação para raízes e caules, considerados como fotossinteticamente inativos, reduz a taxa máxima de fotossíntese. Esse balanço entre objetivos contraditórios moldou a evolução dos vegetais: se o crescimento vegetativo não compensa danos e mortalidade, a população de plantas não sobrevive. O modelo de Tilman prediz que cada hábitat ao longo de um gradiente de condições de solo terá uma fisionomia particular ditada pela diferente alocação de crescimento entre caules, folhas e raízes, o que é validado por padrões observados na natureza.

ALLOCATE é um modelo de simulação que inclui vários aspectos da complexidade morfológica, fisiológica, ontogenética e ambiental. Os elementos incluídos no modelo são (1) tamanho de planta, com indivíduos iniciando como plantas novas a partir de sementes e crescendo até atingirem sua altura máxima preestabelecida, quando então passam produzir sementes; (2) crescimento vegetativo determinado pela alocação da biomassa sintetizada via fotossíntese para raízes, folhas e caules; (3) um gradiente vertical de sombreamento determinado pelo desenvolvimento em altura do conjunto de plantas; (4) taxa de fotossíntese determinada pelo nível do nutriente limitante ou pela intensidade de luz, sendo usada a taxa de fotossíntese menor entre as duas; (5) disponibilidade de nutrientes no solo determinado pela taxa de mineralização e taxas de absorção pelas plantas; (6) tamanho de semente, que afeta o número de sementes produzidas por uma planta e, ao longo de padrões de alocação, a altura e a biomassa de raízes, de folhas e de caules de plantas novas logo após germinação; (7) diferentes taxas potenciais de respiração para raízes, folhas e caules, sendo a biomassa fotossintetizada usada primeiro para cobrir os custos de respiração, e o resto alocado (se for positivo) de acordo com os padrões de alocação preestabelecidos; (8) taxa de mortalidade e taxa de perda (proporção da biomassa produzida que é perdida por ação de herbívoros ou outros danos) independente de densidade; e (9) altura da planta função da sua biomassa de caules. O único mecanismo de interação entre plantas individuais de mesma espécie ou espécie diferente considerado pelo modelo ocorre através da competição por recursos. Cada indivíduo influi no seu próprio crescimento e no de outros indivíduos somente através do seu efeito no perfil vertical de luz e na disponibilidade do recurso limitante do solo. Uma simplificação do modelo é que não há estrutura horizontal no hábitat; há somente estrutura

vertical; num dado ponto no tempo, todas as plantas estão submetidas à mesma concentração de nutrientes no solo e todas as plantas de mesma altura estão submetidas à mesma intensidade de luz. Pode ser considerado como um modelo de dinâmica vegetal dentro de uma mancha homogênea de solo sem clareiras e com competição independente da distância entre indivíduos.

As proporções de alocação para raízes, caules e folhas somam a unidade. Uma certa quantidade de sementes é colocada para "colonizar" o modelo. Cada planta inicia como semente; germina; cresce em competição com as outras plantas pelo nutriente do solo e por luz até sua altura máxima de acordo com padrões de alocação para raízes, caules e folhas; produz sementes, as quais germinam na próxima iteração do modelo; e assim sucessiva e concomitantemente, para todas as plantas (Figura 1). Após um certo número de iterações a "comunidade" pode atingir uma composição estável.

Como define Tilman, seu modelo, "assim como são todos os modelos, é uma caricatura da realidade, e tem a verdade e a falsidade de todas as caricaturas." Modelos são ferramentas lógicas que convertem um série de premissas em predições; a matemática é uma mera ferramenta nessa conversão; o mais importante em um modelo são as premissas e suas predições. Se as predições não conferem grosso modo com a realidade, uma ou mais premissas estão incorretas. A seguir são apresentados alguns resultados do uso do modelo de Tilman:

a. Morfologias viáveis em competição entre plantas de um único fenótipo

Quando todas as plantas da "comunidade" têm o mesmo padrão de alocação, o modelo simula a situação de competição intraespecífica. Rodando o modelo para diferentes padrões de alocação, as alocações viáveis são aquelas que podem manter biomassa maior do que zero, em cada uma das disponibilidades totais do nutriente limitante no solo (fertilidade do solo) usadas nas simulações (Figura 2). As alocações inviáveis não puderam sobreviver porque suas perdas por respiração e mortalidade foram maiores do que a fotossíntese. Nota-se que em solos mais pobres as alocações viáveis são mais restritas.

b. Morfologias superiores em competição de diferentes fenótipos

O modelo simula a situação de competição intra e interespecífica quando diferentes morfologias (padrões de alocação) são colocadas juntas para "colonizar" o modelo. Após um certo número de iterações a estratégia de alocação com habilidade competitiva superior será aquela que deslocar populações com outras morfologias, dominando a "comunidade" (Figura 3). Plantas com menor proporção da biomassa alocada a caules e maior proporção alocada a raízes e folhas são superiores em solos pobres. Disponibilidades moderadas do nutriente limitante determinam a dominância de plantas com maior proporção de folhas, mas em solos férteis a limitação de luz determina maior habilidade competitiva para plantas com maior proporção de caules.

c. Morfologias superiores em gradientes de taxa de perda e de fertilidade do solo

Considerando agora o resultado de simulações de competição intra e interespecífica com diferentes fertilidades de solo e taxas de perda (Figuras 4 e 5), taxas crescentes de perda determinam morfologias superiores que têm uma menor proporção de caules. O resultado é óbvio e condiz com o que se observa, por exemplo, na vegetação em algumas regiões do sul do Brasil. O gradiente de umidade ao longo do relevo determina comunidades campestres no extremo mais seco a mata de galeria no extremo mais úmido. Em solos rasos dominam espécies de pequeno porte, enquanto em solos mais profundos na ausência de pastejo dominam espécies arbustivas. Pastagens em solos férteis e bem pastejadas, dominadas por *Paspalum notatum* e *Axonopus affinis*, quando excluídas de pastejo intenso (reduz-se a taxa de perda) tendem a ter uma dominância de gramíneas altas (*Andropogon lateralis*) e arbustos (*Baccharis* spp., *Vernonia* spp.).

d. Dinâmica da competição

A dinâmica da competição até que a comunidade atinge estabilidade pode ser observada (Figura 7). As morfologias que chegam ao seu pico mais cedo são aquelas com alocação maior a folhas, ou seja, com altas taxas relativas de crescimento. Essas morfologias são subseqüentemente substituídas (dominância transitória) por morfologias com menor alocação a folhas. Qualquer distúrbio que reduza a densidade de plantas ou modifique a disponibilidade de recursos deve determinar uma seqüência sucessional e portanto um período de dominâncias transitórias.

e. Tamanho de sementes

O modelo foi usado por Tilman (1988) para prever o efeito do tamanho da semente no resultado de competição interespecífica (Figura 8). Com o aumento da fertilidade do solo, e conseqüente redução da penetração de luz no nível do solo, morfologias com habilidade competitiva superior foram as com sementes mais pesadas. Essa predição confirma algumas observações empíricas (Figura 9).

Tilman (1988) conclui dizendo que "as taxas de suprimento de recursos de solo e taxas de perda, as quais juntas determinam as disponibilidades de recursos de solo e luz, têm sido os principais eixos ao longo dos quais tem havido especialização genotípica dentro de espécies, especiação, e convergência em larga escala de plantas distantes filogeneticamente vivendo em habitats similares edáfica e climaticamente".

Bibliografia citada

- Cody, M. L. 1974. Optimization in Ecology. *Science* 183: 1156-1164.
- Ehleringer, J. R. & K. S. Werk. 1986. Modification of solar-radiation absorption patterns and implications for carbon gain at the leaf level. In: Givnish, T. J. (ed.). *On the Economy of Plant Form and Function*. p. 57-82. Cambridge University Press, Cambridge. 717 pp.
- Givnish, T. J. 1979. On the adaptive significance of leaf form. In: Solbrig, O. T., P. H. Raven, S. Jain and G. B. Johnson (eds.). *Topics in Plant Population Biology*, pp. 375-407. Columbia Univ. Press, New York.

- Givnish, T. J. (ed.). 1986. *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Givnish, T. J. 1987. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist* 106(suppl.): 131-160.
- Givnish, T. J. & G. J. Vermeij. 1976. Sizes and shapes of lianes leaves. *American Naturalist* 100: 743-778.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Harper, J. L. 1982. After description. In: Newman, E. I. (ed.). *The Plant Community as a Working Mechanism*. p. 11-25. Blackwell Scientific, Oxford. 128 pp.
- Harper, J. & Ogden, J. 1970. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *Journal of Ecology* 58:681-698.
- Mooney, H. A. 1974. Plant forms in relation to environment. In: Strain, B. R. and Billings, W. D. (eds.). *Vegetation and Environment*. Handbook of Vegetation Science 6, pp. 111-122. Junk, The Hague.
- Orians, G. H. & O. T. Solbrig. 1977. A cost-income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. *American Naturalist* 111: 677-690.
- Orlóci, L., E. Feoli, D. Lausi & P. Nimis. 1986. Estimation of character structure convergence (divergence) in plant communities; a nested hierarchical model. *Coenoses* 1: 11-20.
- Parkhurst, D. F. & O. L. Loucks. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology* 60: 505-537.
- Pianka, E. R. 1970. On r- and K-selection. *The American Naturalist* 104: 592-597.
- Pillar, V. D. P. 1993a. Variações espaciais e temporais na vegetação; métodos analíticos. UFRGS, Departamento de Botânica. (não publicado)
- Pillar, V. D. P. 1993b. Fatores de ambiente e variação da vegetação. UFRGS, Departamento de Botânica. (não publicado)
- Pillar, V. D. P. & L. Orlóci. 1993a. Taxonomy and perception in vegetation analysis. *Coenoses* 8: 53-66.
- Pillar, V. D. P. & L. Orlóci. 1993b. *Character-Based Community Analysis: The Theory and an Application Program*. SPB Academic Publishing, The Hague. 270 p.
- Raunkiaer, C. 1907. The life-forms of plants and their bearing on geography. In: *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography; the Collected Papers of C. Raunkiaer*. p. 2-104. Clarendon Press, Oxford, 1934.
- Tilman, D. 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 362 p.
- Warming, E. 1909. *Oecology of Plants: An Introduction to the Study of Plant Communities*. Clarendon Press, Oxford. 422 pp.

Tabela 1. Características de seleção r e K (extraído de Pianka 1970).

	Seleção r	Seleção K
Clima	Variável, incerto	Constante e/ou predizível
Mortalidade	Catastrófica, independente da densidade	Dirigida, dependente da densidade
Tamanho da população	Variável no tempo, abaixo da capacidade do ambiente; comunidades não são saturadas; recolonização a cada ano	Constante, próximo à capacidade do ambiente; comunidades saturadas; não é necessário recolonização.

Competição intra e interespecífica	Fraca	Forte
Seleção favorece	<ol style="list-style-type: none"> 1. Desenvolvimento rápido 2. r_{\max} alto 3. Reprodução cedo 4. Tamanho pequeno 5. Reproduzir-se uma vez 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Desenvolvimento lento e maior habilidade competitiva 2. Adapta-se a limitação de recursos 3. Atrasa reprodução 4. Tamanho maior 5. Reproduzir-se mais de uma vez
Duração da vida Direção da seleção	Curta (menos de um ano) Produtividade	Longa (mais de um ano) Eficiência