



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS (UFG)
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ICB)
PROGRAMA DE PÓS - GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

PAOLA ARIELLE FERREIRA NOBRE

O papel da variação intraespecífica de atributos funcionais na
estruturação de comunidades ecológicas

GOIÂNIA

2021



UFG

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO (TECA) PARA DISPONIBILIZAR VERSÕES ELETRÔNICAS DE TESES

E DISSERTAÇÕES NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a [Lei 9.610/98](#), o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou download, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

O conteúdo das Teses e Dissertações disponibilizado na BDTD/UFG é de responsabilidade exclusiva do autor. Ao encaminhar o produto final, o autor(a) e o(a) orientador(a) firmam o compromisso de que o trabalho não contém nenhuma violação de quaisquer direitos autorais ou outro direito de terceiros.

1. Identificação do material bibliográfico

Dissertação Tese

2. Nome completo do autor

Paola Arielle Ferreira Nobre

3. Título do trabalho

O papel da variação intraespecífica de atributos funcionais na estruturação de comunidades ecológicas

4. Informações de acesso ao documento (este campo deve ser preenchido pelo orientador)

Concorda com a liberação total do documento SIM NÃO¹

[1] Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. Após esse período, a possível disponibilização ocorrerá apenas mediante:

a) consulta ao(à) autor(a) e ao(à) orientador(a);

b) novo Termo de Ciência e de Autorização (TECA) assinado e inserido no arquivo da tese ou dissertação.

O documento não será disponibilizado durante o período de embargo.

Casos de embargo:

- Solicitação de registro de patente;
- Submissão de artigo em revista científica;
- Publicação como capítulo de livro;
- Publicação da dissertação/tese em livro.

Obs. Este termo deverá ser assinado no SEI pelo orientador e pelo autor.



Documento assinado eletronicamente por **PAOLA ARIELLE FERREIRA NOBRE, Discente**, em 09/11/2021, às 21:23, conforme horário oficial de



Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Marcus Vinicius Cianciaruso, Professor do Magistério Superior**, em 11/11/2021, às 17:11, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **2477273** e o código CRC **86FB94C5**.

PAOLA ARIELLE FERREIRA NOBRE

O papel da variação intraespecífica de atributos funcionais na
estruturação de comunidades ecológicas

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução do Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Goiás (UFG), como requisito para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Evolução.
Área de concentração: Ecologia e Evolução.

Orientador: Professor Doutor Marcus Vinicius Cianciaruso

GOIÂNIA

2021

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UFG.

Nobre, Paola Arielle Ferreira

O PAPEL DA VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA DE ATRIBUTOS
FUNCIONAIS NA ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES ECOLÓGICAS
[manuscrito] / Paola Arielle Ferreira Nobre. - 2021.

116 f.

Orientador: Prof. Dr. Marcus Vinicius Cianciaruso.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto de
Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Evolução, Goiânia, 2021.

1. atributos funcionais. 2. variação intraespecífica. 3. estratégias de
conservação de recursos. 4. competição. 5. filtragem ambiental. I.
Cianciaruso, Marcus Vinicius, orient. II. Título.

CDU 574



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

ATA DE DEFESA DE TESE

Ata Nº 109 da sessão de Defesa de Tese de **Paola Arielle Ferreira Nobre** que confere o título de **Doutora em Ecologia e Evolução**, na área de concentração em **Ecologia e Evolução**.

Aos **quinze dias do mês de setembro de dois mil e vinte e um (15/09/2021)**, a partir da(s) **14h00min**, por **webconferência**, seguindo portaria CAPES no. 36 de 16 de março de 2020 e recomendação da UFG, realizou-se a sessão pública de Defesa de Tese intitulada “**O papel da variação intraespecífica de atributos funcionais na estruturação de comunidades ecológicas**”. Os trabalhos foram instalados pelo Orientador, **Prof. Dr. Marcus Vinicius Cianciaruso (Depto Ecologia/ICB/UFG)**, com a participação dos demais membros da Banca Examinadora: **Prof. Dr. João Carlos Nabout (CCET/UEG)**, membro titular interno; **Prof. Dr. Mário Almeida Neto (Depto Ecologia/ICB/UFG)**, membro titular interno; **Dra. Priscilla de Paula Loiola (Pós-Doc./UFSCar)**, membro titular externo; **Prof. Dr. Divino Vicente Silvério (CB-Campus CP/UFRA)**, membro titular externo. Durante a arguição os membros da banca **não fizeram** sugestão de alteração do título do **trabalho**. A Banca Examinadora reuniu-se em sessão secreta a fim de concluir o julgamento da Tese tendo sido a candidata **aprovada** pelos seus membros. Proclamados os resultados pelo **Prof. Dr. Marcus Vinicius Cianciaruso**, Presidente da Banca Examinadora, foram encerrados os trabalhos e, para constar, lavrou-se a presente ata que é assinada pelos Membros da Banca Examinadora, ao(s) **quinze dias do mês de setembro de dois mil e vinte e um (15/09/2021)**.

TÍTULO SUGERIDO PELA BANCA



Documento assinado eletronicamente por **Marcus Vinicius Cianciaruso, Professor do Magistério Superior**, em 15/09/2021, às 17:40, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **João Carlos Nabout, Usuário Externo**, em 15/09/2021, às 17:43, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Divino Vicente Silverio, Usuário Externo**, em 20/09/2021, às 10:47, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Mário Almeida Neto, Professor do Magistério Superior**, em 06/10/2021, às 10:23, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Priscilla de Paula Loiola, Usuário Externo**, em 26/10/2021, às 19:14, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **2330003** e o código CRC **CAB5BD4B**.

Referência: Processo nº 23070.045320/2021-01

SEI nº 2330003

À Claudia Ferreira e Giulia Ferreira,
pela compreensão, amparo e incentivo.
Para todo o sempre caminharemos juntas.

AGRADECIMENTOS

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos que possibilitou o desenvolvimento do meu doutorado.

À Universidade Federal de Goiás (UFG) e a todos os docentes e discentes do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, por todo suporte estrutural e de conhecimento científico.

Ao meu orientador Prof. Dr. Marcus Vinicius Cianciaruso, sou muito grata por ter estendido a mão para mim. Obrigada por me dar a chance de desenvolver minhas ideias, por todo o apoio nos momentos de dificuldades tanto profissionais como pessoais que tive durante esses quatro anos. Sob sua orientação amadureci bastante. Muito obrigada pela paciência, pelas conversas e pelos puxões de orelha.

Aos membros da minha banca de doutorado, Priscilla Loiola, João Nabout, Felipe Marinho, Divino Silvério e Leonardo Maracahipes pela atenção e pela disponibilidade para participar dessa fase da minha formação. Sou muito grata.

Aos meus co-autores Karlo Martins, Leandro Maracahipes, Cléber Tem Caten, Brandon Schamp, Julie Messier, Alex Fajardo, Ignácio Perez-Ramos, Yuanzhi Li, Vincent Jung e Vinicius Dantas, por possibilitarem o desenvolvimento da minha tese e por todo conhecimento adquirido, correções, sugestões, paciência e atenção que tiveram por mim nesse processo.

Agradeço também aos meus professores da graduação em Ecologia na Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Prof. Dra. Adriana Monteiro de Almeida e ao Prof. Dr. Márcio

Zikan e ao meu orientador no mestrado em Ecologia e Evolução da UFG Mário Almeida-Neto, por todo o incentivo, apoio e por me mostrarem o maravilhoso mundo da ecologia.

Desembarquei em Goiânia em 2013, desde então conheci pessoas maravilhosas. Amei, chorei, me diverti muito e fiz muitos amigos para toda a vida. Agradeço por todo carinho e apoio: Tati, Lucas, Marcos, Carol, Luciano, Tailise, Luciana Xuxulu, Leandro Maracahipes., Leandro Brasil, Danira, Boba, Rhayane, Fabi, Karina Coisinha, Graciele, BicThor, Mamãe Rafa, Helena, Ária, Joca, Clebão, Lucas Colossus, Zandim e ao Karlo.

Aos queridos que conheci na minha temporada em Nova Xavantina: Keila, Henrique, Andrezza, Ana Carla, Bethânia e Marluci. Obrigada por todo carinho!

Agradeço ao presente que minha temporada em Altamira me proporcionou: Renata e Felipe. Obrigada por todo o apoio, pelo cuidado, por toda a ajuda e carinho que vocês tiveram e têm por mim. Rê, você me salvou de mim mesma e me colocou de volta nos trilhos.

Aos meus queridos amigos potiguares que há décadas estão comigo para o que der e vier: Regina, Natália, Alan, Gabriel, Daniel H., Bruno, Zezo, Zé, Bruno E., Lucas M. e Alexandra.

Aos meus afilhados Pedro e Daniel, por todas as alegrias, fofuras e diversão. Mesmo com toda a distância, vocês deixam a vida mais leve e cheia de luz.

Ao meu querido Karlo Martins, companheirismo é a nossa palavra-chave. A nossa bolha acadêmica se expandiu. Aprendi muito contigo: ecologia, programação, engenharia, matemática, administração... Passamos por muitas aventuras nesses quatro anos e muitas outras estão por vir. Obrigada por muito!

À minha família, obrigada por todo carinho e cuidado que vocês têm por mim. Peço desculpas pela ausência e agradeço a compreensão e o apoio de vocês. Isso é para vocês, por vocês e

sem vocês eu não estaria concluindo essa etapa. Sempre juntos. À minha bisavó Palmira (*in memorian*), minha tiavó e madrinha Ana banana, meu avô Moacir, minha avó Elisabete, minha mãe Claudia, minha tia Daniella, meu tio Gustavo, minha irmã Giulia, meus primos Davi, Pedro e Bia. Ao meu Paidrasto Ronaldo (*in memorian*), não tivemos muito tempo, 30 anos de convivência foi pouco, também te agradeço por toda as alegrias.

*“Mesmo quando tudo parece desabar, cabe a mim
decidir entre rir ou chorar, ir ou ficar, desistir ou
lutar; porque descobri, no caminho incerto da vida,
que o mais importante é o decidir” (Cora Coralina)*

Sumário

Resumo.....	15
Introdução Geral	18
Referências.....	21
Capítulo 1	21
Literatura científica sobre a variação intraespecífica de atributos funcionais na ecologia	27
Resumo.....	28
Introdução	29
Métodos.....	31
Resultados	33
Discussão.....	41
Referências.....	46
Material Suplementar	51
Capítulo 2	56
SLA e a sobreposição de nicho explicam a abundância de plantas em diferentes ecossistemas mais do que a variação intraespecífica de atributos funcionais.....	56
Abstract	57
Introduction	58
Method	60
Results	63
Discussion	65
References	67
Capítulo 3	75
A variação intraespecífica de atributos funcionais explica a distribuição geográfica de árvores no continente americano.....	75
Resumo.....	76
Introdução	77
Métodos.....	79
Resultados	82
Discussão.....	84
Referências.....	87
Material Suplementar	94
Capítulo 4	96

Espécies arbustivo-arbóreas florestais apresentam maior variação intraespecífica na SLA do que as espécies coespecíficas e cogenéricas em savanas	96
Resumo.....	97
Introdução	98
Métodos.....	101
Resultados	102
Discussão.....	105
Referências.....	108
Material Suplementar	115
Conclusão geral	116

RESUMO

As variações de características como tamanho, comportamento e fisiologia entre indivíduos da mesma espécie são a matéria prima para a seleção natural. Essas características são definidas como atributos funcionais, podendo afetar direta ou indiretamente o desempenho individual e a aptidão das espécies. Como as interações com o ambiente biótico e abiótico são baseadas em indivíduos, esse tipo de abordagem apresenta uma grande contribuição para a ecologia de comunidades. Uma alta variação intraespecífica de um atributo pode refletir na adaptação local, como resposta a interações bióticas ou a filtragem ambiental. Aqui explorei os aspectos da variação intraespecífica de atributos funcionais relacionados às tendências de publicações, a abundância, a distribuição geográfica de espécies e ao estabelecimento em ambientes contrastantes baseado nas informações de indivíduos. No primeiro capítulo, estudei as principais tendências na literatura científica sobre a variação intraespecífica de atributos funcionais (*intraspecific trait variation* – ITV). Analisei o número de publicações, os principais grupos de organismos e de atributos e os métodos de coleta de dados. Encontrei uma tendência de aumento nas publicações sobre ITV. Os principais grupos estudados foram as plantas vasculares, insetos e peixes. Para o grupo de organismos sésseis, a área foliar específica foi o atributo mais analisado e para o grupo de organismos não-sésseis, o tamanho do corpo. Dados observacionais foram predominantes em ambos os grupos. Para essa revisão, indiquei a importância de processos colaborativos entre os cientistas, com a consolidação de bancos de dados como também de protocolos de amostragens que permitiram comparar e agregar dados, possibilitando a continuação dessa crescente no número de artigos sobre ITV permitindo mais respostas ecológicas sobre organismos, populações, comunidades e ecossistemas. No segundo capítulo, investiguei o papel de três aspectos determinantes para a abundância de espécies. Utilizando a área foliar específica (*specific leaf area* – SLA) e dados de 29 comunidades em sete países, testei se os valores médios da SLA, a sobreposição de nicho entre indivíduos de espécies diferentes e a ITV da SLA explicava a abundância de espécies nas comunidades. Encontrei que as espécies mais abundantes apresentaram baixa SLA e indivíduos com baixa sobreposição de nicho, isso pode ser associado com estratégias de conservação de recursos e com a redução da competição interespecífica. No terceiro capítulo, estudei a relação entre ITV e a distribuição geográfica das espécies utilizando dados de 554 espécies de árvores nativas do continente americano e a variação intraespecífica de atributos funcionais relacionados a estratégias de dispersão, estabelecimento e persistência de espécies de plantas em comunidades (SLA, altura e massa das sementes). Encontrei que espécies com altos valores de variação intraespecífica na área foliar específica e na massa das sementes e menores variações na altura, apresentaram maiores distribuições

geográficas. Esse resultado sugere que a variabilidade dos valores de atributos e os filtros ambientais são fatores chaves na determinação da ITV. Finalmente, no quarto capítulo, investiguei como as variações intraespecíficas de atributos diferem entre ambientes contrastantes com diferentes disponibilidades de recursos e condições ambientais, comparando a ITV da SLA de 14 pares de espécies coespecíficas e cogenéricas entre ambientes contrastantes (florestas estacionais semidecíduas e savanas) no Cerrado brasileiro. Encontrei que espécies de florestas estacionais semidecíduas têm maior ITV da SLA do que as espécies coespecíficas e cogenéricas nos ambientes de savana. Contudo para a densidade da madeira não encontrei ITV biologicamente relevante. Esses resultados sugerem uma associação entre pressões de seleção devido a processos competitivos e de filtragem ambiental no estabelecimento de espécies cogenéricas e coespecíficas nesses ambientes. Reafirmo com este estudo a importância do uso de atributos funcionais na escala de indivíduos para entender como as comunidades se estruturam a partir de características específicas relacionadas às estratégias de desenvolvimento e persistência das espécies no meio ambiente.

Palavras-chave: atributos funcionais, variação intraespecífica, estratégias de conservação de recursos, competição, filtragem ambiental

ABSTRACT

Variations in characteristics such as size, behavior and physiology among individuals of the same species are the raw material for natural selection. These characteristics are defined as functional attributes, which can directly or indirectly affect the individual performance and fitness of the species. As interactions with the biotic and abiotic environment are based on individuals, this type of approach makes a major contribution to community ecology. A high intraspecific variation of an attribute may reflect on local adaptation, as a response to biotic interactions or environmental filtering. Here I explored aspects of intraspecific variation of functional attributes related to publication trends, abundance, geographic distribution of species, and establishment in contrasting environments based on information from individuals. In the first chapter, I studied the main trends in the scientific literature on intraspecific variation of functional attributes (intraspecific trait variation – ITV). I analyzed the number of publications, the main groups of organisms and attributes, and data collection methods. I found an upward trend in ITV publications. The main groups studied were vascular plants, insects and fish. For the group of sessile organisms, the specific leaf area was the most analyzed attribute and for the group of non-sessile organisms, the body size. Observational data were predominant in both groups. For this review, I indicated the importance of collaborative processes between scientists, with the consolidation of databases as well as sampling protocols that allowed comparing and aggregating data, allowing the continuation of this growing number of articles on ITV

allowing more ecological responses about organisms, populations, communities and ecosystems. In the second chapter, I investigated the role of three determinants of species abundance. Using the specific leaf area (SLA) and data from 29 communities in seven countries, I tested whether the mean SLA values, the niche overlap between individuals of different species and the SLA ITV explained the abundance of species in the communities. I found that the most abundant species had low SLA and individuals with low niche overlap, this can be associated with resource conservation strategies and with reduced interspecific competition. In the third chapter, I studied the relationship between ITV and the geographic distribution of species using data from 554 species of native trees from the American continent and the intraspecific variation of functional attributes related to dispersal, establishment, and persistence strategies of plant species in communities (SLA, height and mass of seeds). I found that species with high values of intraspecific variation in specific leaf area and seed mass, and smaller variations in height, had larger geographic distributions. This result suggests that the variability of attribute values and environmental filters are key factors in determining ITV. Finally, in the fourth chapter, I investigated how intraspecific attribute variations differ between contrasting environments with different resource availability and environmental conditions, comparing the SLA ITV of 14 pairs of conspecific and cogenetic species between contrasting environments (semi-deciduous seasonal forests and savannas) in Brazilian cerrado. I found that species from seasonal semideciduous forests have higher SLA ITV than conspecific and cogenetic species in savannah environments. However, for wood density I did not find biologically relevant ITV. These results suggest an association between selection pressures due to competitive processes and environmental filtering in the establishment of cogenetic and conspecific species in these environments. With this study, I reaffirm the importance of using functional attributes at the scale of individuals to understand how communities are structured based on specific characteristics related to development strategies and species persistence in the environment.

Key Words: functional traits, intraspecific variation, resource conservation strategies, competition, environmental filtering

INTRODUÇÃO GERAL

Os papéis ecológicos e evolutivos das diferenças de nicho ecológico e de comportamento entre indivíduos da mesma espécie são de interesse para ecólogos e biólogos evolucionistas (Dall et al. 2012) e a compreensão de como as características ecológicas variam entre os indivíduos é antiga, mas foi subestimada (Bolnick et al. 2003). Charles Darwin reconheceu que indivíduos da mesma espécie diferem em atributos como tamanho, comportamento ou características fisiológicas. Essa variação é a matéria-prima para a seleção natural. Na atualidade, essas características são definidas como atributos funcionais, podendo afetar direta ou indiretamente o desempenho individual e a aptidão das espécies (McGill et al. 2006; Violle et al. 2007). A importância da variabilidade de atributos entre indivíduos da mesma espécie teve um papel substancial para o desenvolvimento da ecologia funcional (McGill et al. 2006; Albert et al. 2011) e foi bastante desenvolvida na ecologia de comunidades pelo uso dos valores médios de atributos (Kattge et al. 2011, 2020).

Apesar de os modelos de partição de nicho tratarem as espécies como equivalentes em estudos de distribuição de espécies (Hubbell 2001), existem assimetrias ecológicas e variações de estratégias dentro de cada espécie que não estão sendo levadas em consideração nesta abordagem (Bolnick et al. 2011; Violle et al. 2012; Hart et al. 2016; Turcotte & Levine 2016). Nesse contexto, muitos estudos têm demonstrado a importância da variação intraespecífica de atributos funcionais (*intraspecific trait variation* – ITV) para vários processos ecológicos e evolutivos, como a manutenção da coexistência de espécies e a dinâmica de comunidades (Violle et al. 2007, 2012; Cianciaruso et al. 2009; Albert et al. 2010a; Messier et al. 2010; Bolnick et al. 2011; Siefert et al. 2015; Muscarella & Uriarte 2016), como também as diferentes estratégias de estabelecimento das espécies nos ambientes

(McGill et al. 2006; Weiher et al. 2011). Assim, no aspecto da ITV, como as interações com o ambiente biótico e abiótico são baseadas em indivíduos, esse tipo de abordagem apresenta uma grande contribuição para a ecologia de comunidades (Bolnick et al. 2003b; Violle et al. 2012).

Um exemplo dessa importância é a relação entre padrões de abundância e o nicho das espécies, visto que o uso de recursos de forma diferenciada possibilita a redução na sobreposição de nicho (Silvertown 2004), diminuindo assim a competição e podendo resultar na coexistência entre espécies (Marks & Lechowicz 2006a). Essa variação dos atributos de indivíduos pode refletir o efeito de duas estratégias competitivas diferentes: competição intraespecífica, com atributos similares entre indivíduos da mesma espécie, e competição interespecífica, com atributos similares entre espécies (Marks & Lechowicz 2006b; Violle et al. 2012; Umaña et al. 2015). A alta variação de um atributo a nível de indivíduo pode refletir a adaptação local, com indivíduos alterando seus valores de atributos em resposta às interações bióticas ou a filtragem ambiental (Gross et al. 2009; Jung et al. 2010; Carlucci et al. 2015).

Outro aspecto de importância é em relação a distribuição das espécies, aquelas que utilizam uma maior variedade de recursos e habitam uma variedade maior de condições ambientais, deveriam apresentar uma maior distribuição geográfica (Brown 1984). Limitações na capacidade de dispersão, mudanças climáticas e tipos raros de habitats podem restringir a distribuição das espécies (Svenning & Skov 2004; Morueta-Holme et al. 2013). Essa variação de características está relacionada aos componentes do ambiente físico, como solo e clima e isso também é reflexo da filtragem ambiental (Jung et al. 2010; Violle et al. 2012). Concordando com isso, a alta ITV deve ser associada com a ampla tolerância

ambiental e ou com a capacidade de explorar uma maior variedade de recursos. Esses atributos permitem que as espécies ocupem ambientes mais diversificados e assim teriam uma maior distribuição geográfica.

Dito isso, nesta tese exploro os aspectos da variação intraespecífica de atributos funcionais relacionados às tendências de publicações, a abundância, a distribuição geográfica de espécies e ao estabelecimento em ambientes contrastantes baseado nas informações de indivíduos. No primeiro capítulo estudei as principais tendências na literatura científica sobre a ITV, analisando o número de publicações, os principais grupos de organismos e de atributos e os métodos de coleta de dados. No segundo capítulo investiguei o papel de três aspectos determinantes para a abundância de espécies. Utilizando a área foliar específica (*specific leaf area – SLA*) e dados de 29 comunidades em sete países, testei se os valores médios da SLA, a sobreposição de nicho entre indivíduos de espécies diferentes e a ITV da SLA explicam a abundância de espécies nas comunidades. No terceiro capítulo estudei a relação da ITV e a distribuição geográfica das espécies. Com 554 espécies de árvores nativas do continente americano e a variação intraespecífica de atributos funcionais relacionados a estratégias de dispersão, estabelecimento e persistência de espécies de plantas em comunidades (SLA, altura e massa das sementes). Finalmente, no quarto capítulo, investiguei como as variações intraespecíficas de atributos diferem entre ambientes contrastantes com diferentes disponibilidades de recursos e condições ambientais. Comparando a ITV da SLA de 14 pares de espécies coespecíficas e cogenéricas entre ambientes contrastantes (Florestas estacionais semidecíduas e savanas) no Cerrado brasileiro.

REFERÊNCIAS

- Ackerly, D.D. & Cornwell, W.K. (2007). A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecol. Lett.*, 10, 135–145.
- Aiba, M., Katabuchi, M., Takafumi, H., Matsuzaki, S.I.S., Sasaki, T. & Hiura, T. (2013). Robustness of trait distribution metrics for community assembly studies under the uncertainties of assembly processes. *Ecology*, 94, 2873–2885.
- Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Douzet, R., Aubert, S. & Lavorel, S. (2010a). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Funct. Ecol.*, 24, 1192–1201.
- Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., et al. (2010b). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *J. Ecol.*, 98, 604–613.
- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., et al. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 26, 183–192.
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J. a, Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D., et al. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *Am. Nat.*, 161, 1–28.
- Cássia-Silva, C., Cianciaruso, M. V., Maracahipes, L. & Collevatti, R.G. (2017). When the same is not the same: phenotypic variation reveals different plant ecological strategies within species occurring in distinct Neotropical savanna habitats. *Plant Ecol.*, 218, 1221–1231.

- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. & Zanne, A.E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.*, 12, 351–366.
- Dantas, V.L., Batalha, M.A. & Pausas, J.G. (2013). Fire drives functional thresholds on the savanna-forest transition. *Ecology*, 94, 2454–2463.
- Fajardo, A. (2016). Wood density is a poor predictor of competitive ability among individuals of the same species. *For. Ecol. Manage.*, 372, 217–225.
- Fan, X., Yan, X., Qian, C., Bachir, D.G., Yin, X., Sun, P., et al. (2020). Leaf size variations in a dominant desert shrub, *Reaumuria soongarica*, adapted to heterogeneous environments. *Ecol. Evol.*, 10, 10076–10094.
- Freckleton, R.P. & Watkinson, A.R. (2001). Asymmetric competition between plant species. *Funct. Ecol.*, 15, 615–623.
- Funk, J.L., Larson, J.E., Ames, G.M., Butterfield, B.J., Cavender-Bares, J., Firn, J., et al. (2017). Revisiting the Holy Grail: Using plant functional traits to understand ecological processes. *Biol. Rev.*, 92.
- Geng, Y., Wang, Z., Liang, C., Fang, J., Baumann, F., Kühn, P., et al. (2012). Effect of geographical range size on plant functional traits and the relationships between plant, soil and climate in Chinese grasslands. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 21, 416–427.
- Hoffmann, W.A. & Franco, A.C. (2003). Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *J. Ecol.*, 91, 475–484.

- Hoffmann, W.A., Geiger, E.L., Gotsch, S.G., Rossatto, D.R., Silva, L.C.R., Lau, O.L., et al. (2012). Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: How plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecol. Lett.*, 15, 759–768.
- Hoffmann, W.A., Orthen, B. & Vargas Do Nascimento, P.K. (2003). Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Funct. Ecol.*, 17, 720–726.
- Johnson, M.T.J. & Stinchcombe, J.R. (2007). An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends Ecol. Evol.*, 22, 250–257.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. & Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *J. Ecol.*, 98, 1134–1140.
- Kumordzi, B.B., Aubin, I., Cardou, F., Shipley, B., Violle, C., Johnstone, J., et al. (2019). Geographic scale and disturbance influence intraspecific trait variability in leaves and roots of North American understorey plants. *Funct. Ecol.*, 33, 1771–1784.
- Larjavaara, M. & Muller-Landau, H.C. (2010). Rethinking the value of high wood density. *Funct. Ecol.*, 24, 701–705.
- Maracahipes, L., Carlucci, M.B., Lenza, E., Marimon, B.S., Marimon, B.H., Guimarães, F.A.G., et al. (2018). How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 34, 17–25.
- Messier, J., McGill, B.J. & Lechowicz, M.J. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecol. Lett.*, 13, 838–848.
- Pausas, J.G. (2015). Bark thickness and fire regime. *Funct. Ecol.*, 29, 315–327.

- Pausas, J.G., Keeley, J.E. & Schwilk, D.W. (2017a). Flammability as an ecological and evolutionary driver. *J. Ecol.*, 105, 289–297.
- Pausas, J.G., Keeley, J.E. & Schwilk, D.W. (2017b). Flammability as an ecological and evolutionary driver. *J. Ecol.*, 105, 289–297.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J., Villar, R., Niinemets, U., et al. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol.*, 182, 565–588.
- Preston, K.A., Cornwell, W.K. & DeNoyer, J.L. (2006). Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytol.*, 170, 807–818.
- R Core Team. (2020). R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Ramírez-Valiente, J.A., López, R., Hipp, A.L. & Aranda, I. (2020). Correlated evolution of morphology, gas exchange, growth rates and hydraulics as a response to precipitation and temperature regimes in oaks (*Quercus*). *New Phytol.*, 227, 794–809.
- Reich, P.B. (2014). The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *J. Ecol.*, 102, 275–301.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., et al. (2003). The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *Int. J. Plant Sci.*, 164.

- Rozendaal, D.M.A., Hurtado, V.H. & Poorter, L. (2006). Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Funct. Ecol.*, 20, 207–216.
- Sides, C.B., Enquist, B.J., Ebersole, J.J., Smith, M.N., Henderson, A.N. & Sloat, L.L. (2014). Revisiting darwins hypothesis: Does greater intraspecific variability increase species ecological breadth? *Am. J. Bot.*, 101, 56–62.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., et al. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecol. Lett.*, 18, 1406–1419.
- Umaña, M.N., Zhang, C., Cao, M., Lin, L. & Swenson, N.G. (2015). Commonness, rarity, and intraspecific variation in traits and performance in tropical tree seedlings. *Ecol. Lett.*, 18, 1329–1337.
- Umaña, M.N.M.N., Zhang, C., Cao, M., Lin, L. & Swenson, N.G. (2018). Quantifying the role of intra-specific trait variation for allocation and organ-level traits in tropical seedling communities. *J. Veg. Sci.*, 276–284.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., et al. (2012). The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 27, 244–252.
- Violle, C., Garnier, E., Lecoœur, J., Roumet, C., Pothier, C., Blanchard, A., et al. (2009). Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia*, 160, 747–755.
- Violle, C. & Jiang, L. (2009). Towards a trait-based quantification of species niche. *J. Plant Ecol.*, 2, 87–93.

- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., et al. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Weiner, J. (1990). Asymmetric Competition in Plant Population. *Tree*, 5.
- Wellstein, C. & Cianfaglione, K. (2014). Impact of Extreme Drought and Warming on Survival and Growth Characteristics of Different Proveniences of Juvenile *Quercus pubescens* Willd. *Folia Geobot.*, 49, 31–47.
- Wright, S.J., Kitajima, K., Kraft, N.J.B., Reich, P.B., Wright, I.J., Bunker, D.E., et al. (2010). Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91, 3664–3674.
- Zhang, S.B., Slik, J.W.F., Zhang, J.L. & Cao, K.F. (2011). Spatial patterns of wood traits in China are controlled by phylogeny and the environment. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 20, 241–250.

CAPÍTULO 1

LITERATURA CIENTÍFICA SOBRE A VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA DE ATRIBUTOS FUNCIONAIS NA ECOLOGIA

Literatura científica sobre a variação intraespecífica de atributos funcionais na ecologia

Paola A. F. Nobre

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Laboratório de Ecologia e Funcionamento de Comunidades, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO 74001-970, Brasil.

RESUMO

A definição do que é um atributo funcional está relacionada às características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas que são medidas a nível individual. Uma lacuna que vem sendo estudada nos últimos anos é como a variação intraespecífica de atributos funcionais (*intraspecific trait variation* - ITV) pode ser importante na estruturação de comunidades. Neste estudo, analisei as publicações sobre a ITV com o objetivo de identificar as tendências na produção científica ecológica, com dados de publicações sobre a ITV através de uma pesquisa bibliográfica na plataforma *Web of Science*. Analisei 343 artigos publicados entre 1992 e 2020 inseridos em 19 áreas de pesquisa. Apesar de não ter observado relação de aumento ou diminuição entre a proporção de publicações sobre ITV em relação ao total de publicações sobre diversidade funcional na área da ecologia ao longo do tempo, encontrei um aumento significativo ao comparar as proporções sobre ITV em relação ao total de artigos sobre diversidade funcional. Plantas vasculares, insetos e peixes foram os grupos mais estudados sob a perspectiva da ITV. Para o grupo de organismos sésseis, a área foliar específica foi o atributo mais analisado e para o grupo de organismos não-sésseis, o tamanho do corpo. Em relação às formas de obtenção de dados científicos, dados observacionais foram predominantes em ambos os grupos. A tendência crescente de interesse nos estudos sobre ITV, não está relacionada especificamente a área da ecologia. Além disso observei um baixo número de estudos com organismos não-sésseis e a baixa utilização de bancos de dados. A existência de bases de dados consolidadas pode contribuir para mais estudos sobre a ITV.

Palavras-chave: ecologia funcional, diversidade funcional, dados ecológicos

INTRODUÇÃO

A ecologia funcional, apesar de ser uma área relativamente recente (Keddy 1992), tem apresentado resultados interessantes sobre como as espécies se organizam nas comunidades (McGill et al. 2006; Weiher et al. 2011). O foco desta disciplina são os atributos funcionais, que são características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas intrínsecas das espécies e que influenciam o seu desempenho, medida a nível individual, como uma resposta do ambiente ou um efeito no ambiente (Lavorel & Garnier 2002; McGill et al. 2006; Violle et al. 2007). Por este motivo, essas características conferem um refinamento na compreensão sobre a estruturação das comunidades e sobre os serviços e funções ecossistêmicos providos por elas, possibilitando observar as assimetrias ecológicas e variações de estratégias dentro de cada espécie (Bolnick et al. 2011; Violle et al. 2012; Hart et al. 2016; Turcotte & Levine 2016).

A compreensão sobre como populações e comunidades são estruturados é um dos principais tópicos de estudos ecológicos (McGill et al. 2006). Ainda que tenhamos padrões estabelecidos, como a maior diversidade de espécies nos trópicos (Currie et al. 2004; Hillebrand 2004) e a curva de distribuição de abundâncias em forma de J invertido, pesquisadores questionam se as métricas de riqueza e diversidade de espécies contêm informações suficientes sobre como as comunidades são organizadas (Grime 1998; McGill et al. 2007). Um exemplo dado por Cianciaruso e colaboradores (2009b) apresenta como os índices tradicionais que usam apenas riqueza e/ou abundância das espécies podem mascarar informações importantes sobre as mudanças da estruturação de comunidades:

“(...) se uma dada mudança ambiental provoca a substituição de uma comunidade em que as espécies têm diferentes vetores de polinização por outra em que as espécies têm um único vetor, mantendo novamente o mesmo número de espécies e a mesma distribuição de abundâncias, então as análises tradicionais também não detectarão nenhuma mudança.”

Uma lacuna que vem sendo estudada nos últimos anos é como a variação intraespecífica de atributos funcionais (*intraspecific trait variation* - ITV) pode ser importante na estruturação de comunidades (Violle et al. 2007, 2012; Cianciaruso et al. 2009, 2012; Albert et al. 2010b; Siefert et al. 2015), uma vez que as variações nos atributos funcionais podem levar a diferentes demandas por recursos e contribuir para a coexistência de espécies em uma comunidade (Marks & Lechowicz 2006). Essa variação dos atributos ao nível de indivíduos pode refletir o efeito de duas estratégias competitivas diferentes: competição intraespecífica (quando os atributos são similares entre indivíduos da mesma espécie) e competição interespecífica (quando os atributos são similares entre espécies) (Marks & Lechowicz 2006; Violle et al. 2012; Umaña et al. 2015). Adicionalmente, a alta variação de um atributo a nível individual (ITV) (Messier et al. 2010) pode refletir a adaptação local (e.g. plasticidade fenotípica), que leva à alteração de valores individuais de atributos em resposta a interações bióticas, a pressões ambientais ou a ambos (Gross et al. 2009; Jung et al. 2010; Carlucci et al. 2015). Por estes motivos a ITV fornece informações essenciais sobre as interações individuais com outras espécies e o ambiente (McGill et al. 2006; Jung et al. 2010; Siefert 2012; Umaña et al. 2018) e sobre como a variação individual pode ser importante para a coexistência de espécies (Clark 2010).

Dada essa importância atribuída a ITV, alguns pesquisadores iniciaram plataformas colaborativas de dados, como o BIEN (Maitner et al. 2017; Maitner 2020) e o TRY para plantas vasculares, como também protocolos de amostragem de dados (Cornelissen et al. 2003b; Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Para organismos não-sésseis (por exemplo, insetos), esses tipos de iniciativas ainda são incipientes (Moretti et al. 2017; Villéger et al. 2017). Porém o impacto que essas iniciativas podem ter na robustez de publicações sobre a ITV ainda não observado. As informações necessárias para analisar a variabilidade dos atributos é coletada a nível individual e isso pode

dificultar as coletas em campo tanto financeiramente como também no aspecto da demanda de tempo. Por isso, esses bancos de dados consolidados podem impulsionar os estudos ecológicos sobre atributos funcionais.

Dito isso, analisei aqui as publicações sobre a ITV buscando identificar e compreender quais são as tendências na literatura científica sobre o tema. Especificamente, analisei (a) as tendências temporais de publicações, (b) os principais grupos utilizados como organismos-modelo, (c) os principais atributos funcionais e (d) as tendências nos tipos de dados utilizados nessas publicações. Visto que na literatura ecológica vários artigos recentes têm chamado a atenção para a importância da ITV, espero encontrar uma tendência de aumento no número de publicações no tempo. Além disso dada a presença de bancos de dados colaborativos sobre atributos de plantas, espero que os principais grupos estejam relacionados aos organismos sésseis. Em relação aos atributos funcionais, espero que os principais atributos estejam relacionados a estratégias de uso e aquisição de recursos por serem atributos abrangentes e podem ser utilizados para analisar estruturação de comunidade e interações ecológicas. Finalmente, devido facilidade da aquisição de dados de bases colaborativas, minha expectativa é de que essa seja a principal fonte de dados utilizadas nas publicações sobre ITV.

MÉTODOS

Coleta de dados

Utilizei a plataforma *Web of Science* (WoS) para realizar a pesquisa bibliográfica sobre a ITV, realizando as buscas através da opção de pesquisa avançada disponível na plataforma, na qual os termos: “*functional trait variation*”, “*functional diversity*”, “*functional interespecific variation*”, “*functional trait variation*”, “*functional variability*”, “*interespecific variation*”, “*intraspecific variation*” foram utilizados para a primeira busca sobre diversidade funcional. Posteriormente filtrei

pela categoria “*Ecology*”. Na última filtragem de dados, busquei os termos: “*intraspecific trait variation*”, “*intraspecific trait variability*”, “*functional trait variation*”, “*functional trait variability*”, “*individual trait variation*” e “*individual trait variability*” como tópicos para selecionar os artigos científicos relacionados a ITV. Eu busquei esses termos nos títulos, resumo e palavras-chave dos artigos. Realizei essa pesquisa em 07 de dezembro de 2020 e a chave de busca completa está disponível no material suplementar (S1).

Analisei os artigos através de seus resumos, métodos e conclusões finais para a captura das informações sobre os táxons, atributos funcionais e tipos de fontes de dados utilizados. Além disso, obtive as variáveis (i) ano de publicação; (ii) número de citações, (iii) os autores e (iv) categorias do WoS através da planilha gerada pela plataforma WoS. Posteriormente, classifiquei os artigos de acordo com os grupos de estudos (organismos sésseis e não-sésseis) e com os tipos de dados utilizados (dados observacionais, dados experimentais, modelagens e meta-análises).

Análises

Analisei as tendências temporais sobre as publicações de ITV através de correlações entre o número de artigos e o ano. O número de publicações para esse teste representa a proporção do total de artigos na área da ecologia e a proporção do total de artigos para todas as áreas de pesquisa. Para capturar a maior representatividade dos atributos funcionais nos artigos científicos, selecionei atributos que representavam 50% ou mais das publicações. Através de um teste de *Qui*-quadrado analisei as diferenças entre categorias de coletas de dados dentro de cada grupo de organismos (sésseis e não-sésseis) e entre os grupos. Todas as análises e figuras foram feitas no *software* R (R Core Team 2020), utilizando o pacote *ggplot2* (Wickham 2016) e *tidyverse* (Wickham 2017, 2020).

RESULTADOS

No geral as buscas na plataforma WoS resultaram em 7.461 artigos, quando filtrei pela categoria “*Ecology*” esse número foi reduzido para 3.193 publicações e o número final de artigos analisados foi de 343 que representam os estudos sobre a ITV. Essas publicações estão distribuídas em 19 áreas de pesquisa categorizadas pelo WoS (Figura 1). Destes 52 não estavam disponíveis para download e 20 não tinham a ITV como tema. Devido a isso, analisei 272 artigos publicados entre os anos 1992 e 2020.

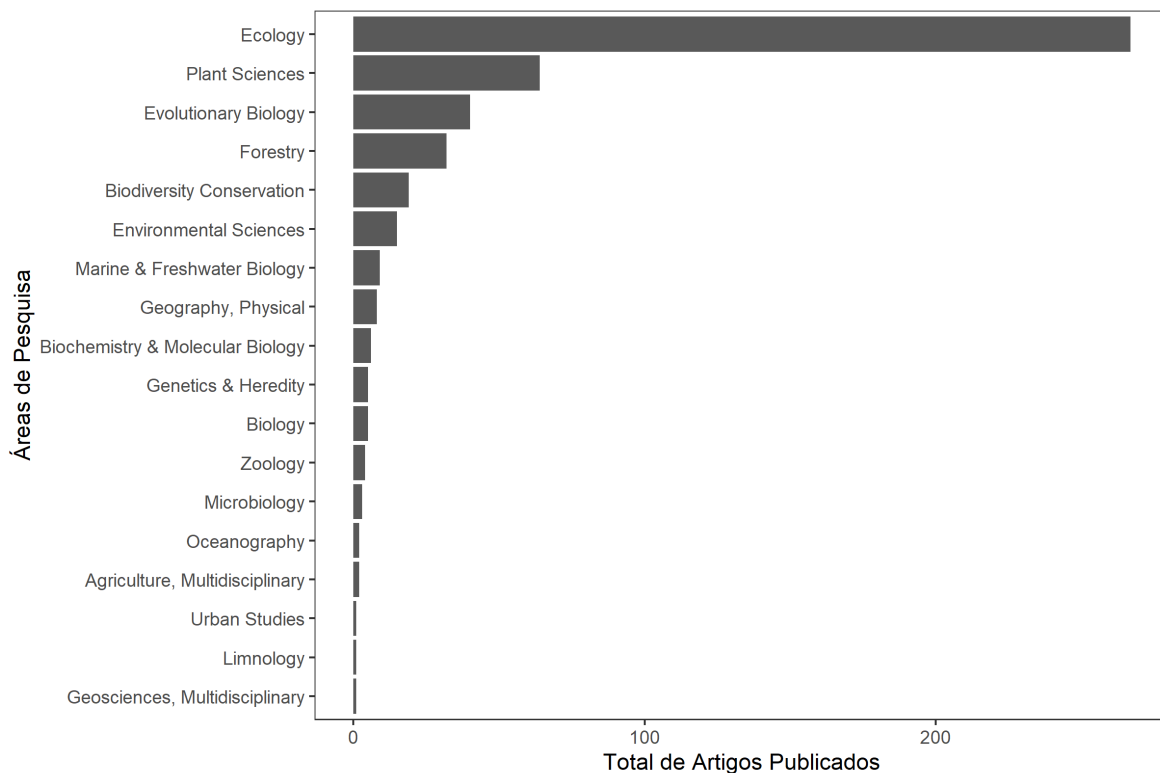


Figura 1- Distribuição dos artigos resultantes da busca na plataforma *Web of Science* sobre a temática da variação intraespecífica de atributos funcionais por categorias de áreas de pesquisa. Artigos sobre ITV na área da ecologia foram predominantes.

Tendência gerais

Não encontrei uma tendência temporal de aumento no número de publicações da ITV dentro da área da ecologia ($r = 0,30$; $p < 0,18$) (Figura 2), porém quando relacionei tempo e a proporção de artigos sobre ITV em todas as áreas de pesquisa encontrei uma tendência positiva significativa ($r = 0,66$; $p < 0,001$) (Figura 3). Podemos concluir com isso que quando levamos em conta outras áreas de pesquisa, há um aumento de publicações sobre a ITV no tempo. Tanto exclusivamente para a área de ecologia como para as demais áreas em conjunto, o número de publicações tende a aumentar a partir do ano de 2009. Esta tendência tornou-se mais acentuada a partir de 2010, resultando em 54 artigos publicados em 2020. Entre os trabalhos analisados, os artigos de Albert e colaboradores (2010b, a) foram os mais citados até o último ano analisado (2020) com 361 e 297 citações, respectivamente (Figura 4). Outra tendência observada foi a alta frequência de publicações em países do hemisfério norte (Estados Unidos, Canadá e países europeus) (S2).

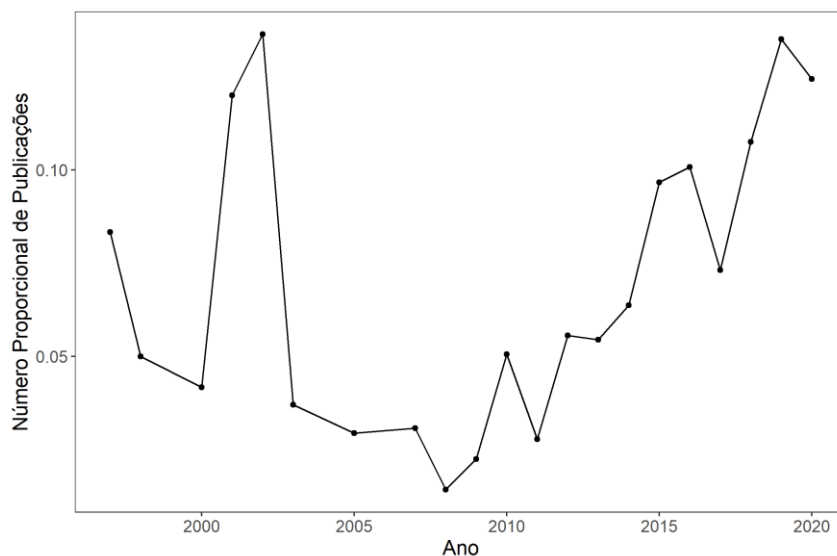


Figura 2- Tendência temporal entre o número de artigos sobre a variação intraespecífica de atributos funcionais na área da Ecologia. Não foi encontrado uma correlação significativa.

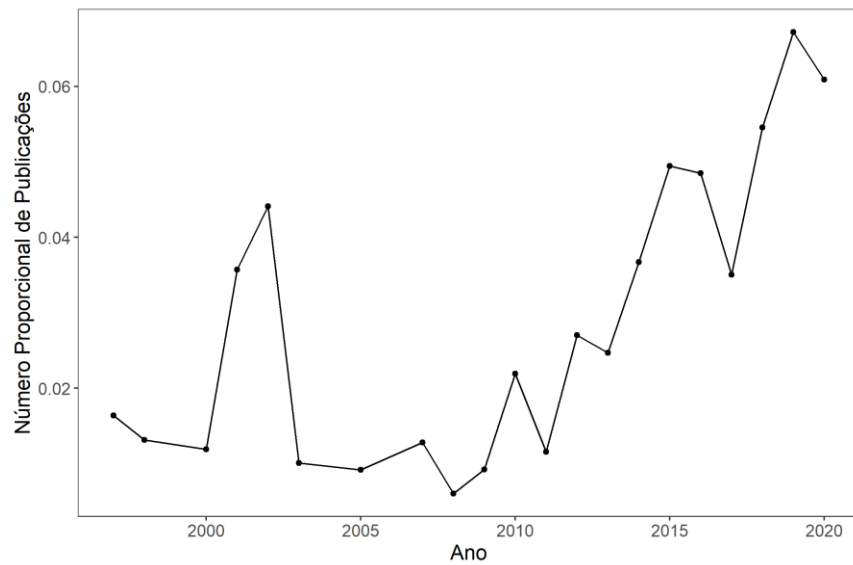


Figura 3- Tendência temporal significativa entre o número de artigos sobre a variação intraespecífica de atributos funcionais nas demais áreas de pesquisa.

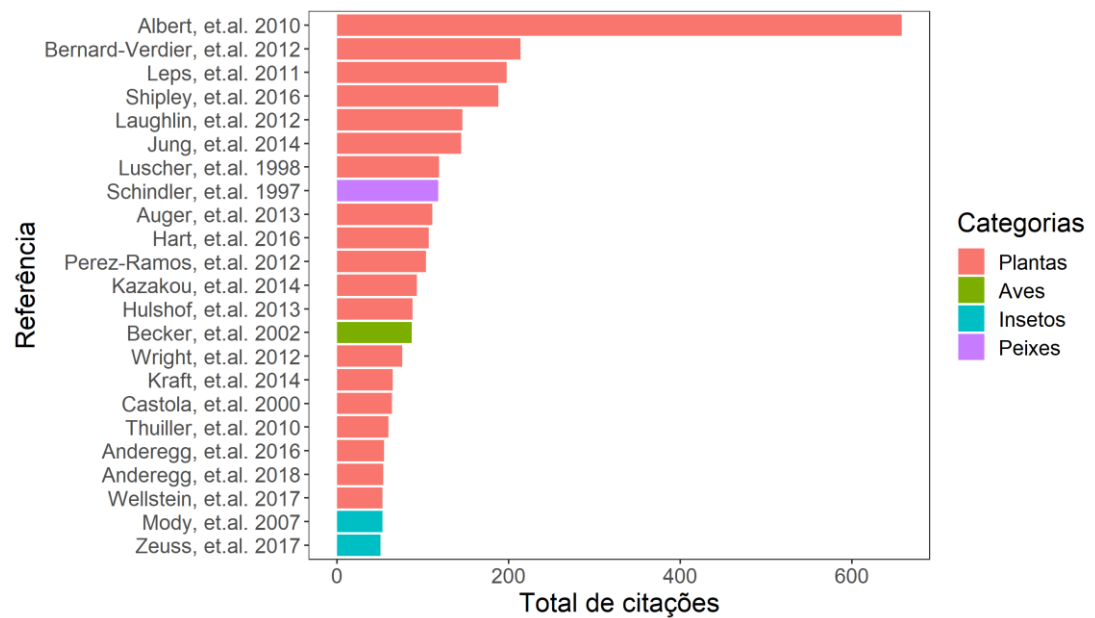


Figura 4 - Artigos mais citados sobre variação intraespecífica de atributos funcionais da plataforma de busca *Web of Science*, categorizador por grupo de estudo: Plantas, Aves, Insetos e Peixes. Com predominância de plantas como organismos de estudo.

Principais grupos analisados sob a perspectiva da ITV

Corroborando minhas expectativas, os estudos com organismos sésseis foram predominantes (75%). Além disso, os artigos mais citados na literatura ecológica também têm organismos sésseis como grupo de estudo (Figura 4). Dentro desse grupo, as espécies lenhosas foram os principais organismos mensurados (46,37%), seguido de herbáceas e de gramíneas (respectivamente, 27% e 20%) (Figura 7).

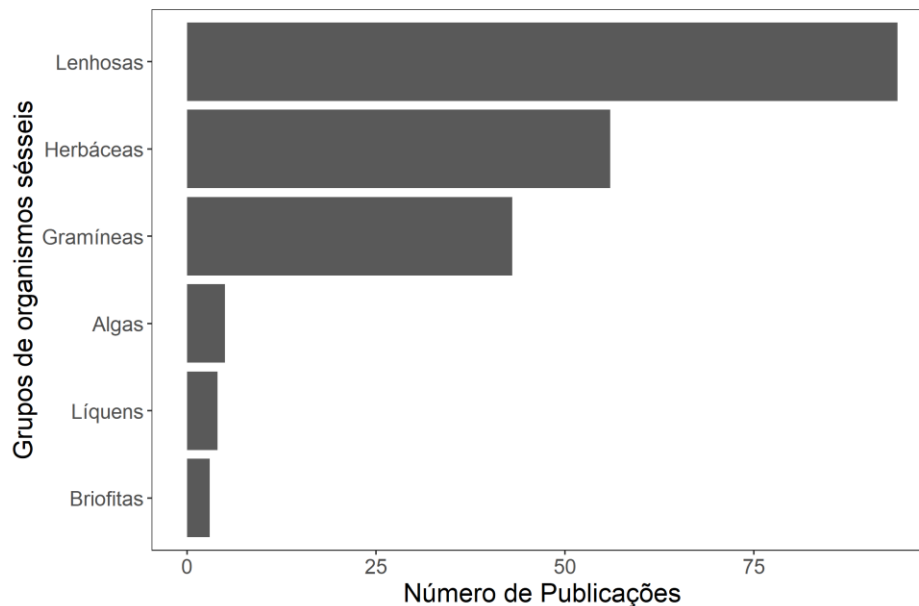


Figura 7 - Grupos de organismos sésseis utilizados nas publicações científicas sobre a variação intraespecífica de atributos funcionais. Estudos com espécies lenhosas foram predominantes.

Os grupos de organismos não-sésseis representaram 19,47% dos artigos sobre a ITV. Em relação ao total de artigos com esses organismos, os estudos com insetos representaram 24,5% dos artigos, seguidos por estudos com peixes (17%), zooplâncton (12%), anfíbios e mamíferos (9,61%) (Figura 8).

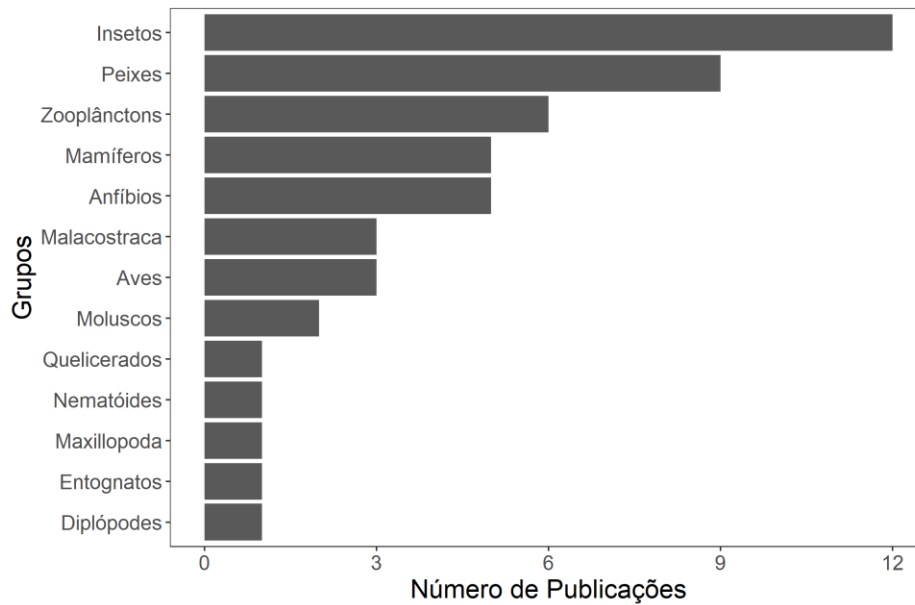


Figura 5 - Grupos de organismos não sésseis utilizados nas publicações científicas sobre a variação intraespecífica de atributos funcionais. A maioria das publicações estudam os grupos de insetos e peixes.

Principais atributos funcionais

Organismos sésseis

Para os organismos sésseis, a área foliar específica (SLA, *specific leaf area*), com 133 artigos, foi o atributo funcional mais utilizado nos estudos ecológicos sobre a ITV, seguido da altura das plantas ($n = 79$), a concentração de nitrogênio foliar (LNC, *leaf nitrogen content*) ($n = 74$) e o conteúdo de matéria seca foliar (LDMC, *leaf dry matter content*) ($n = 60$). Esses quatro atributos representam 50% dos atributos funcionais analisados sob a perspectiva da variação intraespecífica funcional (Figura 10, S3).

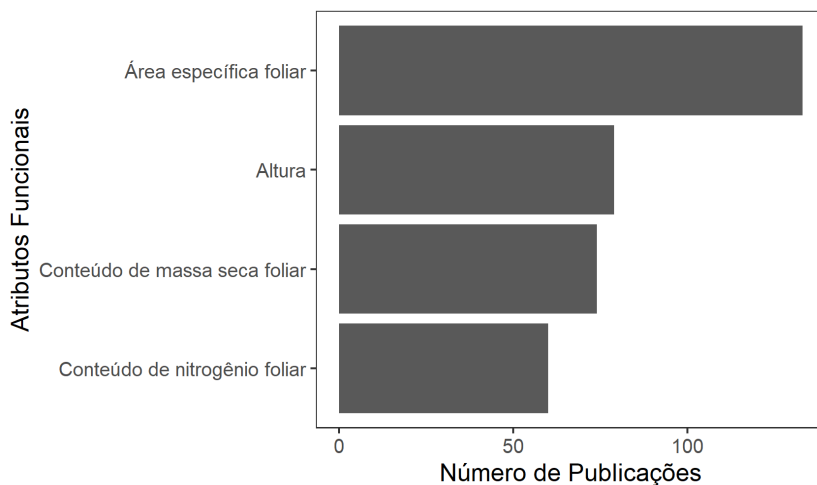


Figura 6 - Principais atributos funcionais de organismos sésseis utilizados em estudos sobre a variação intraespecífica funcional. A maioria dos artigos analisados apresentaram a área específica foliar, altura, conteúdo de massa seca foliar e o conteúdo de nitrogênio foliar como atributos funcionais.

Organismos não-sésseis

O comprimento do corpo foi o atributo mais analisado (30,09%), seguido de comprimento da cauda (5,82%), distância interocular (5,82%) e tamanho do aparelho bucal (3,88%) (Figura 12, S4).

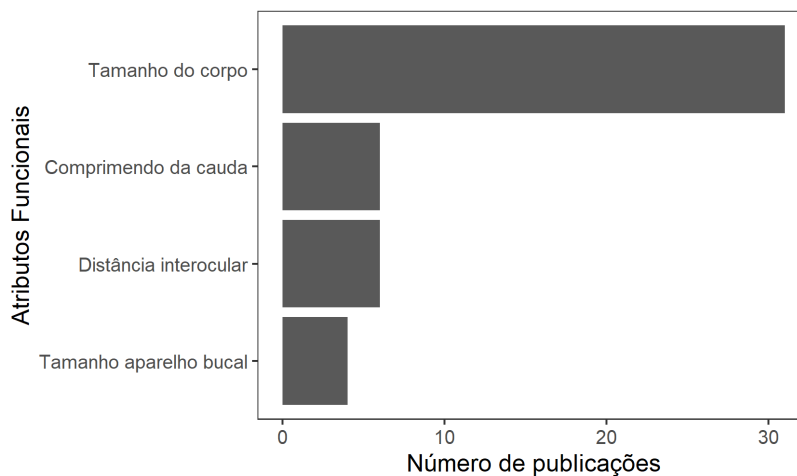


Figura 7 - Principais atributos funcionais de organismos não-sésseis utilizados em estudos sobre a variação intraespecífica funcional. A maioria dos artigos analisados apresentaram tamanho do corpo, comprimento da cauda, distância interocular e o tamanho do aparelho bucal como atributos funcionais.

Tendências nos métodos de coleta de dados

Os estudos com coletas de dados observacionais representam 53,22% do total de artigos cujo tema é a variação intraespecífica de atributos funcionais, seguidos de estudos com coleta de dados provenientes de experimentos ecológicos (25,80%), bases de dados já consolidadas (12,50%) e, finalmente, artigos cujos dados são relacionados a meta-análises e modelagens ecológicas. As publicações mais antigas (anteriores ao ano de 2012) apresentaram uma predominância de estudos com coleta de dados observacionais e experimentais, enquanto as publicações que utilizaram bases de dados vieram posteriormente (Figura 13). A comparação entre grupos (sésseis e não-sésseis) demonstrou proporções similares, com dados observacionais também predominando e sem diferença significativa entre os grupos ($X^2 = 2,435$; $df = 4$; $p = 0,65$).

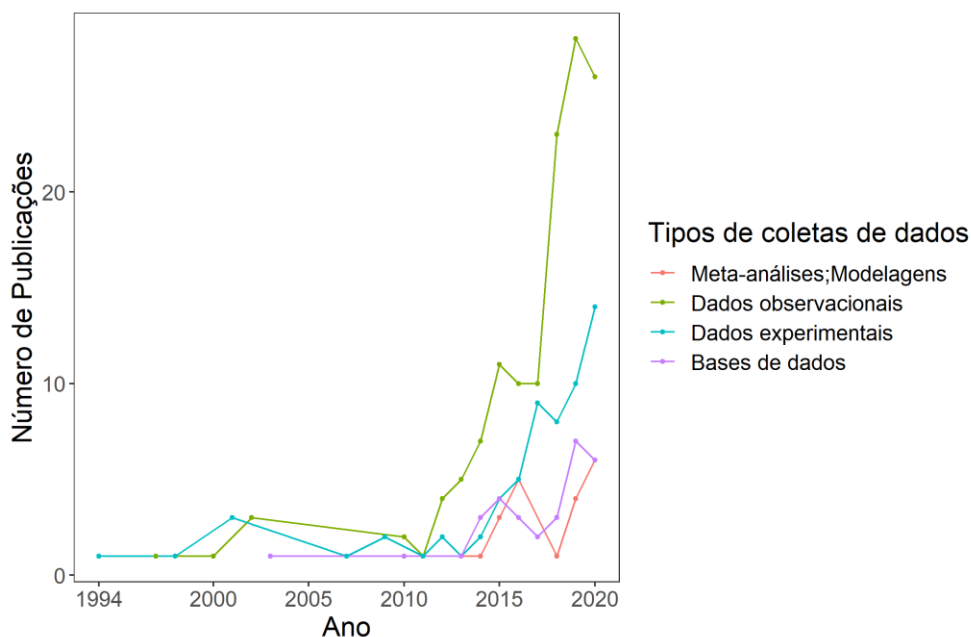


Figura 8 - Tipos de coletas de dados sobre variação intraespecífica de atributos funcionais entre 1992 e 2020. Dados observacionais como principal tipo de dados e uma tendência de aumento na utilização de bases de dados.

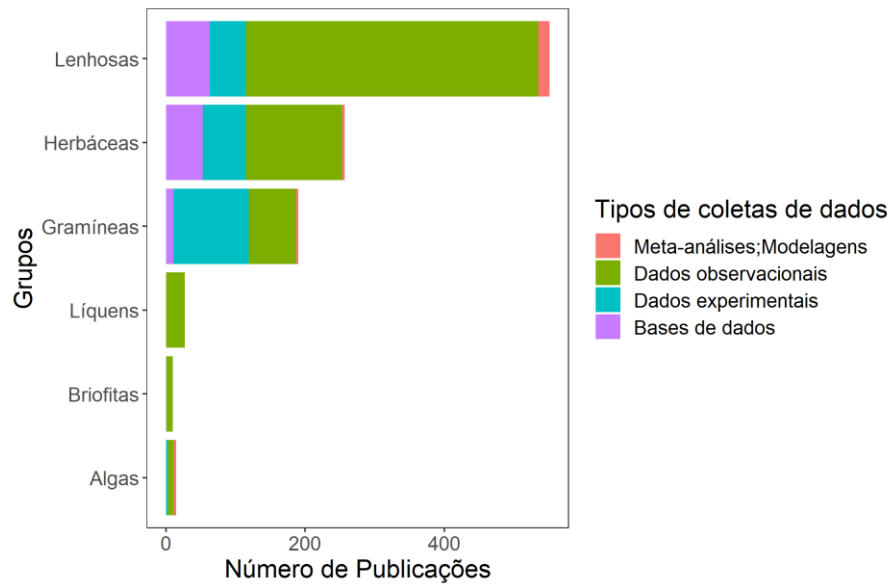


Figura 9 - Diferenças na frequência de artigos sobre a ITV de organismos sésseis entre as categorias de coletas de dados. Os artigos com espécies lenhosas e herbáceas apresentaram tipos de coletas diversificados. Já para os grupos de líquens e briófitas encontrei artigos com apenas coletas de dados observacionais.

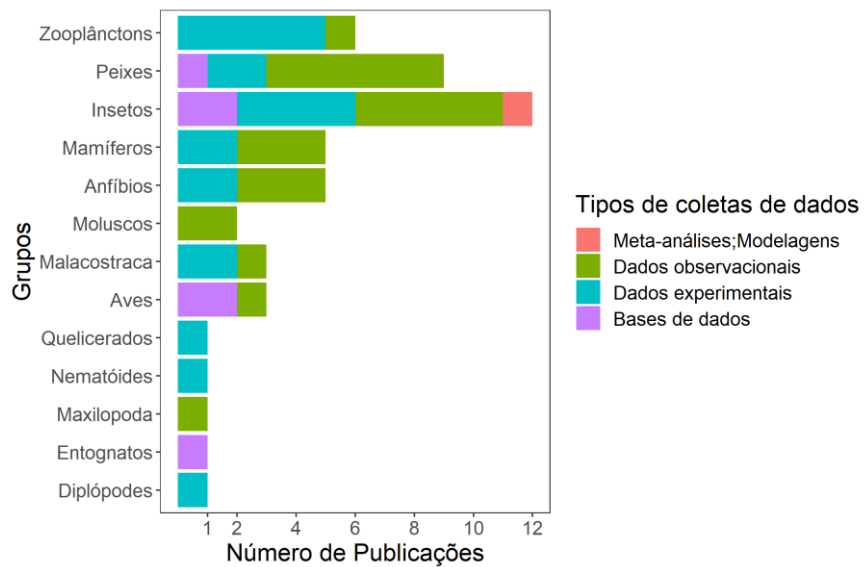


Figura 10 - Diferenças na frequência de artigos sobre a ITV de organismos não-sésseis entre as categorias de coletas de dados. Destaque para estudos com insetos apresentando todos os quatro tipos de coletas de dados.

DISCUSSÃO

A relação entre a variação fenotípica entre indivíduos e a estruturação das populações e comunidades tem recebido uma atenção substancial na última década, especialmente para plantas (com uso extensivo da área foliar específica como atributo) e organismos sésseis em geral. Como observado nessa revisão, as principais tendências na literatura científica global relacionada a ITV foram o aumento significativo de publicações anuais proporcionalmente as áreas de pesquisa em geral (entomologia, limnologia, botânica etc.). Também observei dois artigos identificados aqui como principais referências sobre o tema (Albert et. al. 2010a e Albert et. al. 2010b). Além disso, para ambos os grupos, os atributos relacionados ao uso e aquisição de recursos foram predominantes e a coleta de dados observacionais também se destacou.

Tendências gerais

O início do aumento no número de publicações sobre a ITV pode estar relacionado com a publicação de artigos que enfatizam a importância de estudos sobre atributos funcionais nos estudos ecológicos entre 2010 e 2013 (Albert et al. 2010b, a; De Bello et al. 2011; Lepš et al. 2011; Bernard-Verdier et al. 2012; Cianciaruso et al. 2012; Laughlin et al. 2012; Auger & Shipley 2013). Esse período representa a subida da curva do número de publicações e estas podem estar alavancando também o aumento de citações, que apresentou uma tendência temporal de aumento similar à tendência temporal de aumento do número de publicações. Porém quando filtrei apenas a área da ecologia, essa tendência não foi significativa. Isso representa o peso de várias publicações sobre ITV em outras áreas de pesquisa (Mody et al. 2007; Ruhnke et al. 2009; Merckx et al. 2018; Pease et al. 2018; Barker et al. 2019; Cope et al. 2020; Niemeier et al. 2020; Thiel et al. 2020).

Em particular, os artigos de Albert e colaboradores (2010b, a) chamaram a atenção devido à alta frequência de citações. Isso pode estar relacionado a abrangência de questões abordadas, como a

comparação da variação intra e interespecífica entre o *range* das espécies, a extensão, a estrutura espacial e a resposta da ITV a fatores ambientais. Ambos destacam a presença de ITV e a contribuição que esse tipo de variação tem para a variabilidade funcional geral das características. Esses artigos concluem que apesar da ITV ser essencial para muitas questões ecológicas, a decisão desse tipo de quantificação não deve ser genérica, ou seja, depende do sistema estudado e das características e espécies selecionadas, bem como dos objetivos do estudo. Além disso Albert e colaboradores (2010b) afirmam que o uso de um único valor de característica para descrever uma determinada espécie pode ocultar uma grande variação funcional para esta espécie ao longo de gradientes ambientais.

Principais grupos analisados sob a perspectiva da ITV

A alta porcentagem de estudos com plantas vasculares pode estar conectada ao surgimento das grandes bases de dados como o TRY e o BIEN (*Botanical Information and Ecology Network*). Iniciadas em 2007 e 2008, respectivamente, essas bases de dados disponibilizam dados publicados e não publicados sobre características funcionais de plantas e promovem a cooperação para mais estudos sobre a compreensão da biodiversidade vegetal. A promoção desse compartilhamento de dados pode servir como uma alavanca para a grande porcentagem de artigos da ITV de plantas.

Apesar da tendência de aumento no número de publicações e no uso de diferentes atributos funcionais, existe uma lacuna de estudos sobre organismos não-sésseis. A diversidade desses organismos pode dificultar o estabelecimento de medidas padronizadas para os diferentes atributos funcionais, e iniciativas nessa direção ainda são incipientes (Moretti et al. 2017; Villéger et al. 2017). Essa ausência de medidas padronizadas pode dificultar a comparação e síntese sobre a ITV desses organismos (Villéger et al. 2017) o que poderia aumentar o número de estudos. Para plantas, por exemplo, manuais de medidas padronizadas já estão disponíveis (Cornelissen et al. 2003a; Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

Principais atributos funcionais

Os atributos relacionados ao uso e a aquisição de recursos também se destacaram nessa revisão. Para os organismos sésseis: SLA, LDMC, altura e LNC, e para os organismos não-sésseis: tamanho do corpo, tamanho da cauda, distância interocular e tamanho do aparelho bucal, estavam em 50% das publicações. Em relação aos atributos funcionais dos organismos sésseis, observei que nos anos anteriores a 2005, além do baixo número de atributos funcionais, houve uma predominância de estudos utilizando atributos químicos. Indo de encontro a esse resultado, Schmidt e colaboradores (2001) observaram a predominância de artigos sobre a ecofisiologia de plantas epífitas também com esse padrão relacionado à ausência de atributos morfológicos. Esses atributos químicos utilizados nos artigos publicados antes de 2005 analisaram a capacidade fotossintética e a influência climática na dispersão, sendo eles: conteúdo de nitrogênio foliar (Schmidt et al. 2001; Hampe 2003), fósforo e carbono (Lüscher et al. 1998) (S3).

Os atributos foliares, como a SLA e o LDMC estão relacionados à capacidade fotossintética das espécies e com isso à taxa de crescimento e de reprodução. A altura (como também a SLA) está relacionada a estratégia LHS (*Leaf-Height-Seed plant strategy*) (Westoby 1998): área foliar específica, altura da planta e massa da semente. Esses atributos estão relacionados com a capacidade fotossintética, competição, dispersão e tolerância a perturbações ambientais (Westoby 1998). Esse atributo também está associado ao vigor competitivo, à fecundidade da planta e aos intervalos de tempo que as espécies de plantas geralmente têm para crescer entre as perturbações (como fogo e geadas) (Westoby 1998; Cornelissen et al. 2003a). A concentração de nitrogênio na folha (LNC). Entre as espécies, o LNC tende a estar intimamente relacionado com a taxa fotossintética máxima baseada na massa. O LNC de uma determinada espécie tende a variar significativamente com a disponibilidade de nitrogênio em seus ambientes. Essas são características funcionais comumente

medidas que afetam o desempenho dos organismos e correspondem aos mecanismos morfológicos e fisiológicos que influenciam na aptidão das plantas e sua demografia (Cornelissen et al. 2003a; McGill et al. 2006).

Em relação aos atributos funcionais dos organismos não-sésseis, a alta frequência de estudos utilizando a ITV do tamanho do corpo pode estar relacionada a ausência de padronização de medição desse atributo. Nessa revisão observei a agregação de outros termos e medidas para o tamanho do corpo, como massa corporal e comprimento do corpo (Merckx et al. 2018). No geral, esse atributo está relacionado a aspectos de locomoção e aquisição de recursos (Akin & Winemiller 2008) como também pode ser resultante de pressões de seleção (Linksvayer & Wade 2009) e pode ser um indicativo da posição na cadeia trófica, indivíduos maiores em níveis mais altos (Ríos et al. 2019). Assim, a variação intraespecífica no tamanho do corpo pode ser decorrente da variabilidade genética e da plasticidade fenotípica, afetando funções ecológicas e a dinâmica de redes ecológicas, como teias alimentares e redes de polinização (Woodward et al. 2005). Outra temática relacionada ao tamanho do corpo é como o aquecimento global está forçando as espécies a se tornarem menores devido ao aumento dos custos metabólicos e ao aumento das temperaturas, acelerando as taxas de desenvolvimento mais do que as taxas de crescimento (Horne et al. 2015). Além disso, Gavini e colaboradores (2020) sugerem que há uma demanda conflitante entre a aquisição de recursos e o risco de predação, ou seja, o tamanho do corpo também pode estar relacionado a estratégias de forrageamento (Rodríguez-Gironés 2012).

O comprimento da cauda está relacionado à locomoção, por exemplo para girinos, representa o tipo de natação (Azizi et al. 2007). Para aves, a forma e comprimento da cauda e a disposição das penas pode influenciar na aerodinâmica do voo e assim na variação do estilo de forrageamento (aéreo, terrestre e marinho) (Balmford et al. 1993; Felice & O'Connor 2014). Além do tamanho do corpo e

da cauda, nessa revisão mais dois atributos foram ranqueados como os mais frequentes em estudos sobre a ITV: distância interocular e tamanho do aparelho bucal (Figura 12). Ambos, diretamente relacionados à aquisição de recursos (Villéger et al. 2017). Coincidindo com a ordem de frequência de ocorrência, o início da aquisição de recursos se inicia pela busca e encontro da presa, sendo características relacionadas aos estímulos visuais e assim a atributos como tamanho e posição dos olhos e a distância interocular (Silva & Brandão 2010; Villéger et al. 2017). Por exemplo, o desempenho visual tanto de encontro da presa, como de fuga do predador (Silva & Brandão 2010) afeta a aquisição de alimentos para alguns grupos como o de girinos. Posteriormente ao encontro da presa, a forma, a posição e o tamanho da boca, são os atributos relacionados a captura da presa e são indicativos da forma e tamanho máximo da presa (Weiser & Kaspari 2006).

Tendências dos métodos de coleta de dados

Dados observacionais e experimentais predominaram em ambos os grupos de organismos. Além disso, também observei o recente início da utilização de bancos de dados em estudos sobre a ITV e posteriormente, um discreto aumento no número dessa categoria de coletas de dados que pode contribuir para o aumento de estudos científicos da ITV. Assim como a discussão em relação as diferenças no número de publicações entre os grupos de organismos, aqui a importância de bancos de dados colaborativos também é importante. Sem distinção entre os grupos, a crescente utilização desses bancos de dados pode auxiliar pesquisadores em seus estudos científicos juntamente com os protocolos de amostragem (Moretti et al. 2017; Villéger et al. 2017). As informações necessárias para analisar a variabilidade dos atributos é coletada a nível individual e isso pode dificultar as coletas em campo tanto financeiramente como também no aspecto da demanda de tempo. Por isso, esses bancos de dados consolidados podem impulsionar os estudos ecológicos sobre atributos funcionais.

Em suma, sugiro que estudos futuros sobre a variação intraespecífica de atributos funcionais foquem em organismos não-sésseis, líquens, briófitas e algas. Além disso, uma maior disponibilidade de bancos de dados com informações sobre a ITV pode ajudar os cientistas a responderem mais questões sobre a variação intraespecífica de atributos funcionais tanto de organismos sésseis quanto os de organismos não-sésseis. Principalmente para os últimos, possibilitando aumento nas respostas às questões ecológicas que ainda não foram abordadas.

REFERÊNCIAS

- Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Douzet, R., Aubert, S. & Lavorel, S. (2010a). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Funct. Ecol.*, 24, 1192–1201.
- Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., et al. (2010b). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *J. Ecol.*, 98, 604–613.
- Auger, S. & Shipley, B. (2013). Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *J. Veg. Sci.*, 24, 419–428.
- De Bello, F., Lavorel, S., Albert, C.H., Thuiller, W., Grigulis, K., Dolezal, J., et al. (2011). Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods Ecol. Evol.*, 2, 163–174.
- Bernard-Verdier, M., Navas, M.L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A. & Garnier, E. (2012). Community assembly along a soil depth gradient: Contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *J. Ecol.*, 100, 1422–1433.

- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., et al. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 26, 183–192.
- Carlucci, M.B., Debastiani, V.J., Pillar, V.D. & Duarte, L.D.S. (2015). Between- and within-species trait variability and the assembly of sapling communities in forest patches. *J. Veg. Sci.*, 26, 21–31.
- Cianciaruso, M. V., Silva, I.A., Batalha, M.A., Gaston, K.J. & Petchey, O.L. (2012). The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: Moving from species to individuals. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 14, 205–216.
- Cianciaruso, M. V., Batalha, M.A., Gaston, K.J. & Petchey, O.L. (2009). Including Intraspecific Variability in Functional Diversity. *Ecology*, 90, 81–89.
- Clark, J.S. (2010). Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees. *Science* (80-.), 327, 1129–1132.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., et al. (2003a). Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.*, 51, 335–380.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., et al. (2003b). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.*, 51, 335–380.
- Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H. V., Field, R., Guégan, J.F., Hawkins, B.A., et al. (2004). Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecol. Lett.*, 7, 1121–1134.

- Grime, J.P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.*, 86, 902–910.
- Gross, N., Bloor, J.M.G., Louault, F., Maire, V. & Soussana, J.F. (2009). Effects of land-use change on productivity depend on small-scale plant species diversity. *Basic Appl. Ecol.*, 10, 687–696.
- Hampe, A. (2003). Large-scale geographical trends in fruit traits of vertebrate-dispersed temperate plants. *J. Biogeogr.*, 30, 487–496.
- Hart, S.P., Schreiber, S.J., Levine, J.M. & Coulson, T. (2016). How variation between individuals affects species coexistence. *Ecol. Lett.*, 19, 825–838.
- Hillebrand, H. (2004). On the Generality of the Latitudinal Diversity Gradient. *Am. Nat.*, 163, 192–211.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. & Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *J. Ecol.*, 98, 1134–1140.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.*, 3, 157–164.
- Laughlin, D.C., Joshi, C., van Bodegom, P.M., Bastow, Z.A. & Fulé, P.Z. (2012). A predictive model of community assembly that incorporates intraspecific trait variation. *Ecol. Lett.*, 15, 1291–1299.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.*, 16, 545–556.

- Lepš, J., de Bello, F., Šmilauer, P. & Doležal, J. (2011). Community trait response to environment: Disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography (Cop.)*, 34, 856–863.
- Lüscher, A., Hendrey, G.R. & Nösberger, J. (1998). Long-term responsiveness to free air CO₂ enrichment of functional types, species and genotypes of plants from fertile permanent grassland. *Oecologia*, 113, 37–45.
- Maitner, B. (2020). BIEN: Tools for Accessing the Botanical Information and Ecology Network Database.
- Maitner, B.S., Boyle, B., Casler, N., Condit, R., Donoghue, J., Sandra, I.I., et al. (2017). The bien r package : A tool to access the Botanical Information and Ecology Network (BIEN) database, 2017, 1–7.
- Marks, C.O. & Lechowicz, M.J. (2006). Alternative Designs and the Evolution of Functional Diversity. *Am. Nat.*, 167, 55–66.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.*, 21, 178–185.
- McGill, B.J., Etienne, R.S., Gray, J.S., Alonso, D., Anderson, M.J., Benecha, H.K., et al. (2007). Species abundance distributions: Moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol. Lett.*, 10, 995–1015.
- Messier, J., McGill, B.J. & Lechowicz, M.J. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecol. Lett.*, 13, 838–848.

- Moretti, M., Dias, A.T.C., de Bello, F., Altermatt, F., Chown, S.L., Azcárate, F.M., et al. (2017). Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Funct. Ecol.*, 31, 558–567.
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., et al. (2013). New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.*, 61, 167–234.
- R Core Team. (2020). R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Schmidt, G., Stuntz, S. & Zotz, G. (2001). Plant Size : An Ignored Parameter in Epiphyte Ecophysiology ? Author (s): Gerold Schmidt , Sabine Stuntz and Gerhard Zotz Reviewed work (s): Plant size : an ignored parameter in epiphyte ecophysiology ?, 153, 65–72.
- Siefert, A. (2012). Spatial patterns of functional divergence in old-field plant communities. *Oikos*, 121, 907–914.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., et al. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecol. Lett.*, 18, 1406–1419.
- Turcotte, M.M. & Levine, J.M. (2016). Phenotypic Plasticity and Species Coexistence. *Trends Ecol. Evol.*, 31, 803–813.
- Umaña, M.N., Zhang, C., Cao, M., Lin, L. & Swenson, N.G. (2015). Commonness, rarity, and intraspecific variation in traits and performance in tropical tree seedlings. *Ecol. Lett.*, 18, 1329–1337.

- Umaña, M.N.M.N., Zhang, C., Cao, M., Lin, L. & Swenson, N.G. (2018). Quantifying the role of intra-specific trait variation for allocation and organ-level traits in tropical seedling communities. *J. Veg. Sci.*, 276–284.
- Villéger, S., Brosse, S., Mouchet, M., Mouillot, D. & Vanni, M.J. (2017). Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquat. Sci.*, 79, 783–801.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., et al. (2012). The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 27, 244–252.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., et al. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Weihner, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T. & Bentivenga, S. (2011). Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.*, 366, 2403–2413.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wickham, H. (2017). *tidyverse: Easily Install and Load the “Tidyverse.”*
- Wickham, H. (2020). *tidyr: Tidy Messy Data*.

MATERIAL SUPLEMENTAR

S1: Chave de busca por artigos científicos na plataforma *Web of Science* (WoS) sobre a variação intraespecífica de atributos funcionais (*intraspecific trait variation* – ITV). AB = resumo, TI =

título, AK = palavras-chave do autor, KP = *Keyword Plus* (palavras-chave geradas pela própria plataforma).

(**AB**=("INTRASPECIFIC TRAIT VARIATION" OR "INTRASPECIFIC TRAIT VARIABILITY" OR "FUNCTIONAL TRAIT VARIABILITY" OR "INDIVIDUAL TRAIT VARIABILITY" OR "FUNCTIONAL TRAIT VARIATION" OR "INDIVIDUAL TRAIT VARIATION") **AND**

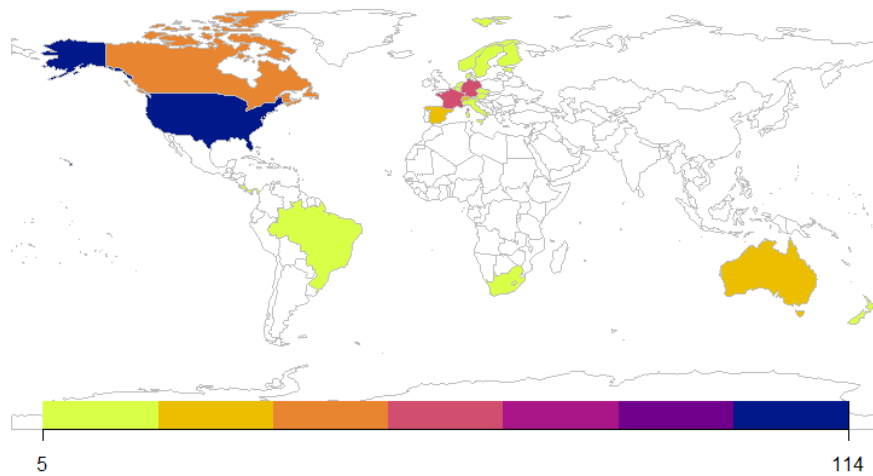
TI=("INTRASPECIFIC TRAIT VARIATION" OR "INTRASPECIFIC TRAIT VARIABILITY" OR "FUNCTIONAL TRAIT VARIABILITY" OR "INDIVIDUAL TRAIT VARIABILITY" OR "FUNCTIONAL TRAIT VARIATION" OR "INDIVIDUAL TRAIT VARIATION") **OR**

AK=("INTRASPECIFIC TRAIT VARIATION" OR "INTRASPECIFIC VARIABILITY" OR "INTRASPECIFIC TRAIT VARIABILITY" OR "INDIVIDUAL TRAIT VARIABILITY" OR "FUNCTIONAL TRAIT VARIATION" OR "FUNCTIONAL TRAIT VARIABILITY") **OR**

KP=("INTRASPECIFIC TRAIT VARIATION" OR "INTRASPECIFIC VARIABILITY" OR "INTRASPECIFIC TRAIT VARIABILITY" OR "INDIVIDUAL TRAIT VARIABILITY" OR "FUNCTIONAL TRAIT VARIATION" OR "FUNCTIONAL TRAIT VARIABILITY" OR "INDIVIDUAL TRAIT VARIATION")) **AND**

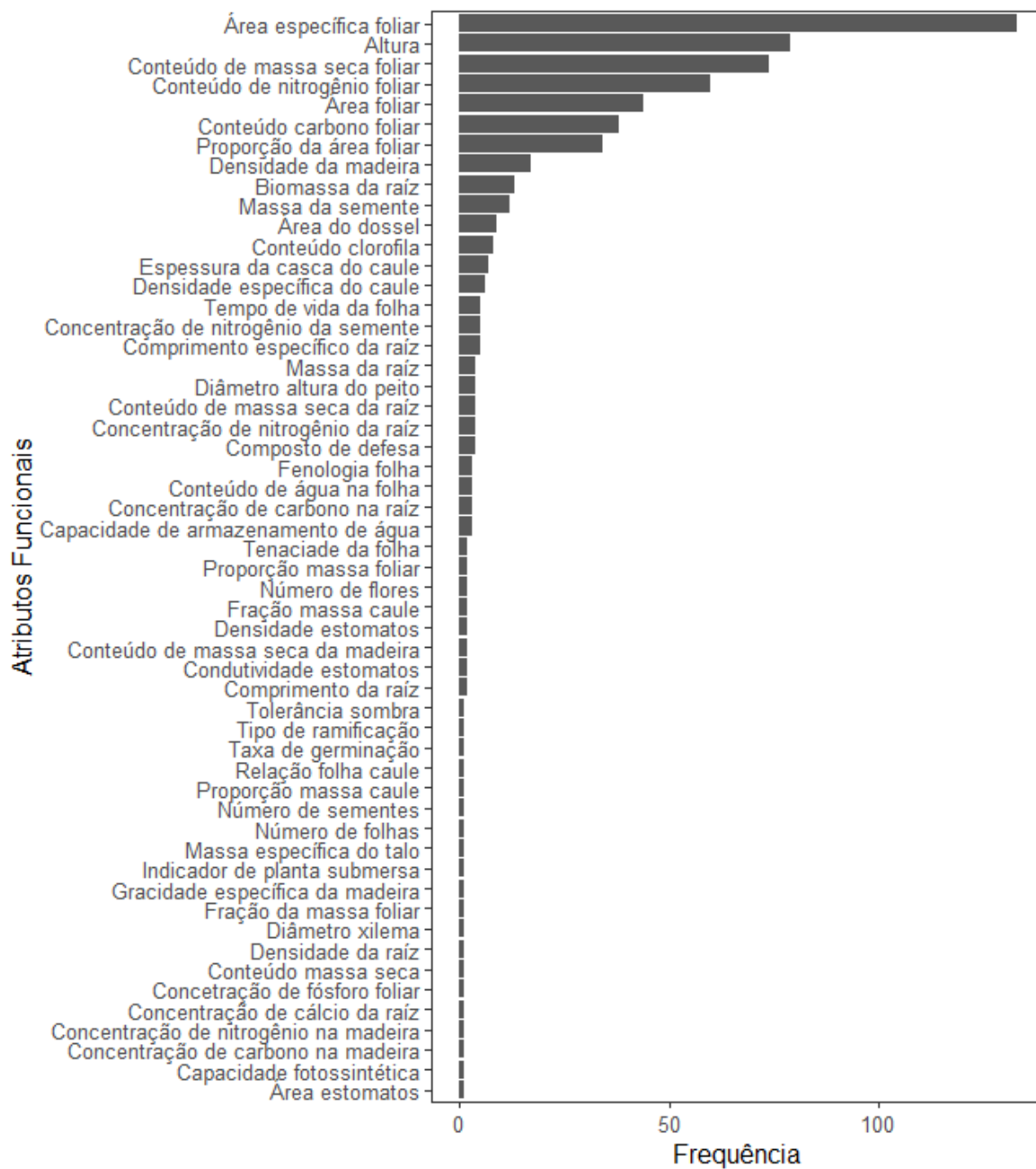
TIPOS DE DOCUMENTO: (Article) **AND**

CATEGORIAS DO WEB OF SCIENCE: (ECOLOGY)

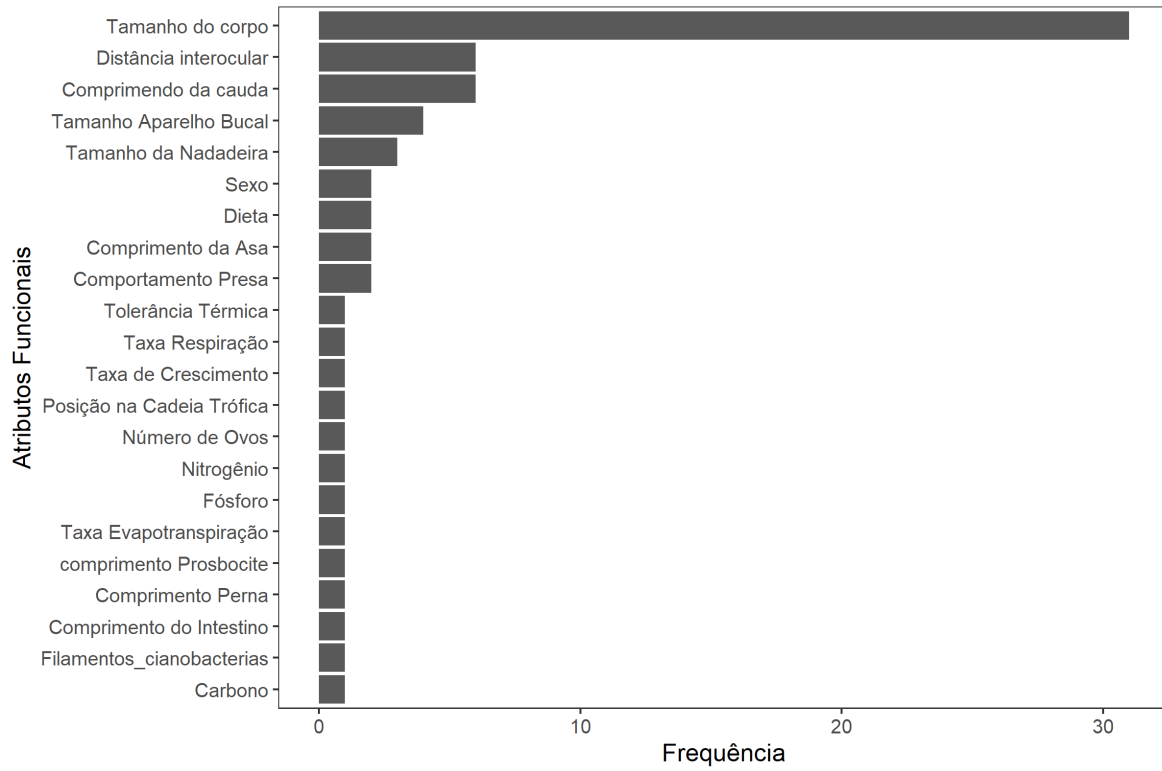


S2: Distribuição geográfica dos países de origem das publicações sobre a ITV. Regiões em azul apresentam o maior número de artigos publicados.

S3: Atributos funcionais de organismos sésseis utilizados em estudos sobre a variação intraespecífica funcional.



S4: Atributos funcionais de organismos não-sésseis utilizados em estudos sobre a variação intraespecífica funcional.



CAPÍTULO 2

SLA E A SOBREPOSIÇÃO DE NICHOS EXPLICAM A ABUNDÂNCIA DE PLANTAS EM DIFERENTES ECOSISTEMAS MAIS DO QUE A VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA DE ATRIBUTOS FUNCIONAIS

Low SLA and species niche overlap predict plant abundance across different ecosystems more than intraspecific functional trait variation

Paola A. F. Nobre¹, Karlo G. G. Martins¹, Leandro Maracahipes², Alex Fajardo³, Yuanzhi Li^{4,5}, Brandon S. Schamp⁶, Ignacio M. Pérez-Ramos⁷, Vincent Jung⁸, Vinicius de L. Dantas⁹, Marcus V. Cianciaruso¹⁰

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Laboratório de Ecologia e Funcionamento de Comunidades, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO 74001-970, Brasil.

² Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, SP 13083-970, Brasil.

³ Centro de Investigación en Ecosistemas de la Patagonia, Universidad Austral de Chile, 5951601, Chile.

⁴ Département de Biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, QC, Canada.

⁵ State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystem, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou, Gansu, China.

⁶ Department of Biology, Algoma University, Marie, OA, Canada.

⁷ Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (IRNAS), CSIC, Sevilla 41080, Spain

⁸ CNRS UMR 6553, ECOBIO, Université de Rennes 1, Rennes, 35042 France.

⁹ Instituto de Geografia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, Brasil.

¹⁰ Departamento de Ecologia, Laboratório de Ecologia e Funcionamento de Comunidades, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO 74001-970, Brasil.

ABSTRACT

Investigating if functional traits of species explain species abundance can improve understanding of why there are so many rare and few abundant species in ecological communities. Here we investigate the role of three aspects for determining species abundances within communities: integrating niche overlap, the interspecific and intraspecific (ITV) trait variability. We used specific leaf area (SLA) and data from 29 communities across the globe to test if mean trait values, ITV, and niche overlap among species can explain species abundance. Our dataset comprised 247 plant species in six ecosystem types. The mean values of SLA and niche overlap were able to predict species abundance. We found that species with low SLA were more abundant, and these characteristics can be associated with a conservative resource-use strategy. Besides that, plants with high trait distance between individuals of different species had higher abundance. This suggests that an increase in species abundance would be a result of a niche complementarity effect. Despite that intraspecific variation varied independently of plant species abundance, we argue that functional traits are important to understand ecological aspects of the species abundance.

Key words: ecological strategies, conservative resource-use, vascular plants

INTRODUCTION

Understanding why there are so many rare and few abundant species in ecological communities is still a challenge (Westoby 1998; McGill et al. 2007). Investigating how and if species functional traits can explain species abundance can shed light on this question. The rationale behind this approach is that functional traits are linked directly or indirectly to individual performance and species fitness (McGill et al. 2006; Violle et al. 2007). Additionally, there is evidence that inter- and intraspecific trait variability among species are important to determine how species interact and use resources within communities. Therefore, functional traits should reflect species adaptations to the environment (Violle & Jiang 2009) and determine species co-occurrence and abundance patterns.

Trait values can be used as a reference for optimal characteristics of species performance and how abundance responds to these traits has been treated in an interspecific way (Muscarella & Uriarte 2016; Hidasi-Neto et al. 2020). Evidence shows that interspecific differences in functional traits may explain species abundance. For example, in a tropical rainforest (Muscarella & Uriarte 2016) was found that more abundant tree species were those with low wood density, high specific leaf area (SLA), and higher height. On the other hand, coexisting species sharing similar trait values should have higher niche overlap, reducing their abundances due to competition (Silvertown 2004). If trait variability is important to reduce niche overlap among species, high intraspecific variation in functional traits may allow the coexistence of species that are similar in their average trait values (Read et al. 2017).

The role of intraspecific trait variability (ITV) for the assembly of communities has been discussed in the literature in recent years (Violle et al. 2007; Albert et al. 2010a;

Cianciaruso et al. 2012; Violle et al. 2012; Siefert et al. 2015) and recognized as an important source of trait variability in plant communities (Albert et al. 2010b; Messier et al. 2010, Li et al. 2018). An increase in ITV can reduce the competition between species through the partition of resources promoting species coexistence (Jung et al. 2010). Indeed, abundant fish species were found to have high intraspecific trait variability, which suggests that niche complementarity contributes to the species coexistence in communities (Mason et al. 2008). On the other hand, high ITV may also increase niche overlap among species (Violle et al. 2012), increasing the importance of interspecific competition (Levine & Rees 2002), and consequently, reducing species abundance. In this case, one may expect rare species to have high ITV, as is the case for tropical rainforest trees (Umaña et al. 2015). Therefore, considering ITV should improve our perception on how and why species have distinct abundances in natural communities.

Despite the recognized importance of functional traits for plant community structure, there is still a need for studies integrating niche overlap and the inter- and intraspecific trait variability to understand species abundance distributions. Here we investigate the role of these three aspects for determining species abundances within communities. We used an important functional trait, specific leaf area (SLA) and data from 29 communities across the globe to test if mean trait values, niche overlap and ITV can explain species abundance. We expect abundance to be positively related to mean SLA because species that are more efficient in the use of resources should be more abundant. For niche overlap we expect a negative relationship with plant abundance because high niche overlap should lead to a high interspecific competition. Finally, we expect ITV to be positively related to their abundance because an increase on ITV should reduce the intraspecific competition.

METHOD

Database

We gathered data on plant abundance and trait information measured at the individual level from plant community studies. Our dataset comprises 247 plant species from 29 communities in six ecosystem types (Figure 1, Table 1). We selected specific leaf area (SLA), which is related to plant performance (Westoby 1998; Cornelissen et al. 2003) and it was commonly present in most plant trait databases, which provides a broader range of data for the analysis. Also, for statistical reasons, we only included communities with more than three species and species with at least five individuals sampled. Furthermore, one of the acquired databases had many communities (representing 63% of the total number of communities). To standardize the influence of each region in the analysis, for this database we randomly selected eight from the original 35 communities.

Trait Data

Leaf traits are related to species photosynthetic capacity and, therefore, to growth rate and reproduction effort (Westoby 1998; Westoby et al. 2002; Poorter et al. 2009; Wright et al. 2017). SLA is the ratio between the leaf area and its dry mass and is related to the economy and the acquisition of resources. Plants with higher SLA present greater efficiency in capturing light (Westoby 1998) and faster growth (Westoby et al. 2002; Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Variations in the SLA between individuals lead to differences in the demand for light and thus may allow greater coexistence of individuals due to the reduction of the competition by resources.

Table 1 - Description of each dataset analyzed in our study.

Country	Ecosystem type	Life form	Latitude	Longitude	Plant communities	Samples	Sampling unit (m ²)	Habitat filter	Species richness	Reference
Chile	Temperate rainforest	tree	44° 28'S	72° 33'W	1	1	2400	Light, soil nutrients	12	A. Fajardo (unpublished)
Brazil	Tropical savanna	tree	17° 49' S	52° 39'W	1	120	25	Fire	28	Dantas et al. 2013
Brazil	Tropical dry forest	tree	17° 49' S	52° 39'W	1	120	25	Fire	15	Dantas et al. 2013
Luxembourg	Flood meadow	herbaceous	49° 31'N	06° 01'E	8	10	1	Floods	50	Jung et al. (2010)
China	Subalpine meadow	herbaceous	34° 55'N	102° 53'E	8	1	0,5	-	49	L. Yuanzhi (unpublished)
Brazil	Tropical savanna	tree	17° 49' S	52° 39'W	1	10	25	Fire	25	Laureto & Cianciaruso 2015
Brazil	Tropical dry forest	tree	18° 28' S	53° 10'W	1	10	25	Fire	9	Laureto & Cianciaruso 2015
Panama	Tropical forest	tree	08° 59'N	79° 32'W	3	20	400	Water availability	29	Messier et al. (2010)
France	Mediterranean rangeland	herbaceous	43° 55'N	03° 05' E	4	12	0,25	Soil conditions	15	Pérez-Ramos et al. (2012)
Canada	Temperate forest	herbaceous	46° 32'N	84° 27' W	1	75	0,21	-	27	Schamp & Aarssen (unpublished)

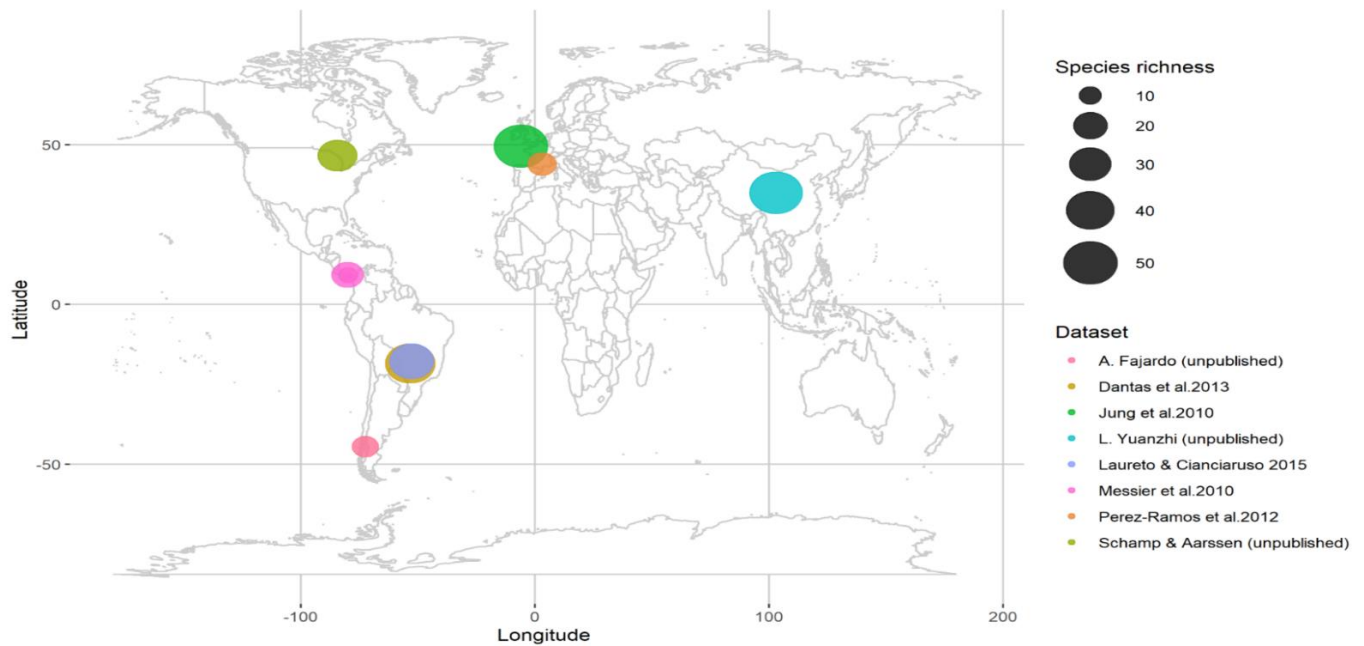


Figure 1 - Dataset distribution in the global map. The circle size represents the number of species in each area and the different colors represent each original database.

Data analysis

For each species, in each community, we calculated the SLA mean, niche overlap and the variance of SLA. When a species had more than 10 individuals, we randomly selected 10 individuals to keep the number of individuals constant across species. With this we were able to represent the position of each species in the trait space (the mean) and species niche overlap based on the difference of the minimum distance between individuals of different species, in each community. When this distance is higher, the niche overlap is lower. Also, we calculated the intraspecific variability (the variance). Finally, we quantified the relative abundance of each species in each community.

Generalized linear mixed model (GLMM)

We used a GLMM to evaluate the effect of mean trait values, intraspecific variability (ITV) and niche overlap (fixed effect variables) on species relative abundance (response variable). The fixed effects were log transformed. We add communities as a random effect to control habitat type differences because they are distributed across diverse biogeographic regions. Furthermore, we added species and the life form as a random effect to control the intrinsic effect of species composition (i.e., to control the presence of different species in the data) and the different types of life forms (herbs and trees).

$$\begin{aligned} \text{relative abundance} \sim & \text{mean}_{sla} + \text{nicheoverlap}_{sla} + \text{ITV}_{sla} + (1|\text{community}) + \\ & +(1|\text{life.form}) + (1|\text{species}) \end{aligned}$$

We standardized the values using the scale function to compare the coefficients of the predictor variables. All analyses were done in R (R Core Team 2019). We used the function *glmmTMB* from the package *glmmTMB* for the GLMM model (Brooks et al. 2017). We used the function *plot* from the package *sjPlot* (Lüdtke 2020) and the package *ggplot* (Wickham 2016) to produce the figures.

RESULTS

We found the highest SLA values in herbaceous communities in temperate forests (Schamp & Aarssen, unpublished) and the lowest values in tree communities in tropical savannas (Laureto & Cianciaruso 2015). The highest ITV values were in the temperate forest communities (Schamp & Aarssen, unpublished) and the lowest values in the tropical savanna communities (Laureto & Cianciaruso 2015).

The species mean values of SLA ($\beta = -0.216$, p -value < 0.01) and niche overlap ($\beta = 0.203$, p -value < 0.001) predicted species abundance. We found that plants with low SLA and niche overlap had higher abundance (Figure 2). ITV did not influence species abundance (Figure 2).

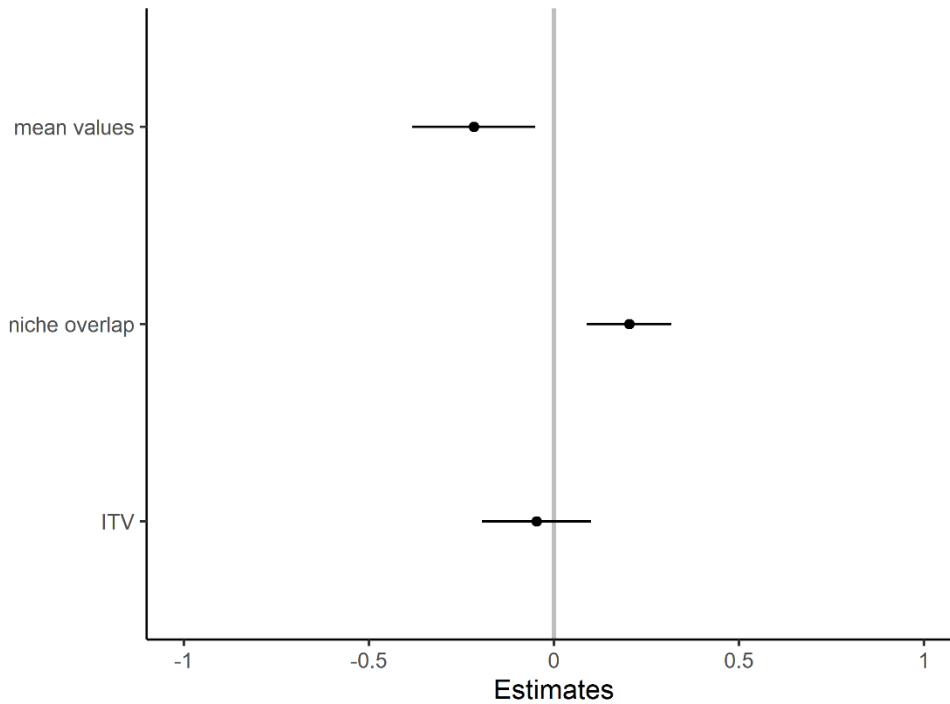


Figure 2 - Generalized linear mixed model coefficients of the mean, niche overlap and intraspecific trait variance (ITV) effects on the specific leaf area (SLA) in the plant's abundance. The dots are the mean values delimited by the 95% confidence interval (continuous bars). Positive values (to the right of the gray line) mean an increase in plant abundance, while negative values (to the left of the gray line), decrease in plant abundance. Both, low SLA mean values and the niche overlap, resulting in a high plants abundance.

DISCUSSION

In our study we disentangled fundamental relationships between plant traits and plant abundance in ecological communities. The negative relationship between SLA and plant abundance suggests that the more abundant species across the studied ecosystems have a conservative resource-use strategy. Additionally, the negative relationship between abundance and niche overlap suggests that the species abundance would be a result of a niche complementary effect. Contrary to our expectations, ITV was not able to predict species abundance. Nevertheless, we found support for the expectation that functional traits should reflect species adaptations to the environment and can determine the patterns of species co-occurrence and abundance (Silvertown 2004; Mouillot et al. 2007; Ashton et al. 2010; Violle et al. 2012; Hidasi-Neto et al. 2020). These results highlight the advantages of using functional traits in studies seeking to understand the structure of ecological communities at global or large scales (Albert et al. 2010a; Messier et al. 2010; Siefert et al. 2015). Thus, using plant abundance and individual-level SLA information for 247 plant species in six ecosystem types, we found a more general pattern of trait-based community structure.

The most abundant plants had lower SLA, suggesting a conservative resource-use strategy, which is a response mechanism to environmental filters and, reflect the species persistence in the environment after disturbances (Hoffmann & Franco 2003; Grime 2006; Cássia-Silva et al. 2017; Maracahipes et al. 2018). Our result is consistent with the observations that the most abundant species have a low SLA even in different continents, for example communities in Asia (Yan et al. 2013) and in America (Cornwell & Ackerly 2010). Thus, we reinforce that the use of this strategy to circumvent the costs of species survival in these disturbed communities favors the increase in the abundance of plant species.

Niche overlap was associated with species abundance in the studied communities. This result confirms our expectation that an increase in species abundance would be a result of a niche complementarity effect. Here we found plants with high trait distance between individuals of different species had higher abundance. This can be related to the individuals being directly involved in the species interactions (Whitlock et al. 2011; Ashton et al. 2010, Gross et al. 2009) and these individuals have influence through by trait plasticity (Ashton et al. 2010; Violle et al. 2009b). Besides that, niche complementary effects can be associated to local abiotic factors, through environmental filters and biotic interactions, for example herbivory also reducing interspecific competition (Chesson 2000; Ashton et al. 2010; Mayfield & Levine 2010; HilleRisLambers et al. 2012). Therefore, the niche complementarity may be due to individuals responding with a reduction on the interspecific competition (Bolnick et al. 2011) increasing the plants abundances. Even though, Fridley (2003) argue that the precise niche axes involved are generally unknown, here, niche based in individual SLA values was an axis involved in plants abundance. This result provide evidence that niche differences play an important role in community dynamics based in species individuals.

Although a relationship between ITV and species abundance was expected (He et al. 2018; Umaña et al. 2018), we did not find support for this relationship. Thus, ITV varied independently of plant species abundance. This result can have two interpretations. First, it can be because SLA is related to organ - level traits, so it is more stable, and it does not promote strong phenotypic plasticity within species (Marks 2007; Siefert et al. 2015; Umaña et al. 2018). Secondly, ITV can be related to the spatial scale used in this study. The increase in the amplitude of the environmental gradient leads to an increase in the variation of

interspecific traits, but the potential for genetic and plastic variability of the individual traits is probably exhausted (Albert et al. 2011; Auger & Shipley 2013). As a result, ITV had less influence on species abundance.

Returning to the opening sentence of this article, we show that a simple, but important, functional trait such as SLA can help us to better understand species abundance distribution in ecological communities. In general, species are responding to a resource-use conservation strategy and a niche complementary, these optimizations in the use of resources enables species to achieve higher abundances. In other words, the most abundant species were those that presented optimum trait values, due to environmental filter process. In addition, the reduction of niche overlap also explained the higher species abundance, probably due to the reduction of competitive interactions. We reaffirm with this study the importance in using functional traits to understand how communities are structured using specific characteristics related to development strategies and species persistence in the environment.

REFERENCES

- Albert, C.H., Grassein, F., Schurr, F.M., Vieilledent, G. & Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 13, 217–225.
- Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Douzet, R., Aubert, S. & Lavorel, S. (2010a). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Funct. Ecol.*, 24, 1192–1201.

- Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., et al. (2010b). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *J. Ecol.*, 98, 604–613.
- Ashton, I.W., Miller, A.E., Bowman, W.D. & Suding, K.N. (2010). Niche complementarity due to plasticity in resource use: Plant partitioning of chemical N forms. *Ecology*, 91, 3252–3260.
- Auger, S. & Shipley, B. (2013). Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *J. Veg. Sci.*, 24, 419–428.
- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., et al. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 26, 183–192.
- Brooks, M.E., Kristensen, K., van Benthem, K.J., Magnusson, A., Berg, C.W., Nielsen, A., et al. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R J.*, 9, 378–400.
- Carvalho, G.H. & Batalha, M.A. (2013). The drivers of woody species richness and density in a Neotropical savannah. *Biol. Lett.*, 9.
- Cássia-Silva, C., Cianciaruso, M. V., Maracahipes, L. & Collevatti, R.G. (2017). When the same is not the same: phenotypic variation reveals different plant ecological strategies within species occurring in distinct Neotropical savanna habitats. *Plant Ecol.*, 218, 1221–1231.
- Chesson, P. (2000). of Species Diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 31, 343–66.

- Cianciaruso, M. V., Silva, I.A., Batalha, M.A., Gaston, K.J. & Petchey, O.L. (2012). The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: Moving from species to individuals. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 14, 205–216.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., et al. (2003). Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.*, 51, 335–380.
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2010). A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants, 814–821.
- Fridley, J.D. (2003). Diversity effects on production in different light and fertility environments: An experiment with communities of annual plants. *J. Ecol.*, 91, 396–406.
- Grime, J.P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *J. Veg. Sci.*, 17, 255–260.
- Gross, N., Bloor, J.M.G., Louault, F., Maire, V. & Soussana, J.F. (2009). Effects of land-use change on productivity depend on small-scale plant species diversity. *Basic Appl. Ecol.*, 10, 687–696.
- He, D., Chen, Y., Zhao, K., Cornelissen, J.H.C. & Chu, C. (2018). Intra- and interspecific trait variations reveal functional relationships between specific leaf area and soil niche within a subtropical forest. *Ann. Bot.*, 121, 1173–1182.
- Hidasi-Neto, J., Bini, L.M., Siqueira, T. & Cianciaruso, M.V. (2020). Ecological similarity explains species abundance distribution of small mammal communities. *Acta Oecologica*, 102, 103502.

- HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M. & Mayfield, M.M. (2012). Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 43, 227–248.
- Hoffmann, W.A. & Franco, A.C. (2003). Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *J. Ecol.*, 91, 475–484.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. & Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *J. Ecol.*, 98, 1134–1140.
- Dantas, V.L., Batalha, M.A. & Pausas, J.G. (2013). Fire drives functional thresholds on the savanna-forest transition. *Ecology*, 94, 2454–2463.
- Laureto, L.M.O. & Cianciaruso, M. V. (2015). Trait distribution patterns in savanna and forest plant assemblages and their relationship with soil features. *Plant Ecol.*, 216, 629–639.
- Levine, J.M. & Rees, M. (2002). Coexistence and Relative Abundance in Annual Plant Assemblages: The Roles of Competition and Colonization. *Am. Nat.*, 160, 452–467.
- Lüdecke, D. (2020). *sjPlot: Data Visualization for Statistics in Social Science*.
- Maracahipes, L., Carlucci, M.B., Lenza, E., Marimon, B.S., Marimon, B.H., Guimarães, F.A.G., et al. (2018). How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 34, 17–25.
- Marks, C.O. (2007). The causes of variation in tree seedling traits: The roles of environmental selection versus chance. *Evolution (N. Y.)*, 61, 455–469.

- Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Wilson, J.B. & Argillier, C. (2008). Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. *J. Anim. Ecol.*, 77, 661–669.
- Mayfield, M.M. & Levine, J.M. (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecol. Lett.*, 13, 1085–1093.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.*, 21, 178–185.
- McGill, B.J., Etienne, R.S., Gray, J.S., Alonso, D., Anderson, M.J., Bence, H.K., et al. (2007). Species abundance distributions: Moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol. Lett.*, 10, 995–1015.
- Messier, J., McGill, B.J. & Lechowicz, M.J. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecol. Lett.*, 13, 838–848.
- Mouillot, D., Mason, N.W.H. & Wilson, J.B. (2007). Is the abundance of species determined by their functional traits? A new method with a test using plant communities. *Oecologia*, 152, 729–737.
- Muscarella, R. & Uriarte, M. (2016). Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies? *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*
- Nash, K., Goldberg, D.E., Hartman, K.M., Suding, K.N., Goldberg, D.E. & Hartman, K.M. (2003). to Abundance RESPONSE AND IDENTIFYING LINKAGES TO ABUNDANCE. *Ecology*, 84, 1–16.

- Osnas, J.L.D., Lichstein, J.W., Reich, P.B. & Pacala, S.W. (2013). Global leaf trait relationships: Mass, area, and the leaf economics spectrum. *Science* (80), 340, 741–744.
- Pausas, J.G., Keeley, J.E. & Schwilk, D.W. (2017). Flammability as an ecological and evolutionary driver. *J. Ecol.*, 105, 289–297.
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., et al. (2013). New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.*, 61, 167–234.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J., Villar, R., Niinemets, U., et al. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol.*, 182, 565–588.
- R Core Team. (2019). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Read, Q.D., Henning, J.A. & Sanders, N.J. (2017). Intraspecific variation in traits reduces ability of trait-based models to predict community structure. *J. Veg. Sci.*, 28, 1070–1081.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., et al. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecol. Lett.*, 18, 1406–1419.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends Ecol. Evol.*, 19, 605–611.
- Umaña, M.N., Zhang, C., Cao, M., Lin, L. & Swenson, N.G. (2015). Commonness, rarity, and intraspecific variation in traits and performance in tropical tree seedlings. *Ecol. Lett.*, 18, 1329–1337.

- Umaña, M.N.M.N., Zhang, C., Cao, M., Lin, L. & Swenson, N.G. (2018). Quantifying the role of intra-specific trait variation for allocation and organ-level traits in tropical seedling communities. *J. Veg. Sci.*, 276–284.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., et al. (2012). The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 27, 244–252.
- Violle, C. & Jiang, L. (2009). Towards a trait-based quantification of species niche. *J. Plant Ecol.*, 2, 87–93.
- Violle, C., Garnier, E., Lecoœur, J., Roumet, C., Podgeur, C., Blanchard, A., et al. (2009). Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia*, 160, 747–755.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., et al. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil*, 199, 213–227.
- 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. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 33, 125–159.
- Whitlock, R.A.J., Grime, J.P. & Burke, T. (2010). Genetic variation in plant morphology contributes to the species-level structure of grassland communities. *Ecology*, 91, 1344–1354.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.

Wright, I.J., Dong, N., Maire, V., Prentice, I.C., Westoby, M., Díaz, S., et al. (2017). Global climatic drivers of leaf size. *Science* (80), 357.

Yan, E.R., Yang, X.D., Chang, S.X. & Wang, X.H. (2013). Plant Trait-Species Abundance Relationships Vary with Environmental Properties in Subtropical Forests in Eastern China. *PLoS One*, 8.

CAPÍTULO 3

VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA DE ATRIBUTOS FUNCIONAIS EXPLICA A
DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA DE ÁRVORES NO CONTINENTE AMERICANO

Varição intraespecífica de atributos funcionais explica a distribuição geográfica de árvores no continente americano

Paola A. F. Nobre¹, Karlo G. G. Martins¹, Leandro Maracahipes², Cleber Ten Caten³, Marcus V. Cianciaruso⁴

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Laboratório de Ecologia e Funcionamento de Comunidades, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO 74001-970, Brasil.

²Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, SP 13083-970, Brasil.

³Department of Biological Sciences, Louisiana State University, Baton Rouge, LA, 70802, USA.

⁴Departamento de Ecologia, Laboratório de Ecologia e Funcionamento de Comunidades, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO 74001-970, Brasil.

RESUMO

A variação intraespecífica de atributos funcionais (ITV – *intraspecific trait variation*) é uma importante característica para o entendimento de processos ecológicos que limitam a distribuição geográfica de espécies de plantas. Alta variação intraespecífica de atributos pode estar associada à ampla tolerância a filtros ambientais e/ou capacidade das espécies de explorar uma maior variedade de recursos. Neste estudo, nós relacionamos a variação intraespecífica com a distribuição geográfica de 554 espécies de árvores nativas do continente americano. Nossa hipótese é que espécies com maiores variações intraespecíficas apresentariam maiores distribuições geográficas. Utilizamos um banco de dados no qual obtivemos os valores de variação intraespecífica para atributos relacionados a estratégia LHS (estratégia baseada em atributos da folha, altura e semente de plantas - *Leaf-Height-Seed plant strategy*) e os polígonos de distribuição das espécies. Para responder nossa pergunta, ajustamos modelos filogenéticos generalizados no qual controlamos as relações filogenéticas das espécies, inserindo as árvores filogenéticas como fator aleatório no modelo. Encontramos que espécies com altos valores de variação intraespecífica na área foliar específica e na massa das sementes e menores variações na altura, apresentaram maiores distribuições geográficas. Nossos resultados revelam que a ITV de atributos funcionais do sistema LHS explica a distribuição geográfica de árvores nas Américas. Este resultado sugere que a variabilidade dos valores de atributos e os filtros ambientais são fatores chaves na determinação dos valores de ITV, bem como na estruturação, estabelecimento e coexistência de espécies, tanto relacionada ao aumento da variação da área foliar específica e da massa das sementes como também com a menor variação da altura de plantas.

Palavras-chave: ecologia funcional, distribuição de espécies, estratégia LHS

INTRODUÇÃO

A amplitude da distribuição geográfica das espécies tem uma relação direta com as condições ambientais e com o uso de recursos (Brown 1984; Lavergne et al. 2004). Desse modo, as espécies podem apresentar restrições em suas distribuições devido a mudanças climáticas (Svenning & Skov 2004), habitats raros (Morueta-Holme et al. 2013), como também através de variações em suas características funcionais (Murray & Lepschi 2004; Chacón-Madrigal et al. 2018; He et al. 2018). A influência de atributos funcionais na determinação de como as espécies usam os recursos (Kraft & Ackerly 2010; Meng et al. 2017) pode trazer apontar novas hipóteses sobre a distribuição das espécies, além do que as variações desses atributos devem, por sua vez, permitir que as espécies ocupem ambientes mais distintos (Gaston & Fuller 2009; Slatyer et al. 2013). Como consequência, esses fatores podem influenciar nos mecanismos de dispersão e adaptação, afetando as chances de as espécies colonizarem novas áreas.

Os atributos das espécies podem variar entre indivíduos de uma mesma espécie (ITV – *intraspecific trait variation*), podendo influenciar a composição e estruturação das comunidades na escala local através da diferenciação do nicho ecológico (Messier et al. 2010; Albert et al. 2011; Auger & Shipley 2013; Collins et al. 2016; D’Andrea & Ostling 2016; He et al. 2018). Essa variação nas características está relacionada a componentes genéticos (Fridley & Grime 2010; Benito Garzón et al. 2011; Chardon et al. 2020) como também a componentes regionais e de macroescala, como solo e clima (Jung et al. 2010; Violle et al. 2012). Uma alta ITV pode estar associada com a ampla tolerância ambiental e/ou com a capacidade de explorar uma maior variedade de recursos. Esses atributos permitem que as espécies ocupem ambientes mais distintos, o que pode levar a uma distribuição mais ampla.

Ou seja, em um sistema altamente heterogêneo, espécies com baixa variabilidade nos valores de atributos tendem a se estabelecer em habitats próximos ao seu nicho ótimo (Umaña et al. 2015). No entanto, espécies com alta variabilidade podem colonizar toda a paisagem devido ao aumento na amplitude do nicho (Umaña et al. 2015).

Uma menor variabilidade intraespecífica nos atributos funcionais também está relacionada com amplitudes de nicho mais estreitas (He et al. 2018). No entanto, a relação entre a variabilidade intraespecífica dos valores de atributos funcionais e a distribuição espacial das espécies pode não ser evidente. Por exemplo, em um estudo recente, não foi encontrada relação entre a ITV de sete atributos funcionais (área foliar específica, área foliar, conteúdo de massa seca foliar, espessura da folha, densidade da madeira, teor de nitrogênio e fósforo da folha e a razão entre nitrogênio e fósforo) e a distribuição geográfica das espécies (Chacón-Madrigal et al. 2018). Os autores desse estudo enfatizam que não capturaram toda a extensão da variabilidade dos atributos por se tratar de um conjunto local de árvores em uma floresta tropical na Costa Rica (Chacón-Madrigal et al. 2018). Geralmente, a relação entre a variabilidade dos valores de atributos e a amplitude de distribuição das espécies é evidente em escalas espaciais amplas ou com vários conjuntos locais de estudo a serem analisados. Por exemplo, eucaliptos australianos com maior estatura e sementes menores são amplamente distribuídos (Murray et al. 2002; Murray & Gill 2008). A combinação entre esses dois atributos favorece a dispersão e, conseqüentemente, uma maior amplitude de distribuição (Murray & Gill 2008). Assim, a variação intraespecífica de atributos funcionais pode ser um aspecto importante para investigar processos que controlam a distribuição de espécies.

Neste estudo, nós relacionamos a ITV com a distribuição geográfica de 554 espécies de árvores. Utilizamos a variação intraespecífica de atributos funcionais relacionados a estratégias de dispersão, estabelecimento e persistência de espécies de plantas em comunidades: área foliar específica (SLA), altura máxima da planta e massa da semente (*Leaf-Height-Seed plant strategy*, Westoby 1998). Além disso controlamos o parentesco entre as espécies incluindo a distância filogenética entre espécies como fator aleatório nos modelos estatísticos. Assumindo que espécies com maiores ITV tenham maior potencial para colonizar e persistir em novos ambientes, nossa hipótese é de que espécies com maiores ITV devem apresentar maiores distribuições geográficas.

MÉTODOS

Banco de dados

Utilizamos o banco de dados do BIEN (*Botanical Information and Ecology Network*) utilizando o pacote *BIEN* (Maitner 2020). Este pacote disponibiliza tanto os valores intraespecíficos de atributos funcionais de espécies de plantas quanto os polígonos de distribuição das espécies. No total, obtivemos 554 espécies de plantas arbóreas, nativas do continente americano, que apresentaram valores para três atributos funcionais relacionados com a estratégia LHS (*Leaf-Height-Seed plant strategy*, Westoby 1998): área foliar específica (n = 125), altura da planta (n = 513) e massa da semente (n = 116). Esses atributos estão relacionados com a capacidade fotossintética, competição, dispersão e tolerância a perturbações ambientais (Westoby 1998).

No *software* R (R Core Team 2020), utilizamos a função “*BIEN_trait_trait*” do pacote *BIEN* (Maitner 2020) para adquirir os dados de atributos dos indivíduos.

Selecionamos espécies com no mínimo 10 ocorrências. Para padronizar as estimativas da variação dos valores dos atributos, nós utilizamos 10 indivíduos por espécie (para as espécies com mais de 10 indivíduos, apenas 10 foram sorteados). Após isso, calculamos a variação intraespecífica dos atributos funcionais de cada espécie utilizando a variância dos valores de cada atributo (Aiba et al. 2013). Observamos que para a maioria das espécies a fonte da ITV é local, isto é, os dados dos atributos foram coletados em indivíduos que não abrangem toda a área de distribuição total das espécies.

A distribuição geográfica das espécies foi obtida a partir dos polígonos disponibilizados também no pacote *BIEN* (Maitner 2020). Utilizamos a função “*BIEN_ranges_species*” para obter os polígonos de distribuição das espécies. Os polígonos foram então transformados em arquivos *raster* utilizando a função “*rasterize*” do pacote *raster* (Hijmans 2019). A partir dos arquivos *raster*, nós estimamos o tamanho da distribuição das espécies pela quantidade de *pixels* que o *raster* de cada espécie apresentava (Gaston 1994).

Análise de autocorrelação espacial

Para checar se havia dependência espacial nos dados e assim controlar a possibilidade de erros do tipo I (Legendre et al. 2002), analisamos a autocorrelação espacial dos valores da variação intraespecífica dos atributos funcionais das espécies. Através da observação de correlogramas baseados no I de Moran (Bivand et al. 2013) não observamos autocorrelação espacial nos dados. A análise foi realizada utilizando a função *correlog* do pacote *pgirmess* (Giraudoux 2018) (S1).

Árvores filogenéticas das espécies de plantas

Para controlar possíveis efeitos das relações filogenéticas entre as espécies, por exemplo a tendência de espécies mais próximas filogeneticamente apresentarem valores de ITV mais similares do que obtido ao acaso (Blomberg et al. 2003), nós construímos uma hipótese filogenética para as 554 espécies usando a função *phylo.maker* do pacote *V.PhyloMaker* (Jin & Qian 2019; Jin 2020). Este pacote é baseado em uma mega-árvore para plantas vasculares construída a partir das hipóteses filogenéticas disponíveis em Zanne et al. (2014) e Smith & Brown (2018). Utilizamos o cenário 1 por ser o mais conservador. Nesse cenário as espécies ausentes na mega-árvore foram inseridas no nó do gênero ou da família equivalente, o que difere dos outros cenários em que se têm as inserções de forma aleatória (Jin & Qian 2019; Jin 2020). Com o intuito de assegurar que as espécies são independentes entre si, nós inserimos as árvores filogenéticas das espécies como um fator aleatório no modelo.

Análises estatísticas

Para investigar o efeito da variação intraespecífica de atributos funcionais sobre a amplitude de distribuição das espécies de plantas ajustamos modelos filogenéticos generalizados (*Phylogenetic Generalized Least Squares*- PGLS) no qual, para cada modelo a variável preditora foi a ITV de um dos atributos funcionais analisados (SLA, altura máxima da planta e massa da semente) e a variável resposta foi a amplitude de distribuição das espécies. Para controlar o parentesco entre as espécies nós incluímos no modelo a árvore filogenética como fator aleatório. Além disso, as variáveis predictoras foram logaritmizadas. Para essa análise utilizamos a função *pgls* do pacote *caper* (Orme et al. 2018).

RESULTADOS

A massa das sementes foi o atributo que apresentou a maior variação intraespecífica (Figura 1, S2) e a altura das plantas, foi o que mais variou em relação à extensão da distribuição geográfica (Figura 2, S2). Para todos os atributos funcionais nós registramos uma relação significativa entre a variação intraespecífica e a distribuição geográfica das espécies ($p < 0,05$). A variação intraespecífica na SLA ($\beta = 0,108$) e na massa das sementes ($\beta = 0,585$) foram positivamente relacionadas com a distribuição geográfica das espécies. Por outro lado, a variação intraespecífica na altura ($\beta = -0,891$) foi negativamente relacionada com a distribuição geográfica das espécies (Figura 3).

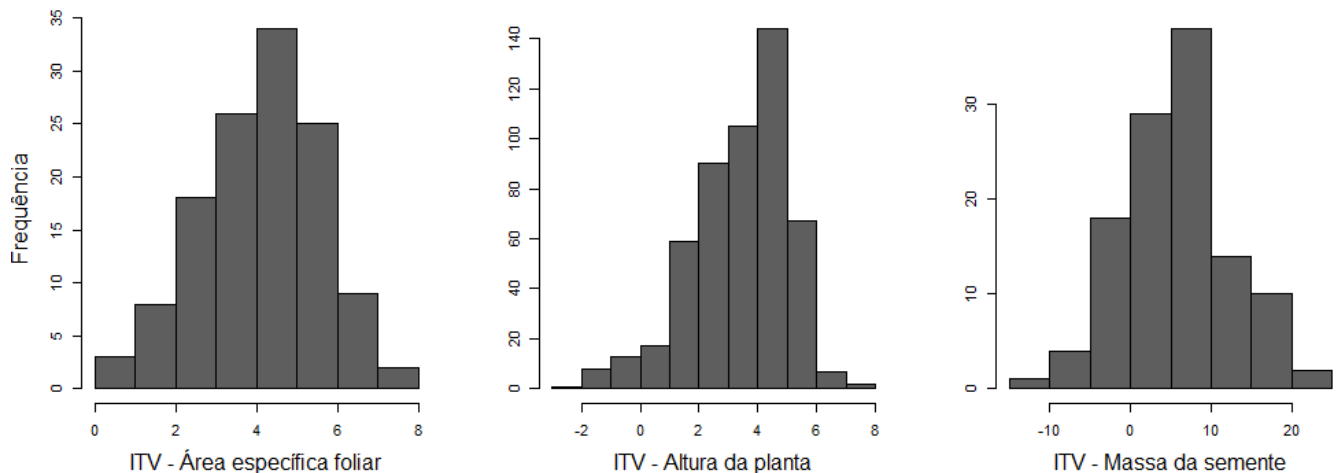


Figura 1 – Distribuição dos valores da variação intraespecífica dos atributos funcionais (ITV) de árvores das Américas, com maior variação intraespecífica na massa de sementes das espécies arbóreas.

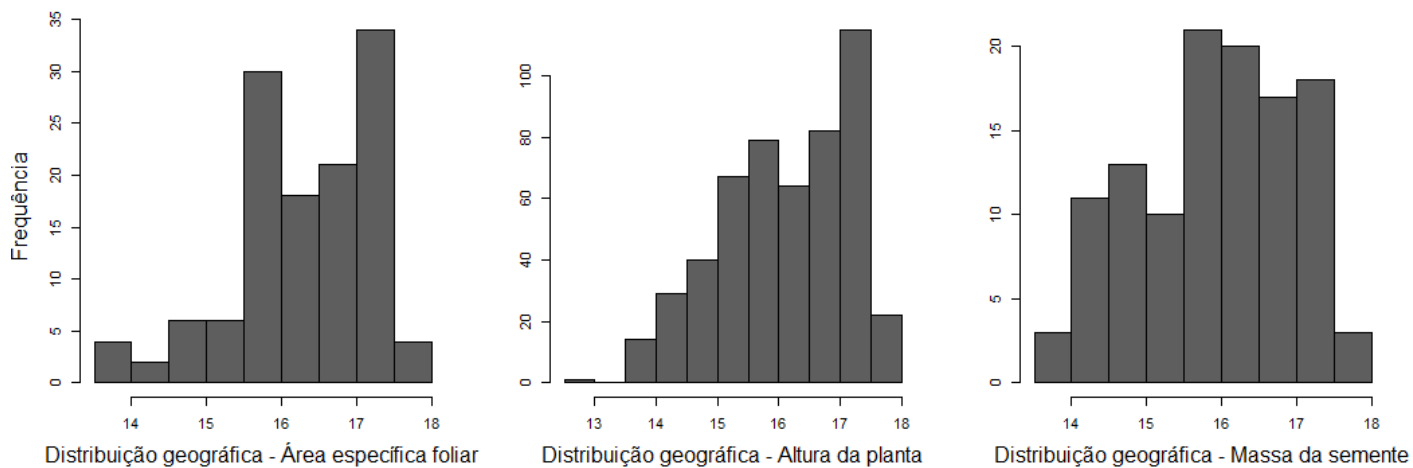


Figura 2 – Frequência de distribuição das espécies de árvores das Américas, sendo a extensão da distribuição geográfica em km². O atributo altura foi o que apresentou maior variação na distribuição geográfica.

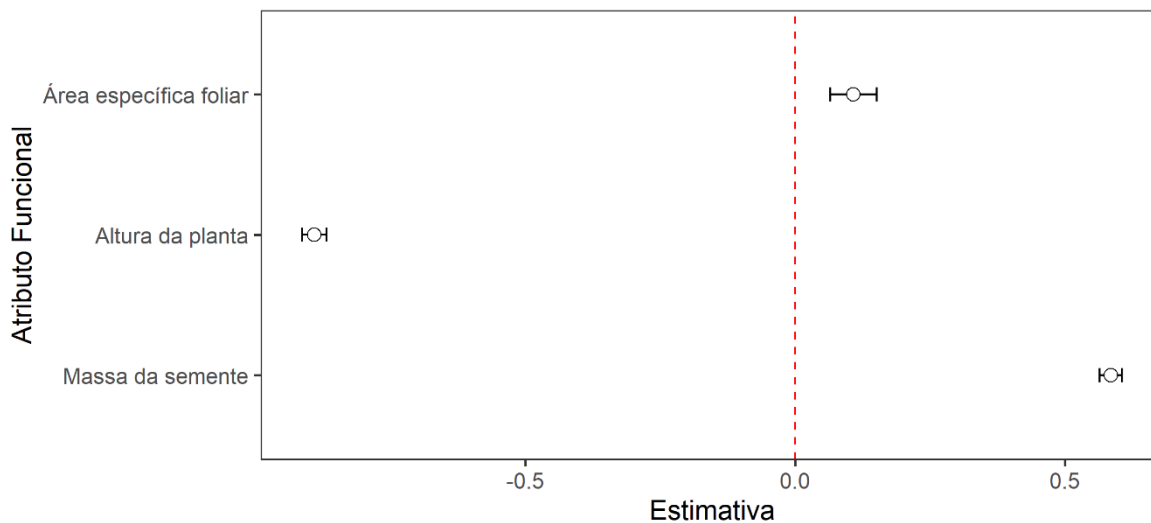


Figura 3 - Coeficiente β da relação entre a variação intraespecífica de atributos funcionais (ITV) na distribuição geográfica de plantas no novo mundo. Os pontos são os valores médios delimitados pelo intervalo de confiança de 95% (barras contínuas). Valores a direita da linha tracejada vermelha (positivos) indicam maior distribuição das espécies que apresentam maiores variações nos valores de SLA e na massa das sementes. Valores a esquerda da linha tracejada vermelha (negativos) indicam maior amplitude de distribuição das espécies que apresentam menores variações na altura das plantas. Espécies de plantas com maiores

variações na área foliar específica e na massa das sementes e menores variações na altura apresentaram maiores distribuições geográficas.

DISCUSSÃO

A variação intraespecífica de atributos funcionais de plantas é um fator que contribui para a compreensão do porquê algumas espécies apresentam distribuição mais ampla enquanto outras têm distribuições mais restritas. Nossos resultados mostram que espécies de árvores com alta ITV na SLA e na massa das sementes têm maiores distribuições geográficas, enquanto espécies com baixo ITV na altura têm maiores distribuições geográficas. A influência da ITV na distribuição de plantas pode estar ligada direta ou indiretamente a processos fundamentais da dispersão e adaptação das espécies (Violle et al. 2009; Fricke et al. 2019). Com isso, a seleção de espécies com maiores variações em atributos funcionais possibilita a ocupação de uma ampla gama de ambientes com diferentes condições ambientais (filtros ambientais) e compartilhamento de nicho entre as espécies, o que potencialmente possibilita maior distribuição geográfica ao longo de diferentes ambientes (Sides et al. 2014).

A maior distribuição de árvores com maior variação intraespecífica na SLA pode estar relacionada a alta plasticidade desse atributo frente às condições ambientais (Poorter et al. 2009, Siefert et al. 2015). Essa plasticidade pode ser definida como a capacidade de uma espécie em expressar valores distintos de um determinado atributo em diferentes ambientes (Funk et al. 2017). Um exemplo disso é representado por plantas que desenvolveram folhas com maior SLA sob condições de pouca luz, melhorando a eficiência de captura de luz e nas taxas fotossintéticas (Rozendaal et al. 2006). Com isso a relação positiva entre a ITV na SLA e a amplitude da distribuição geográfica das árvores nas Américas pode indicar uma maior

adaptabilidade dessas espécies às condições ambientais e compartilhamento de nicho. Kumordzi e colaboradores (2019), corroboraram que a plasticidade na SLA de espécies herbáceas pode explicar a maior parte da variação da ITV entre parcelas que refletiam diferenças na disponibilidade de luz. Portanto, a variação da SLA tanto para espécies lenhosas quanto para herbáceas, pode possibilitar a extensão da distribuição geográfica das espécies através da plasticidade do atributo funcional frente à heterogeneidade ambiental.

Assim como visto para a ITV na SLA, a variação intraespecífica da massa das sementes também apresentou uma relação positiva com a distribuição das espécies. Nossos resultados indicam que as espécies com maiores variações na massa das sementes apresentaram maiores distribuições geográficas. A massa das sementes é um atributo importante para a distribuição de espécies por estar relacionado com a capacidade de dispersão, reserva energética da semente e as chances de germinação (Greene & Johnson 1993, Guo et al. 2000, Moles et al. 2005). Um exemplo disso é o estudo de Fricke e colaboradores (2019) que para duas espécies de árvores tropicais encontraram a variação intraespecífica no tamanho da semente causando variação no desempenho individual. Nesse estudo a espécie *Premna serratifolia* exibiu uma compensação em que sementes menores apresentaram vantagem em relação a fecundidade, ou seja, maior número de sementes (Fricke et al. 2019). Diferente de *Psychotria mariana* que apresentou sementes maiores se dispersando para áreas com baixa densidade de indivíduos da mesma espécie, porém foram menos tolerantes a inimigos naturais. Essas variações podem ter relação com a demanda conflitante entre massa e número de sementes que afeta tanto a distribuição como a abundância das espécies, estando relacionada com aspectos da competição, colonização, tolerância ao estresse e a fecundidade (Violle et al. 2009; Muller-Landau 2010; Fricke et al.

2019; Ma et al. 2019). Portanto, a alta variação intraespecífica desse atributo implica em espécies apresentando maior adaptabilidade a diferentes ambientes (Violle et al. 2009, Sides et al. 2014, Gorden et al. 2016).

Em relação a ITV da altura das árvores, observamos uma relação diferente à ITV na SLA e na massa das sementes, as espécies com menor variação intraespecífica apresentaram maiores distribuições geográficas. Essa redução na variação da altura de plantas pode estar relacionada a processos de filtragem ambiental (Cadotte et al. 2013, Mitchell et al. 2017), com pressões seletivas em direção a menor variação nos valores do atributo (Valladares et al. 2007). A menor variação na altura pode ser explicada pelo fato de que condições estressantes requerem características funcionais específicas ou combinações de características que resultam na redução da ITV (Lang et al.2020). Além disso, sob condições estressantes esses filtros ambientais se tornam mais fortes. Por exemplo, em ambientes com clima seco, pouca chuva e limitação de luz, as espécies de plantas apresentam limitação na altura (Kempes et al. 2011; Mao et al. 2020). Essas limitações na altura podem ser resultantes de processos de filtragem ambiental e a competição pode ter um papel decisivo nesse processo selecionando espécies com maior adequabilidade, ou seja, altura ideal e reduzindo assim a variabilidade (menor ITV).

Nesse estudo encontramos que a ITV de árvores nas Américas pode explicar a distribuição geográfica das espécies. Tanto através de estratégias de adequabilidade a diferentes ambientes, já que espécies com maiores ITV devem ser capazes de ocorrer em ambientes mais diversos (Sexton & Dickman 2016), como também através de processos de filtragem ambiental, com pressões de seleção do ambiente, como a competição, reduzindo a ITV dessas espécies. Desse modo, além do uso de recursos e das condições ambientais, as

informações no nível de indivíduo, como a variação intraespecífica de atributos funcionais, também influenciam na distribuição geográfica das espécies.

REFERÊNCIAS

- Aiba, M., Katabuchi, M., Takafumi, H., Matsuzaki, S.I.S., Sasaki, T. & Hiura, T. (2013). Robustness of trait distribution metrics for community assembly studies under the uncertainties of assembly processes. *Ecology*, 94, 2873–2885.
- Albert, C.H., Grassein, F., Schurr, F.M., Vieilledent, G. & Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 13, 217–225.
- Auger, S. & Shipley, B. (2013). Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *J. Veg. Sci.*, 24, 419–428.
- Benito Garzón, M., Alía, R., Robson, T.M. & Zavala, M.A. (2011). Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 20, 766–778.
- Blomberg, S.P., Garland, T. & Ives, A.R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution (N. Y.)*, 57, 717–745.
- Brown, J. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *Am. Nat.*, 124, 255–279.
- Cadotte, M., Albert, C.H. & Walker, S. (2013). The ecology of differences: assessing community assembly with trait and evolutionary distances. *Ecol. Lett.*, 1234–1244.

- Chacón-Madrigal, E., Wanek, W., Hietz, P. & Dullinger, S. (2018). Is local trait variation related to total range size of tropical trees? *PLoS One*, 13, 1–19.
- Chardon, N.I., Pironon, S., Peterson, M.L. & Doak, D.F. (2020). Incorporating intraspecific variation into species distribution models improves distribution predictions, but cannot predict species traits for a wide-spread plant species. *Ecography (Cop.)*, 43, 60–74.
- Collins, C.G., Wright, S.J. & Wurzburger, N. (2016). Root and leaf traits reflect distinct resource acquisition strategies in tropical lianas and trees. *Oecologia*, 180, 1037–1047.
- D'Andrea, R. & Ostling, A. (2016). Challenges in linking trait patterns to niche differentiation. *Oikos*, 125, 1369–1385.
- Fricke, E.C., Tewksbury, J.J. & Rogers, H.S. (2019). Linking intra-specific trait variation and plant function: seed size mediates performance tradeoffs within species. *Oikos*, 128, 1716–1725.
- Fridley, J.D. & Grime, J.P. (2010). Community ecosystem effects of intraspecific genetic diversity in microcosms of grassland varying species diversity. *Ecology*, 91, 2272–2283.
- Funk, J.L., Larson, J.E., Ames, G.M., Butterfield, B.J., Cavender-Bares, J., Firm, J., et al. (2017). Revisiting the Holy Grail: Using plant functional traits to understand ecological processes. *Biol. Rev.*, 92.
- Gaston, K.J. (1994). Measuring Geographic Range Sizes. *Ecography (Cop.)*, 17, 198–205.
- Gaston, K.J. & Fuller, R.A. (2009). The sizes of species' geographic ranges. *J. Appl. Ecol.*, 46, 1–9.
- Giraudoux, P. (2018). *pgirmess: Spatial Analysis and Data Mining for Field Ecologists*.

- Gorden, N.L., Winkler, K.J., Jahnke, M.R., Marshall, E., Horkey, J., Huddelson, C., et al. (2016). Geographic patterns of seed mass are associated with climate factors, but relationships vary between species. *Am. J. Bot.*, 103, 60–72.
- Greene, D.F. & Johnson, E.A. (1993). Seed Mass and Dispersal Capacity in Wind-Dispersed Diaspores. *Oikos*, 67, 69.
- Guo, Q., Brown, J.H., Valone, T.J. & Kachman, S.D. (2000). Constraints of Seed Size on Plant Distribution and Abundance. *Ecology*, 81, 2149.
- He, D., Chen, Y., Zhao, K., Cornelissen, J.H.C. & Chu, C. (2018). Intra- and interspecific trait variations reveal functional relationships between specific leaf area and soil niche within a subtropical forest. *Ann. Bot.*, 121, 1173–1182.
- Hijmans, R.J. (2019). raster: Geographic Data Analysis and Modeling.
- Ives, A., Dinnage, R., Nell, L.A., Helmus, M. & Li, D. (2019). phyr: Model Based Phylogenetic Analysis.
- Jin, Y. (2020). V.PhyloMaker: Make phylogenetic hypotheses for vascular plants, etc.
- Jin, Y. & Qian, H. (2019). V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography (Cop.)*, 42, 1353–1359.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. & Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *J. Ecol.*, 98, 1134–1140.
- Kempes, C.P., West, G.B., Crowell, K. & Girvan, M. (2011). Predicting maximum tree heights and other traits from allometric scaling and resource limitations. *PLoS One*, 6.

- Kraft, N. & Ackerly, D. (2010). Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecol. Monogr.*, 80, 100318220649095.
- Kumordzi, B.B., Aubin, I., Cardou, F., Shipley, B., Violle, C., Johnstone, J., et al. (2019). Geographic scale and disturbance influence intraspecific trait variability in leaves and roots of North American understorey plants. *Funct. Ecol.*, 33, 1771–1784.
- Lavergne, S., Thompson, J.D., Garnier, E. & Debussche, M. (2004). The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: A comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos*, 107, 505–518.
- Ma, Z., Willis, C.G., Zhou, H., Zhang, C., Zhao, X., Dong, S., et al. (2019). Direct and indirect effect of seed size on seedling survival along an experimental light availability gradient. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 281, 64–71.
- Maitner, B. (2020). BIEN: Tools for Accessing the Botanical Information and Ecology Network Database.
- Mao, L., Swenson, N.G., Sui, X., Zhang, J., Chen, S., Li, J., et al. (2020). The geographic and climatic distribution of plant height diversity for 19,000 angiosperms in China. *Biodivers. Conserv.*, 29, 487–502.
- Meng, H., Wei, X., Franklin, S.B., Wu, H. & Jiang, M. (2017). Geographical variation and the role of climate in leaf traits of a relic tree species across its distribution in China. *Plant Biol.*, 19, 552–561.
- Messier, J., McGill, B.J. & Lechowicz, M.J. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecol. Lett.*, 13, 838–848.

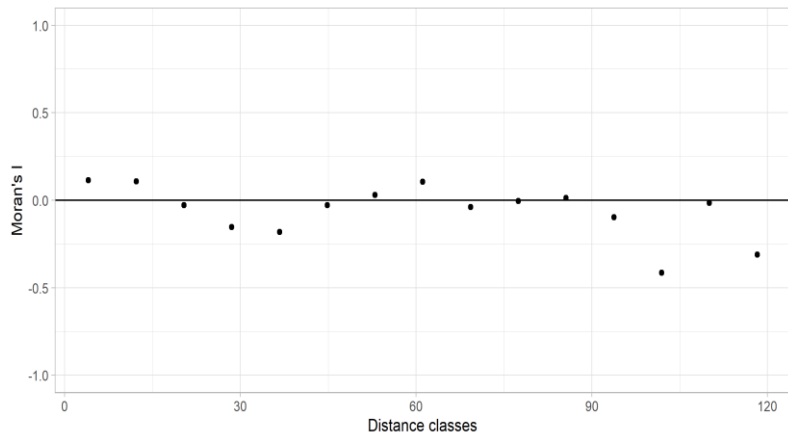
- Mitchell, R.M., Wright, J.P. & Ames, G.M. (2017). Species' traits do not converge on optimum values in preferred habitats. *Oecologia*.
- Moles, A.T., Ackerly, D.D., Webb, C.O., Tweddle, J.C., Dickie, J.B., Pitman, A.J., et al. (2005). Factors that shape seed mass evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 102, 10540–10544.
- Morueta-Holme, N., Enquist, B.J., McGill, B.J., Boyle, B., Jørgensen, P.M., Ott, J.E., et al. (2013). Habitat area and climate stability determine geographical variation in plant species range sizes. *Ecol. Lett.*, 16, 1446–1454.
- Muller-Landau, H.C. (2010). The tolerance-fecundity trade-off and the maintenance of diversity in seed size. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 107, 4242–4247.
- Murray, B.R. & Gill, A.M. (2008). A comparative study of interspecific variation in fruit size among Australian eucalypts. *Ecography (Cop.)*, 24, 651–658.
- Murray, B.R. & Lepschi, B.J. (2004). Are locally rare species abundant elsewhere in their geographical range? *Austral Ecol.*, 29, 287–293.
- Murray, B.R., Thrall, P.H., Gill, A.M. & Nicotra, A.B. (2002). How plant life-history and ecological traits relate to species rarity and commonness at varying spatial scales. *Austral Ecol.*, 27, 291–310.
- Orme, D., Freckleton, R., Thomas, G., Petzoldt, T., Fritz, S., Isaac, N., et al. (2018). *caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R*.

- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J., Villar, R., Niinemets, U., et al. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol.*, 182, 565–588.
- R Core Team. (2019). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Rozendaal, D.M.A., Hurtado, V.H. & Poorter, L. (2006). Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Funct. Ecol.*, 20, 207–216.
- Sexton, J.P. & Dickman, E.E. (2016). What can local and geographic population limits tell us about distributions? *Am. J. Bot.*, 103, 129–139.
- Sides, C.B., Enquist, B.J., Ebersole, J.J., Smith, M.N., Henderson, A.N. & Sloat, L.L. (2014). Revisiting darwins hypothesis: Does greater intraspecific variability increase species ecological breadth? *Am. J. Bot.*, 101, 56–62.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., et al. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecol. Lett.*, 18, 1406–1419.
- Slatyer, R.A., Hirst, M. & Sexton, J.P. (2013). Niche breadth predicts geographical range size: A general ecological pattern. *Ecol. Lett.*, 16, 1104–1114.
- Smith, S.A. & Brown, J.W. (2018). Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny. *Am. J. Bot.*, 105, 302–314.
- Svenning, J.C. & Skov, F. (2004). Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecol. Lett.*, 7, 565–573.

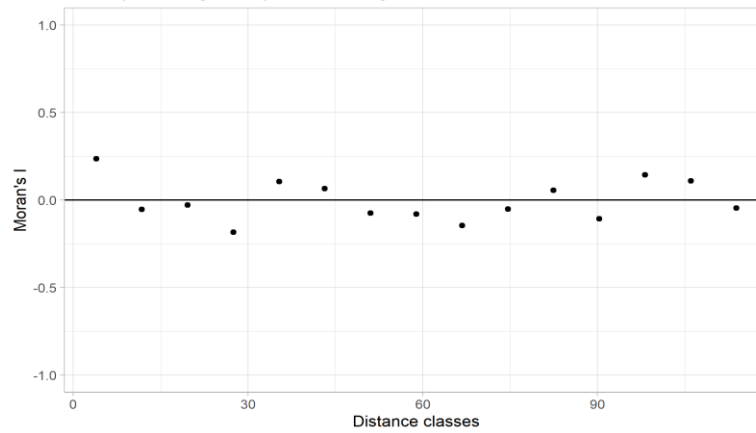
- Umaña, M.N., Zhang, C., Cao, M., Lin, L. & Swenson, N.G. (2015). Commonness, rarity, and intraspecific variation in traits and performance in tropical tree seedlings. *Ecol. Lett.*, 18, 1329–1337.
- Valladares, F., Gianoli, E. & Gómez, J.M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytol.*, 176, 749–763.
- Violle, C., Castro, H., Richarte, J. & Navas, M.L. (2009). Intraspecific seed trait variations and competition: Passive or adaptive response? *Funct. Ecol.*, 23, 612–620.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., et al. (2012). The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 27, 244–252.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil*, 199, 213–227.
- Zanne, A.E., Tank, D.C., Cornwell, W.K., Eastman, J.M., Smith, S.A., Fitzjohn, R.G., et al. (2014). Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89–92.

MATERIAL SUPPLEMENTAR

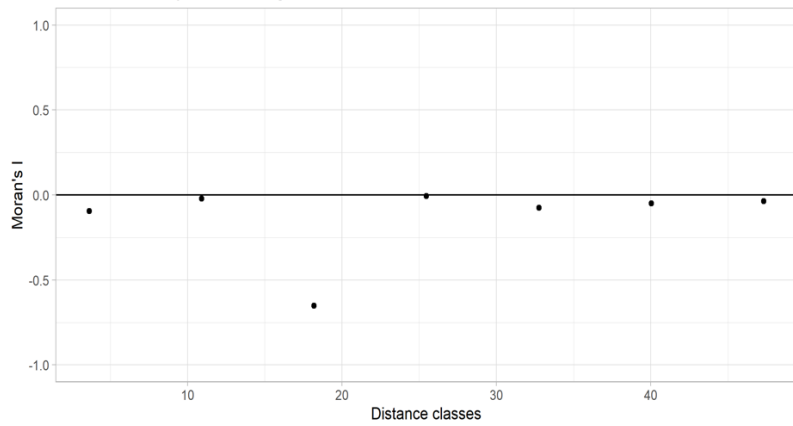
Specific leaf area - Spatial correlogram



whole plant height - Spatial correlogram



Seed mass - Spatial correlogram



S1 – Correlogramas de I de Moran demonstram ausência de autocorrelação espacial para a ITV dos atributos funcionais estudados – área foliar específica (*specific leaf area*), altura da planta (*whole plant height*) e massa da semente (*seed mass*).

S2– Valores mínimos e máximos de cada atributo funcional de árvores das Américas, sendo a área foliar específica (m²/kg), a altura da planta (m) e a massa das sementes (g). A variação intraespecífica funcional (ITV) (adimensional) e a extensão da distribuição geográfica em km².

Atributo	Valor		ITV		Distribuição geográfica	
	mínimo	máximo	mínimo	máximo	mínima	máxima
Área foliar específica	3,40	104,00	0,54	831,00	313601	17765780
Altura da planta	0,15	78	0,04	857,00	153496	18523795
Massa da semente	0,002	199,79	0,005	4979,63	388889	17765780

CAPÍTULO 4

ESPÉCIES ARBUSTIVO-ARBÓREAS FLORESTAIS APRESENTAM MAIOR
VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA NA SLA DO QUE AS ESPÉCIES COESPECÍFICAS
E COGENÉRICAS EM SAVANAS

Espécies arbustivo-arbóreas florestais apresentam maior variação intraespecífica na SLA do que as espécies coespecíficas e cogenéricas em savanas

Paola A. F. Nobre ¹, Marcus V. Cianciaruso²

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Laboratório de Ecologia e Funcionamento de Comunidades, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO 74001-970, Brazil.

²Departamento de Ecologia, Laboratório de Ecologia e Funcionamento de Comunidades, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO 74001-970, Brazil.

RESUMO

As variações nos atributos são vinculadas a estruturação de comunidades tendo como base os fatores bióticos como também em fatores abióticos, sendo os filtros ambientais os principais mecanismos promovendo a adaptabilidade das espécies. A variação intraespecífica de atributos funcionais (ITV) de espécies de plantas pode possibilitar aos indivíduos a capacidade de ajustes em seu desempenho no ambiente através de alterações em suas morfologias, fenologias e fisiologias como resposta a pressões ambientais e a competição por recursos. Assim, o estudo dos atributos funcionais é importante para analisar o estabelecimento de indivíduos da mesma espécie que ocorrem em ambientes distintos. Investigamos como a ITV da área foliar específica (SLA) e a densidade da madeira (WD) de espécies arbustivo-arbóreas cogenéricas e coespecíficas diferem entre florestas estacionais semidecíduas e savanas. Nos ambientes florestais esperamos uma maior ITV devido às interações competitivas por recursos e para os ambientes de savana esperamos espécies com menor ITV devido à pressões ambientais, como a incidência de fogo natural que age como filtro ambiental para características específicas no estabelecimento das espécies nesses ambientes. Analisamos 14 pares espécies sendo sete cogenéricas e sete coespecíficas através da ITV calculada para cada atributo funcional e comparamos entre os ambientes florestais e de savanas através de um teste *t* pareado. As espécies florestais apresentaram maior variação na SLA do que as espécies coespecíficas e cogenéricas nos ambientes de savana. Contudo para a densidade da madeira não encontramos variação intraespecífica biologicamente relevante. Nossos resultados sugerem uma associação entre pressões de seleção devido a processos competitivos e de filtragem ambiental no estabelecimento de espécies cogenéricas e coespecíficas em ambientes contrastantes.

Palavras-chave: Cerrado, ecologia funcional, filtragem ambiental

INTRODUÇÃO

As abordagens fundamentadas em atributos funcionais vêm ganhando destaque na literatura ecológica nos últimos anos, sendo cada vez mais utilizadas para investigar como mudanças evolutivas e ambientais afetam as estratégias de uso dos recursos e as preferências de hábitat entre espécies de plantas (Reich et al. 2003; Violle et al. 2007; Albert et al. 2010b, a; Messier et al. 2010; Siefert et al. 2015; Umaña et al. 2015, 2018). As variações nos atributos são vinculadas a estruturação de comunidades com base tanto em fatores bióticos (interações ecológicas), como também em fatores abióticos, sendo os filtros ambientais os principais mecanismos promovendo a adaptabilidade das espécies (Poorter et al. 2009; Violle & Jiang 2009; Violle et al. 2009; Bolnick et al. 2011; Wellstein & Cianfaglione 2014; Kumordzi et al. 2019).

Essa variação nos atributos não é vista somente nas diferenças entre espécies (variações interespecíficas), mas também está relacionada às variações entre indivíduos da mesma espécie (variação intraespecífica) (Albert et al. 2010a; Messier et al. 2010; Siefert et al. 2015; Umaña et al. 2015). Assim, a variação intraespecífica de atributos funcionais (ITV – *intraspecific trait variation*) de espécies de plantas pode possibilitar aos indivíduos a capacidade de ajustes em seu desempenho no ambiente através de alterações em suas morfologias, fenologias e fisiologias como resposta a pressões ambientais e a competição por recursos (Bolnick et al. 2003; Hoffmann & Franco 2003; Violle et al. 2012; Cássia-Silva et al. 2017; Funk et al. 2017; Maracahipes et al. 2018).

A relação entre fatores abióticos e bióticos pode ser exemplificada por interações competitivas por recursos e pelos filtros ambientais. A competição entre vizinhos é considerada um importante meio de atuação da seleção natural, moldando a composição

de espécies e a diversidade de atributos dentro de populações e comunidades de plantas (Weiner 1990). Essa competição pode estar relacionada com a maior densidade de vizinhos, podendo afetar o crescimento pois esses indivíduos devem apresentar maior sobreposição de nicho. Um exemplo disso ocorre em ambientes florestais, onde há alta densidade de indivíduos e a competição por luz é um fator crítico para o estabelecimento das espécies, diferentemente de savanas, onde a luminosidade não é um recurso em escassez (Freckleton & Watkinson 2001; Hoffmann & Franco 2003). Especificamente, os ambientes de florestas estacionais semidecíduas apresentam solos mais ricos em nutrientes, umidade alta e a luz como um fator limitante, resultando em estratégias de aquisição de recursos (Dantas et al. 2013; Maracahipes et al. 2018). Assim, nesses ambientes, estratégias competitivas por luz dominam, e os solos férteis, assim como a ausência de queimadas naturais, possibilitam maiores investimentos em estruturas foliares e no crescimento. Já em ambientes de savanas, a baixa concentração de nutrientes do solo e a baixa umidade relativa podem levar a estratégias de conservação de recursos e maior investimento estruturais e de resistência ao fogo natural (Dantas et al. 2013; Pausas et al. 2017a).

Um exemplo dessas diferentes estratégias locais foi encontrado por Maracahipes e colaboradores (2018) em um estudo comparando atributos de espécies arbóreas coespecíficas com ocorrência em florestas e savanas. Os valores da área foliar específica (SLA – *specific leaf area*) de espécies arbóreas diferiram entre os ambientes, indicando que indivíduos ocorrendo em florestas apresentam estratégias visando a aquisição de recursos (maior SLA) e os indivíduos de savanas, a conservação de recursos (menor SLA). Outro atributo para caracterização das diferentes estratégias em ambientes

contrastantes é a densidade da madeira (WD - *wood density*), devido a relação com a incidência de forte pressão ambiental, por exemplo, devido as queimadas naturais nas savanas, as espécies apresentam maior densidade da madeira nesses ambientes (Pausas 2015; Pausas et al. 2017a). Assim, a densidade da madeira pode mediar uma compensação entre crescimento e mortalidade dessas espécies de árvores (Chave et al. 2009; Wright et al. 2010). Em um estudo a nível global, Chave e colaboradores (2009) encontraram associações negativas entre a densidade da madeira e as taxas de crescimento e mortalidade, ou seja, as espécies com maior densidade da madeira crescem mais devagar e têm maior longevidade.

No entanto, grande parte dos estudos não analisa padrões de variação ao nível de indivíduos (Fajardo 2016). Portanto, analisar a ITV em escala local pode mostrar como a caracterização das variações em componentes de resistência das espécies são afetados pela presença ou ausência da pressão ambiental (Zhang et al. 2011). A pressão de seleção pode resultar na filtragem de valores ideais para a adaptabilidade local das espécies, por exemplo as de savanas, em que o fogo é um fator de pressão de seleção de espécies (Preston et al. 2006; Wright et al. 2010), e devido a isso é esperado maior densidade da madeira e menor variação intraespecífica para as espécies nesses ambientes. Assim, a ITV da densidade da madeira e da SLA em indivíduos de florestas estacionais seria mais alta quando comparada as de savanas devido à ausência de pressão de seleção decorrente de queimadas naturais em florestas e a maior intensidade da competição por recursos nesses ambientes.

Assim, o estudo dos atributos funcionais é importante para analisar o estabelecimento de indivíduos da mesma espécie que ocorrem em ambientes distintos

(Reich 2014). Nesse contexto, observar a variação de atributos pode proporcionar uma melhor compreensão da capacidade adaptativa das espécies (Ackerly & Cornwell 2007). Aqui investigamos como as variações intraespecíficas de atributos diferem entre ambientes contrastantes com diferentes disponibilidades de recursos e condições ambientais. Utilizamos a ITV de atributos relacionados a capacidade de estabelecimento de espécies arbustivo-arbóreas, sendo um atributo foliar (SLA) e um estrutural (densidade da madeira) de espécies cogenéricas e coespecíficas, analisamos se há diferenças entre ITV de espécies arbustivo-arbóreas em ambientes de florestas estacionais semidecíduas e savanas. Nossa hipótese é de que a ITV de espécies arbustivo-arbóreas difere entre os ambientes. Especificamente, os ambientes de savanas apresentando espécies com menor ITV devido a pressões ambientais, como a incidência de fogo natural que age como filtro ambiental para características específicas no estabelecimento das espécies. Já para os ambientes de florestas estacionais, esperamos uma maior ITV devido às interações competitivas por recursos, sendo a alta ITV responsável por uma diferenciação de nicho.

MÉTODOS

Neste estudo utilizamos uma base de dados de atributos funcionais (SLA e WD) que amostrou 3130 indivíduos arbustivo-arbóreos, distribuídos em 181 espécies, ao longo de florestas estacionais semidecíduas e cerrado típico (savanas) (detalhes dos métodos de coleta em Maracahipes et al. 2018). Para quantificar a variância dos atributos funcionais (ITV) aqui avaliados, nós selecionamos somente as espécies com abundância igual ou superior a 10 indivíduos, resultando em um total de 118 espécies (65,2% das espécies amostradas por Maracahipes et al. 2018) e 2454 indivíduos (78% dos indivíduos). Além disso, para controlar possíveis diferenças relacionadas com a história evolutiva,

selecionamos pares de espécies do mesmo gênero, sendo uma espécie de savana e uma espécie de floresta. Ainda, quando presente no banco de dados, selecionamos a mesma espécie com indivíduos ocorrendo em ambos os ambientes. Devido a esse filtro, analisamos 14 pares espécies (Tabela 1), sendo sete espécies cogenéricas e sete com ocorrência nos dois ambientes. Finalmente, calculamos a variação intraespecífica dos atributos funcionais de cada espécies em cada ambiente utilizando a variância dos valores de cada atributo (Aiba et al. 2013). Comparamos a relação entre a ITV dos atributos funcionais das espécies entre os ambientes florestais e de savanas através de um teste t pareado.

RESULTADOS

A área foliar específica foi o atributo que apresentou a maior variação intraespecífica tanto nas florestas estacionais semidecíduas como nas savanas (Figura 1, S1). Nas florestas, a espécie *Pouteria ramiflora* apresentou a menor ITV da SLA e *Tapirira guianensis* a maior ITV da SLA (S1). Já nas savanas, observamos a espécies *Hymenaea stigocarpa* com a menor ITV e a *Buchenavia tomentosa* com a maior ITV (S1). Contudo para a densidade da madeira não encontramos variação intraespecífica biologicamente relevante (Figura 2, S1).

Encontramos diferença entre os ambientes de floresta e de savana para a ITV de SLA (Figura 3), as espécies de savana tiveram menor variação na área foliar específica em comparação com as espécies florestais.

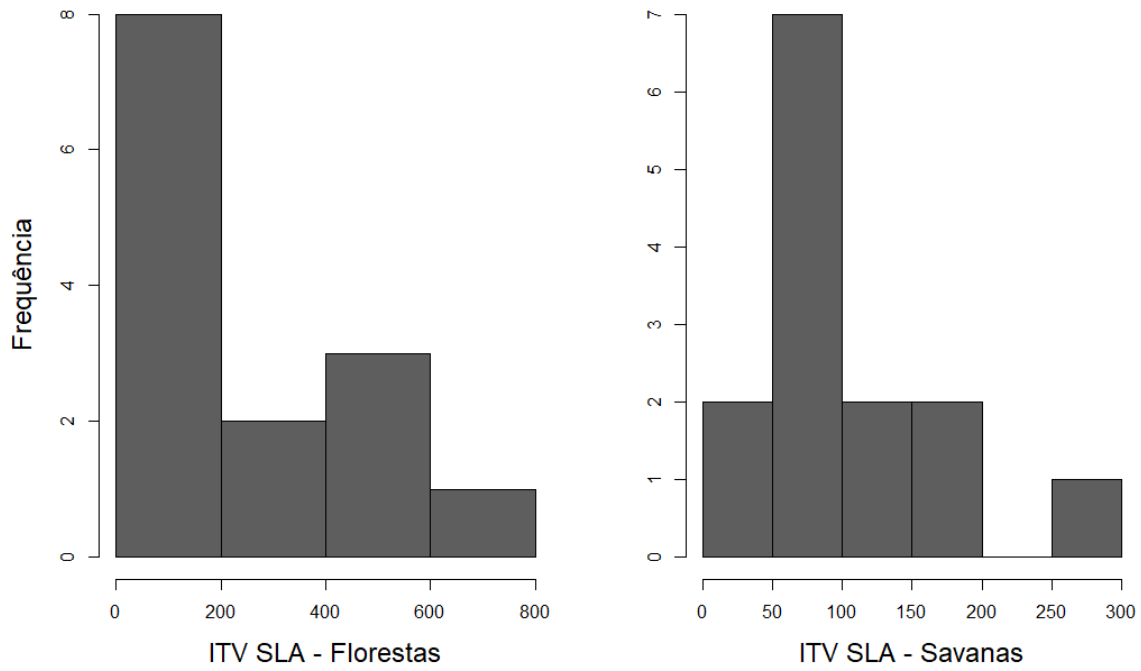


Figura 1 – Distribuição dos valores de variação intraespecífica (ITV) da área foliar específica (SLA) de espécies arbustivo-arbóreas nos ambientes de floresta estacional semidecídua e de savana. Em ambos os ambientes houve variação nos valores da SLA.

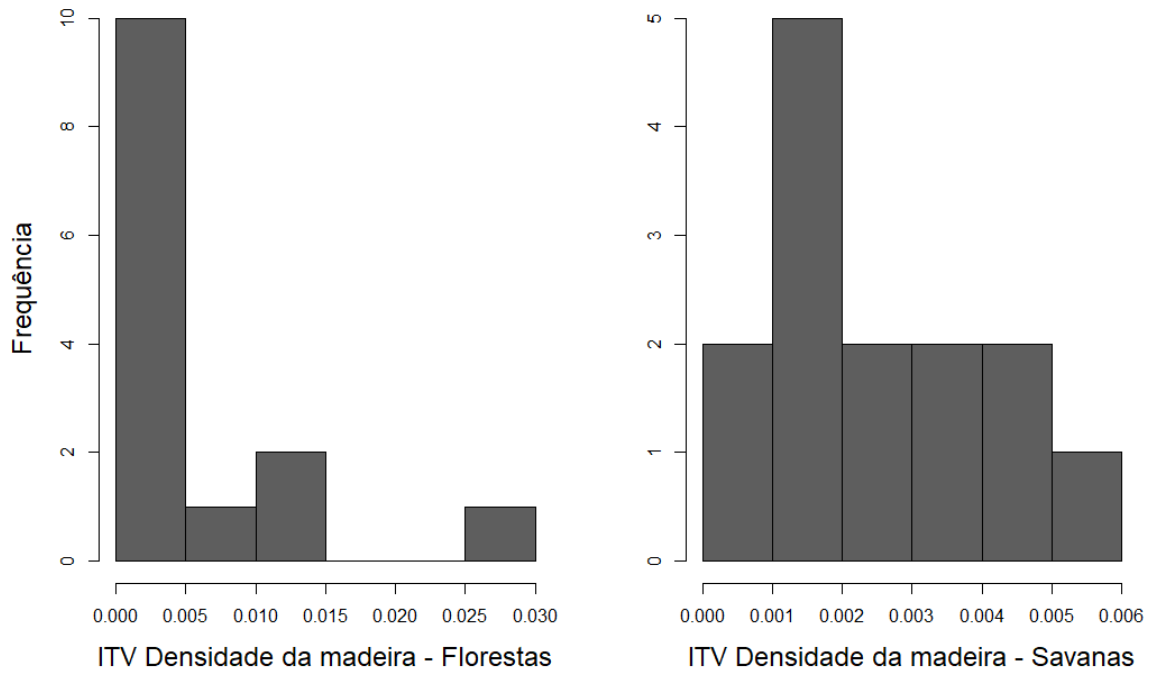


Figura 2 – Distribuição dos valores de variação intraespecífica (ITV) da densidade da madeira de espécies arbustivo-arbóreas nos ambientes de floresta estacional semidecídua e de savana. Para ambos os ambientes não houve variação intraespecífica biologicamente relevante

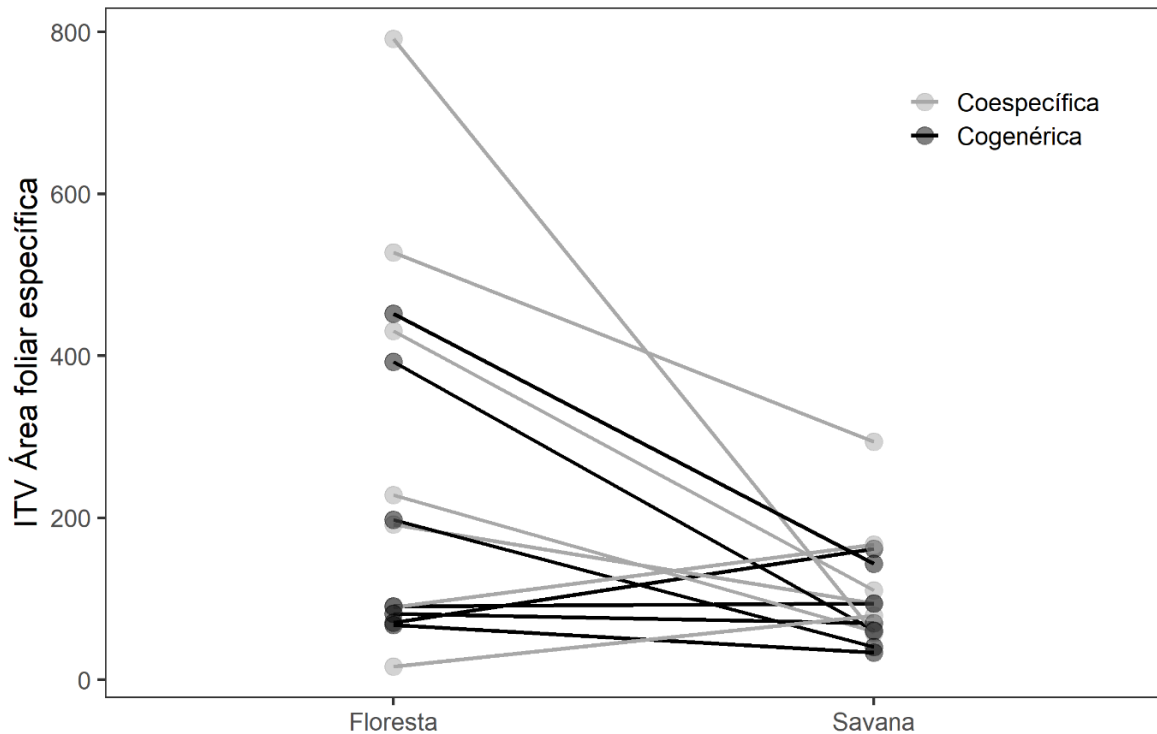


Figura 3 - Variação intraespecífica da área foliar específica (ITV SLA) de espécies arbustivo-arbóreas entre ambientes de florestas e de savanas. Para ambos os grupos (espécies cogenéricas e coespecíficas), a ITV da área foliar específica apresentou menor variação em ambientes de savana do que em ambientes florestais.

DISCUSSÃO

Nossos resultados sugerem uma associação entre pressões de seleção devido a processos competitivos e de filtragem ambiental no estabelecimento de espécies cogenéricas e coespecíficas em ambientes contrastantes. Observamos maior variação intraespecífica da SLA em espécies de florestas estacionais semidecíduas, o que pode ter relação com a influência de interações competitivas. Além disso, observamos menor variação intraespecífica da SLA em espécies de savanas, o que pode estar relacionado a presença de filtros ambientais. Apesar de

serem ambientes contrastantes, a baixa variação intraespecífica na densidade da madeira entre florestas e savanas pode ser resultado de espécies com demandas similares para determinados valores desse atributo, porém como consequência de situações distintas (florestas: competição por luz e savanas: resistência ao fogo) levando a um investimento estrutural (Chave et al. 2009, Oliveras & Malhi 2016). Evidências empíricas indicam que uma maior variação intraespecífica possibilita maiores chances de sobrevivência, reprodução e estabelecimento em espécies de plantas (Jung et al. 2010; Messier et al. 2010; Umaña et al. 2015; Cássia-Silva et al. 2017; Funk et al. 2017). Portanto, a importância dessas análises são fundamentais para diversos aspectos nos estudos do estabelecimento de espécies (Kumordzi et al. 2019).

As diferenças na ITV da SLA entre espécies presentes em florestas e de savanas indicam que uma mesma espécie ou espécies de mesmo gênero em cada ambiente apresentam diferentes estratégias para se adaptar e sobreviver (Maracahipes et al. 2018). Esses ambientes diferem tanto na frequência de perturbações (incidência de fogo natural) (Dantas et al. 2013) como também em características do solo (Laureto & Cianciaruso 2015). A baixa incidência de queimadas naturais e a presença de solos mais ricos podem promover o aumento na densidade de indivíduos por metro quadrado nos ambientes florestais, o que leva a uma maior competição por luz (Freckleton & Watkinson 2001; Hoffmann & Franco 2003, Oliveras & Malhi 2016). Assim, a maior variação intraespecífica na SLA pode possibilitar indivíduos com diferentes demandas para luminosidade, o que implica em uma redução da sobreposição de nicho (Schamp & Aarssen 2009, Laliberté et al. 2013) e conseqüentemente, a manutenção dessa alta densidade de indivíduos. Esse resultado indica que a importância da competição aumenta na mesma direção da disponibilidade de recursos (Schamp & Aarssen 2009; Laureto & Cianciaruso 2015). Diferindo dos ambientes florestais, nas savanas as espécies apresentaram menor variação

intraespecífica da SLA. Por ser um ambiente de condições mais severas, com a presença de fogo natural e de solos mais pobres em nutrientes, a importância dos filtros ambientais é maior (Pausas & Verdú 2008) e tem como consequência a seleção de indivíduos com valores mais semelhantes de SLA. Quando temos ambientes contrastantes e espécies iguais e de mesmo gênero presentes em ambos, podemos inferir que a ITV possibilita com que as espécies mudem com o ambiente na mesma direção de uma seleção natural (Ramírez-Valiente et al. 2020).

Apesar de não observarmos diferenças na ITV da densidade da madeira entre as florestas estacionais semidecíduas e savanas, esse resultado demonstra outro aspecto da adaptabilidade das espécies: processos ecológicos distintos levando à similaridade da variação na densidade da madeira entre indivíduos da mesma espécie ou de mesmo gênero em ambientes diferentes. As diferenças de hábitat relacionadas tanto a fatores bióticos, como a abundância de espécies, como de fatores abióticos, clima, solo, luz e água, são bastante evidentes entre florestas e savanas (Hoffmann et al. 2003, 2012; Oliveras & Malhi 2016; Pausas et al. 2017b). Porém, apesar desses aspectos contrastantes, as espécies apresentaram baixa variação intraespecífica da densidade da madeira. As espécies florestais com demandas em investimento estrutural relacionado ao suporte de indivíduos mais altos, em decorrência de processos competitivos por luz (Chave et al. 2009; Oliveras & Malhi 2016) e as espécies de savanas demandas relacionadas a resistência ao fogo resultante da filtragem ambiental (Larjavaara & Muller-Landau 2010; Maracahipes et al. 2018). Esses processos podem levar a uma similaridade da densidade da madeira entre florestas e savanas. Portanto, pressões seletivas associadas as condições distintas nesses ambientes podem ser críticas para o estabelecimento dessas espécies limitando a expressão da plasticidade fenotípica do atributo funcional (Power et al. 2019).

Dito isso, podemos afirmar que a variação intraespecífica é um fator importante para o estudo da adaptabilidade de espécies arbustivo-arbóreas, relacionando tanto a ecologia nas interações entre espécies e ambiente, como também as características dos indivíduos e estratégias de estabelecimento (Johnson & Stinchcombe 2007; Ramírez-Valiente et al. 2020). As estratégias de uso de recursos dessas espécies em diferentes ambientes e as preferências de habitat parecem ser influenciadas pela ITV, refletindo na adaptabilidade das espécies (Ackerly & Cornwell 2007; Zhang et al. 2011; Kumordzi et al. 2019). Ou seja, a maior variabilidade nos atributos funcionais capacita as espécies a ajustes dependentes do ambiente. Através da análise da ITV da SLA, mostramos como a competição por recursos em florestas estacionais semidecíduas e a forte pressão de filtros ambientais em savanas podem ser componentes de resiliência e de resistência para a adaptabilidade das espécies.

REFERÊNCIAS

- Ackerly, D.D. & Cornwell, W.K. (2007). A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecol. Lett.*, 10, 135–145.
- Aiba, M., Katabuchi, M., Takafumi, H., Matsuzaki, S.I.S., Sasaki, T. & Hiura, T. (2013). Robustness of trait distribution metrics for community assembly studies under the uncertainties of assembly processes. *Ecology*, 94, 2873–2885.
- Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Douzet, R., Aubert, S. & Lavorel, S. (2010a). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Funct. Ecol.*, 24, 1192–1201.

- Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., et al. (2010b). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *J. Ecol.*, 98, 604–613.
- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., et al. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 26, 183–192.
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J. a, Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D., et al. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *Am. Nat.*, 161, 1–28.
- Cássia-Silva, C., Cianciaruso, M. V., Maracahipes, L. & Collevatti, R.G. (2017). When the same is not the same: phenotypic variation reveals different plant ecological strategies within species occurring in distinct Neotropical savanna habitats. *Plant Ecol.*, 218, 1221–1231.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. & Zanne, A.E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.*, 12, 351–366.
- Dantas, V.L., Batalha, M.A. & Pausas, J.G. (2013). Fire drives functional thresholds on the savanna-forest transition. *Ecology*, 94, 2454–2463.
- Fajardo, A. (2016). Wood density is a poor predictor of competitive ability among individuals of the same species. *For. Ecol. Manage.*, 372, 217–225.
- Fan, X., Yan, X., Qian, C., Bachir, D.G., Yin, X., Sun, P., et al. (2020). Leaf size variations in a dominant desert shrub, *Reaumuria soongarica*, adapted to heterogeneous environments. *Ecol. Evol.*, 10, 10076–10094.

- Freckleton, R.P. & Watkinson, A.R. (2001). Asymmetric competition between plant species. *Funct. Ecol.*, 15, 615–623.
- Funk, J.L., Larson, J.E., Ames, G.M., Butterfield, B.J., Cavender-Bares, J., Firn, J., et al. (2017). Revisiting the Holy Grail: Using plant functional traits to understand ecological processes. *Biol. Rev.*, 92.
- Geng, Y., Wang, Z., Liang, C., Fang, J., Baumann, F., Kühn, P., et al. (2012). Effect of geographical range size on plant functional traits and the relationships between plant, soil and climate in Chinese grasslands. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 21, 416–427.
- Hoffmann, W.A. & Franco, A.C. (2003). Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *J. Ecol.*, 91, 475–484.
- Hoffmann, W.A., Geiger, E.L., Gotsch, S.G., Rossatto, D.R., Silva, L.C.R., Lau, O.L., et al. (2012). Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: How plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecol. Lett.*, 15, 759–768.
- Hoffmann, W.A., Orthen, B. & Vargas Do Nascimento, P.K. (2003). Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Funct. Ecol.*, 17, 720–726.
- Johnson, M.T.J. & Stinchcombe, J.R. (2007). An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends Ecol. Evol.*, 22, 250–257.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. & Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *J. Ecol.*, 98, 1134–1140.

- Kumordzi, B.B., Aubin, I., Cardou, F., Shipley, B., Violle, C., Johnstone, J., et al. (2019). Geographic scale and disturbance influence intraspecific trait variability in leaves and roots of North American understorey plants. *Funct. Ecol.*, 33, 1771–1784.
- Laliberté, E., Norton, D.A. & Scott, D. (2013). Contrasting effects of productivity and disturbance on plant functional diversity at local and metacommunity scales. *J. Veg. Sci.*, 24, 834–842.
- Larjavaara, M. & Muller-Landau, H.C. (2010). Rethinking the value of high wood density. *Funct. Ecol.*, 24, 701–705.
- Maracahipes, L., Carlucci, M.B., Lenza, E., Marimon, B.S., Marimon, B.H., Guimarães, F.A.G., et al. (2018). How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 34, 17–25.
- Messier, J., McGill, B.J. & Lechowicz, M.J. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecol. Lett.*, 13, 838–848.
- Oliveras, I. & Malhi, Y. (2016). Many shades of green: The dynamic tropical forest–savannah transition zones. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.*, 371.
- Pausas, J.G. & Verdú, M. (2008). Fire Reduces Morphospace Occupation in Plant Communities. *Ecology*, 89, 2181–2186.
- Pausas, J.G. (2015). Bark thickness and fire regime. *Funct. Ecol.*, 29, 315–327.
- Pausas, J.G., Keeley, J.E. & Schwilk, D.W. (2017a). Flammability as an ecological and evolutionary driver. *J. Ecol.*, 105, 289–297.

- Pausas, J.G., Keeley, J.E. & Schwilk, D.W. (2017b). Flammability as an ecological and evolutionary driver. *J. Ecol.*, 105, 289–297.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J., Villar, R., Niinemets, U., et al. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol.*, 182, 565–588.
- Power, S.C., Verboom, G.A., Bond, W.J. & Cramer, M.D. (2019). Does a tradeoff between trait plasticity and resource conservatism contribute to the maintenance of alternative stable states? *New Phytol.*, 223, 1809–1819.
- Preston, K.A., Cornwell, W.K. & DeNoyer, J.L. (2006). Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytol.*, 170, 807–818.
- R Core Team. (2020). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Ramírez-Valiente, J.A., López, R., Hipp, A.L. & Aranda, I. (2020). Correlated evolution of morphology, gas exchange, growth rates and hydraulics as a response to precipitation and temperature regimes in oaks (*Quercus*). *New Phytol.*, 227, 794–809.
- Reich, P.B. (2014). The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *J. Ecol.*, 102, 275–301.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., et al. (2003). The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *Int. J. Plant Sci.*, 164.

- Rozendaal, D.M.A., Hurtado, V.H. & Poorter, L. (2006). Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Funct. Ecol.*, 20, 207–216.
- Schamp, B.S. & Aarssen, L.W. (2009). The assembly of forest communities according to maximum species height along resource and disturbance gradients. *Oikos*, 118, 564–572.
- Sides, C.B., Enquist, B.J., Ebersole, J.J., Smith, M.N., Henderson, A.N. & Sloat, L.L. (2014). Revisiting darwins hypothesis: Does greater intraspecific variability increase species ecological breadth? *Am. J. Bot.*, 101, 56–62.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., et al. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecol. Lett.*, 18, 1406–1419.
- Umaña, M.N., Zhang, C., Cao, M., Lin, L. & Swenson, N.G. (2015). Commonness, rarity, and intraspecific variation in traits and performance in tropical tree seedlings. *Ecol. Lett.*, 18, 1329–1337.
- Umaña, M.N.M.N., Zhang, C., Cao, M., Lin, L. & Swenson, N.G. (2018). Quantifying the role of intra-specific trait variation for allocation and organ-level traits in tropical seedling communities. *J. Veg. Sci.*, 276–284.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., et al. (2012). The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 27, 244–252.
- Violle, C., Garnier, E., Lecoœur, J., Roumet, C., Podgeur, C., Blanchard, A., et al. (2009). Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia*, 160, 747–755.

- Violle, C. & Jiang, L. (2009). Towards a trait-based quantification of species niche. *J. Plant Ecol.*, 2, 87–93.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., et al. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Weiner, J. (1990). Asymmetric Competition in Plant Population. *Tree*, 5.
- Wellstein, C. & Cianfaglione, K. (2014). Impact of Extreme Drought and Warming on Survival and Growth Characteristics of Different Provenences of Juvenile *Quercus pubescens* Willd. *Folia Geobot.*, 49, 31–47.
- Wright, S.J., Kitajima, K., Kraft, N.J.B., Reich, P.B., Wright, I.J., Bunker, D.E., et al. (2010). Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91, 3664–3674.
- Zhang, S.B., Slik, J.W.F., Zhang, J.L. & Cao, K.F. (2011). Spatial patterns of wood traits in China are controlled by phylogeny and the environment. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 20, 241–250.

MATERIAL SUPLEMENTAR

S1 Descrição dos pares de espécies por ambiente (florestas e savanas) e seus respectivos valores da variação intraespecífica do atributo funcional (ITV): área foliar específica (SLA) e densidade da madeira (WD).

Espécie	Ambiente	ITV SLA	ITV WD
<i>Aspidosperma tomentosum</i>	Savana	161	0,01
<i>Aspidosperma discolor</i>	Floresta	70,60	<0,001
<i>Buchenavia tomentosa</i>	Savana	294,03	<0,001
<i>Buchenavia tomentosa</i>	Floresta	527,86	0,03
<i>Chaetocarpus echinocarpus</i>	Savana	94,26	<0,001
<i>Chaetocarpus echinocarpus</i>	Floresta	191,65	<0,001
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	Savana	33,72	<0,001
<i>Hymenaea courbaril</i>	Floresta	67,80	<0,001
<i>Licania humilis</i>	Savana	60,80	<0,001
<i>Licania minutiflora</i>	Floresta	392,63	0,01
<i>Matayba guianensis</i>	Savana	110,53	<0,001
<i>Matayba guianensis</i>	Floresta	430,71	0,01
<i>Miconia albicans</i>	Savana	94,22	<0,001
<i>Miconia pyrifolia</i>	Floresta	90,75	<0,001
<i>Myrsine umbellata</i>	Savana	59,57	<0,001
<i>Myrsine umbellata</i>	Floresta	228,44	<0,001
<i>Ocotea corymbosa</i>	Savana	70,14	0,01
<i>Ocotea guianensis</i>	Floresta	81,71	0,01
<i>Ouratea hexasperma</i>	Savana	40,64	<0,001
<i>Ouratea discophora</i>	Floresta	197,72	<0,001
<i>Pouteria ramiflora</i>	Savana	79,28	<0,001
<i>Pouteria ramiflora</i>	Floresta	16,62	<0,001
<i>Tachigali vulgaris</i>	Savana	167,17	<0,001
<i>Tachigali vulgaris</i>	Floresta	89,44	<0,001
<i>Tapirira guianensis</i>	Savana	58,14	<0,001
<i>Tapirira guianensis</i>	Floresta	791,64	<0,001
<i>Xylopia aromatica</i>	Savana	143,33	0,01
<i>Xylopia amazonica</i>	Floresta	452,24	<0,001

CONCLUSÃO GERAL

Nessa tese demonstro que o uso da variação intraespecífica de atributos funcionais vem ganhando espaço nas pesquisas ecológicas, sendo uma abordagem importante para a compreensão da ecologia de comunidades. Encontrei que estratégias de conservação de recursos e a complementaridade de nicho permitem as espécies se apresentarem mais abundantes e que a ITV tem importância tanto para a distribuição geográfica das espécies como também ao analisar o estabelecimento de espécies coespecíficas e cogenéricas entre ambientes contrastantes. Isso indica que uma maior variação nos valores de atributos entre indivíduos da mesma espécie pode reduzir competição por recursos levando ao seu estabelecimento em diferentes locais de uma forma mais efetiva. Já a menor ITV se relaciona com a influência de pressões ambientais levando as espécies com baixa variação nos atributos funcionais se adaptarem melhor nos ambientes. Com este estudo reafirmo a importância do uso de atributos funcionais na escala de indivíduos para entender como as comunidades se estruturam a partir de características específicas relacionadas às estratégias de desenvolvimento e persistência das espécies no meio ambiente.