



COOCORRÊNCIA DE ESPÉCIES DE CERRADO SOB DIFERENTES FREQUÊNCIAS DE QUEIMADAS

Igor Aurélio Silva

Marco Antônio Batalha

Departamento de Botânica, Universidade Federal de São Carlos, C.P. 676, São Carlos, 13565 - 905, SP, Brasil. E - mail: igor6cordas@yahoo.com.br

INTRODUÇÃO

O fogo é uma das maiores formas de distúrbio no planeta, tendo um papel importante na determinação da ocorrência das savanas (Bond & Keeley 2005). Na América do Sul, a maior região de savana é o cerrado (Gottsberger & Silberbauer - Gottsberger 2006). Como nas demais savanas, as plantas do cerrado evoluíram com o fogo. As espécies arbóreas apresentam ramos suberizados e meristemas subterrâneos que as protegem do fogo (Gottsberger & Silberbauer - Gottsberger 2006). Entretanto, elevadas frequências de queimadas tendem a prejudicar as espécies arbóreas (Moreira 2000). Consequentemente, o padrão de coocorrência de espécies arbóreas tende a mudar ao longo de um gradiente de queimadas.

Filtros ambientais, como o fogo, podem determinar a similaridade funcional e o parentesco filogenético das espécies coocorrentes de plantas. Eles selecionam somente aquelas espécies que podem persistir em uma comunidade com base na suas tolerâncias às condições abióticas. Consequentemente, filtros ambientais tendem a reunir espécies com nichos similares, ou seja, com traços funcionais similares (Fukami *et al.*, 2005). Em relação ao parentesco filogenético, os filtros ambientais tendem a reunir espécies mais aparentadas (agrupamento filogenético) quando os traços funcionais são conservados na evolução das espécies (signal filogenético, Webb *et al.*, 2002). Entretanto, quando os traços evoluíram convergentemente e as espécies aparentadas são funcionalmente diferentes, os filtros ambientais tendem a reunir espécies menos aparentadas (dispersão filogenética, Webb *et al.*, 2002).

Estudos conduzidos em pequenas escalas espaciais têm encontrado padrões de dispersão filogenética (Cavender - Bares *et al.*, 2006, Slingsby & Verboom 2006). No entanto, estudos sobre a similaridade funcional das espécies coocorrentes apresentam resultados contraditórios (veja Leibold 1998 para referências). Neste estudo, investigamos a influência de diferentes frequências de queimadas nos padrões de coocorrência de espécies arbóreas de cerrado.

OBJETIVOS

O objetivo deste trabalho foi examinar as correlações entre índices de coocorrência de espécies e as distâncias filogenéticas, bem como entre esses índices e diferenças funcionais, calculadas para todos os pares de espécies. Esperávamos que a similaridade funcional das espécies coocorrentes aumentasse ao longo do gradiente de queimadas, enquanto que as distâncias filogenéticas ou diminuíssem, se traços fossem conservados, ou aumentassem se os traços fossem convergentes na filogenia das espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

Conduzimos este estudo no Parque Nacional das Emas (PNE), GO. Desde 1995, cerca de 10 km² de aceiros preventivos têm sido queimados anualmente ao final da estação chuvosa e queimadas antrópicas são combatidas na estação seca. Com consequência, a frequência de queimadas em um dado ponto do PNE é atualmente de 6 - 7 anos em média (França *et al.*, 2007).

No final da estação chuvosa de 2006, amostramos as espécies arbóreas de três áreas contíguas de cerrado, de fisionomia similar e sobre o mesmo tipo de solo (latossolo vermelho), mas sob diferentes frequências de fogo: um aceiro queimado anualmente nos últimos dez anos (18°18'50"S, 52°54'00"O), um aceiro queimado aproximadamente a cada dois anos (18°19'01"S, 52°54'10"O) e uma área sem queimar desde 1994 (18°17'28"S; 52°53'41"O).

Em cada área, estabelecemos uma transeção de 250 pontos, distantes 10 metros. Em cada ponto, usamos o método do ponto - quadrante e amostramos quatro indivíduos arbóreos com o diâmetro no nível do solo ≥ 3 cm. Medimos oito traços funcionais que estão associados ao fogo e relacionados com indicadores mais acurados, como coeficientes de crescimento (Cornelissen *et al.*, 2003): altura, altura da copa, área basal, área foliar específica, concentração de nitrogênio e de fósforo foliares, densidade específica dos ramos, e espessura da casca. Sorteamos 10 indivíduos das espécies comuns

e medimos esses traços. Das espécies raras, medimos os traços de pelo menos cinco indivíduos. Fizemos as medições seguindo o protocolo de Cornelissen *et al.*, (2003).

Construímos a árvore filogenética das espécies amostradas em cada área com o programa Phylomatic (Webb & Donoghue 2005). As distâncias filogenéticas entre as espécies foram estabelecidas com base na super - árvore de Davies *et al.*, (2004). Procuramos por sinais filogenéticos das médias dos valores dos traços investigados com um teste baseado na variância nos contrastes filogenéticos independentes (Blomberg *et al.*, 2003). Se espécies aparentadas são funcionalmente parecidas, então a magnitude do contraste será similar ao longo da árvore filogenética, resultando em uma pequena variância nos valores dos contrastes. Comparamos os valores observados do contraste com um modelo nulo. Conduzimos essa análise com o pacote Picante (Kembel *et al.*, 2008) para o ambiente R (R Development Core Team 2008).

Em cada área, comparamos o grau de co - ocorrência de pares de espécies com os valores absolutos da diferença dos traços de pares de espécies. Calculamos o grau de coocorrência entre pares de espécies com base na similaridade proporcional de Schoener (1970) como segue:

$$C_{ih} = 1 - 0.5 \sum pij - phj ,$$

onde C_{ih} é a coocorrência das espécies i e h , e pij é a proporção de ocorrências de i - nésima ou h - nésima no j - nésimo ponto. Então, procuramos por uma correlação entre os valores de C e as diferenças de cada traço. Entretanto, se espécies coocorrentes forem fenotipicamente dispersas ou agrupadas, uma ampla variação de diferenças dos traços pode aparecer respectivamente entre espécies coocorrentes ou não coocorrentes. Portanto, a coocorrência pode apresentar uma variância crescente ou decrescente com a crescente ou decrescente similaridade funcional, de modo que uma relação triangular com uma hipotenusa inclinada positiva ou negativa pode surgir. Nesses casos, regressões de quantis devem ser usadas (Cade *et al.*, 1999). Fizemos essa análise para o quantil superior separando 95 % dos dados, com o pacote Quantreg (Koenker 2008) para o ambiente R. Comparamos também os valores de C para cada par de espécies com a distância filogenética entre os pares de espécies. Calculamos a distância filogenética (em milhões de anos) entre os pares de espécies com o programa Phylocom, usando o módulo Phylodist (Webb *et al.*, 2007). Também testamos a inclinação do quantil superior separando 95 % dos dados com o pacote Quantreg (Koenker 2008).

RESULTADOS

Amostramos 1.000 indivíduos em cada área. Encontramos 28 espécies na área anualmente queimada, 36 espécies na área queimada bianualmente e 39 espécies na área protegida. Encontramos algumas inclinações (b) significativas na comparação entre os índices de coocorrência e diferenças nos traços funcionais entre pares de espécies. Encontramos inclinações negativas na área queimada anualmente para os traços: área basal ($b = - 0,025$, $P = 0,041$) concentração de nitrogênio ($b = - 0,018$, $P = 0,017$) e de fósforo foliares ($b = - 0,021$, $P = 0,024$) e densidade específica dos

ramos ($b = - 0,027$, $P = 0,021$). Também encontramos inclinações negativas na área queimada bianualmente para os traços: altura da copa ($b = - 0,036$, $P = 0,001$), área basal ($b = - 0,019$, $P = 0,045$) concentração de nitrogênio ($b = - 0,015$, $P = 0,041$) e de fósforo foliares ($b = - 0,022$, $P = 0,037$) e densidade específica dos ramos ($b = - 0,024$, $P = 0,019$). Entretanto, encontramos inclinações positivas para a área protegida para os seguintes traços: área basal ($b = 0,020$, $P = 0,002$) concentração de nitrogênio ($b = 0,017$, $P = 0,045$) e de fósforo foliares ($b = 0,023$, $P = 0,006$) e espessura da casca ($b = 0,015$, $P = 0,010$). Por outro lado, a comparação entre índices de coocorrência e distâncias filogenéticas não mostraram níveis significativos de coocorrência entre espécies aparentadas.

Encontramos sinais filogenéticos para os traços: altura ($P = 0,026$), área basal ($P = 0,027$), área foliar específica ($P = 0,048$), concentração de fósforo foliar ($P = 0,023$), densidade específica dos ramos ($P = 0,007$). Média das variâncias observadas significativas = 0,019, média das variâncias médias aleatórias = 0,046. Consequentemente, as espécies arbóreas filogeneticamente próximas mostraram certo grau de similaridade funcional no cerrado.

Nossos resultados suportam que queimadas frequentes mudam o padrão de coocorrência de plantas em escala espaciais pequenas. Espécies funcionalmente diferentes coocorreram predominantemente em uma área protegida do fogo, enquanto espécies funcionalmente similares concorreram predominantemente em áreas com frequências elevadas de fogo. Portanto, o fogo age como um importante filtro ambiental em pequena escala espacial no cerrado, promovendo agrupamento fenotípico de plantas.

Interações competitivas podem limitar a similaridade funcional das espécies coocorrentes porque a competição deve ser maior entre espécies com nichos similares. Evidências de exclusão competitiva determinando dispersão fenotípica em escalas espaciais menores têm sido encontradas em diferentes comunidades de planta (Cavender - Bares *et al.*, 2004). Nossas análises também mostraram que interações competitivas podem limitar a coocorrência de plantas funcionalmente similares, mas, somente se o fogo for excluído. De outro modo, o fogo é a força ecológica predominante no cerrado, promovendo o agrupamento fenotípico das espécies de plantas.

A dispersão filogenética de espécies tem sido encontrada em comunidade de plantas. O padrão tem sido atribuído à exclusão competitiva entre espécies aparentadas que compartilham traços funcionais similares. Entretanto, não encontramos nem um agrupamento nem uma dispersão filogenética das espécies de cerrado. Aleatoriedade pode ser devida a várias razões: (1) estocasticidade demográfica e dispersão limitada agindo em espécies equivalentes (teoria neutral, Hubbell 2001), (2) força similar das interações competitivas e dos filtros ambientais operando em direções opostas (Cavender - Bares *et al.*, 2006), ou (3) distribuição aleatória de traços funcionais na filogenia de espécies de cerrado (Webb *et al.*, 2002). Nossos resultados, no entanto, indicaram que fogo é um importante filtro ambiental reunindo espécies de planta funcionalmente similar. Consequentemente, processos neutrais podem não ser importantes no cerrado, uma vez que a coexistência das plantas não são

nichos - independentes (Kraft *et al.*, 2008) e fogo parece ser uma força ecológica mais importante que as interações competitivas (Pausas & Verdú 2008). Portanto, a ausência de estruturação filogenética na coocorrência de espécies pode ser parcialmente devido à distribuição aleatória dos valores de alguns traços funcionais na filogenia das espécies de cerrado.

Distribuições aleatórias de traços funcionais podem surgir em comunidades ricas em espécies e sujeitas a filtros ambientais severos. Em comunidades ricas em espécies, um grande número de cladogramas pode evoluir valores similares de traço somente ao acaso (Kraft *et al.*, 2007). Além disso, em comunidade sujeitas a intensas condições abióticas, cladogramas filogeneticamente distantes com traços similares pode ser comum. No chaparral californiano, por exemplo, muitas espécies coocorrentes de cladogramas distantes compartilham valores similares de traços associados ao fogo e à seca (Ackerly 2004). O cerrado apresenta uma das floras mais ricas dos trópicos com até 7.000 espécies de plantas vasculares. O cerrado também experimenta outros distúrbios além do fogo, como uma seca pronunciada e solos ácidos e pobres em nutrientes (Gottsberger & Silberbauer - Gottsberger 2006). Portanto, a falta de sinais filogenéticos pode ser devida à elevada riqueza da flora do cerrado e à severidade de seu ambiente.

CONCLUSÃO

O fogo deve ter um papel importante na determinação da coocorrência de espécies em escalas espaciais pequenas em savanas. Elevadas frequências tenderam a reunir espécies de planta com nichos similares. Sob baixas frequências de fogo, espécies de planta com nichos similares tenderam a não coocorrer, provavelmente devido à exclusão competitiva. Entretanto, o fogo pode não promover um agrupamento filogenético, como esperado para escalas espaciais maiores. Portanto, o padrão de coocorrência de espécies foi, até certo ponto, independente da história evolutiva dos traços funcionais.

REFERÊNCIAS

Ackerly, D.D. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecol. Monogr.* 74: 25 - 44, 2004.

Blomberg, S.P., Garland, Jr T., Ives, A.R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717 - 745, 2003.

Bond, W.J., Keeley, J.E. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 20: 387 - 394, 2005.

Cade, B.S., Terrell, J.W., Schroeder, R.L. Estimating effects of limiting factors with regression quantiles. *Ecology* 80: 311 - 323, 1999.

Cavender - Bares, J., Ackerly, D.D., Baum, D.A., Bazzaz, F.A. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist* 163, 823 - 843, 2004.

Cavender - Bares, J., Keen, A., Miles, B. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology* 87: S109 - S122, 2006.

Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garniel, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., Poorter, H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51: 335 - 380, 2003.

Davies, T.J., Barraclough, T.G., Chase, M.W., Soltis, P.S., Soltis, D.E., Savolainen, V. Darwin's abominable mystery: insights from a supertree of the angiosperms. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 101: 1904 - 1909, 2004.

França, H., Ramos - Neto, M.B., Setzer, A. *O fogo no Parque Nacional das Emas*. Instituto do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (Ibama), Brasília, 2007, 140p.

Fukami, T., Bezemer, T.M., Mortimer, S.R., van der Putten, W.H. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecol. Lett.* 8: 1283 - 1290, 2005.

Gottsberger, G., Silberbauer - Gottsberger, I. *Life in the cerrado: a South American tropical seasonal vegetation. Vol. 1. Origin, structure, dynamics and plant use*. Reta Verlag, Ulm, 2006, 277p.

Hubbell, S. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University, Princeton, 2001, 375p.

Kemmel, S., Ackerly, D., Blomberg, S., Cowan, P., Helmus, M., Webb, C. *Picante: Tools for integrating phylogenies and ecology*. R package version 0.2 - 0, 2008.

Kraft, N.J.B., Cornwell, W.K., Webb, C.O., Ackerly, D.D. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *Am. Nat.* 170: 271 - 283, 2007.

Kraft, N.J.B., Valencia, R., Ackerly, D.D. Functional traits and niche - based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* 332: 580 - 582, 2008.

Koenker, R. *Quantreg: Quantile Regression*. R package version 4.17. URL <http://www.r-project.org>, 2008.

Leibold, M. Similarity and local coexistence of species in regional biotas. *Evol. Ecol.* 12: 95 - 100, 1998.

Moreira, A.G. Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. *J. Biogeogr.* 27: 1021 - 1029, 2000.

Pausas, J.G., Verdú, M. Fire reduces morphospace occupation in plant communities. *Ecology* 89: 2181 - 2186, 2008.

R Development Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. URL <http://www.R-project.org>, 2008.

Schoener, T.W. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* 51: 408 - 418, 1970.

Slingsby, J.A., Verboom, G.A. Phylogenetic relatedness limits co - occurrence at fine spatial scales: evidence from the Schoenoid sedges (Cyperaceae: Schoeneae) of the Cape Floristic Region, South Africa. *Am. Nat.* 168: 14 - 27, 2006.

Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., Donoghue, M.J. Phylogenies and community ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33: 475 - 505, 2002.

Webb, C.O., Ackerly, D.D., Kembel, S.W. *Phylocom: software for the analysis of community phylogenetic structure and character evolution*. Version 3.41. URL

<http://www.phylodiversity.net/phylocom>, 2007.

Webb, C.O., Donoghue, M.J., 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Mol. Ecol. Notes* 5:181 - 183, 2005.