



DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE ESPÉCIES ARBÓREAS DE CERRADO EM RELAÇÃO A TRAÇOS DE DEFESA CONTRA OS HERBÍVOROS

Priscilla de Paula Loiola

Marco Antônio Batalha

Departamento de Botânica, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 13565 - 905, SP, Brasil. Email para correspondência: priscilla.loiola@gmail.com

INTRODUÇÃO

O cerrado é a maior savana na América do Sul e possuía originalmente 2 milhões km² (Gottsberger & Silberbauer - Gottsberger 2006). A ocorrência e interação de diversas restrições ambientais devem determinar a origem e riqueza da sua flora (Sarmiento & Monasterio 1975). A rica flora do cerrado é espacialmente distinta e heterogênea, com mais da metade das espécies arbóreas encontradas em províncias florísticas restritas (Bridgewater *et al.*, 2004). Portanto, entender os processos que governam a coocorrência de espécies nos leva a entender a origem e a manutenção da riqueza florística do cerrado.

A interação herbívoro - planta pode alterar a configuração do hábitat e as relações entre as plantas (Fine *et al.*, 2006), atuando como um filtro ambiental biótico (Carson & Root 2000). Essa interação altera o crescimento e a reprodução das plantas e também a influência potencial de interagir com efeitos abióticos (Marquis *et al.*, 2002). Consequentemente, a herbivoria pode alterar a abundância e a distribuição espacial das plantas (Maron & Crone 2006), restringindo - as a frações do hábitat em que toleram fisiologicamente os herbívoros (Carson & Root 2000, Fine *et al.*, 2006). Em comunidades em que os recursos são limitados, como o cerrado, as plantas tendem a concentrar seus investimentos em defesas contra herbívoros (Fine *et al.*, 2006). Esperamos, portanto, que a herbivoria tenha um impacto predominante na distribuição das espécies, notadamente na distribuição espacial de seus traços de defesa.

O cerrado apresenta uma alta taxa de especificidade entre a maioria das espécies da fauna de herbívoros e as plantas hospedeiras (Marquis *et al.*, 2002). Em comunidades com alta especificidade nessa interação, o efeito da herbivoria na diversidade dos traços de defesa das plantas tende a ser grande e os traços se encontram dispersos em escalas espaciais pequenas, já que um herbívoro impõe uma forte pressão seletiva por divergência de traços em plantas coocorrentes (Becerra 2007). Logo, esperamos encontrar uma maior diferença entre os traços de defesa entre as espécies coocorrentes de cerrado.

Além disso, a relação entre os traços de defesa e a coocorrência das espécies pode ser influenciada pelo fator filogenético entre as espécies da comunidade (Webb *et al.*, 2002). Ao longo da evolução de uma linhagem, há um grande conservadorismo de traços funcionais (Prinzling *et al.*, 2001, Reich *et al.*, 2003) Logo, as espécies próximas filogeneticamente tendem a ser funcionalmente similares e ocupar nichos semelhantes, além dos processos ecológicos envolvidos, as relações filogenéticas das espécies podem também influenciar os padrões de distribuição espacial. Nesse sentido, Webb *et al.*, (2002) propuseram um modelo para prever a distribuição espacial das espécies: quando o filtro ambiental é o processo ecológico dominante, a coocorrência de espécies próximas filogeneticamente tende a ser alta, caracterizando um agrupamento filogenético. Por outro lado, quando a competição por recursos limitados é o processo dominante, a coocorrência de espécies próximas filogeneticamente tende a ser baixa devido à exclusão competitiva de espécies funcionalmente similares. Portanto, além dos processos ecológicos envolvidos, as relações filogenéticas das espécies podem também ajudar a explicar os padrões de distribuição espacial.

OBJETIVOS

Em suma, procuraremos responder às seguintes perguntas: descartando um eventual efeito da filogenia, as espécies que compartilham as mesmas estratégias de defesa contra herbivoria estão espacialmente mais agrupadas ou mais dispersas do que o esperado pelo acaso? As espécies mais próximas filogeneticamente estão espacialmente mais agrupadas ou mais dispersas do que o esperado pelo acaso?

MATERIAL E MÉTODOS

Realizamos este estudo em um fragmento de cerrado sensu stricto (Coutinho 1978) localizado na Reserva Legal da Universidade Federal de São Carlos, no município de São Car-

los, SP. A reserva está situada entre as coordenadas geográficas 22o00' - 22o30'S e 47o30' - 48o00'W. O solo da região é do tipo Latossolo Vermelho - Amarelo (Lorandi 1987) e a altitude média é de 850 m. O clima é estacional e classificado como Cwa, temperado quente com inverno seco (Köppen 1931).

Em uma grade de 50 m x 50 m, lançamos 10 parcelas contíguas, nas quais amostramos todos os indivíduos do componente arbustivo - arbóreo, isto é, os indivíduos lenhosos com mais de 3 cm de diâmetro no nível do solo (SMA 1997). Identificamos todos os indivíduos em nível específico, com uma chave de identificação (Batalha & Mantovani 1999) e comparando com exsiccatas depositadas nos herbários da Universidade Federal de São Carlos (Hufscar) e da Universidade Estadual de Campinas (UEC).

Sorteamos 10 indivíduos de cada espécie, nos quais amostramos os seguintes traços de defesa das plantas: quantidade de água na folha, área foliar específica, quantidade de látex e dureza (Agrawal & Fishbein 2006). Se, para uma dada espécie, havia menos de 10 indivíduos na amostra, realizamos um esforço adicional, procurando outros indivíduos próximos às parcelas. A área foliar específica está relacionada positivamente com a razão de crescimento ou com a razão fotossintética máxima por unidade de massa foliar (Cornelissen *et al.*, 2003). A área foliar específica frequentemente indica rápido crescimento e alta palatabilidade das folhas (Agrawal & Fishbein 2006). A quantidade de água presente na folha se relaciona com a palatabilidade aos herbívoros (Agrawal & Fishbein 2006). Medimos a área foliar específica e a quantidade de água na folha segundo o protocolo de Cornelissen *et al.*, (2003). Além dessas folhas, retiramos uma folha intacta de cada indivíduo, da qual foi extraído o látex, quando havia. O látex é uma importante estratégia física de defesa contra herbivoria (Agrawal & Fishbein 2006). Com um penetrômetro, medimos a dureza da folha, que está relacionada a constituintes nutricionais e de defesa e deve influenciar a atividade dos herbívoros (Agrawal & Fishbein 2006). Os tricomas também são importantes defesas físicas contra a herbivoria. Utilizamos cinco réplicas para cada espécie e contamos os tricomas na face superior e inferior da folha (Agrawal & Fishbein 2006).

Construímos duas matrizes: uma de distâncias par a par entre as espécies em relação aos traços de defesa contra herbivoria e outra de coocorrência das espécies de árvores nas parcelas. Para construirmos as matrizes utilizamos a distância de Bray - Curtis e a função *vegdist* do pacote *Vegan* (Oksanen *et al.*, 2008) para o ambiente computacional R (R Development Core Team 2008). Para incluirmos a variação filogenética das espécies nas análises, construímos uma árvore filogenética usando o programa *PhyloMatic* (Webb & Donoghue 2005). Calculamos as distâncias filogenéticas estimadas em milhões de anos entre todos os pares de espécies, usando o programa *Phylocom 4.0.1b* (Webb *et al.*, 2008). Os comprimentos dos braços medidos foram baseados na idade mínima dos nós determinados por gênero, família, ordens e maiores cladogramas a partir de dados fósseis. Extrapolamos o comprimento dos ramos de ordens superiores, espaçando igualmente os nós não datados entre os nós datados na árvore filogenética (Webb *et al.*, 2008). Dessa forma, obtivemos uma terceira matriz, com as distâncias

filogenéticas par a par entre as espécies.

Finalmente, correlacionamos a matriz de coocorrência das espécies nas parcelas com a matriz da distância dos pares de espécies em relação aos traços de defesa, controlando com a matriz de distâncias filogenéticas. Dessa forma pudemos medir se havia correlação entre a coocorrência das espécies e a distribuição dos traços de defesa, retirando a influência da relação filogenética entre as espécies dessa medida. Esse valor foi comparado com um modelo nulo, gerado a partir de 10.000 aleatorizações da matriz de traços (teste de Mantel parcial, Manly 2000), utilizando a função *mantel.partial* do pacote *Vegan* (Oksanen *et al.* 2008) para o ambiente computacional R (R Development Core Team 2008).

Além disso, correlacionamos a matriz de coocorrência das espécies nas parcelas com a matriz de distâncias filogenéticas. Assim, comparamos o coeficiente de correlação da relação entre a coocorrência e a distância filogenética dos pares de espécies com um modelo nulo, no qual as relações filogenéticas entre as espécies foram aleatorizadas (Teste de Mantel, Manly 2000). Realizamos o teste de Mantel utilizando 10.000 aleatorizações, através da função *mantel* (Oksanen *et al.*, 2008) no ambiente computacional R (R Development Core Team 2008).

RESULTADOS

Amostramos todos os indivíduos do componente arbustivo - arbóreo e identificamos em nível específico 59 espécies, além de duas espécies identificadas em nível de gênero. Testamos se havia correlação entre a matriz de coocorrência com a matriz da distância dos pares de espécies em relação aos traços de defesa, controlando a partir da matriz de distâncias filogenéticas entre as espécies. Obtivemos um valor de correlação observado ($r = 0.01$) que foi comparado com um modelo nulo e não encontramos correlação entre as matrizes diferente da esperada pelo acaso ($P = 0.41$). Assim, a distribuição espacial das espécies foi aleatória em relação às estratégias de defesa contra herbivoria. Da mesma forma, na comparação entre a matriz de distâncias filogenéticas entre as espécies e a matriz de coocorrência, não encontramos correlação. A distribuição espacial das espécies foi aleatória em relação a filogenia das espécies encontradas.

Investigamos a influência dos traços de defesa contra herbivoria e da filogenia nos padrões de coocorrência das espécies arbóreas do cerrado. Esperávamos encontrar traços de defesa contra herbivoria mais diferentes do que o esperado pelo acaso entre as espécies coocorrentes nas parcelas, devido à pressão por divergência dos traços imposta pelos herbívoros (Becerra 2007). A similaridade deve ser menor em escalas espaciais menores, enquanto o filtro ambiental deve predominar em escalas maiores (Weiher & Keddy 1995). No entanto, nossos resultados indicaram que a similaridade dos traços não limitou a coocorrência em pequenas escalas de espécies arbóreas de cerrado. Apesar de ser mais provável a observação da estrutura da comunidade em escala espacial pequena, em um hábitat relativamente uniforme (Cavender - Bares *et al.*, 2004). Assim, evidências de correlação entre os traços de defesa contra herbivoria e a coocorrência das espécies indicariam o papel determinante da herbivoria no cerrado como um filtro ambien-

tal, em relação às interações competitivas. No entanto, é possível que as interações entre as espécies e o filtro ambiental estejam atuando em direções opostas, com força similar (Cavender - Bares *et al.*, 2006), gerando o padrão aleatório observado nos nossos resultados.

O padrão de relação filogenético de espécies coocorrentes depende da história evolutiva dos traços das espécies e da influência desses traços no filtro ambiental e nas interações entre as espécies (Webb *et al.*, 2002). No entanto, nossas análises indicaram que não há padrão de agrupamento ou dispersão filogenéticos em pequenas escalas espaciais. A ausência de correlação pode ser atribuída à distribuição aleatória dos traços na filogenia (Webb *et al.*, 2002; Kembel & Hubbel 2006). Dessa forma, a relação filogenética entre as espécies pode não limitar a coocorrência destas, principalmente devido à distribuição aleatória dos traços de defesa contra herbivoria na filogenia das árvores de cerrado (Silva & Batalha 2009). Apesar do conservadorismo dos traços ser bastante comum em linhagens de plantas (Prinzing *et al.*, 2001, Reich *et al.*, 2003), podemos esperar por uma distribuição aleatória dos traços em grandes comunidades, em que a evolução dos traços é uma mistura complexa de conservadorismo e convergência (Webb *et al.*, 2002). O padrão de conservadorismo dos traços ou convergência na filogenia de árvores do cerrado pode ser difícil de ser detectada (Silva & Batalha 2009). No caso da distribuição dos traços ser aleatória na filogenia, os efeitos de interações competitivas e filtros ambientais podem não ser encontrados, e a estrutura da comunidade pode ser atribuída à evolução estocástica dos traços (Hubbell 2001, Kembel & Hubbel 2006).

Comunidades sujeitas a condições abióticas intensas e com alta riqueza, como o cerrado, podem apresentar clados distantes com traços comuns (Silva & Batalha 2009). Essa convergência comum de traços em espécies filogeneticamente distantes cria frequentemente estruturas filogenéticas aleatórias (Kraft *et al.*, 2007). Um grande número de clados apresentará valores de traços semelhantes apenas devido ao acaso em comunidades ricas (Kraft *et al.*, 2007). Portanto, o padrão aleatório de relações filogenéticas em espécies de árvores coocorrentes pode ser uma consequência da alta riqueza na flora do cerrado (Silva & Batalha 2009).

CONCLUSÃO

Portanto, a similaridade dos traços não limitou a coocorrência em pequenas escalas de espécies arbóreas de cerrado, sendo possível que as interações entre as espécies e o filtro ambiental estejam atuando em direções opostas, com força similar. Além disso, não há padrão de agrupamento ou dispersão filogenéticos na escala de estudo. Os traços podem estar distribuídos aleatoriamente na filogenia (Webb *et al.*, 2002; Kembel & Hubbel 2006) não limitando a ocorrência das espécies ou ainda ser consequência da alta riqueza da flora do cerrado (Silva & Batalha 2009).

REFERÊNCIAS

Agrawal A. A. & Fishbein M. (2006) Plant defense syndromes. *Ecology* 87, S132 - S149.

Batalha M. A. & Mantovani W. (1999) Chaves de identificação das espécies vegetais vasculares baseadas em caracteres vegetativos para a ARIE Cerrado Pé - de - Gigante (Santa Rita do Passa Quatro, SP). *Rev. Inst. Florest.* 11, 137 - 158.

Becerra J. X. (2007) The impact of herbivore - plant coevolution on plant community structure. *Ecology* 104, 7483 - 7488.

Bridgewater S., Ratter J. A. & Ribeiro F. R. (2004) Biogeographic patterns, b - diversity and dominance in the cerrado biome of Brazil. *Biodivers. Conserv.* 13, 2295 - 2318

Carson W. & Root R. (2000) Herbivory and plant species coexistence: community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecol Monogr.* 70, 73 - 99.

Cavender - Bares J., Ackerly D. D., Baum D. A. & Bazzaz F. A. (2004) Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *Am. Nat.* 163:823-843.

Cavender - Bares J., Keen A. & Miles B. (2006) Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology* 87:109-S122.

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

Coutinho L. M. (1978) O conceito do cerrado. *Rev Bras Bot* 1, 17 - 23.

Fine P. V. A., Miller Z. J., Mesones I., Irazuzta S., Appel H. M., Stevens M. H. H., Sääksjärvi I., Shultz J. C. & Coley P. D. (2006) The growth - defense trade - off and habitat specialization by plants in amazonian forests. *Ecology* 87, S150 - S162.

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

Hubbell S. P. (2001) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton

Kembel S. W. & Hubbell S. P. (2006) The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology* 87:86-S99.

Köppen W. (1931) Grundriss der Klimakunde. Walter D. Gruyter, Berlin.

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

Lorandi, R. (1987) Caracterização dos solos das áreas urbana e suburbana de São Carlos (SP) e suas aplicações. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

Manly B. F. J. (2000) Multivariate statistical methods. Chapman & Hall/CRC, New York.

Maron J. R. & Crone E. (2006) Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proc. R. Soc.* 273, 2575 - 2584.

Marquis R. J, Morais H. C. & Diniz I. R. (2002) Interactions among cerrado plants and their herbivores: Unique or Typical? In: The Cerrados of Brazil (eds. P. S. Oliveira

- & R. J. Marquis) pp. 306–328. Columbia University Press, New York, New York.
- Oksanen J., Kindt R., Legendre P., O’Hara B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H. H. & Wagner H. (2008). *vegan*: Community Ecology Package. R package version 1.15 - 1.
- Prinzing A., Durka W., Klotz S., & Brandl R. (2001) The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268, 2383 - 2389.
- R Development Core Team (2008). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3 - 900051 - 07 - 0, URL <http://www.R-project.org>.
- Reich P., Wright I., Cavender - Bares J., Craine J., Oleksyn J., Westoby M. & Walters M. (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *Inter. J. Plant Sci.* 164, S143 - S164.
- Sarmiento G. & Monasterio M. (1975) A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in tropical America. In: *Tropical ecological systems. Trends in terrestrial and aquatic research* (eds. F. B. Golley & E. Medina) pp. 223 - 250, Springer, New York.
- SMA. Secretaria de Estado do Meio Ambiente. 1997. *Cerrado: bases para conservação e uso sustentável das áreas de cerrado do Estado de São Paulo*. SMA, São Paulo.
- Silva I. A. & Batalha M. A. (2009) Co - occurrence of tree species at fine spatial scale in a woodland cerrado, south-eastern Brazil. *Plant Ecol.* 200: 277 - 286.
- Webb C. O. & Donoghue M. J. (2005) *Phylocom*: tree assembly for applied phylogenetics. *Mol. Ecol. Notes* 5, 181 - 183.
- Webb C. O., Ackerly D. D. & Kembel S. W. (2008) *Phylocom*: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24, 2098 - 2100.
- Webb C. O., Ackerly D. D., McPeck M. A. & Donoghue M. J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33, 475 - 505. P.O. Box 676, São Carlos, 13565 - 905, SP, Brazil.
- Weiher E. & Keddy P. A. (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74:159–164.