

Estrutura filogenética em diferentes fitofisionomias do Cerrado em Itirapina, SP

Bruno Almozara Aranha

Resumo - (Estrutura filogenética em diferentes fitofisionomias do Cerrado em Itirapina, SP). O bioma Cerrado é composto por diferentes fitofisionomias: campo sujo, cerrado *sensu stricto*, cerrado denso e cerradão. Essas fitofisionomias podem ser consideradas como um gradiente sucessional que vai do campo sujo até uma fitofisionomia florestal, o cerradão. Como cada uma dessas fisionomias é regida por diferentes condicionantes ambientais, esperamos que o *pool* de espécies em cada fisionomia apresente características ecológicas similares e, dada a conservação filogenética das características ecológicas, esperamos que a estrutura filogenética em cada fisionomia seja agregada e que a distância filogenética seja menor dentro do que entre as fisionomias. Procuraremos responder às seguintes perguntas: As diferentes fisionomias do bioma Cerrado atuam como filtros ambientais? No Cerrado predominou entre as espécies um processo de adaptação *in situ* ou as espécies imigraram de outras floras? Por meio de aleatorizações avaliamos a estrutura filogenética inter e intra fragmentos utilizando o índice PSV. A estrutura filogenética não foi diferente do acaso. Esse resultado pode ser devido à problemas metodológicos ou de escala. Entretanto, podemos creditar esses resultados a atuação de filtros ambientais sutis que não são fortes o suficiente para imprimir um padrão filogenético na comunidade. A flora do bioma Cerrado pode ter ao longo de sua evolução ter recebido a contribuição de espécies tanto de floras de florestas tropicais quanto de floras de vegetações semi-áridas ou áridas.

Palavras-chave: Estrutura filogenética, bioma Cerrado, filtros ambientais, conservatismo de nicho filogenético.

Introdução

O recente acúmulo de informações filogenéticas baseadas em técnicas moleculares tem possibilitado uma nova abordagem no estudo de comunidades, unificando de maneira mais acurada o estudo de processos ecológicos e evolutivos. Como tantas espécies podem coexistir num mesmo local ainda é um mistério desafiador. A co-existência é determinada tanto pela inter-relação das espécies entre si e com o meio quanto por fatores históricos. Essa integração entre a relação das espécies com fatores bióticos e abióticos, de um lado, e o passado evolutivo, de outro lado, é a chave para o estudo da estrutura filogenética de comunidades (Webb *et al.* 2002).

Embora as novas ferramentas de análise da estrutura filogenética produzam apenas uma aproximação, elas representam um conjunto poderoso de instrumentos de investigação na reconstrução da história de biomas muito ricos em espécies, como o Cerrado (Pennington *et al.* 2006).

Há dois tipos de estrutura filogenética: agregada e dispersa (Webb 2000, Webb *et al.* 2002). Na estrutura filogenética agregada, espécies filogeneticamente relacionadas co-ocorrem no mesmo habitat, indicando que para a sobrevivência nesse local são necessárias certas características que foram conservadas das linhagens ancestrais. Por outro lado, quando a estrutura filogenética é dispersa, as espécies que co-ocorrem no mesmo habitat são menos relacionadas filogeneticamente. Isso pode indicar tanto que espécies similares se excluem localmente quanto que existe pouca sobreposição de nichos, implicando em que espécies pouco relacionadas filogeneticamente tenham convergido no uso do mesmo habitat (Webb *et al.* 2002).

A base teórica para a classificação da estrutura filogenética é dada pela teoria da limitação por semelhança, onde indivíduos semelhantes apresentariam uma maior sobreposição de recursos o que limitaria a co-ocorrência dos mesmos (Diamond 1975). Dado a teoria de conservação de nicho filogenético (Harvey & Pagel 1991, Ricklefs & Latham 1992, Webb *et al.* 2002, Donoghue 2008), espécies

próximas filogeneticamente podem ser consideradas semelhantes.

A conservação do nicho filogenético se refere a expectativa de que espécies relacionadas filogeneticamente tendem a ocupar o mesmo tipo ambiente, porque é mais fácil para uma espécie migrar para um ambiente favorável do que evoluir e mudar o seu requerimento de nicho (Donoghue 2008).

O bioma Cerrado é composto por diferentes fitofisionomias: campo limpo, campo sujo, cerrado *sensu stricto*, cerrado denso e cerradão (Coutinho 1978). Campo limpo (formação campestre) e o cerradão (formação florestal) estariam nos extremos de um gradiente estrutural (Ribeiro & Walter 1998). As diferenças estruturais entre as fitofisionomias podem estar condicionando diferentes características ambientais, principalmente quando nos referimos a cobertura do dossel. O dossel condiciona o regime de luz (Chazdon & Fetcher 1984), que por sua vez condiciona a temperatura e umidade dentro de um estande de vegetação.

O nosso objetivo foi investigar se as diferenças ambientais entre as fitofisionomias estavam de alguma forma influenciando na estrutura filogenética das comunidades. Para guiar o nosso objetivo, procuramos responder as seguintes questões: 1) As diferentes fisionomias do bioma Cerrado atuam como filtros ambientais? 2) No Cerrado predominou entre as espécies um processo de adaptação *in situ* ou as espécies imigraram de outras floras?

Métodos

Em cinco fragmentos de Cerrado no município de Itirapina, SP, amostramos por meio do método de ponto quadrante indivíduos arbustivos-arbóreos e palmeiras acaules. O critério de inclusão foi todos os indivíduos arbustivos-arbóreos com diâmetro no nível do solo (DAS) > 10 cm e todas as palmeiras com folhas maiores do que 30 cm.

Os fragmentos representaram um gradiente de fitofisionomias que vai do campo sujo (Estação Ecológica), cerrado *sensu stricto* (Graúna e Estrela), cerrado denso (Valério) e cerradão (Pedregulho). Nessas áreas foram traçados 10 transectos com 10 pontos quadrantes cada, em

intervalos de 10 metros. Num total de 100 pontos ou 400 indivíduos por área. Tomamos as medidas de altura, DAS e distância até o ponto de todos os indivíduos amostrados.

Todos os indivíduos coletados foram identificados até espécie, e aqueles os quais a identificação não foi possível foram assinados até família ou, se possível, até gênero. O sistema de classificação utilizado foi o APG II (Angiosperm Phylogeny Group 2003).

Com os dados dos levantamentos florísticos desse e de outros anos e em outros fragmentos de Cerrado no município de Itirapina, construímos uma lista com o *pool* regional de espécies. Com essa lista florística construímos uma árvore filogenética das espécies de Itirapina.

Construímos a árvore filogenética hipotética por meio do software *PhyloMatic* (Webb & Donoghue 2005). Esse programa consta de uma base de dados filogenéticos e de um conjunto de ferramentas para construir uma árvore filogenética baseada no sistema de classificação APG II (Angiosperm Phylogeny Group 2003). Quando não houver informação sobre a relação filogenética (algumas famílias, diversos gêneros, e praticamente todas as espécies), as famílias e os gêneros serão considerados monofiléticos e politomos. Os cálculos da distância filogenética (em milhões de anos) entre os táxons são baseados na idade estimada dos cladogramas pelo trabalho de Wikström *et al.* (2001). Quando não há informação para um clado, sua idade é estimada de maneira a minimizar a variação entre as divisões (nós) pelo módulo BLADJ (Branch Length Adjuster). Fizemos todos esses procedimentos on-line na página www.phylodiversity.net/phyloMatic/, na qual estão disponíveis as ferramentas e diversas formas de saída dos resultados.

Calculamos o índice de variabilidade filogenética das espécies, PSV na sigla em inglês. Esse índice varia de 0 a 1, onde 0 significa a máxima agregação filogenética e 1 a máxima dispersão filogenética (Helmus *et al.* 2007). Testamos se o índice difere do acaso por meio de aleatorizações de dois modelos nulos. Em uma matriz de presença e ausência onde as linhas são os fragmentos e as colunas as espécies, o primeiro modelo nulo permuta

aleatoriamente as linhas dentro de cada fragmento mantendo assim a riqueza constante. O segundo modelo nulo permuta as colunas mantendo constante a frequência das espécies. Para testarmos a significância da estrutura filogenética dentro de cada fragmento criamos uma distribuição por meio de 1.000 aleatorizações com modelo nulo 1 e comparamos com o valor observado. Consideramos diferente do acaso os valores que estivessem dentro dos quantis 2,5% ou 97,5% da distribuição gerada. Para testarmos se os índices diferiam significativamente entre as áreas, construímos uma distribuição de diferença com 1.000 aleatorizações e verificamos se a probabilidade de encontrarmos um valor maior do que a diferença observada foi de 5%. Para toda a região executamos 1.000 aleatorizações, tanto com o modelo nulo 1 quanto com o modelo nulo 2 e verificamos se o valor observado era menor ou maior do que os quantis 2,5% ou 97,5% da distribuição gerada. Para verificar a influência de cada espécie no PSV utilizamos a função "psv.spp" do pacote "Picante" do programa estatístico R (R Project 2005). Todos os procedimentos de análises descritos foram executados no programa R (R Project 2005) utilizando o pacote "Picante".

Resultados

Nos cinco fragmentos visitados amostramos 131 espécies de árvores e palmeiras, pertencentes a 88 gêneros e 45 famílias. A árvore filogenética construída a partir dos dados florísticos dos Cerrados de Itirapina apresentou 280 extremidades, onde cada extremidade representa uma espécie do *pool* regional, 121 nós e distância média entre os ramos de 30.99 Milhões de anos (Figura 1). Os principais grupos presentes na árvore filogenética são os cladogramas Asterídeas, Rosídeas e Magnoliídeas (Figura 1).

As espécies ubíquas foram *Caryocar brasiliensis*, *Eriotheca gracilipes*, *Qualea grandifolia*, *Rapanea guianensis* e *Stryphnodendron adstringens*. No geral, 52,7% das espécies foram amostradas em apenas um fragmento, 16% em dois, 14,5% em três e 13% em quatro fragmentos. O fragmento que apresentou o maior número de espécies foi o Graúna e o com o menor foi a Estação Ecológica (Tabela 1).

Os fragmentos apresentaram índices de variação filogenética das espécies com valores próximos a 1, ou seja, o valor máximo de dispersão filogenética (Tabela 1). A Estação Ecológica foi o fragmento que apresentou o maior índice enquanto que o menor foi encontrado no Graúna. No entanto, não houve diferença significativa entre os índices entre os fragmentos.

A estrutura filogenética em cada fragmento não foi diferente da esperada ao acaso ($p \gg 0,05$). Quando analisamos os fragmentos em conjunto, a estrutura filogenética também não diferiu do acaso (Figura 2). O valor médio do PSV encontrado para os fragmentos foi de 0,734164, para o modelo nulo 1 o valor médio foi de 0,7285575 e para o modelo nulo 2 o valor foi de 0,7334237. A diferença entre o valor médio observado para modelo nulo 2 é menor do que para o modelo nulo 1, isso indica que a maior parte da variabilidade é dada pela diferença na frequência das espécies entre os fragmentos. O que quer dizer que entre as espécies mais frequentes a relação filogenética não difere do acaso. As espécies que mais contribuíram para o PSV observado em cada fragmento e para o conjunto total foram as espécies da família *Arecaceae* (*Attalea gearensis*, *Attalea exigua* e *Syagrus petraea*). As espécies *Attalea gearensis* e *Syagrus petraea* foram as que tiveram a maior contribuição para a variação filogenética em todos os fragmentos com exceção o Pedregulho, onde a maior contribuição foi dada pela *Attalea exigua*. Além da alta frequência de *Attalea gearensis* e *Syagrus petraea*, essas espécies são as únicas representantes das Monocotiledôneas incluídas nas análises. O clado das Monocotiledôneas é um dos mais distantes dos demais clados, onde se encontram a maioria das espécies (Figura 1). Essa maior distância filogenética e alta frequência pode ter contribuído com os altos valores encontrados para os índices de variabilidade filogenética das espécies.

Discussão

Não encontramos estrutura filogenética diferente do acaso para as comunidades analisadas. A estrutura filogenética não diferiu do acaso tanto inter e intra fragmentos. Dessa forma, a nossa expectativa de que as diferentes

fitofisionomias de cerrado condicionariam a estrutura filogenética da comunidade não foi confirmada. Também não confirmamos a expectativa de que as áreas mais contrastantes em estrutura da vegetação como a Estação Ecológica e o Pedregulho difeririam quanto a estrutura filogenética.

Os maiores clados presentes na árvore filogenética foram constituídos por famílias com a origem Gondwânica (Gentry 1982). Essas famílias possivelmente evoluíram em ambientes tropicais e são bem representadas em ambientes como florestas tropicais (Gentry 1982). Apenas cinco famílias amostradas são apontadas como tendo a origem Laurasiana. Essas famílias migraram para a América do Sul vindas de ambientes temperados e mais secos (Gentry 1982), o que indicaria a contribuição para a flora do Cerrado de espécies que evoluíram em climas secos é pequena.

As espécies mais ubíquas foram pertencentes cada uma a uma família e representaram os clados Rosídeas (4 espécies) e Magnoliídeas (1 espécie). Esse resultado contribui para a tendência de dispersão filogenética encontrada nos dados. Os índices foram menores onde houve o maior número de espécies e maior onde encontramos o menor número de espécies. No entanto, Helmus *et al.* (2007) afirmaram que o PSV não é influenciado pela riqueza, o que foi confirmado pela ausência de significância estatística dos índices.

A ausência de significância da estrutura filogenética pode ser devido a escala em que analisamos os dados. Quanto menor a escala analisada maior é a dispersão filogenética e quanto maior a escala maior a agregação (Cavender-Bares *et al.* 2006). Isso ocorre devido à repulsão em pequena escala que espécies relacionadas filogeneticamente tendem a ter. Por outro lado, quando analisamos escalas maiores essas diferenças de nicho tornam-se irrelevantes para as condições ambientais regionais e, conjuntamente com os padrões biogeográficos e de especiação resultam em uma estrutura filogenética agregada (Cavender-Bares *et al.* 2006). O método de coleta pode ter adicionado um ruído na estrutura filogenética das comunidades amostradas, pois desconsideramos a heterogeneidade ambiental existente dentro dos fragmentos.

Por outro lado, nossa escala de estudo não foi abrangente o suficiente para encontrarmos uma estrutura filogenética agregada. Outro fator que pode ter comprometido a significância das análises foi o uso de dados de presença e ausência. Provavelmente se tivéssemos analisados os dados de abundância, obteríamos uma melhor resolução para a estrutura filogenética das espécies. Outro possível problema foi que os nossos dados foram enviesados em apenas uma taxocenose, a arbustiva arbórea. A não inclusão dos demais grupos de angiospermas presentes na comunidade, também pode obscurecer determinados padrões filogenéticos (Cavender-Bares *et al.* 2006).

Contudo, apesar do problema de escala, não conseguimos ter estruturas filogenéticas significativamente diferentes mesmo entre os fragmentos menos semelhantes estruturalmente, o Pedregulho e a Estação Ecológica. Se considerarmos que os nossos dados e escala foram adequados para detectar alguma estrutura filogenética, podemos creditar a ausência de estrutura significativa a inexistência ou menor atuação de filtros ambientais entre as diferentes fisionomias de Cerrado. De acordo com os nossos resultados é possível supor que os atributos ecológicos necessários para o estabelecimento das plantas no Cerrado são compartilhados por diversos grupos filogenéticos. Para o estabelecimento em diferentes fisionomias os atributos são praticamente os mesmos ou são de fácil evolução, como por exemplo, o deslocamento de caracteres (Schluter *et al.* 2000).

Levantamos evidências de que a flora do Cerrado pode ter tido, durante a sua evolução, contribuição de diferentes biomas, como florestas tropicais e vegetação de áreas áridas e dado a sua peculiaridade de apresentar diferentes fitofisionomias, que pode ter propiciado uma radiação adaptativa de diferentes clados que podem ter gerado o padrão encontrado nesse estudo.

Referências bibliográficas

ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399–436.

- CAVENDER-BARES, J., KEEN, A., MILES, B. 2006. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*. 87(S7), S109-S122.
- CHAZDON, R.L. & FETCHER, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain-forest in Costa-Rica. *Journal of Ecology* 72(2), 553-564.
- COUTINHO, L.M. 1978. O conceito de cerrado. *Revista brasileira de botânica* 1:17-23.
- DIAMOND, J.M. 1975. Assembly of species communities. In: *Ecology and Evolution of Communities* (eds Cody, M.L. & Diamond, J.M.). Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, pp. 342–444.
- DONOGHUE, M.J. 2008. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of National Academy of Sciences*. 150(S1): 11549-11555.
- GENTRY, A.H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between central and south America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 69(3), 557-593.
- HARVEY, P.H., & PAGEL, M.D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- HELMUS, M.R., BLAND, T.J., WILLIAMS, C.K. & IVES, A.R. 2007. Phylogenetic measure of biodiversity. *The American Naturalist*. 169(3), E68-E83.
- PENNINGTON, R.T., RICHARDSON, J.E. & LAVIN, M. 2006. Insights into the historical construction of species-rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. *New Phytologist* 172(4): 605-616.
- R PROJECT. 2005. R: a language and environment for statistical computing. Version 2.01. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- RIBEIRO, J.F. & WALTER, B.M.T. 1998. Fitofisionomias do bioma cerrado. *In* Cerrado: ambiente e flora (S.M. Sano, S.P. Almeida, Eds.). EMBRAPA-CPAC, Planaltina, p. 89-168.
- RICKLEFS R.E. & LATHAM R.E. 1992. Intercontinental correlation of geographical ranges suggests stasis in

- ecological traits of relict genera of temperate perennial herbs. *American Naturalist*. 139: 1305–21
- SCHLUTER, D. 2000. Ecological character displacement in adaptive radiation. *American Naturalist*. 156:S4–S16.
- WEBB, C.O. & DONOGHUE, M.J. 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes* 5(1): 181-183.
- WEBB, C.O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *American Naturalist* 156(2): 145-155.
- WEBB, C.O., ACKERLY, D.D., McPEEK, M.A. & DONOGHUE, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology, *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.
- WIKSTRÖM, N., SAVOLAINEN V. & CHASE, M.W. 2001. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 2211–2219.

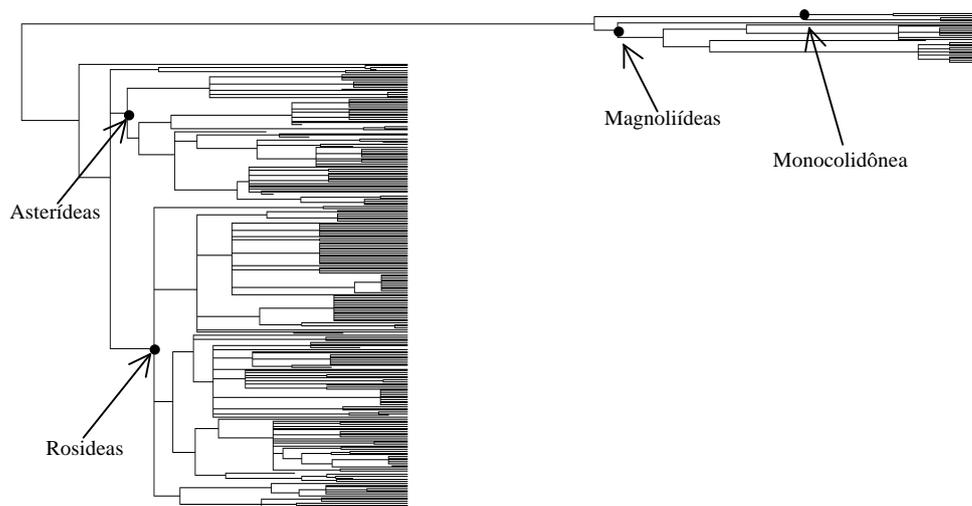


Figura 1. Árvore filogenética com as espécies que representam o *pool* regional dos Cerrados de Itirapina, SP. O nós destacados indicam os principais clados que compõem a árvore filogenética hipotética.

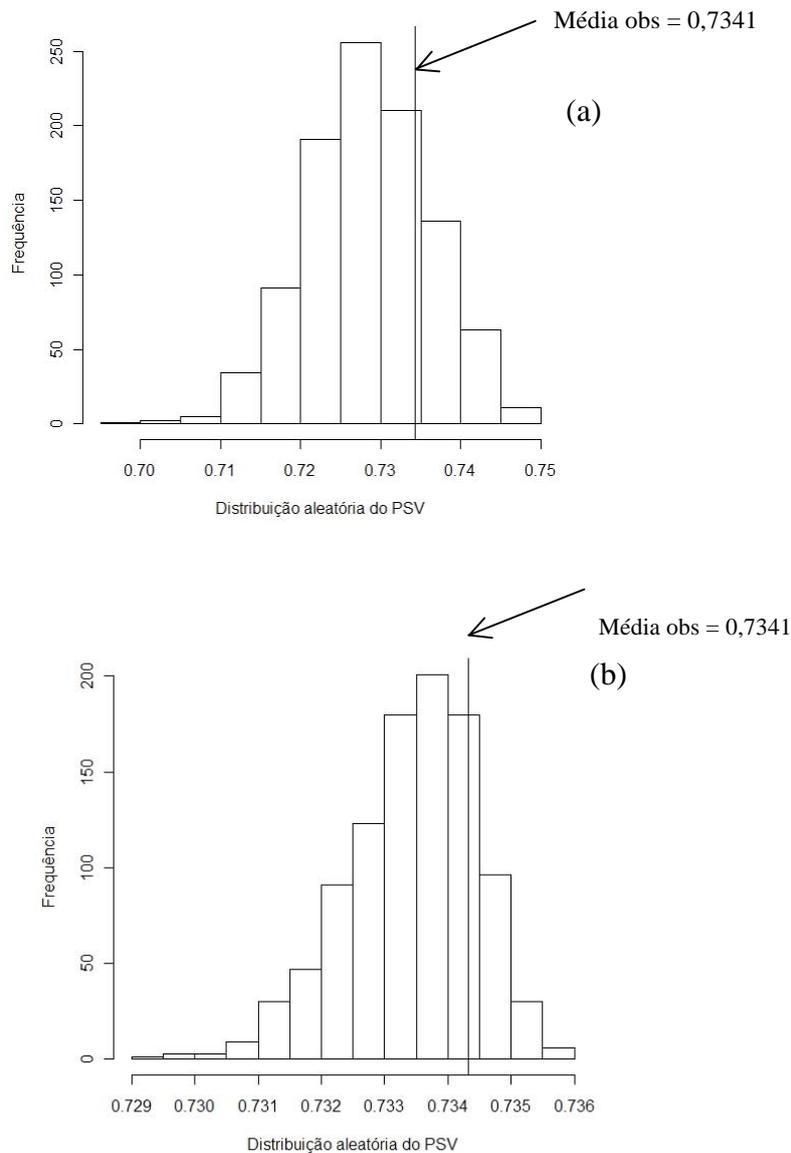


Figura 2. Distribuições do índice de variação filogenética das espécies geradas por aleatorizações. (a) Distribuição gerada pelo modelo nulo 1 (riqueza). (b) Distribuição gerada pelo modelo nulo 2 (frequência). A linha indica onde a média observada para a comunidade do Cerrado de Itirapina se encontra na distribuição.

Tabela 1. Resultados da análise da estrutura filogenética da comunidade dos Cerrados de Itirapina, SP. Índice de variação filogenética das espécies (PSV), a variância associada ao índice (Var.) e riqueza de espécies em cada fragmento (S).

Fragmento	PSV	Var.	S
Estação Ecológica	0,7430326	0,0000317	34
Estrela	0,7408771	0,0000118	49
Graúna	0,7138678	0,0000055	63
Valério	0,7429574	0,0000112	50
Pedregulho	0,7308469	0,0000064	60