

Variação de nicho grinelliano em uma espécie disjunta neotropical

Jefferson Rodrigues Maciel^{1,2}

Resumo (Variação de nicho grinelliano em uma espécie disjunta neotropical) Neste trabalho nós tivemos como objetivo realizar uma análise da sobreposição de nicho de uma espécie disjunta entre a Floresta Atlântica e Amazônica. A intenção dessa análise é saber se os pólos de disjunção apresentam nichos diferentes ou se são similares. Os dados da ocorrência de *Aechmea mertensii* (G.Mey.) Schult. & Schult.f. foram coletados em levantamentos de herbários, plotados no DIVA-GIS e as informações climáticas de cada amostra foi extraída da base de dados do WorldClim com resolução de 5 minutos. Com esses dados foi realizada uma análise de componentes principais, uma análise de distância euclidiana simples com o método UPGMA e uma análise MRPP. Os resultados mostraram que embora sendo influenciados pela temperatura média do trimestre mais quente e a temperatura média anual, ambos os pólos de disjunção são explicados por conjuntos de variáveis distintas. A altitude influencia a variação das amostras atlânticas enquanto a sazonalidade da precipitação e a precipitação do trimestre mais quente influencia a variação das amostras amazônicas. A diferença entre os nichos em ambos os pólos de disjunção também é reforçada pela análise de agrupamento que separou as amostras atlânticas e amazônicas. Este trabalho mostrou o potencial do uso das ferramentas de análise multivariada para comparar similaridades dos nichos da distribuição de uma espécie.

Palavras-chave: Biogeografia, distribuição, análise multivariada

Abstract (Variation of grinellian niche in a neotropical disjunct species) In this work we had as objective to make a niche superposition analysis of a species disjunct between Atlantic and Amazonian Forests. We intended to know if the disjuncts poles show different niches or if they are similar to each other. Occurrence data of *Aechmea mertensii* (G.Mey.) Schult. & Schult.f. was collected from herbaria survey, plotted in DIVA-GIS software and the climatic information of each occurrence point was extracted from WorldClim database with 5 minutes spatial resolution. These data was used to make a principal components analysis, an euclidian distance analysis using UPGMA method and a MRPP analysis. The results show that variation in each disjunction poles are explained by different sets of climatic variables, even though the Atlantic and Amazonian niches are influenced by mean temperature of warmest quarter and annual mean temperature. Altitude explain the variation in Atlantic samples while precipitation seasonality and precipitation of warmest quarter explain the variation in Amazonian samples. The differences between two niches in each disjunction pole is also reinforced by cluster analyses. This analysis separated Atlantic and Amazonian samples in different groups. This work demonstrated the potential of multivariate tools to compare niche similarities in a species range distribution.

Keywords: Biogeography, distribution, multivariate analysis

Introdução

Desde o século XIX pesquisadores inferem que o clima influencia a distribuição das espécies. Esse pressuposto forma as bases do nicho grinelliano entendido como os requerimentos abióticos necessários para o estabelecimento e manutenção de uma população de uma espécie em uma área (Grinell 1917, 1924). Este conceito serve como fundamento para os estudos autoecológicos e fisiológicos (Guisan & Thuiller 2005).

Em estudos biogeográficos, assume-se que o nicho grinelliano é constante e estável ao longo do tempo e espaço (Pearman *et al.* 2008), mas evidências recentes da filogenia e modelagem de distribuição de espécies tem demonstrado que nem sempre a conservação de nicho é regra

(Broenniman *et al.* 2007, Gallagher *et al.* 2010, Petitpierre *et al.* 2012). A conservação do nicho implica que uma espécie se desenvolve sob as mesmas condições ambientais mesmo que ela amplie sua distribuição (Broennimann *et al.* 2007). Enquanto alguns autores sugerem que espécies invasoras tendem a mudar seu nicho ambiental nas novas regiões ocupadas (Broenniman *et al.* 2007, Gallagher *et al.* 2010), outros levantam a questão de que esses padrões são raros entre as plantas terrestres (Petitpierre *et al.* 2012).

Os trabalhos de Broennimann *et al.* (2007), Gallagher *et al.* (2010) e Petitpierre *et al.* (2012) tem avaliado apenas cenários temperados no Hemisfério Norte e é necessário aprofundar os estudos com espécies

¹Prefeitura da Cidade do Recife, Jardim Botânico do Recife, Km 7,5 da BR 232, s/n, Curado, 50000-230, Recife, PE, Brasil.

²Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal (PPGBV-UFPE), Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof. Moraes Rego, 1235, Cidade Universitária, 50670-901, Recife, PE, Brasil.

neotropicais para verificar se os processos conhecidos para região temperada também são similares no Neotrópico. Também vem sendo debatido qual técnica é mais apropriada para abordar a sobreposição de nicho (Jeschke & Strayer 2008, Pearman *et al.* 2008, Mandle *et al.* 2010, Broennimann *et al.* 2012).

Em um dos poucos trabalhos realizados em região tropical, Mandle *et al.* (2010) usou *Impatiens walleriana* como modelo para testar as diferenças entre a abordagem de comparação direta de nicho e a modelagem de nicho na detecção de expansão de habitat em áreas invadidas. Os autores concluíram que foi possível detectar um padrão de mudança de nicho nas áreas ocupadas durante o processo de invasão quando usada a metodologia de modelagem de distribuição. Por outro lado o padrão de expansão de nicho não foi verificado através de uma avaliação direta dos habitats naturais e invadidos (Mandle *et al.* 2010).

Até agora a preocupação de conhecer esses padrões tem se restringido às espécies exóticas invasoras, mas o que dizer das espécies disjuntas: será que seus nichos grinellianos conservam características similares em ambos os pólos de disjunção? É possível detectar algum padrão de sobreposição de nicho ou diferenciação usando ferramentas de análise multivariada?

Nesse trabalho nós analisamos a distribuição de *Aechmea mertensii* (G.Mey.) Schult. & Schult.f. uma espécie neotropical disjunta entre a Floresta Atlântica e Amazônica com o objetivo de entender se há diferenças nos nichos grinellianos entre os dois pólos de disjunção.

Materiais e métodos

Espécie estudada

Aechmea mertensii é uma espécie da família Bromeliaceae, nativa e com ampla distribuição na América do Sul. Ocorre na Floresta Amazônica da Bolívia, Colômbia, Peru, Venezuela, Guiana Francesa, Suriname e Guiana. De forma disjunta, ela também é encontrada na Floresta Atlântica da Paraíba à Bahia (Smith & Downs 1979, Leme & Siqueira-Filho 2006).

A espécie é uma epífita obrigatória ocorrendo sobre dosséis em associações com ninhos de formiga, numa relação relativamente bem conhecida de mutualismo (Cérégino *et al.* 2011, Carrias *et al.* 2012, Leroy *et al.* 2012). Além das formigas outras espécies de plantas também se desenvolvem no emaranhado de raízes que os indivíduos desta espécie formam (Smith & Downs 1979, Leme & Siqueira-Filho 2006).

Coleta de dados

Os dados de distribuição da espécie foram coletados nos herbários ALCB, ASE, CEPEC, EAC, HRB, HUEFS, IAN, INPA, IPA, JPB, MBML, MIRR, MPEG, NY, PEUFR, RB, UFP, UFRN, UFRR, US e VIES. Algumas informações foram complementadas com dados disponíveis em bases virtuais.

A ocorrência da espécie foi plotado no Diva-GIS e os dados climáticos foram extraídos do WorldClim (Hijmans *et al.* 2005). Dessa análise foram selecionadas oito variáveis ambientais independentes, as quais foram utilizadas para comparação dos nichos das amostras atlânticas e amazônicas. As variáveis são temperatura média anual, sazonalidade da temperatura (desvio padrão *100), variação anual da temperatura, temperatura média do trimestre mais quente, sazonalidade da precipitação (Coeficiente de Variação), precipitação do trimestre mais quente, precipitação do trimestre mais frio e altitude.

Análise dos dados

Os dados coletados foram organizados em uma matriz retangular onde os registros de ocorrência foram considerados como as amostras e as variáveis ambientais como descritores. A matriz foi padronizada pelo algoritmo *ranging* usado no FITOPAC 2.0 e posteriormente usada na Análise de Componentes Principais (PCA) a fim de se obter a possível formação de grupos ou sobreposição dos nichos representados pelos registros de ocorrência da espécie. Os autovalores das variáveis ambientais foram computados com o objetivo de se obter as variáveis mais explicativas dentro de cada eixo. Esses autovalores foram comparados com o modelo nulo *brokenstick* e aqueles com valores mais expressivos que o modelo nulo foram considerados significativos para a explicação da variação.

A matriz retangular padronizada foi usada também para transformação em uma matriz triangular de distância euclidiana simples e em seguida a mesma foi usada para uma análise de agrupamento usando o método de agrupamento não-pesado com média aritmética (UPGMA) com o programa FITOPAC 2.0. Para verificar a validade dos grupos formados, foi construída uma segunda matriz com a prévia identificação dos grupos recuperados na análise de distância euclidiana e foi realizada uma análise MRPP (Multi Response Permutation Procedure) com o programa PcOrd 4.

Resultados e discussão

O banco de dados resultou em 323 pontos de ocorrência, no entanto foram 255 pontos para a Floresta Amazônica e 68 pontos para a Floresta Atlântica. Os

padrões de distribuição atribuídos para esta espécie por diversos autores foi confirmado neste estudo (Smith and Downs 1979, Leme and Siqueira-Filho 2006).

A análise de componente principais apresentou uma variância acumulada de 61,4 % nos dois primeiros eixos (Tabela 1). O primeiro eixo explicou 38,4% da variância, enquanto o segundo eixo explicou 22,9% da variância. Os quatro primeiros eixos apresentaram autovalores acima do esperado pelo modelo *brockenstick* (Tabela 1).

O primeiro eixo está correlacionado negativamente com a temperatura média anual e a temperatura do trimestre mais quente e correlacionado positivamente com a altitude (Tabela 2). Por outro lado o segundo eixo da PCA está mais correlacionado com a sazonalidade da precipitação e a precipitação do trimestre mais quente (Tabela 2, Figura 1). O primeiro eixo explica melhor a variação nas amostras atlânticas da distribuição de *A. mertensii*, já o segundo eixo tem mais influência sobre as amostras amazônicas. No entanto, a maioria das amostras amazônicas estão negativamente correlacionadas

com o eixo 1 e apresentam uma amplitude de variância muito menor neste eixo do que as amostras atlânticas.

A análise de distância euclidiana simples apresentou correlação cofenética significativa ($cor = 0,7908$) e nela foi possível perceber a formação de três principais grupos (Figura 2). O primeiro grupo foi formado por amostras amazônicas do Peru, Equador, Venezuela e Guiana Francesa, sem nenhum padrão fitogeográfico visualizado. O segundo grupo foi formado por todas as amostras atlânticas e o terceiro grupo foi formado por todas as amostras amazônicas. A análise MRPP confirmou a formação dos grupos com expressiva confiança ($T = -94,87$; $A = 0,26$; $p = 0,0000$), mas o valor de A aponta uma heterogeneidade dentro dos grupos relativamente próxima da esperada pelo acaso.

Os resultados obtidos neste estudo mostram que existe uma sobreposição de amostras amazônicas e atlânticas, já que a temperatura média do trimestre mais quente e a temperatura média anual influenciam positivamente o nicho das amostras amazônicas e negativamente o nicho das amostras atlânticas. Por outro

Tabela 1. Resultados da análise de PCA realizada com a matriz de variáveis climáticas de cada registro de ocorrência de *Aechmea mertensii*

Eixos	Autovalores	Variância (%)	Variância acumulada	% Variância esperada
AV1	3,074	38,429	38,429	33,973
AV2	1,835	22,935	61,364	21,473
AV3	1,287	16,090	77,454	15,223
AV4	1,056	13,206	90,660	11,057
AV5	0,404	5,050	95,710	7,932
AV6	0,181	2,267	97,977	5,432
AV7	0,160	2,002	99,979	3,348
AV8	0,002	0,021	100,000	1,563

Tabela 2. Valores da correlação entre os eixos mais significativos e as variáveis ambientais usadas na análise de PCA.

Variáveis ambientais	Eixo1	Eixo2	Eixo3	Eixo4
Altitude	0,44	-0,13	-0,02	-0,50
Temperatura Média Anual	-0,54	0,01	0,22	0,00
Sazonalidade da Temperatura	0,28	0,25	-0,36	0,60
Varição Anual da Temperatura	0,20	0,17	0,73	-0,11
Temperatura Média do Trimestre mais Quente	-0,54	0,09	0,13	0,14
Sazonalidade da Precipitação	0,07	0,68	0,11	-0,15
Precipitação do Trimestre mais Quente	0,06	-0,64	0,21	0,19
Precipitação do Trimestre mais Frio	-0,29	-0,01	-0,46	-0,54

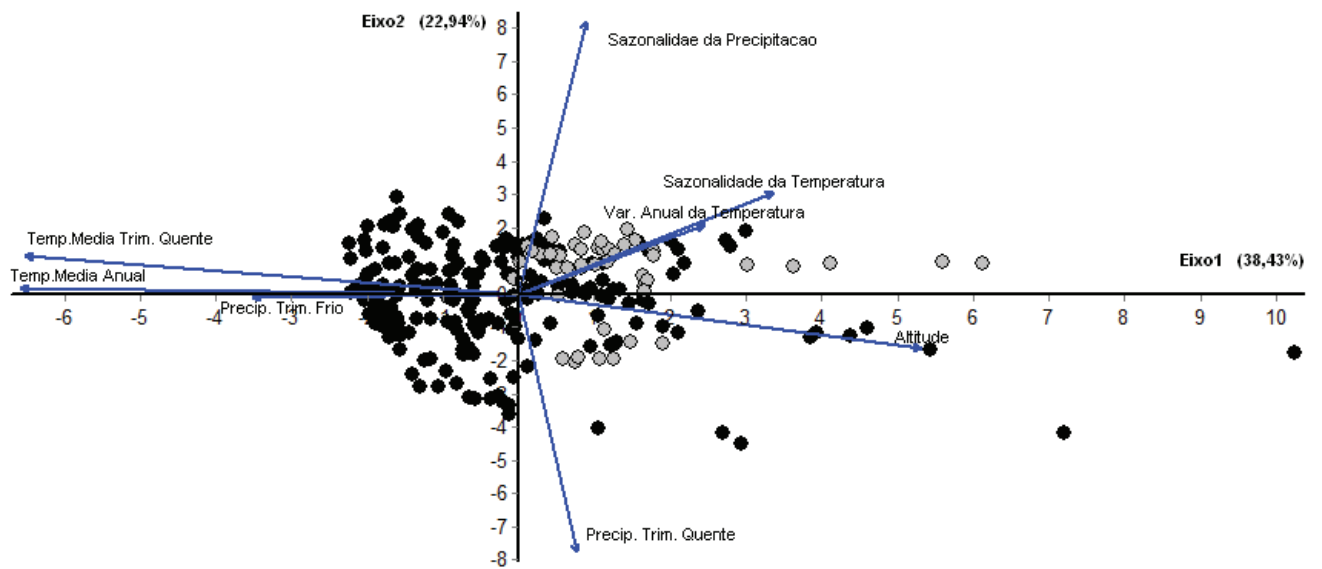


Figura 1. Plotagem dos scores nos dois primeiros eixos da análise de PCA. Os círculos pretos são amostras amazônicas e os círculos cinzas são amostras atlânticas.

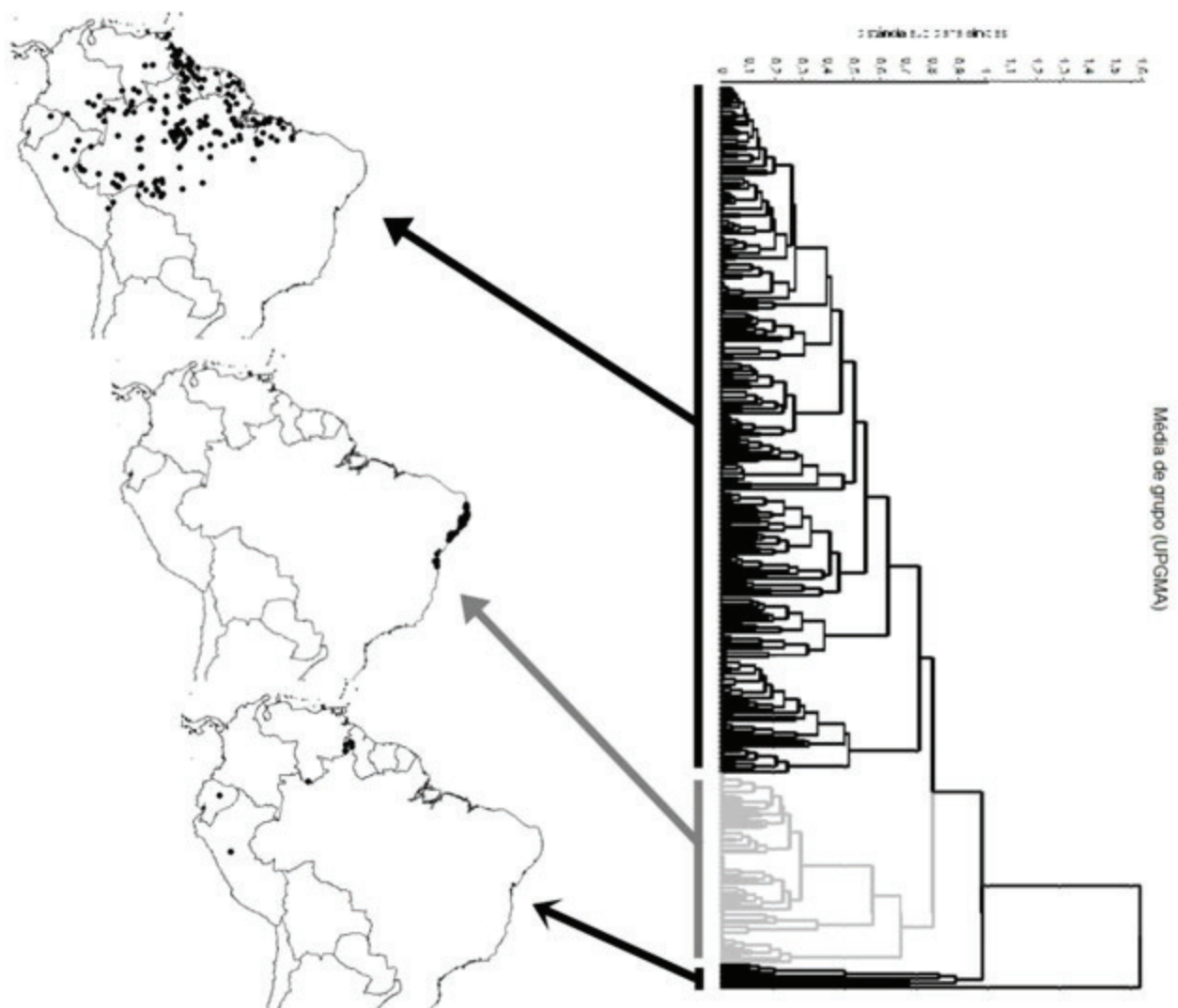


Figura 2. Grupos formados na análise de distância euclidiana com o método UPGMA e seus respectivos padrões de distribuição.

lado a análise de PCA revela que os nichos grinellianos em ambos os pólos de disjunção de *Aechmea mertensii* não são explicados pelo mesmo conjunto de variáveis. As amostras amazônicas variaram essencialmente sobre o eixo 2 sendo influenciadas pela sazonalidade da precipitação e pela precipitação do trimestre mais quente, enquanto as amostras atlânticas tem seus nichos mais explicados pela variação de altitude.

A sobreposição parcial dos nichos entre a Floresta Atlântica e Amazônica era esperada e fundamentada vastamente na literatura como uma causa da similaridade biótica e abiótica desses dois blocos de massas vegetacionais tropicais úmidas (Morrone 2010, Daly and Mitchell 2000). Além disso, a própria diversidade climática e altitudinal encontrada na Venezuela, Guiana Francesa e Guyana explicaria essa aproximação de algumas amostras amazônicas com amostras atlânticas (Cheng *et al.* 2013, Daly & Mitchell 2000, Granville 1982, Steyermark 1982). Por outro lado a característica geomorfológica da Floresta Atlântica com o relevo mais acidentado e os típicos mares de morros (Ab'Sáber 2003) mostram o motivo da altitude ter influenciado mais a explicação da variância nas amostras atlânticas.

A diferença entre os nichos grinellianos amazônicos e atlânticos foi reforçada pela análise de distância euclidiana (Figura 2). Os dois maiores grupos formados, um por amostras atlânticas e outro por amostras amazônicas, apresentaram um índice de distância muito grande no nó basal de separação (0,80) e a análise de MRPP apontou uma consistência real nesses grupos (Figura 2).

A diferenciação e ampliação de nichos foi identificada por Broennimann *et al.* (2007) para *Centaurea maculosa*. Gallagher *et al.* (2010) identificou o mesmo padrão em 20 espécies dentre 26 analisadas. Nos casos citados os autores tratavam de espécies invasoras e comparavam o nicho natural das espécies com os novos habitats ocupados pela invasão. Aqui comparamos o nicho natural da espécie em dois pólos de disjunção e encontramos que mesmo com algum grau de sobreposição é possível encontrar variáveis distintas explicando as características do nicho em cada pólo. Dessa forma, ainda é possível traçar uma correlação entre nossos achados e os dos autores citados muito embora os trabalhos citados tenham tratado de espécies exóticas e usado técnicas e métodos diferentes do usado aqui.

A evidência de que os pólos de disjunção de *A. mertensii* apresentam algum grau de individualização é incoerente com a proposta de Petitpierre *et al.* (2012) de que a mudança de nicho é rara entre espécies terrestres de plantas. Mas é necessário reforçar que a própria análise de Petitpierre *et al.* (2012) foi questionada e consequentemente o alcance das suas conclusões foi

colocado em dúvida (Webber *et al.* 2012). Finalmente, nossos dados apontam que uma espécie com distribuição disjunta pode ter nichos diferenciados nos pólos de disjunção e ao se conhecer a história evolutiva da espécie pode se pressupor em que sentido se deu a expansão do nicho.

Em relação a ferramenta de estatística multivariada fica aqui clara a potencialidade desta abordagem na busca por sobreposição de nichos. Mesmo considerando os pontos fracos das técnicas de ordenamento em estudos de dinâmica de nicho, Broennimann *et al.* (2012) propôs um sistema estatístico que inclui a análise de PCA com dois tipos de calibração para avaliar a sobreposição de nichos. Por sua vez, Mandle *et al.* (2012) usou comparação simples e direta combinada com modelagem para avaliar a expansão de nicho em *Impatiens walleriana*. Mesmo assim, as técnicas de modelagem e filogenia ainda são hegemônicas em relação às outras ferramentas nos estudos de dinâmica de nicho em espécies e grupos de espécies (Guisan & Thuiller 2005, Broennimann *et al.* 2007, Pearman *et al.* 2008, Gallagher *et al.* 2010).

Por fim, muito embora a análise apresentada aqui seja preliminar e apenas uma exploração inicial dos dados, ficou evidente o potencial para identificar a sobreposição de nicho entre as amostras da Amazônia e da Floresta Atlântica usando análises de ordenamento e agrupamento. Mesmo assim qualquer avanço na questão implicará a adição de mais ferramentas, principalmente a modelagem de nicho.

Referências bibliográficas

- Ab'Sáber, A. 2003. Os domínios de natureza no Brasil. Ateliê Cultural, São Paulo. 160p.
- Broennimann, O.; Fitzpatrick, M.C.; Pearman, P.B.; Petitpierre, B.; Pellissier, L.; Yoccoz, N.G.; Thuiller, W.; Fortin, M.- J.; Randin, C.; Zimmermann, N.E.; Graham, C.H. & Guisan, A. 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography* 21: 481–497. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x.
- Broennimann, O.; Treier, U.A.; Müller-Schärer, H.; Thuiller, W.; Peterson, A.T. & Guisan, A. 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters* 10: 701–709. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01060.x.
- Carrias, J.-F.; Brouard, O.; Leroy, C.; Céréghino, R.;

- community structure of a tank-bromeliad. *Basic and Applied Ecology* 13: 698–705. doi: 10.1016/j.baae.2012.10.002.
- Céréghino, R.; Leroy, C.; Carrias, J.-F.; Pelozuelo, L.; Ségura, C.; Bosc, C.; Dejean, A. & Corbara, B. 2011. Ant-plant mutualisms promote functional diversity in phytotelm communities. *Functional Ecology* 25: 954–963. doi: 10.1111/j.1365-2435.2011.01863.x.
- Cheng, H.; Sinha, A.; Cruz, F.W.; Wang, X.; Edwards, R.L.; D'Horta, F.M.; Ribas, C.C.; Vuille, M.; Stott, L.D. & Auler, A.S. 2013. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nature communications* 4: 1–6. doi: 10.1038/ncomms2415.
- Daly, D.C. & Mitchell, J.D. 2000. Lowland vegetation of tropical South America. *In* Lentz, D.L. (Ed.). *Imperfect Balance: landscape transformations in the Precolumbian Columbia University Press, Americas*. New York. Pp. 391–454
- Gallagher, R. V.; Beaumont, L.J.; Hughes, L. & Leishman, M.R. 2010. Evidence for climatic niche and biome shifts between native and novel ranges in plant species introduced to Australia. *Journal of Ecology* 98: 790–799. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01677.x.
- Granville, J.-J. 1982. Rain Forest and xeric flora refuges in French Guiana. *In* Prance, G.T. (Ed.). *Biological Diversification in the Tropics*. New York: Columbia University Press. Pp. 159–182.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34: 427–433.
- Grinnell, J. 1924. *Geography and Evolution*. *Ecology* 5: 225–229.
- Guisan, A. & Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993–1009. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x.
- Hijmans, R.J.; Cameron, S.E.; Parra, J.L.; Jones, P.G. & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978. doi: 10.1002/joc.1276.
- Leme, E.M.C. and Siqueira-Filho, J.A. 2006. Taxonomia de bromélias dos fragmentos de Mata Atlântica de Pernambuco e Alagoas. *In*: Leme, E.M.C. & Siqueira-Filho, J.A. (Eds.). *Fragmentos de Mata Atlântica do Nordeste - biodiversidade, conservação e suas bromélias*, 1st edition. Andrea Jakobsson Estúdio, Rio de Janeiro. Pp. 191–381.
- Leroy, C.; Corbara, B.; Pélozuelo, L.; Carrias, J.-F.; Dejean, A. & Céréghino, R. 2012. Ant species identity mediates reproductive traits and allocation in an ant-garden bromeliad. *Annals of Botany* 109: 145–52. doi: 10.1093/aob/mcr253.
- Mandle, L.; Warren, D.L.; Hoffmann, M.H.; Peterson, A.T.; Schmitt, J. & von Wettberg, E. J. 2010. Conclusions about niche expansion in introduced *Impatiens walleriana* populations depend on method of analysis. *PloS One* 5: e15297. doi: 10.1371/journal.pone.0015297.
- Morrone, J.J. 2010. América do Sul e geografia da vida: comparação de algumas propostas de regionalização. *In*: Carvalho, C.J.B. de and Almeida, E.A.B. de (Eds.). *Biogeografia da América do Sul*. Roca, São Paulo. Pp. 14–40
- mediates reproductive traits and allocation in an ant-garden bromeliad. *Annals of Botany* 109: 145–52. doi: 10.1093/aob/mcr253.
- Pearman, P.B.; Guisan, A.; Broennimann, O. & Randin, C.F. 2008. Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 149–158. doi: 10.1016/j.tree.2007.11.005.
- Petitpierre, B.; Kueffer, C.; Broennimann, O.; Randin, C.; Daehler, C. & Guisan, A. 2012. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders. *Science* 335: 1344–1348. doi: 10.1126/science.1215933.
- Smith, L.B. & Downs, R.J. 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica* 14: 1493–2142.
- Steyermark, J.A. 1982. Relationships of some Venezuelan forest refuges with Lowland Tropical Floras. *In*: Prance, G.T. (Ed). *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, Pp. 182–220.
- Webber, B.L.; Le Maitre, D.C. & Kriticos, D.J. 2012. Comment on “Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders”. *Science* 338: 193; author reply 193. doi: 10.1126/science.1225980.