

**ESTADO DE MATO GROSSO
SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO**



**SÍNDROMES DE DISPERSÃO E POLINIZAÇÃO DE
COMUNIDADES LENHOSAS DE CERRADO SENTIDO
RESTRITO SOBRE DOIS SUBSTRATOS**

NADJARRINY WINCK LÚCIO

**Nova Xavantina-MT
Fevereiro de 2016**

SÍNDROMES DE DISPERSÃO E DE POLINIZAÇÃO COMUNIDADES LENHOSAS DE CERRADO SENTIDO RESTRITO SOBRE DOIS SUBSTRATOS

NADJARRINY WINCK LÚCIO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso – *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestra.

Orientador: Dr. Eddie Lenza de Oliveira

Coorientador: Dr. Henrique Augusto Mews

Nova Xavantina-MT

Fevereiro de 2016

L586i Lúcio, Nadjarriny Winck (1991 -).

Síndrome de dispersão e de polinização comunidades lenhosas de cerrado sentido restrito sobre dois substratos. / Nadjarriny Winck Lúcio. Nova Xavantina: [s.n], 2016.

48 f.: il.

Orientadora: Eddie Lenza de Oliveira

Coorientador: Henrique Augusto Mews

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) - Universidade do Estado de Mato Grosso – UNEMAT. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, 2016.

1. Comunidade savânica.
2. Espécies lenhosas.
3. Biodiversidade.
4. Cerrado – Brasileiro. I. Título.

CDU – 581.54(81)

Bibliotecária: Thais Caroline Souza Silva – CRB 1/2921.

*Aos meus maiores amores,
José Maria Lúcio e
Marzeli Inês Winck, dedico.*

AGRADECIMENTOS

Às minhas rainhas, **Marzeli Inês Winck, Lúcia Maria Winck e Aguida Bataglini Lúcio**, aos meus reis, **José Maria Lúcio, Eugênio Winck e Antônio Lúcio Aparecido** (*In memoriam*), que sempre foram os principais pilares para minha formação pessoal. Quero mostrar também, todo o meu carinho aos meus irmãos, **José Pablo Winck Lúcio, Douglas Bataglini e Matheus Lúcio**, que são os “chatos” mais importantes na minha vida. Por fim, e não menos importantes, aos meus **tios, tias, primos e primas** pelo carinho e amor, Amo vocês.

Ao meu orientador **Eddie Lenza de Oliveira**, e coorientador **Henrique Augusto Mews**, que me apoiaram durante toda a elaboração deste estudo e contribuíram imensamente para o mesmo. Também ao **Dr. Divino Vicente Silvério** e ao **Dr. Dilermando Pereira Lima Junior** que integraram minha banca de qualificação e de defesa e contribuíram com valiosas sugestões.

Aos meus amigos do LECOT **Eddie, Leonardo, Josias, Ana Clara, Henrique, Keila, Joana e Hélio** que além de vivenciarmos muitos momentos especiais, sempre me apoiaram e ajudaram na realização deste trabalho. E um agradecimento especial ao **Leonardo** e ao **Leandro** por terem baixado diversos *papers*, independente do momento ou horário, obrigada pela paciência, vocês são uns amores. E também aos **meus amigos de Mestrado**, por trocarmos diversas experiências de trabalhos e pelas diversas festinhas e encontros que fizemos para relaxar (hahahaha).

Ao **Dr. José Roberto Rodrigues Pinto, Dr. Eddie Lenza** e **equipes** pelo fornecimento do banco de dados e ao **Eugênio Alves Macedo de Oliveira e Hélder Consolaro** pela ajuda na compilação das síndromes de dispersão e polinização. E aos professores **Dr. Thiago Bernardi Vieira e Dr. Guarino Rinaldi Colli** que ajudaram muito na elaboração do estudo.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT, *campus* de Nova Xavantina e todos os docentes que de alguma forma me ajudaram. Agradeço também à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudo.

À todas as pessoas que estiveram em algum momento da minha vida me apoiando, incentivando, chorando e sorrindo...Aprendi muito com cada uma. Dentre tantos, quero deixar também a minha gratidão aos meus amigos **Mariângela, Fernando, Lorryne, Esther, Tiago e Maria das Graças** pelo amor e amizade. E especial, a **minha marida (Lola)** que esteve presente em todos os momentos... Obrigada irmã/amiga/marida.

SUMÁRIO

Capítulo 1. Variações nas síndromes de dispersão entre comunidades savânicas sobre substratos distintos no Brasil Central: implicações para conservação	1
RESUMO.....	1
ABSTRACT	2
INTRODUÇÃO.....	3
MATERIAL E MÉTODOS	4
Área de estudo.....	4
Tratamento dos dados e preparação das matrizes.....	5
Determinação das síndromes de dispersão.....	6
Análise dos dados.....	6
RESULTADOS	9
DISCUSSÃO	16
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	19
Capítulo 2. Formações savânicas arbustivo-arbóreas de Cerrado sobre diferentes substratos possuem mecanismos de polinização distintos?.....	23
RESUMO.....	23
ABSTRACT	24
INTRODUÇÃO.....	25
MATERIAL E MÉTODOS	26
Áreas de estudo.....	26
Tratamento dos dados e preparação das matrizes.....	27
Determinação das síndromes de polinização.....	27
Análise dos dados.....	28
RESULTADOS	28
DISCUSSÃO	31
Padrões Gerais.....	31
3.2. Comparações entre ambientes.....	32
3.3. Comparações das análises	34
Implicações para conservação.....	35
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	35

Capítulo 1. Variações nas síndromes de dispersão entre comunidades savânicas sobre substratos distintos no Brasil Central: implicações para conservação¹

RESUMO

As fisionomias savânicas do Cerrado ocorrem tanto sobre relevo plano e solos profundos (Cerrado Típico) quanto sobre solos rasos e com afloramentos rochosos e relevo íngreme (Cerrado Rupestre). Estas fisionomias diferem entre si quanto à densidade de plantas (menor no Cerrado Rupestre devido às limitações do substrato) e as abundâncias relativas das espécies que as compõem. Ainda, a deciduidade foliar das plantas lenhosas é menor e o clima é mais ameno no Cerrado Típico do que no Cerrado Rupestre. Desse modo, hipotizamos que: 1. As síndromes de dispersão dos diásporos diferem entre as duas fisionomias, particularmente quando consideramos as abundâncias de indivíduos; 2. A dispersão pelo vento é mais frequente no Cerrado Rupestre e a dispersão por animais ocorre com mais frequência no Cerrado Típico. Empregando modelos lineares mistos generalizados (GLMM), nós comparamos as frequências das síndromes de espécies lenhosas entre 16 sítios de Cerrado Típico e 16 sítios de Cerrado Rupestre distribuídos ao longo do Cerrado. Essas comparações foram conduzidas em nível específico (ocorrência das espécies) e de individual (abundância de indivíduos), tanto para a comunidade (todas as espécies de cada sítio) quanto para as principais espécies (abundância $\geq 1,4\%$ em cada sítio, que representa a abundância relativa média de todos os sítios). Nossa primeira hipótese foi corroborada, uma vez que, tanto para a comunidade quanto para as principais espécies, nas análises em nível específico não houve diferenças quanto às frequências das síndromes de dispersão entre as duas fisionomias, mas em nível individual houve maior frequência de zoocoria no Cerrado Típico. Nossa segunda hipótese foi parcialmente confirmada uma vez que a zoocoria foi mais frequente no Cerrado Típico do que no Cerrado Rupestre, mas a frequência de anemocoria foi semelhante entre as duas fisionomias. Concluimos que as diferenças entre as análises em nível específico e individual têm implicações diretas para a conservação, uma vez que a maior abundância de plantas dispersas por animais e a maior conversão da vegetação nativa do Cerrado Típico (fácil mecanização devido ao relevo plano e solos profundos) em relação ao Cerrado Rupestre (difícil mecanização,

¹ * Este artigo será submetido na revista *Biodiversity and Conservation*

devido ao relevo acidentado e solos rasos e rochosos), afetam não só as espécies lenhosas, mas também a fauna associada de agentes dispersores.

Palavras-Chave: Relação planta-dispersor, Fauna, Propágulos, Diásporos

ABSTRACT

The different savanna phytophysiognomies of the Brazilian Cerrado biome are found on both flat terrain with deep soils (Typical Cerrado) and hilly ground with shallow soils and rocky outcrops (Rocky Cerrado). These vegetation types vary in their plant density (lower in the Rocky Cerrado due to the limitations of the substrate) and the relative abundance of their component species. The climate is also less rigorous in the Typical Cerrado, and deciduous leaf-fall in the woody plants is less accentuated. Given these differences, we hypothesize that (i) diaspora dispersal syndromes will vary between phytophysiognomies, in particular in relation to the abundance of individuals; (ii) anemochory will be more common in the Rocky Cerrado and zoochory in the Typical Cerrado. Using a Mixed Generalized Linear Model (MGLM), we compared the frequencies of the different dispersal syndromes of woody plant species at 16 Typical Cerrado sites and 16 Rocky Cerrado sites distributed throughout the Cerrado biome. These comparisons focused on the species (occurrence of species) and individual (abundance of individuals) levels in the communities (all the species present at a given site) and a subset of the principal species (abundance higher than average – 1.4% – at each site). Our first hypothesis was confirmed for both communities and the principal species, given that a higher frequency of zoochory was recorded in the Typical Cerrado, even though differences were not found at the species level. Our second hypothesis was partially confirmed, given that zoochory was more frequent in the Typical Cerrado than the Rocky Cerrado, although the frequency of anemochory was similar between the two phytophysiognomies. We conclude that the differences between vegetation types at both species and individual levels have important implications for conservation, given that the greater abundance of zoochoric plants and the higher deforestation rates of the Typical Cerrado (easily adapted to mechanized farming due to its flat topography and deep soils) in comparison with the Rocky Cerrado (hilly terrain and shallow, rocky soils impede mechanized farming) affect not only the community of woody plants, but also the associated of dispersal agents.

Key words: Plant-Pollinator relationship, Fauna, Propagules, Diaspores

INTRODUÇÃO

As savanas mundiais ocupavam originalmente 20 milhões de km² e ocorrem principalmente na região tropical (Goedert et al 2008), onde a topografia é variada e condições edáficas são distintas (Cole 1986). Devido à grande extensão territorial, as savanas são encontradas sobre variados tipos de solos - desde planos até montanhosos - e comportam alta heterogeneidade vegetacional (Silva et al. 2006; Ribeiro & Walter 2008). Na América do Sul ocorre uma extensa área de savana conhecida como Cerrado, a qual apresenta a maior biodiversidade entre todas as savanas mundiais e elevado número de espécies endêmicas e raras (Myers et al. 2000; Klink 2005; Mittermeier et al. 2011). No Cerrado, no entanto, muitas espécies estão ameaçadas de extinção, já que os ambientes de relevo plano e solos profundos vêm sendo massivamente convertidos em áreas de agricultura e pastagens (Myers et al. 2000; Klink 2005; Sano et al. 2008; Mittermeier et al. 2011). Desse modo, os ambientes de serras e de montanhas podem se tornar os poucos refúgios para a flora e a fauna do Cerrado (Klink 2005).

No Cerrado, estudos pontuais que compararam a vegetação e a flora de comunidades lenhosas de savanas sobre relevo plano e solos profundos (*i.e.*, Cerrado Típico) com savanas sobre relevo íngreme e solos rasos com afloramentos rochosos (*i.e.*, Cerrado Rupestre) mostraram que a composição florística é similar entre esses ambientes (Gomes et al. 2011; Maracahipes et al. 2011; Abreu et al. 2012; Reis et al. 2012; Lemos et al. 2013). Adicionalmente, Mews et al. (2014) compararam estes dois tipos de savanas em distintas localidades no Brasil Central e encontraram semelhanças na composição e diversidade de espécies. No entanto, estes autores mostraram diferenças marcantes nos tamanhos populacionais, e concluíram que esses dois ambientes não podem ser considerados equivalentes, mas sim complementares, em termos florísticos. Mesmo que os solos e o relevo tenham sido apontados como importantes moduladores abióticos das diferenças na ocorrência e abundância de espécies lenhosas entre esses ambientes (Mews et al. 2016), uma porção substancial dessa variação permanece sem explicação.

O modo de dispersão dos diásporos é um dos fatores determinantes no sucesso do estabelecimento das plantas em distintos ambientes do Cerrado (Oliveira & Moreira 1992; Vieira et al. 2002) e também em outras savanas mundiais (Werner 1991; Hovestadt et al. 1999). Este processo cria a expectativa de que existe uma relação causal entre as síndromes de dispersão e a estruturação de comunidades, e tendo em vista que a heterogeneidade ambiental influencia a abundância e o padrão de mobilidade dos

dispersores (Abadia 2016), esta relação deve ser diferente para locais com distintas características de substrato, como as formações savânicas de Cerrado sobre solos mais profundos e em relevo plano e aquelas sobre solos rasos, rochosos e em relevo íngreme. Nesse sentido, estudos sobre biologia reprodutiva de plantas são úteis para a compreensão e conservação da flora de ambientes remanescentes do Cerrado, uma vez que a interação das plantas com os agentes dispersores pode modular a distribuição espacial, a estrutura trófica, a riqueza e a abundância de espécies e a continuidade da vegetação (Bawa et al. 1985). Desse modo, é necessário entender o papel ecológico das síndromes de dispersão nas comunidades vegetais do Cerrado não só em nível específico, como diversos estudos já vêm mostrando (Vieira et al. 2002; Martins & Batalha 2006; Reis et al. 2012), mas também em nível individual, pois sabemos que a abundância específica difere entre os ambientes (Mews et al. 2014).

Neste estudo, comparamos as síndromes de dispersão das espécies lenhosas de formações savânicas de Cerrado sobre dois substratos distintos para responder à seguinte questão: ambientes adjacentes de Cerrado Típico e de Cerrado Rupestre diferem em relação às frequências de espécies e de indivíduos lenhosos com diferentes síndromes de dispersão? Hipotetizamos que: i) as síndromes de dispersão dos diásporos diferem entre as duas fisionomias, particularmente quando consideramos as abundâncias de indivíduos; ii) a dispersão pelo vento é mais frequente no Cerrado Rupestre e a dispersão por animais ocorre com mais frequência no Cerrado Típico. Nossas hipóteses estão apoiadas nas premissas de que: i) no Cerrado Rupestre a vegetação lenhosa tem menor densidade de indivíduos (Mews et al. 2014) e maior deciduidade foliar (Silvério & Lenza 2010) do que no Cerrado Típico, pois o substrato rochoso pode limitar o estabelecimento das plantas (Motta et al. 2002; Oliveira Filho & Ratter 2002; Ribeiro & Walter 2008) e, portanto, favorecer a dispersão mediada pelo vento; ii) o relevo plano, os solos profundos e as maiores densidades de plantas no Cerrado Típico poderiam maximizar as condições de forrageamento e conseqüentemente a dispersão dos propágulos mediada por animais neste ambiente.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo. Neste estudo, investigamos 16 localidades e 32 sítios de vegetação savânica no Brasil Central, que abrangeram seis graus de latitude e de longitude (Figura 1; veja Tabela 1) e ampla variação altitudinal e pluviométrica (veja Tabela 1). Em cada localidade amostramos a vegetação lenhosa em um hectare sobre relevo plano e solos

profundos (Cerrado Típico - CT) e um hectare em relevo íngreme e solos rasos com afloramentos rochosos (Cerrado Rupestre - CR) com os mesmos procedimentos de amostragem (Figura 1; veja Tabela 1). Essas localidades estão distribuídas dentro da área de abrangência do Cerrado nos estados de Goiás, Tocantins e Mato Grosso (Figura 1). Em cada sítio amostramos todas as plantas lenhosas (incluindo lianas e monocotiledôneas das famílias Velloziaceae e Arecaceae) com diâmetro ≥ 5 cm a 30 cm acima da superfície do solo.

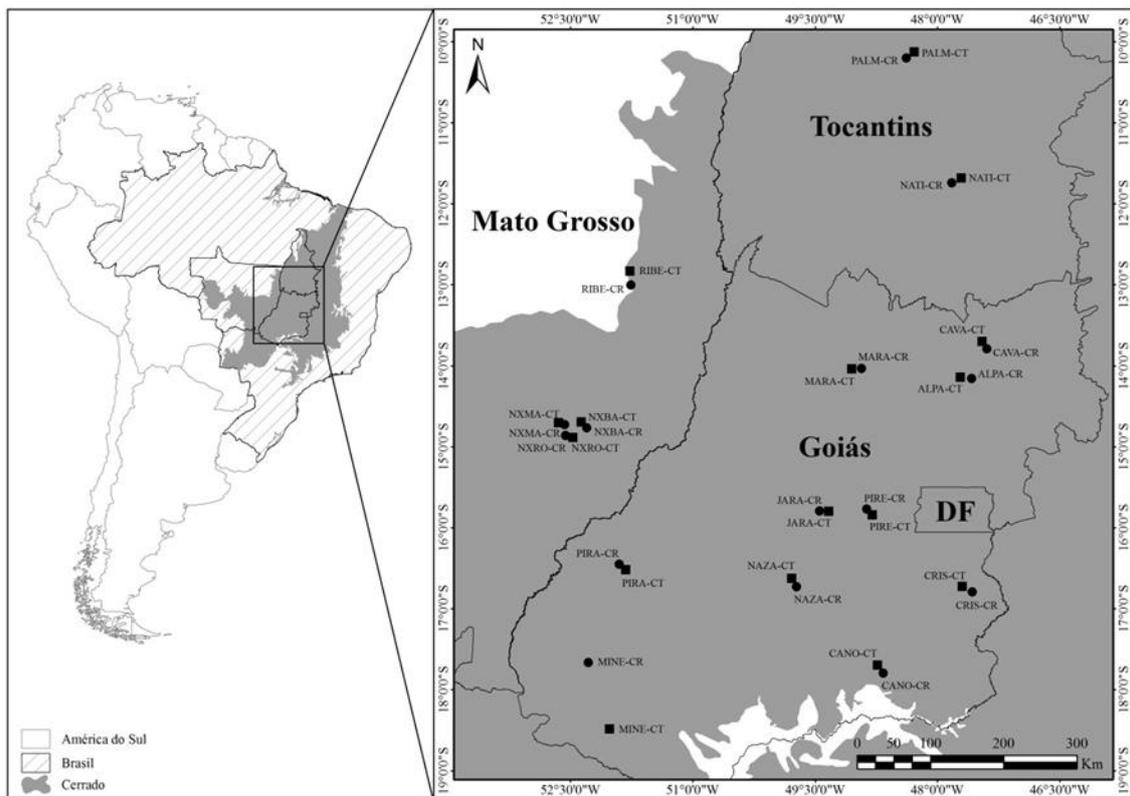


Figura 1. Sítios de Cerrado Típico (CT = ■) e Cerrado Rupestre (CR = ●) amostrados em 16 localidades no Brasil Central. Veja os nomes completos dos sítios e das localidades na Tabela 1.

Tratamento dos dados e preparação das matrizes. A partir das listas florísticas, corrigimos e atualizamos a grafia dos nomes dos táxons de acordo com a Lista de Espécies da Flora do Brasil (2015). Esse procedimento evitou duplicidade de entrada de uma mesma espécie de diferentes estudos, e para os indivíduos que foram identificados somente em nível genérico nas diferentes áreas consideramos como sendo diferentes espécies (n=17). Por fim, elaboramos uma matriz com as densidades das espécies e suas respectivas síndromes de dispersão nos sítios de CT e CR.

Determinação das síndromes de dispersão. Definimos a síndrome de dispersão de cada espécie mediante revisão bibliográfica em literatura especializada (Lorenzi 1998; Baccaro et al. 1999; Lorenzi 2000; Pinheiro & Ribeiro 2001; Motta-Junior & Lombardi 2002; Pereira 2002; Ribeiro & Tabarelli 2002; Silva-Junior 2005; Souza 2005; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Gressler et al. 2006; Lorenzi 2009; Stefanello et al. 2009; Ishara & Maimoni-Rodella 2011; Jacobi & Carmo 2011; Leão et al. 2011; Kulmann 2012; Silva-Junior 2012). Seguimos a classificação das síndromes de dispersão proposta por Van Der Pijl (1982), que considera: espécies zoocóricas (as dispersas por animais), anemocóricas (as dispersas pelo vento); e autocóricas (autodispersão). Não definimos as síndromes de dispersão de indivíduos identificados somente em nível de família, uma vez que uma mesma família botânica pode ter espécies com diferentes síndromes de dispersão. Para espécimes identificados até nível genérico nós determinamos as síndromes de dispersão considerando as informações da literatura em nível de gênero.

Análise dos dados. Comparamos as síndromes de dispersão entre CT e CR por meio de modelos lineares mistos generalizados (GLMM). Sempre considerando o sítio como variável preditora e a síndrome de dispersão como variável resposta. Realizamos no total quatro comparações: duas considerando toda a comunidade e duas levando em conta somente as principais espécies em cada ambiente. Considerando toda a comunidade comparamos: A frequência das síndromes de dispersão com o número total de espécies em cada ambiente (modelo 1) e a frequência das síndromes de dispersão com o número total de indivíduos com cada síndrome (modelo 2). Considerando apenas as principais espécies em cada sítio, comparamos entre ambientes o número de espécies apresentando cada síndrome de dispersão (modelo 3) e a frequência de indivíduos apresentando cada síndrome de dispersão (modelo 4). Para a seleção das principais espécies, excluimos as espécies cuja abundância relativa foi menor que 1,4% em cada sítio. Esse valor representa a média das abundâncias relativas calculadas separadamente para todos os 32 sítios. Em cada uma das comparações as áreas de cada localidade que são adjacentes ou próximas foram consideradas como fator aleatório, controlando assim o efeito local, já que os diferentes ambientes de cada localidade podem apresentar semelhanças somente pelo fato de serem adjacentes ou próximas (veja Figura 1 e Tabela 1). Para avaliar a significância da diferença entre ambientes comparamos por meio do

Tabela 1. Caracterização das localidades e dos sítios de Cerrado Típico (CT) e de Cerrado Rupestre (CR) amostrados em 16 localidades no Brasil Central. GO= Goiás; TO= Tocantins; MT= Mato Grosso.

Localidade	Sítio	Precipitação (mm)	Temperatura (°C)	Altitude (m)	Coordenadas geográficas
Alto Paraíso de Goiás (GO) ¹	ALPA-CT*	1.816	21,8	1.179	14°08'32,9"S e 47°43'04,6"O
	ALPA-CR*	1.789	21,9	1.162	14°09'25,7"S e 47°36'25,6"O
Caldas Novas (GO) ¹	CANO-CT*	1.439	22,1	1.001	17°45'33,6"S e 48°41'06,9"O
	CANO-CR*	1.409	22,7	901	17°47'42,2"S e 48°39'50,3"O
Cavalcante (GO) ¹	CAVA-CT*	1.690	23,9	784	13°44'58,6"S e 47°24'51,5"O
	CAVA-CR*	1.710	23,8	814	13°47'29,8"S e 47°23'41,9"O
Cristalina (GO) ¹	CRIS-CT*	1.365	21,0	1.049	16°43'31,1"S e 47°41'50,5"O
	CRIS-CR*	1.386	20,7	1.123	16°47'30,6"S e 47°34'22,8"O
Jaraguá (GO) ¹	JARA-CT*	1.662	23,1	870	15°47'54,6"S e 49°19'58,6"O
	JARA-CR*	1.658	23,5	790	15°47'33,3"S e 49°20'35,4"O
Mara Rosa (GO) ¹	MARA-CT*	1.839	24,8	564	14°02'11,5"S e 49°02'59,2"O
	MARA-CR*	1.858	24,8	577	14°01'53,7"S e 49°00'11,0"O
Mineiros (GO) ¹	MINE-CT*	1.578	23,3	702	18°28'58,3"S e 52°01'07,9"O
	MINE-CR*	1.637	23,1	760	17°39'53,1"S e 52°16'39,7"O
Nazário (GO) ¹	NAZA-CT*	1.488	22,9	844	16°37'29,8"S e 49°47'05,2"O
	NAZA-CR*	1.470	23,4	735	16°41'00,5"S e 49°45'33,1"O
Piranhas (GO) ¹	PIRA-CT*	1.708	23,3	756	16°27'23,0"S e 51°53'46,0"O
	PIRA-CR*	1.702	23,4	725	16°26'55,0"S e 51°53'58,0"O
Pirenópolis (GO) ¹	PIRE-CT*	1.561	21,1	1.254	15°47'52,0"S e 48°49'43,0"O
	PIRE-CR*	1.551	21,1	1.179	15°48'13,1"S e 48°49'39,9"O
Palmas (TO) ²	PALM-CT*	1.850	25	200	10°12'50,32"S e 48°22'5,89"O
	PALM-CR*	1.850	25	400	10°10'42,58"S e 48°16'45,89"O
Natividade (TO) ²	NATI-CT*	1.600	26	300	11°38'35,06"S e 47°42'2555"O
	NATI-CR*	1.600	26	1.000	11°41'34,74"S e 47°42'5,98"O
Ribeirão Cascalheira (MT) ³	RIBE-CT**	1.300	24,9	325	12°50'S e 51°45'O
	RIBE-CR**	1.300	24,9	403	13°00'S e 51°45'O

Localidade	Ambiente	Precipitação (mm)	Temperatura (°C)	Altitude (m)	Coordenadas geográficas
Nova Xavantina (MT) ⁴	NXBA-CT*	1.520	25	340	14°41'S e 52°20'O
	NXBA-CR*	1.520	25	380	14°41'S e 52°20'O
Nova Xavantina (MT) ⁵	NXMA-CT*	1.520	25	300	14°44'S e 52°34'O
	NXMA-CR*	1.520	25	410	14°44'S e 52°33'O
Nova Xavantina (MT) ⁵	NXRO-CT*	1.520	25	440	14°48'S e 52°34'O
	NXRO-CR*	1.520	25	340	14°48'S e 52°35'O

¹Mews et al. (2014); ²Lemos et al. (2013); ³Maracahipes Santos et al. (2015); ⁴Gomes et al. (2011); ⁵Abadia (2016); *Sítios amostrados a partir de 10 parcelas de 20 × 50 m (1 ha) com a distância mínima de 50 m entre elas; **Sítio amostrado a partir de 1 parcela de 100 × 100 m dividida em 25 subparcelas contíguas de 20 × 20 m (1 ha).

teste de Qui-quadrado, cada modelo com um modelo nulo (*i.e.*, modelo sem o efeito dos sítios sobre as síndromes).

Ao testarmos os quatro modelos, somente à síndrome zoocórica apresentou diferença significativas nas comparações do número de indivíduos (modelo 2 e 4). Diante disso, realizamos uma análise de espécies indicadoras (*IndVal*) somente para a síndrome de zoocoria, para entender se um determinado grupo de agente dispersor estava mais associado a um dos dois ambiente. Para isso, filtramos os dados de ocorrência e abundância das espécies zoocóricas em cada sítio e usamos o valor indicador individual (*IndVal*) de uma Análise de Espécies Indicadoras (ISA) (Dufrene & Legendre 1997) para selecionar as espécies indicadoras de cada ambiente. Por fim, considerando apenas as espécies exclusivas de cada um dos ambientes, aplicamos um teste G para comparar as frequências das síndromes de dispersão entre Cerrado Típico e Cerrado Rupestre e com isso, avaliar se a exclusividade de espécies em cada um dos ambientes está associada a uma síndrome específica. Realizamos os GLMM com o pacote *lme4* (Bates et al. 2014) e distribuição binomial e a análise *IndVal* (Dufrene & Legendre 1997) com os pacotes *Indicspecies* (Caceres & Legendre 2009) e *labdsv* (Roberts 2013) no programa R[®] 3.0.2 (R Core Team 2015). Realizamos o teste G de independência com correção de Williams no programa BioEstat versão 5.0 (Ayres et al. 2007). Adotamos nível de significância de 5% em todas as análises.

RESULTADOS

Compilamos informações de 44.412 indivíduos e 319 espécies distribuídas em 150 gêneros e 57 famílias. Identificamos 38 táxons até nível de gênero (11,9% do total) e 12 até nível de família. Um táxon não foi identificado em nenhum nível taxonômico. Determinamos as síndromes de dispersão de 44.343 indivíduos (Tabela 2) distribuídos em 308 espécies, 150 gêneros e dois indivíduos da família Myrtaceae. No Cerrado Típico, registramos 24.918 indivíduos e 224 espécies, das quais 35 são exclusivas deste ambiente (Tabela 3). Quanto às síndromes de dispersão em Cerrado Típico, 71,4% são zoocóricas, 20% são anemocóricas e 8,6% são autocóricas (Tabela 3). No Cerrado Rupestre, encontramos 19.425 indivíduos, distribuídos em 260 espécies, das quais 63 são exclusivas deste ambiente. Dentre as espécies que ocorreram no CR, 63,5% são zoocóricas, 22,2% são anemocóricas e 14,3% são autocóricas (Tabela 3). Os dois ambientes compartilham 175 espécies (56,8% do total).

Tabela 2. Síndromes de dispersão das espécies para a comunidade (todas espécies) e para as principais espécies (densidade e abundância $\geq 1,4\%$ em cada sítio) considerando dados de ocorrência das espécies e de abundância de indivíduos em sítios de Cerrado Típico (CT) e de Cerrado Rupestre (CR) amostrados no Brasil Central. Nomes completos das localidades vide Tabela 1.

Ambiente CT	Comunidade						Ambiente CR	Comunidade					
	Espécie			Indivíduo				Espécie			Indivíduo		
	ANE	AUT	ZOO	ANE	AUT	ZOO		ANE	AUT	ZOO	ANE	AUT	ZOO
ALPA	25	5	41	1126	329	599	ALPA	20	11	40	260	1243	474
CANO	22	0	37	790	0	868	CANO	26	1	38	818	149	389
CAVA	26	2	56	553	6	815	CAVA	30	5	45	631	165	524
CRIS	27	5	38	531	247	523	CRIS	26	5	49	393	74	478
JARA	28	3	32	970	222	721	JARA	26	2	33	764	123	866
MARA	32	2	48	376	50	926	MARA	29	3	34	566	19	576
MINE	30	2	56	1036	95	2326	MINE	29	4	49	652	55	1044
NAZA	24	0	40	429	0	755	NAZA	30	3	27	705	19	457
PIRA	23	1	33	451	2	624	PIRA	28	2	31	691	6	234
PIRE	14	3	37	360	88	700	PIRE	19	5	37	120	165	329
PALM	24	2	35	416	6	597	PALM	26	1	51	271	3	575
NATI	31	1	49	596	17	595	NATI	21	4	28	390	247	357
RIBE	23	0	52	266	0	1424	RIBE	22	0	42	303	0	493
NXBA	35	2	51	644	30	915	NXBA	30	2	40	952	8	670
NXMA	37	2	42	979	13	551	NXMA	23	1	30	451	15	292
NXRO	24	1	43	513	3	835	NXRO	34	1	40	758	6	645
Total	425	31	690	10036	1108	13774	Total	419	50	614	8725	2297	8403

Ambiente CT	Principais espécies						Ambiente CR	Principais espécies					
	Espécie			Indivíduo				Espécie			Indivíduo		
	ANE	AUT	ZOO	ANE	AUT	ZOO		ANE	AUT	ZOO	ANE	AUT	ZOO
ALPA	6	3	8	1025	325	346	ALPA	4	6	4	148	1180	208
CANO	8	0	13	689	0	704	CANO	14	1	5	777	149	253
CAVA	7	0	11	393	0	592	CAVA	8	3	10	529	154	378
CRIS	7	3	7	392	245	314	CRIS	7	2	11	292	66	334
JARA	9	2	10	775	220	554	JARA	12	1	12	646	120	703
MARA	7	1	12	225	37	751	MARA	11	0	11	470	0	443
MINE	6	1	12	748	50	1801	MINE	7	0	8	459	0	787
NAZA	8	0	12	338	0	630	NAZA	11	0	8	625	0	377
PIRA	10	0	9	397	0	499	PIRA	10	0	6	593	0	149
PIRE	7	2	12	311	73	602	PIRE	5	2	10	65	151	254
PALM	10	0	14	336	0	505	PALM	7	0	15	217	0	461
NATI	8	1	11	502	17	441	NATI	7	2	8	324	243	260
RIBE	3	0	14	163	0	1100	RIBE	6	0	14	225	0	415
NXBA	10	1	13	494	27	710	NXBA	13	0	7	814	0	461
NXMA	9	0	6	810	0	318	NXMA	9	1	6	409	15	225
NXRO	8	0	14	426	0	675	NXRO	10	0	10	586	0	488
Total	123	14	178	8024	994	10542	Total	141	18	145	7179	2078	6196

Ane – Anemocórica; Aut - Autocórica; Zoo – Zoocórica

A inclusão das frequências de espécies em cada síndrome de dispersão não contribuiu para o ajuste dos modelos tanto quando considerada toda a comunidade quanto para as principais espécies (Tabela 4). Considerando a frequência de indivíduos, no entanto, os melhores modelos foram aqueles que incluíram a diferença entre os ambientes (Tabela 4). Desse modo, a seleção de modelos indicou diferença nas síndromes de dispersão entre ambientes quando se leva em conta a frequência de indivíduos, mas não para a frequência de espécies.

Tabela 3. Frequência e porcentagem (entre parênteses) das síndromes de dispersão de espécies exclusivas dos ambientes de Cerrado Típico (CT) e Cerrado Rupestre (CR) amostrados no Brasil Central.

Síndrome	Cerrado Típico	Cerrado Rupestre
Zoocórica	25 (71,4%)	40 (63,5%)
Anemocórica	7 (20%)	14 (22,2%)
Autocórica	3 (8,6%)	9 (14,3%)
Total	35	63

Considerando as comunidades como um todo, para o Cerrado Típico as frequências de espécies zoocóricas 60,2% (variação 50 a 69%), anemocóricas 37,1% (variação de 25 a 45%) e autocóricas 2,7% (variação de 0 a 7%). Para o Cerrado Rupestre as frequências de espécies zoocóricas 55,3% (variação de 45 a 65%), anemocóricas 40,3% (variação 31 a 50%) e autocóricas 4,4% (variação 0 a 15%). Assim, as frequências de espécies das três síndromes não diferiram entre os ambientes CT e CR (Tabela 5). Em nível de indivíduos, as frequências de espécies encontradas para o Cerrado Típico foram zoocóricas 56,7% (variação de 29 a 84%), anemocóricas 38,7% (variação de 15 a 63%) e autocórica 4,6% (variação de 0 a 19%). Para o Cerrado Rupestre as frequências de zoocórica 43,2% (variação de 23 a 61%), anemocórica 44,9% (variação de 13 a 60%) e autocórica 11,9% (variação de 0 a 62%). Assim, as frequências de indivíduos das três síndromes diferiram entre os ambientes CT e CR (Tabela 5).

Tabela 4. Modelos lineares mistos generalizados (GLMM) considerando as frequências de síndromes de dispersão para a comunidade e para as principais espécies (densidade e abundância $\geq 1,4\%$ em cada sítio) considerando dados de ocorrência das espécies e de abundância de indivíduos em sítios de Cerrado Típico (CT) e de Cerrado Rupestre (CR) amostrados no Brasil Central.

GL – Grau de liberdade; AIC - Critério de Informação de Akaike; BIC - Critério de Informação Bayesiano; χ^2 – Q-quadrado; χ^2 gl – grau de liberdade do Q-quadrado; $P(\chi^2)$ – P do teste; * $p < 0,05$; Modelo = Nosso Modelo.

Modelo 1 - Comunidade: dados de ocorrência								
	Gl	AIC	BIC	<i>logLik</i>	<i>deviance</i>	χ^2	χ^2 gl	$p(\chi^2)$
Modelo nulo 1	2	48,361	51,293	-22,181	44,361			
Modelo 1	5	48,809	56,137	-19,404	38,809	5,552	3	0,135
Modelo 2 - Comunidade: dados de abundância								
	Gl	AIC	BIC	<i>logLik</i>	<i>deviance</i>	χ^2	χ^2 gl	$p(\chi^2)$
Modelo nulo 2	2	48,361	51,293	-22,181	44,361			
Modelo 2	5	43,582	50,911	-16,791	33,582	10,779	3	0,012*
Modelo 3 - Principais espécies: dados de ocorrência								
	Gl	AIC	BIC	<i>logLik</i>	<i>deviance</i>	χ^2	χ^2 gl	$p(\chi^2)$
Modelo nulo 3	2	48,361	51,293	-22,181	44,361			
Modelo 3	5	49,192	56,521	-19,596	39,192	5,169	3	0,159
Modelo 4 - Principais espécies: dados de abundância								
	Gl	AIC	BIC	<i>logLik</i>	<i>deviance</i>	χ^2	χ^2 gl	$p(\chi^2)$
Modelo nulo 4	2	48,361	51,293	-22,181	44,361			
Modelo 4	5	44,248	51,577	-17,124	34,248	10,114	3	0,0176*

Tabela 5. Resultados numéricos dos modelos lineares mistos generalizados (GLMM) comparando as síndromes de dispersão para a comunidade e para as principais espécies (densidade e abundância $\geq 1,4\%$ em cada sítio) considerando dados de ocorrência das espécies e de abundância em sítios de Cerrado Típico (CT) e de Cerrado Rupestre (CR) amostrados no Brasil Central, * $p < 0,05$.

Modelo 2 – Comunidade: dados de abundância				
	Coefficiente padronizado	Erro-padrão	Z	P
Constante	-4,02	1,895	-2,121	0,033*
Anemocoria	0,0006	0,001	0,376	0,707
Autocoria	-0,0006	0,002	-0,275	0,782
Zoocoria	0,005	0,002	2,255	0,024*
Modelo 4 – Principais espécies: dados de abundância				
	Coefficiente padronizado	Erro-padrão	Z	P
Constante	-3,983	1,874	-2,126	0,033*
Anemocoria	0,0015	0,001	0,824	0,409
Autocoria	0,0006	0,002	0,257	0,797
Zoocoria	0,006	0,002	2,317	0,020*

Ainda que os modelos em nível de indivíduos indicaram diferenças entre os dois ambientes (Modelos 2 e 4, veja tabela 4) o sumário do modelo indicou diferença significativa somente para a síndrome de zoocoria (Tabela 5). Considerando apenas as principais espécies, as frequências de espécies zoocóricas, anemocóricas e autocóricas foram de 56,5%, 39,1% e 4,4% para Cerrado Típico e de 47,5%, 46,3% e 5,6% para Cerrado Rupestre, respectivamente. Em nível de indivíduos, as frequências foram 43,9%, 41,1% e 5,0% para o Cerrado Típico e 40,0%, 46,3% e 13,4% para o Cerrado Rupestre.

Ao selecionarmos as 191 espécies zoocóricas que ocorreram nos 32 sítios, registramos 13 espécies indicadoras do Cerrado Típico e apenas duas indicadoras do Cerrado Rupestre (Tabela 6). Por fim, não registramos diferenças ($G = 0,8$; $p = 0,6$) nas frequências das síndromes de dispersão das espécies exclusivas de cada ambiente (Tabela 3).

Tabela 6. Índice “valor indicador individual” do *IndVal*, ocorrência e proporção das espécies zoocóricas indicadoras de Cerrado Típico (CT) e Cerrado Rupestre (CR) amostradas no Brasil Central. **Ocorrência** – das 16 localidades estudadas em quantas delas a espécie apareceu (Frequência) e o número total de indivíduo da espécie nessas localidades (Abundância); **Proporção** – representação em porcentagem da espécie entre todas as síndromes e somente a zoocórica em cada sítio.

Sítios/Espécies Indicadoras	<i>IndVal</i>				Ocorrência				Proporção	
	Frequência		Abundância		Frequência		Abundância		Comunidade / Zoocoria	
	CT	CR	CT	CR	CT	CR	CT	CR	CT	CR
Cerrado Típico										
<i>Davilla elliptica</i>	0,720	0,280	0,720	0,227	16	13	2004	778	8,04 / 14,55	4,00 / 9,25
<i>Ouratea hexasperma</i>	0,708	0,292	0,663	0,256	15	14	731	302	2,93 / 5,30	1,55 / 3,59
<i>Pouteria ramiflora</i>	0,721	0,279	0,676	0,192	15	11	497	192	1,99 / 3,60	0,99 / 2,28
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	0,737	0,263	0,645	0,230	14	14	555	198	2,22 / 4,02	1,02 / 2,35
<i>Diospyros hispida</i>	0,848	0,152	0,689	0,057	13	6	228	41	0,91 / 1,65	0,21 / 0,48
<i>Enterolobium gummiferum</i>	0,938	0,063	0,645	0,004	11	1	15	1	0,06 / 0,10	0,005 / 0,01
<i>Erythroxylum tortuosum</i>	0,861	0,139	0,538	0,061	10	7	205	33	0,82 / 1,48	0,17 / 0,39
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	0,920	0,080	0,575	0,020	10	4	138	12	0,55 / 1,00	0,06 / 0,14
<i>Erythroxylum deciduum</i>	0,814	0,186	0,509	0,070	10	6	92	21	0,36 / 0,66	0,11 / 0,24
<i>Strychnos pseudoquina</i>	0,889	0,111	0,556	0,028	10	4	72	9	0,28 / 0,52	0,05 / 0,10
<i>Annona crassiflora</i>	0,973	0,027	0,547	0,003	9	2	142	4	0,57 / 1,03	0,02 / 0,04
<i>Stryphnodendron rotundifolium</i>	0,962	0,038	0,481	0,005	8	2	51	2	0,20 / 0,37	0,01 / 0,02
<i>Stryphnodendron adstringens</i>	1,000	0,000	0,438	0,000	7	0	101	0	0,40 / 0,73	0,0 / 0,0
Cerrado Rupestre										
<i>Copaifera langsdorffii</i>	0,030	0,970	0,002	0,424	1	7	1	32	0,00 / 0,01	0,16 / 0,38
<i>Schwartzia adamantium</i>	0,000	1,000	0,000	0,500	0	8	0	208	0,0 / 0,0	1,07 / 2,47
Total Geral							4832	1833	19,39 / 35,08	9,43 / 21,81

*em todas as espécies o valor de significância foi < 0,05;

DISCUSSÃO

Nossos resultados, baseados na ocorrência de espécies, revelaram que as comunidades de Cerrado Típico e Cerrado Rupestre apresentam frequências de síndromes de dispersão semelhantes. Esta conclusão é válida mesmo considerando somente as principais espécies em cada ambiente. Por outro lado, evidenciamos maior frequência de indivíduos com dispersão zoocórica no Cerrado Típico em relação ao Cerrado Rupestre, tanto para comunidade como um todo como para as principais espécies, corroborando nossa primeira hipótese. Assim, sugerimos que a heterogeneidade de micrositios no Cerrado Rupestre (Abadia 2016) promove aumento na riqueza e controla os tamanhos das populações das espécies com distintas síndromes. Por outro lado, a maior abundância de indivíduos de espécies zoocóricas no Cerrado Típico provavelmente está relacionada ao fato desse ambiente ocorrer em relevos planos com solos profundos e mais homogêneo em relação ao Cerrado Rupestre. Isso resulta em uma vegetação mais densa e em um ambiente mais favorável ao forrageamento, com mais recursos disponíveis aos animais dispersores. Ainda, o Cerrado Típico apresenta menor temperatura da superfície local do que o Cerrado Rupestre, seja pela maior cobertura lenhosa e menor deciduidade das plantas, ou pela presença de rochas que se aquecem mais rapidamente pela exposição direta a radiação solar tornando o Cerrado Rupestre mais quente durante a maior parte do dia (observação pessoal). Acreditamos que isso favorece maior tempo de permanência e forrageamento da fauna no Cerrado Típico e conseqüentemente maior disseminação dos diásporos das plantas zoocóricas. A confirmação dessa relação causal entre estrutura da vegetação e agentes dispersores bióticos nesse ambiente é dada pelo número seis vezes maior de espécies zoocóricas indicadoras no Cerrado Típico (treze espécies) do que no Cerrado Rupestre (duas espécies).

Tanto no Cerrado Típico quanto no Cerrado Rupestre há maior ocorrência de espécies zoocóricas, seguida de anemocóricas e autocóricas. Resultados semelhantes foram encontrados em outros estudos realizados em ambientes de Cerrado sentido restrito (Batalha & Mantovani 2000; Vieira et al. 2002; Silva et al. 2009; Reis et al. 2012) e em savanas amazônicas (Vieira et al. 2002). Assim, a maior ocorrência de espécies zoocóricas é um padrão comum nos ambientes tropicais (Howe & Smallwood 1982; Martins et al. 2007), incluindo os ambientes predominantemente savânicos. Esse

domínio de espécies zoocóricas sugere que comunidades lenhosas de savanas não diferem em termos da forma predominante de disseminação dos diásporos, independente do substrato ou da densidade de plantas. Além disso, a maior ocorrência de espécies zoocóricas atesta a importância das formações savânicas do Cerrado como importante fonte de recurso alimentar para a manutenção da fauna dispersora de sementes.

Os achados do presente estudo ainda tornaram evidente que não há distinção entre as comunidades de Cerrado Típico e Cerrado Rupestre quanto às frequências de espécies classificadas nas três principais síndromes de dispersão. Isso pode ser explicado pelo elevado percentual de espécies compartilhadas entre os dois ambientes (56,8% no presente estudo), fenômeno também evidenciado por Mews et al. (2014) para 20 das 32 comunidades aqui investigadas. Assim, nos afloramentos rochosos, a maior deciduidade foliar e a menor densidade de plantas da vegetação do Cerrado Rupestre em relação ao Cerrado Típico parecem não atuar como filtro de seleção para espécies com distintas síndromes de dispersão, contrariando nossa primeira hipótese de que a dispersão das espécies pelo vento seria predominante no Cerrado Rupestre.

Os substratos mais restritivos no Cerrado Rupestre parecem não afetar nenhum dos modos de dispersão presentes no Cerrado. Caso os substratos mais restritivos no Cerrado Rupestre agissem como filtro a algum modo de dispersão, seria esperado menor riqueza e diversidade de espécies neste ambiente em relação ao Cerrado Típico. No entanto, é sabido que além da composição florística similar, esses dois ambientes também apresentam riqueza e diversidade florística semelhantes, mesmo que eles comportem pronunciadas diferenças nas abundâncias das populações, com menores abundâncias registradas no Cerrado Rupestre (Maracahipes et al. 2011; Mews et al. 2014) (Abadia 2016). Mews et al. (2014) sugeriram e Abadia (2016) confirmaram que a maior heterogeneidade ambiental dos solos dentro e entre sítios de Cerrado Rupestre está relacionada à maior riqueza de espécies neste ambiente, tornando-o similar ao Cerrado Típico. Desse modo, se por um lado os afloramentos rochosos no Cerrado Rupestre diminuem o número de sítios disponíveis ao estabelecimento das plantas o que por sua vez reduz as abundâncias das populações, por outro a heterogeneidade do substrato promove o estabelecimento de plantas com distintas formas de dispersão, o que eleva a riqueza e a diversidade de espécies. Há duas evidências da ausência de seleção de espécies promovida pelos distintos substratos sob o Cerrado Típico e o

Cerrado Rupestre são: (i) a abundância de plantas nos 16 sítios de Cerrado Típico foi 22% superior àquela registrada nos 16 sítios de Cerrado Rupestre, enquanto o Cerrado Rupestre possui riqueza de espécies 14% superior àquela observada nos Cerrados Típicos; (ii) não houve diferenças quanto às frequências das três síndromes de dispersão daquelas espécies exclusivas de cada um dos dois ambientes. Em outras palavras, a exclusividade de espécies registradas em cada um dos dois ambientes não é promovida pelos modos de dispersão dos propágulos. Considerados em conjunto, nossos resultados não sugerem qualquer relação causal entre as distintas condições dos substratos e a capacidade de colonização das espécies mediada pelos distintos agentes dispersores.

Mesmo que não haja diferença entre Cerrado Típico e Rupestre em termos das síndromes de dispersão, a conversão preferencial das áreas de Cerrado Típico para atividades agropastoris coloca em risco a diversidade de espécies lenhosas, particularmente aquelas que são exclusivas desse ambiente. Mews et al. (2014), por exemplo, listaram 35 espécies como exclusivas de Cerrado Típico. Além disso, muitas espécies lenhosas zoocóricas consideradas indicadoras do Cerrado Típico (Tabela 6) ocorrem somente em baixa densidade no Cerrado Rupestre, como *Annona crassiflora*, *Stryphnodendron rotundifolium*, *Enterolobium gummiferum* e *Byrsonima verbascifolia*, ou simplesmente não ocorrem, como *Stryphnodendron adstringens* (Tabela 6). Adicionalmente, a conversão preferencial das áreas de Cerrado Típico representa um risco para grande parte da fauna, uma vez que, em decorrência da maior densidade das populações, os recursos alimentares são mais abundantes no Cerrado Típico em relação ao cerrado rupestre. Assim, o presente estudo evidencia a importância dos ambientes de Cerrado Típico para a fauna e também fornece evidências de que o Cerrado Rupestre não pode ser considerado equivalente ao Cerrado Típico para fauna, reforçando os achados de Mews et al. (2014).

Concluimos que não existe diferença na frequência de espécies apresentando as diferentes síndromes de dispersão nos ambientes savânicos tropicais sobre solos profundos (Cerrado Típico) e solos rasos (Cerrado Rupestre). Contudo, ambientes de solos profundos apresentam mais indivíduos com dispersão zoocórica e sugerimos que este resultado se deve ao fato de que as características bióticas e abióticas deste ambiente favorecem o estabelecimento de espécies dispersas por animais. Portanto, a utilização de ambos os níveis (número de espécies e densidade de indivíduos) é de grande importância para detectar diferenças na estruturação de comunidades, pois os

resultados têm implicações para a conservação, uma vez que a maior abundância de plantas dispersas por animais e a maior conversão da vegetação nativa do ambiente de solos profundos em relação ao ambiente de solos rasos afetam não só a riqueza de espécies lenhosas, mas também a fauna associada de agentes dispersores.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abreu MF, Pinto JRR, Maracahipes L, et al (2012) Influence of edaphic variables on the floristic composition and structure of the tree-shrub vegetation in typical and rocky outcrop cerrado areas in Serra Negra, Goiás State, Brazil. *Brazilian J Bot* 35:259–272. doi: 10.1590/S1806-99592012000300005
- Ayres M, Ayres JM, Ayres DL, Santos AAS (2007) *BioEstat 5.0: aplicações estatísticas na área das ciências bio-médicas*. Belém: Sociedade Civil de Mamirauá
- Baccaro FB, Drucker DP, Vale J do, et al (1999) Reserva Ducke: A biodiversidade amazônica através de uma grade.
- Batalha MA, Mantovani W (2000) Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Rev Bras Biol* 60:129–145. doi: 10.1590/S0034-71082000000100016
- Bates D, Maechler M, Bolker S, Walker B (2014) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. In: R Packag. version 1.1-7. <http://cran.r-project.org/package=lme4>.
- Bawa KS, Bulloch SH, Perry DR, et al (1985) Reproduction biology of tropical lowland rain forest tree. II. Pollination systems. *Am J Bot* 72:346–356.
- Caceres M, Legendre P (2009) Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference.
- Cole MM (1986) The savannas of South America. In: Cole MM (ed) *The Savannas: biogeography and geobotany*. London: Academic Press, pp 56–58
- Dufrene M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol Monogr* 345–366.
- Goedert WJ, Wagner E, Barcelhos A de O (2008) Savanas Tropicais: dimensão histórica e perspectivas. In: G. FF, L. F-NA (eds) *Savanas: Desafios e estratégias para o equilíbrio entre sociedade, agronegócio e recursos naturais*, Embrapa Ce. Planaltina, pp 49–80
- Gomes L, Lenza E, Maracahipes L, et al (2011) Comparações florísticas e estruturais entre duas comunidades lenhosas de cerrado típico e cerrado rupestre, Mato Grosso, Brasil. *Acta Bot Brasilica* 25:865–875. doi: 10.1590/S0102-33062011000400013
- Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I (2006) *Life in the cerrado: a South American tropical seasonal vegetation*. Reta Verlag
- Gressler E, Pizo MA, Morellato LPC (2006) Polinização e dispersão de sementes em Myrtaceae do Brasil. *Rev Bras Botânica* 29:509–530. doi: 10.1590/S0100-84042006000400002

- Hovestadt T, Yao P, Linsenmair KE (1999) Seed dispersal mechanisms and the vegetation of forest islands in a West African forest-savanna mosaic (Comoé National Park, Ivory Coast). *Plant Ecol* 144:1–25. doi: 10.1023/A:1009764031116
- Howe HF, Smallwood J (1982) Ecology of seed dispersal. *Annu Rev Ecol Syst* 13:201–228.
- Ishara K, Maimoni-Rodella R (2011) Pollination and dispersal systems in a Cerrado remnant (Brazilian Savanna) in Southeastern Brazil. *Brazilian Arch Biol Technol* 54:629–642.
- Jacobi CM, Carmo FF (2011) Life-forms, pollination and seed dispersal syndromes in plant communities on ironstone outcrops, SE Brazil. *Acta Bot Brasilica* 25:395–412. doi: 10.1590/S0102-33062011000200016
- Klink CA (2005) Conservation of the Brazilian Cerrado. *19:707–713*.
- Kulmann M (2012) Frutos e Sementes do Cerrado, Atrativos para fauna: Guia de campo, Rede de Se. Brasília
- Leão NVM, Ohashi ST, Freitas ADD, et al (2011) Colheita de Sementes e Produção de Mudanças de Espécies Florestais Nativas. *Embrapa Amaz Orient* 1–52.
- Lemos HL, Pinto JRR, Mews HA, Lenza E (2013) Structure and floristic relationships between Cerrado sensu stricto sites on two types of substrate in northern Cerrado, Brazil. *Biota Neotrop* 13:0–12. doi: 10.1590/S1676-06032013000400013
- Lista de espécies da Flora do B (2015) Lista de Espécies da Flora do Brasil 2015. In: *Jard. botânico do Rio Janeiro*. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br>.
- Lorenzi H (2000) Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil, 3rd edn. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum
- Lorenzi H (2009) Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivos de plantas arbóreas nativas do Brasil, 1st edn. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum
- Lorenzi H (1998) Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil, 3rd edn. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum
- Maracahipes Santos L, Lenza E, Santos JO, et al (2015) Diversity, floristic composition, and structure of the woody vegetation of the Cerrado in the Cerrado–Amazon transition zone in Mato Grosso, Brazil. *Brazilian J Bot* 1–11. doi: 10.1007/s40415-015-0186-2
- Maracahipes L, Lenza E, Marimon BS, et al (2011) Estrutura e composição florística da vegetação lenhosa em cerrado rupestre na transição Estrutura e composição florística da vegetação lenhosa em cerrado rupestre na transição Cerrado-Floresta Amazônica, Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotrop* 11:0–9.
- Martins FQ, Batalha MA (2006) Pollination systems and floral traits in cerrado woody species of the Upper Taquari region (central Brazil). *Braz J Biol* 66:543–552. doi: 10.1590/S1519-69842006000300021
- Martins M, Zanzini ACS, Santiago WTV (2007) Síndromes de dispersão em formações florestais do Bioma Cerrado no estado do Tocantins. *Rev Bras Biociências* 5:807–809.

- Mews HA, Pinto JRR, Eisenlohr P V, Lenza E (2014) Does size matter? Conservation implications of differing woody population sizes with equivalent occurrence and diversity of species for threatened savanna habitats. *Biodivers Conserv* 23:1119–1131. doi: 10.1007/s10531-014-0651-4
- Mittermeier RA, Turner WR, Larsen FW, et al (2011) Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots. *Biodivers hotspots* 22. doi: 10.1007/978-3-642-20992-5
- Motta PEF, Curi N, Franzmeier DP (2002) Relation of Soils and Geomorphic Surfaces in the Brazilian Cerrado. In: OLIVEIRA PS, MARQUIS RJ (eds) *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. New York: Columbia University Press, pp 13–32
- Motta-Junior JC, Lombardi JA (2002) Ocorrência de zoocoria em florestas-degaleria no complexo do Cerrado, Brasil. *Biotemas* 15:59–81.
- Moura IO, Gomes-Klein VL, Maria Felfili J, Ferreira HD (2010) Diversidade e estrutura comunitária de cerrado sensu stricto em afloramentos rochosos no parque estadual dos Pireneus, Goiás. *Rev Bras Botânica* 33:455–467. doi: 10.1590/S0100-84042010000300008
- Myers N, Myers N, Mittermeier R a, et al (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–8. doi: 10.1038/35002501
- OLIVEIRA FILHO AT, RATTER JA (2002) Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome. In: OLIVEIRA PS, MARQUIS RJ (eds) *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. New York: Columbia University Press, pp 91–120
- Oliveira PEAM, Moreira A. (1992) Anemocoria em espécies de cerrado e mata de galeria de Brasília, DF. *Rev Bras Botânica* 2:163–174.
- Pereira BAS (2002) *Árvores do Brasil Central: Espécies da região geoeconômica de Brasília*. Rio de Janeiro
- Pinheiro F, Ribeiro JF (2001) Síndromes de dispersão de sementes em matas de Galerias do Distrito Federal. In: Ribeiro JF, Fonseca CEL, Sousa-Silva JC (eds) *Cerrado: caracterização e recuperação de Matas de Galeria*. Planaltina: Embrapa Cerrados, pp 335–361
- R Core Team (2015) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Reis SM, Mohr A, Gomes L, et al (2012) Síndromes de polinização e dispersão de espécies lenhosas em um fragmento de cerrado sentido restrito na transição Cerrado - Floresta Amazônica. *Heringeriana* 6:28–41.
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano J. F., Almeida S.M. RSP (ed) *Cerrado: Ecologia e Flora*, Embrapa-CP. Planaltina, pp 151–212
- Ribeiro LF, Tabarelli M (2002) A structural gradient in cerrado vegetation of Brazil: changes in woody plant density, species richness, life history and plant composition. *J Trop Ecol* 18:775–794. doi: 10.1017/S026646740200250X
- Roberts DW (2013) *labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology*.
- Sano EE, Rosa R, Luís J, et al (2008) Mapeamento semidetalhado do uso da terra do

- Bioma Cerrado. *Pesqui Agropecuária Bras* 43:153–156. doi: 10.1590/S0100-204X2008000100020
- Silva IA, Cianciaruso MV, Batalha MA (2009) Dispersal modes and fruiting periods in hyperseasonal and seasonal savannas, central Brazil. *Rev Bras Botânica* 32:155–163. doi: 10.1590/S0100-84042009000100015
- Silva JF, Fariñas MR, Felfili JM, Klink CA (2006) Spatial heterogeneity, land use and conservation in the cerrado region of Brazil. *J Biogeogr* 33:536–548. doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01422.x
- Silva-Junior MC (2005) 100 Árvores do Cerrado: guia de campo, Rede de Se. Brasília
- Silva-Junior MC (2012) 100 Àrvore do Cerrado Sentido Restrito: guia de campo, Rede de Se. Rio de Janeiro
- Silvério DV, Lenza E (2010) Fenologia de espécies lenhosas em um cerrado típico no Parque Municipal do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotrop* 10:205–216. doi: 10.1590/S1676-06032010000300024
- Souza LL (2005) Frugivoria e Dispersão de sementes por peixes na Reserva De Desenvolvimento Sustentável Amanã. *Uakari* 1:9–17.
- Stefanello D, Fernandes-Bulhão C, Martins SV (2009) Síndromes de dispersão de sementes em três trechos de vegetação ciliar (nascente, meio e foz) ao longo do rio Pindaíba, MT. *Rev Árvore* 33:1051–1061. doi: 10.1590/S0100-67622009000600008
- Van Der Pijl L (1982) Principles of dispersal in higher plants. New York
- Vieira DLM, Aquino FG, Brito MA, et al (2002) Síndromes de dispersão de espécies arbustivo-arbóreas em cerrado sensu stricto do Brasil Central e savanas amazônicas. *Rev Bras Botânica* 25:215–220. doi: 10.1590/S0100-84042002000200009
- Werner PA (1991) Savanna ecology and management, Australian perspectives and intercontinental comparisons, Blackwell. London

Capítulo 2. Formações savânicas arbustivo-arbóreas de Cerrado sobre diferentes substratos possuem mecanismos de polinização distintos?²

RESUMO

A polinização é um importante mecanismo de estruturação das comunidades de plantas, mas pouco se sabe como este processo ocorre em comunidades lenhosas de savana sobre diferentes substratos, tanto em nível específico como individual. Neste trabalho caracterizamos as síndromes de polinização (entomofilia, ornitofilia, quiropterofilia e anemofilia) das espécies lenhosas de 16 sítios de Cerrado Típico e 16 sítios de Cerrado Rupestre. Por meio de modelos lineares mistos generalizados (GLMM) comparamos as frequências das síndromes de polinização em nível de espécie e de indivíduos, tanto para a comunidade (todas as espécies de cada sítio), quanto para as principais espécies (densidade e abundância $\geq 1,4\%$ em cada sítio). Esperávamos que i) ambientes savânicos de Cerrado Típico e Cerrado Rupestre não diferissem quanto às frequências de polinização; ii) que as análises comparativas das síndromes de polinização entre Cerrado Típico e Cerrado Rupestre em nível de indivíduo apresentassem resultados distintos ao nível de espécie. Nossa primeira hipótese não foi corroborada uma vez que, de forma geral, a frequência de polinização por insetos foi maior no Cerrado Típico do que no Cerrado Rupestre, enquanto a polinização por aves e morcegos foi maior no Cerrado Rupestre do que no Cerrado Típico. Evidenciamos na segunda hipótese, o quanto perdemos de informações ecológicas importantes quando desconsideramos as análises em nível de indivíduos, podendo por em risco a biodiversidade do Bioma já que importantes moduladores são desconsiderados na análise em nível específico. Assim, em ambientes savânicos cuja estrutura da vegetação é semelhante, o processo de polinização difere devido às condições ambientais locais distintas. Com a grande e acelerada conversão de Cerrado em pastagem e agricultura, a entomofauna e as espécies de plantas exclusivas de Cerrado Típico podem sofrer maiores impactos, colocando em risco a fauna de polinizadores e a flora das formações savânicas do Cerrado.

Palavras chave: Entomofilia, Ornitofilia, Quiropterofilia, Cerrado Típico, Cerrado Rupestre

² Este artigo será submetido na revista *Biodiversity and Conservation*

ABSTRACT

Pollination is an important mechanism for structuring plant communities, but little is known how this process occurs in woody savanna communities on different substrates, both specific and individual levels. In this work we characterize the pollination syndromes (entomophily, ornithophily, chiropterophily and anemophily) of woody species from 16 sites and 16 sites Typical Cerrado and Rock Outcrop Cerrado. Through generalized linear mixed models (GLMM) we compared the frequency of pollination syndromes at the species level and individuals, both for the community (all species of each site), and for the main species (density and abundance $\geq 1,4\%$ at each site). We expected that i) savanna environments of Typical Cerrado and Rock Outcrop Cerrado did not differ as to the pollination frequencies; ii) the comparative analysis of pollination syndromes between Typical Cerrado and Rock Outcrop Cerrado in individual level presented different results at the species level. Our first hypothesis was not supported, in general, the frequency of insects' pollination was higher in Typical Cerrado than Rock Outcrop Cerrado while pollination by birds and bats was higher in Rock Outcrop Cerrado than Typical Cerrado. We showed at the second hypothesis, how we lose important ecological information when disregard the individual level analysis, may endanger the biodiversity of the biome as important modulators are disregarded in the specific level analysis. Thus in savanna environments whose vegetation structure is similar, the pollination process differs due the distinct local environmental conditions. With the large and rapid conversion of Cerrado in pasture and agriculture, insect fauna and exclusive plants species of Typical Cerrado may suffer greater impacts, endangering pollinating fauna and flora of the savanna formations of the Cerrado.

Keywords: entomophily, ornithophily, chiropterophily, Typical Cerrado, Rock Outcrop Cerrado

INTRODUÇÃO

A polinização é um importante processo para estruturação das comunidades vegetais, pois as interações entre plantas e agentes polinizadores podem determinar a riqueza, abundância, a estrutura trófica e a distribuição espacial das espécies (Bawa et al. 1985). Para entender essa relação entre plantas e seus agentes polinizadores, nos últimos anos, diversos estudos foram realizados em diferentes formações vegetacionais da região tropical, como por exemplo, formações florestais (Kinoshita et al. 2006; Yamamoto et al. 2007; Ishara & Maimoni-Rodella 2011) e savânicas (Machado & Lopes 2004; Ramírez 2004; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Barbosa & Sazima 2008). De modo geral, os insetos desempenham um papel-chave como polinizadores de plantas lenhosas tropicais, pois representam mais de 70% da interação mutualística planta-polinizador (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). No Cerrado, vertebrados polinizadores (principalmente morcegos e aves) também têm uma grande importância para algumas espécies lenhosas, mas são raras as espécies polinizadas pelo vento (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). No entanto, não conhecemos estudos que comparem as síndromes de polinização de formações savânicas como é o caso do Cerrado Típico, que se estabelece sobre relevo plano e solos profundos, com maior densidade de indivíduos (Mews et al. 2014) e menor deciduidade foliar (Silvério & Lenza 2010) e Cerrado Rupestre que é uma formação que ocorre sobre solos rasos, com afloramentos rochosos e relevo íngreme, tornando assim a vegetação mais espaçada, com menor densidade de indivíduos (Mews et al. 2014) e maior deciduidade foliar (Silvério & Lenza 2010).

A maior parte dos estudos já realizados sobre polinização em savanas são estudos pontuais que enfocam somente a comunidade em nível de espécies e não considera a densidade de indivíduos. Isso que pode ocultar informações relevantes sobre a interação entre planta e polinizador das comunidades. Até o presente momento, não se sabe ao certo como ocorre o processo de polinização em comunidades lenhosas de savana sobre diferentes substratos, tanto em nível de espécie como em nível de indivíduos, e tampouco, considerando estas savanas em ampla distribuição geográfica. Apesar disso, sabemos que Cerrado Rupestre e Cerrado Típico são ambientes com características edáficas distintas (Abreu et al. 2012; Mews 2014; Abadia 2016) e que apresentam flora peculiar e complementar, particularmente em relação aos tamanhos das populações que os compõem (Mews et al. 2014). Sendo assim, tentamos responder

as seguintes questões: i) Quais são os padrões de polinização nos dois ambientes? ii) comunidades lenhosas de Cerrado Típico e Cerrado Rupestre diferem em relação às frequências de espécies e de indivíduos lenhosos com diferentes síndromes de polinização? iii) Análises das frequências das síndromes de polinização em nível de espécie e de indivíduos produzem resultados distintos? Hipotetizamos que: i) Ambientes savânicos de Cerrado Típico e Cerrado Rupestre não diferem quanto às frequências de polinização; ii) Análises comparativas quanto as síndromes de polinização entre Cerrado Típico e Cerrado Rupestre apresentam resultados distintos em nível de espécie e de indivíduo. Nos baseamos nas premissas de que: i) O Cerrado Rupestre e o Cerrado Típico são formações savânicas com composição de espécies semelhante, logo, compõe grande número de espécies compartilhadas, o que faz com que as frequências de espécies apresentando as distintas síndromes de polinização sejam semelhantes entre os ambientes, no entanto; ii) o tamanho populacional das plantas arbustivo-arbóreas são maiores no Cerrado Típico fazendo com que as frequências de indivíduos com distintas síndromes de polinização seja maior neste ambiente.

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de estudo. Estudamos as síndromes de polinização em 16 localidades distribuídas no domínio do bioma Cerrado nos estados de Goiás, Tocantins e Mato Grosso, abrangendo seis graus de latitude e de longitude (ver Tabela 1 do primeiro capítulo; Figura 1) e ampla variação altitudinal e pluviométrica (ver Tabela 1 do capítulo 1). Em cada localidade foi amostrado um hectare de savana sobre relevo plano e solos profundos (Cerrado Típico - CT) e um de savana em relevo íngreme e solos rasos com afloramentos rochosos (Cerrado Rupestre - CR), totalizando 32 sítios com vegetação savânica. Em cada sítio foram amostradas todas as plantas lenhosas (incluindo lianas e monocotiledôneas das famílias Velloziaceae e Arecaceae) com diâmetro ≥ 5 cm a 30 cm acima da superfície do solo. Os mesmos procedimentos de amostragem foram utilizados em todos os estudos.

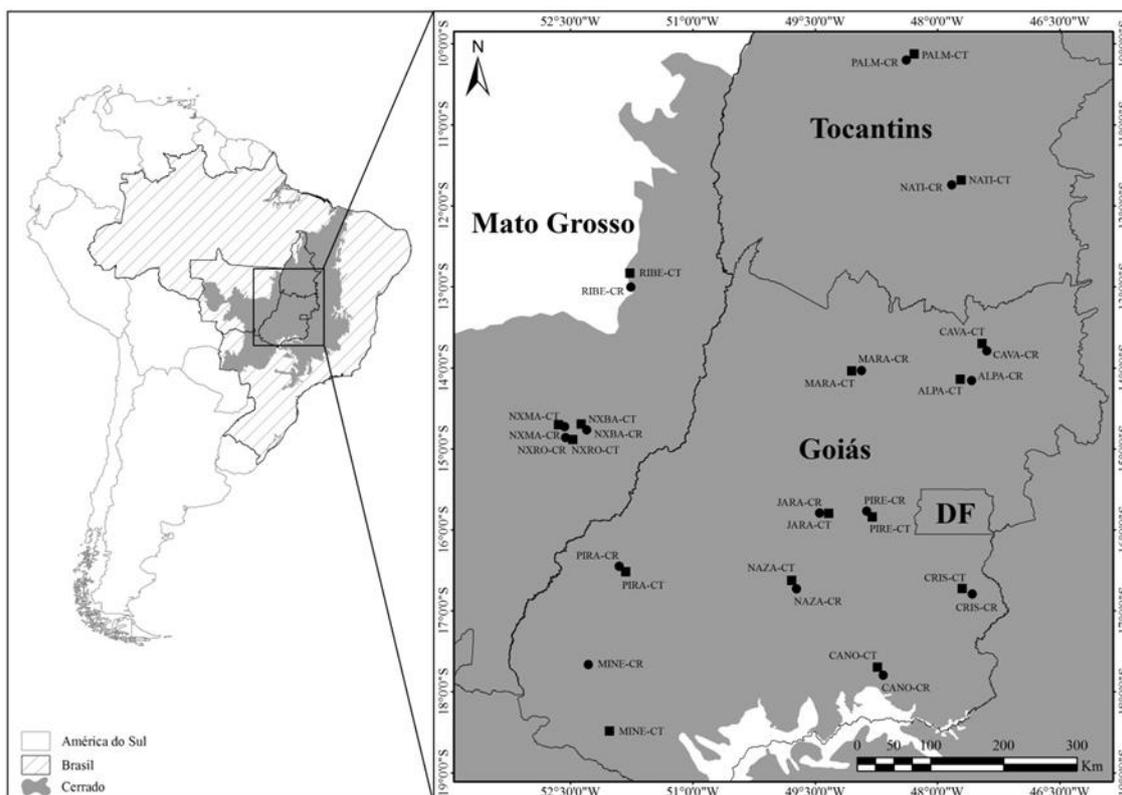


Figura 1. Sítios de Cerrado Típico (CT = ■) e Cerrado Rupestre (CR = ●) amostrados em 16 localidades no Brasil Central. Veja os nomes completos dos sítios e das localidades na Tabela 1 do capítulo 1.

Tratamento dos dados e preparação das matrizes. Corrigimos e atualizamos a grafia dos nomes dos táxons de acordo com a Lista de Espécies da Flora do Brasil (2015), evitando a duplicidade de uma mesma espécie de diferentes estudos. Consideramos plantas identificadas somente em nível genérico como espécies diferentes. Por fim, elaboramos uma matriz com as densidades das espécies e suas respectivas síndromes de polinização nos sítios de CT e CR.

Determinação das síndromes de polinização. Determinamos as síndromes de polinização de cada espécie mediante intensiva revisão bibliográfica em literatura especializada (Bawa & Beach 1983; Bittrich et al. 1993; Oliveira & Gibbs 2000; Oliveira & Paula 2001; Oliveira & Gibbs 2002; Pereira 2002; Ribeiro & Tabarelli 2002; Ramírez 2004; Amorim & Oliveira 2006; Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Martins & Batalha 2006; Arruda et al. 2007; Machado et al. 2007; Martins & Batalha 2007; Martins & Gribel 2007; Yamamoto et al. 2007; Barbosa & Sazima 2008; Fracasso 2008; Ishara & Maimoni-Rodella 2011; Jacobi & Carmo 2011; Rech et al. 2011; Silva et al. 2011; Vale et al. 2011; Reis et al. 2012; Santos et al. 2013; Rech et al. 2014).

Consideramos as seguintes síndromes de polinização: entomofilia (polinização por insetos); ornitofilia (aves); quiropterofilia (morcegos) e anemofilia (vento) (Faegri and Van Der Pijl 1979). Para as plantas identificadas até nível genérico, determinamos as síndromes de polinização considerando as informações das síndromes para os gênero. Não determinamos as síndromes de polinização para as plantas identificadas somente em nível de família.

Análise dos dados. Comparamos as síndromes de dispersão entre CT e CR por meio de modelos lineares generalizados mistos (GLMM). Realizamos a análise considerando o sítio como variável preditora e a síndrome de polinização como variável resposta. No total realizamos quatro comparações: duas considerando toda a comunidade e duas levando em conta somente as espécies mais importantes em cada ambiente. Considerando toda a comunidade comparamos: A frequência das síndromes de polinização levando em conta o número total de espécies em cada ambiente (modelo 1) e considerando o número total de indivíduos (modelo 2). Para a seleção das espécies principais, excluimos as espécies cuja abundância relativa foi menor que 1,4% em cada sítio. Esse valor representa a média das abundâncias relativas calculadas separadamente para todos os 32 sítios. Depois disso, comparamos as síndromes de polinização entre ambientes, com número total de espécies (modelo 3) e a frequência de indivíduos apresentando cada síndrome de polinização (modelo 4). Em cada uma das comparações, as áreas de cada localidade que são adjacentes ou próximas foram consideradas como fator aleatório, controlando assim o efeito local, já que os diferentes ambientes de cada localidade podem apresentar semelhanças somente pelo fato de serem adjacentes ou próximas (veja Figura 1 e Tabela 1). Para avaliar a significância da diferença entre ambientes comparamos os modelos com um modelo nulo por meio do teste de Qui-quadrado (*i.e.*, modelo sem o efeito dos sítios sobre as síndromes).

RESULTADOS

Compilamos informações de 44.412 indivíduos e 319 espécies distribuídas em 150 gêneros e 57 famílias. Identificamos 38 táxons até nível de gênero e 12 até nível de família. Apenas um táxon não foi identificado em nenhum nível taxonômico. Determinamos as síndromes de polinização de 44.119 indivíduos (99% do total) distribuídos em 264 espécies (82% do total) e 146 gêneros. Não determinamos as síndromes de quatro espécies (*Chanochiton kappleri*, *Duroia duckei*, *Peltogyne*

confertiflora e *Sapium argutum*) e dos indivíduos identificamos em nível de família, retiramos então, 293 indivíduos das análises. Para o Cerrado Típico, registramos 24.892 indivíduos e 220 espécies, das quais 34 são exclusivas. No Cerrado Rupestre, encontramos 19.227, distribuídos em 256 espécies, das quais 61 são exclusivas. Encontramos ainda que os dois ambientes têm 175 espécies compartilhadas.

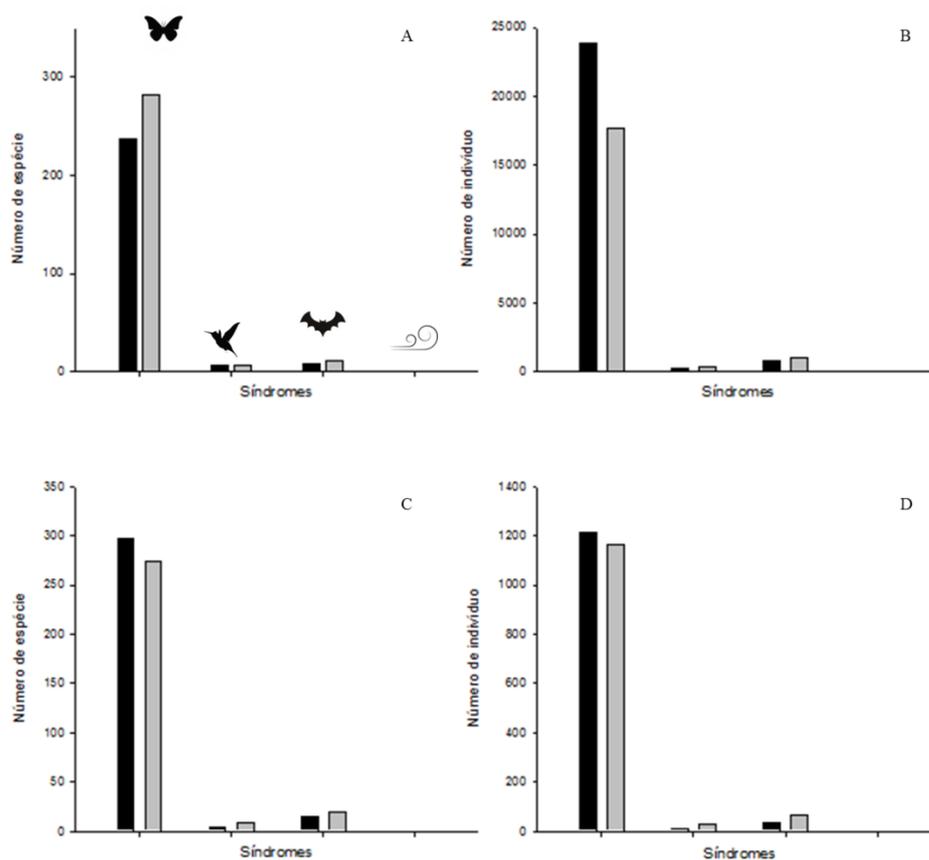


Gráfico 2. Síndromes de polinização de sítios de Cerrado Típico (CT = ■) e Cerrado Rupestre (CR = ■) amostrados em 16 localidades no Brasil Central; A) Comunidade como um todo em nível de espécies; B) Comunidade como um todo em nível de indivíduos; C) Espécies mais abundantes em nível de espécies D) Espécies mais abundantes em nível de indivíduos.

O nosso modelo ajustou-se melhor do que o modelo ao acaso para a comunidade como um todo tanto em nível de espécies como de nível de indivíduos (Tabela 2). Assim, as frequências em nível de espécies que mais se destacaram no Cerrado Típico foram entomofilia (93,3%), seguida de quiropterofilia (4,8%), ornitofilia (1,1%) e anemofilia (0,8%) e no Cerrado Rupestre as frequências foram 92,4%, 4,2%, 2,8% e 0,6%, respectivamente. Apenas a ornitofilia diferiu entre os dois ambientes (Tabela 3; Gráfico 1A), visto que a frequência desta síndrome é maior no Cerrado Rupestre do que

no Cerrado Típico. Em nível de indivíduo, as frequências no Cerrado Típico foram entomofilia (95,7%), seguida de quiropterofilia (3,4%), ornitofilia (0,8%) e anemofilia (0,1%) e no Cerrado Rupestre as frequências foram 92,2%, 5,4%, 2,2% e 0,2%, respectivamente. Também nesse nível de análise observamos que a ornitofilia novamente foi maior no Cerrado Rupestre em relação ao Cerrado Típico (Tabela 3; Gráfico 1B) e ainda a entomofilia apresentou maior frequência no Cerrado Típico do que no Cerrado Rupestre (Tabela 3; Gráfico 1B).

Tabela 2. Modelos lineares mistos generalizados (GLMM) considerando as frequências de síndromes de polinização para a comunidade e para as principais espécies (densidade e abundância $\geq 1,4\%$ em cada sítio) considerando dados de ocorrência das espécies e de abundância de indivíduos em sítios de Cerrado Típico (CT) e de Cerrado Rupestre (CR) amostrados em 16 localidades no Brasil Central. GL – Grau de liberdade; AIC - Critério de Informação de Akaike; BIC - Critério de Informação Bayesiano; χ^2 – Qquadrado; χ^2 gl – grau de liberdade do q- quadrado; $p(\chi^2)$ – P do teste Qquadrado; * $p < 0,05$; Modelo 1 = Modelo nulo; Modelo 2 = Nosso Modelo.

Comunidade: dados de ocorrência								
	Gl	AIC	BIC	<i>logLik</i>	<i>deviance</i>	χ^2	χ^2 gl	$p(\chi^2)$
Modelo 1	2	48,361	51,293	-22,181	44,361			
Modelo 2	6	39,633	48,427	-13,816	27,633	16,729	4	0,0021*
Comunidade: dados de abundância								
	Gl	AIC	BIC	<i>logLik</i>	<i>deviance</i>	χ^2	χ^2 gl	$p(\chi^2)$
Modelo 1	2	48,361	51,293	-22,181	44,361			
Modelo 2	6	36,301	45,095	-12,15	24,301	20,061	4	0,0004*
Principais espécies: dados de ocorrência								
	Gl	AIC	BIC	<i>logLik</i>	<i>deviance</i>	χ^2	χ^2 gl	$p(\chi^2)$
Modelo 1	2	48,361	51,293	-22,181	44,361			
Modelo 2	5	49,709	57,038	-19,855	39,709	4,652	3	0,1991
Principais espécies: dados de abundância								
	Gl	AIC	BIC	<i>logLik</i>	<i>deviance</i>	χ^2	χ^2 gl	$p(p(\chi^2))$
Modelo 1	2	48,361	51,293	-22,181	44,361			
Modelo 2	5	40,792	48,120	-15,396	30,792	13,57	3	0,003*

Os nossos modelos para principais espécies, em nível de espécies e indivíduos, se ajustaram melhor do que os modelos ao acaso (Tabela 2). Considerando apenas as principais espécies, no Cerrado Típico as frequências de espécies foram entomofilia (94,1%), quiropterofilia (4,6%) e ornitofilia (1,3%) e para o Cerrado Rupestre foram de 89,7%, 3,0% e 7,3%, respectivamente. Nesse nível de análise, não houve diferença nas diferentes síndromes de polinização entre os dois ambientes (Tabela 3; Gráfico 1C). Em nível de indivíduos, as frequências para o Cerrado Típico foram entomofilia (96,42%),

quiropterofilia (2,73%) e ornitofilia (0,85%) e para o Cerrado Rupestre foram de 92,%, 6,0 % e 2,1%, respectivamente. Novamente entomofilia foi maior no Cerrado Típico do que no Cerrado Rupestre, no entanto, as frequências de indivíduos com síndrome de polinização do tipo quiropterofilia foram maiores no Cerrado Rupestre (Tabela 3; Gráfico 1D). Nenhum indivíduo pertencente às espécies mais abundantes nos dois ambientes foi polinizado pelo vento.

Tabela 3. Resultados numéricos dos modelos lineares mistos generalizados (GLMM) comparando as síndromes de polinização para a comunidade e para as principais espécies (densidade e abundância $\geq 1,4\%$ em cada sítio) considerando dados de ocorrência e abundância das espécies em sítios de Cerrado Típico (CT) e de Cerrado Rupestre (CR) amostrados em 16 localidades no Brasil Central.

Modelo 1 - Comunidade: dados de ocorrência				
	Coeficiente padronizado	Erro- padrão	Z	P
Constante	-2.399	3.763	-0.638	0.523
Anemofilia	-0.003	0.962	-0.004	0.997
Entomofilia	0.049	0.05	0.974	0.33
Ornitofilia	-2.287	0.885	-2.582	0.009*
Quiropterofilia	0.685	0.575	1.192	0.233
Modelo 2 - Comunidade: dados de abundância				
	Coeficiente padronizado	Erro- padrão	Z	P
Constante	-3.836	2.363	-1.624	0.104
Anemofilia	-0.311	0.188	-1.648	0.099
Entomofilia	0.006	0.002	2.418	0.015*
Ornitofilia	-0.086	0.034	-2.542	0.011*
Quiropterofilia	-0.032	0.017	-1.911	0.056
Modelo 4 - Principais espécies: dados de abundância				
	Coeficiente padronizado	Erro- padrão	Z	P
Constante	-3.224	1.910	-1.688	0.091
Entomofilia	0.004	0.002	2.235	0.025*
Ornitofilia	-0.049	0.027	-1.873	0.061
Quiropterofilia	-0.025	0.013	-2.030	0.042*

DISCUSSÃO

Padrões Gerais. Os insetos são os principais agentes polinizadores das plantas arbustivo-arbóreas dos dois ambientes savânicos aqui estudados, para a comunidade como um todo e para as espécies mais abundantes, seja nas análises em nível específico ou em nível individual. Esse é um fenômeno registrado em outras comunidades savânicas lenhosas do Cerrado (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006; Barbosa & Sazima 2008; Ishara & Maimoni-Rodella 2011) e dos lhanos venezuelanos (Ramírez 2004). Esse aspecto atesta o ajuste adaptativo entre flores e insetos polinizadores em

distintas savanas tropicais. Os insetos também ocupam posição de destaque entre os agentes polinizadores de outras formações tropicais como em floresta estacional semidecidual (Kinoshita et al. 2006), mostrando, sem dúvidas, a importância ecológica desse grupo para os diversos tipos de formações vegetais nos trópicos.

Por outro lado, a polinização por vertebrados foi menos frequente e restrita a poucas famílias de plantas arbóreas, como Rubiaceae, Marcgraviaceae, Bignoniaceae e Ericaceae polinizadas por aves e Malvaceae, Caryocaraceae, Lythraceae e Fabaceae polinizadas por morcegos. Ornitofilia e quiropterofilia também ocorreram com baixas frequências no estudo de (Oliveira 1991) para outros ambientes de Cerrado. Assim, a menor importância relativa dos vertebrados como agentes polinizadores parece ser regra entre as espécies do estrato arbustivo-arbóreo das distintas formações vegetais do Cerrado (ver mais informações no item 3.2).

Dentre todas as espécies aqui estudadas, apenas *Agonandra brasiliensis* é polinizada pelo vento. Isso mostra que a anemofilia é rara na vegetação lenhosa do Cerrado, mesmo em ambientes savânicos mais abertos, como é o caso do Cerrado Rupestre. Gottsberger and Silberbauer-Gottsberger (2006) também já haviam notado a pequena importância da anemofilia em espécies lenhosas de Cerrado.

3.2. Comparações entre ambientes (Teste da Hipótese 1). Considerando todas as comunidades, o número de espécies polinizadas por insetos não diferiu entre os dois ambientes. Já comparando o número de indivíduos, a polinização por insetos foi mais frequente no Cerrado Típico em relação ao Cerrado Rupestre. Considerando somente as principais espécies, evidenciamos também maior frequência de entomofilia no Cerrado Típico do que no Cerrado Rupestre tanto para as espécies quanto para os indivíduos. Acreditamos que as maiores densidades de plantas (Mews et al. 2014) e a menor deciduidade da vegetação (Silvério and Lenza 2010) no Cerrado Típico podem tornar as condições climáticas mais amenas, favorecendo a polinização de alguns grupos de insetos, uma vez que estes apresentam características morfológicas mais sensíveis às condições climáticas locais (Hodkinson 2005; Conceição et al. 2007), evitando assim ambientes mais limitantes como o Cerrado Rupestre. É sabido ainda que a maioria das plantas lenhosas de formações savânicas de Cerrado florescem no final da estação seca, período no qual as condições climáticas durante o dia são altamente limitantes (Lenza

and Klink 2006), fato que poderia limitar ainda mais a polinização por insetos no Cerrado Rupestre.

No Cerrado Rupestre encontramos maiores frequências de espécies e indivíduos polinizados por aves do que as comunidades de Cerrado Típico. Acreditamos que o ambiente de Cerrado Rupestre possui microssítios que favorecem o estabelecimento de algumas espécies ornitófilas, como *Norantea guianensis*, *Schwartzia adamantim*, *Agarista chapadensis* e *Ferdinandura* sp. As duas primeiras espécies são exclusivas de Cerrado Rupestre e apresentam populações abundantes, fato que torna a ornitofilia importante em nível individual para a comunidade, e também para os indivíduos de maior ocorrência no Cerrado Rupestre.

A maior frequência quiropterofilia para as densidades de indivíduos das principais espécies no CR se deve ao fato de os morcegos serem animais de hábito noturno e com grandes distâncias de voo para forrageamento (Aguiar et al. 2014) e elevada demanda energética. Acreditamos que essas características do grupo podem explicar em parte a semelhança entre as duas comunidades quanto às frequências de quiropterofilia. Isso ocorre porque os morcegos necessitam visitar um grande número de plantas em ampla área para satisfazer a demanda energética e não estão sujeitos às condições climáticas diurnas mais restritivas no Cerrado Rupestre. Acreditamos ainda que as fendas das rochas no CR podem servir de abrigos para os morcegos, sendo outro tipo de recurso que favorece a presença destes polinizadores no Cerrado Rupestre.

A considerável representatividade de espécies de plantas polinizadas por aves e, em alguns casos por morcegos, no Cerrado Rupestre corrobora os resultados encontrados por Machado & Lopes (2004) para o Bioma Caatinga, um ambiente com elevada temperatura e forte déficit hídrico. Esses autores encontraram elevada ocorrência de plantas que são polinizadas por morcegos e aves em área de Caatinga. Acreditamos assim, que em ambientes savânicos abertos, com temperaturas mais elevadas e maior restrição hídrica, como o Cerrado Rupestre, a polinização por vertebrados (sejam eles de hábito noturno ou diurno) é mais favorável em relação à polinização por insetos.

Nossa primeira hipótese de que os ambientes de Cerrado Típico e Cerrado Rupestre não diferem quanto às frequências de polinização das espécies e indivíduos de plantas lenhosas não foi confirmada. Ao contrário, mostramos que os dois ambientes diferem em relação a algumas síndromes e que essas diferenças dependem dos grupos

de polinizadores analisados. Em geral a polinização por insetos (invertebrados pecilotérmicos) é mais evidente em Cerrado Típico, enquanto a polinização por morcegos e principalmente por aves (vertebrados homeotérmicos) é mais frequente no Cerrado Rupestre. Essas relações entre grupos de polinizadores e plantas polinizadas poderiam explicar em parte os tamanhos distintos das populações de plantas lenhosas entre Cerrado Rupestre e Cerrado Típico, evidenciadas por Mews et al. (2014).

3.3. Comparações das análises entre níveis (espécie e indivíduo) (Teste da Hipótese

2) Esse é o primeiro trabalho, do qual temos conhecimento, que analisa as associações entre plantas e seus polinizadores, considerando tanto o número de espécies na comunidade quanto as abundâncias das populações. Os resultados deste estudo revelam que em nível de espécies e de indivíduos os padrões de associação entre as síndromes de polinização nos dois ambientes aqui estudados não são coincidentes. Por exemplo, a maior importância da polinização por insetos na comunidade de Cerrado Típico como um todo só foi notada quando consideramos a abundância de indivíduos. Ainda, entre as principais espécies em cada uma das duas comunidades a maior importância relativa da polinização por morcegos foi também revelada pela análise em nível de indivíduos mais não em nível de espécie. Por essa razão, acreditamos que análises das frequências das síndromes de polinização considerando apenas as espécies revelam apenas parte das associações entre a flora e seus agentes polinizadores. Por exemplo, se considerássemos apenas as análises em nível de espécie, comumente empregada em estudos com Cerrado e outras formações savânicas mundiais (Kinoshita et al. 2006; Ishara & Maimoni-Rodella 2011) concluiríamos apenas que a ornitofilia seria mais frequente na comunidade de Cerrado Rupestre. No entanto, ao considerarmos as abundâncias dos indivíduos (presente estudo) mostramos que a polinização por insetos é mais frequente no Cerrado Típico e a polinização por aves mais frequente no Cerrado Rupestre para a comunidade como um todo. Ainda, para as principais espécies, que a polinização por insetos também é mais frequente no Cerrado Típico e a polinização por morcegos é mais frequente no Cerrado Rupestre (ver Gráfico 1 para maiores detalhes).

Nossa segunda hipótese de que análises em distintos níveis mostram diferentes padrões de associação entre os grupos de polinizadores e os dois ambientes analisados, foi confirmada. Desse modo, recomendamos que os novos estudos sobre síndromes de

polinização de espécies de Cerrado considerem tanto a frequências das espécies quanto a abundância de plantas e seus respectivos grupos de polinizadores.

Implicações para conservação. É sabido que, devido à facilidade de mecanização, a vegetação de Cerrado sobre solos planos e profundos (e.g. Cerrado Típico), tem sido intensamente convertida em pastagens e culturas de grãos, enquanto a vegetação sobre relevo acidentado (e.g. Cerrado Rupestre) tem se transformado nos poucos remanescentes de vegetação nativa fora das unidades de conservação (Machado & Klink 2005). Essas áreas podem se transformar aos poucos em áreas de refúgio e forrageio para a fauna. À luz dos nossos resultados, que indicaram maior relação mutualística entre insetos e vegetação no Cerrado Típico, afirmamos que a conversão do Cerrado Típico pode colocar em maior risco de extinção a fauna de insetos polinizadores, em função da diminuição dos recursos alimentares. Os nossos resultados reforçam ainda mais os achados de Mews et al. (2014), Abadia (2016) e Winck (capítulo 1), que mostram também a distinção destes ambientes em termos de tamanho populacional, heterogeneidade ambiental da flora e dos mecanismos de dispersão de sementes. Por fim, (Mews et al. 2014) consideram esses dois ambientes complementares em termos das abundâncias das espécies de plantas arbustivo-arbóreas e nós mostramos aqui que essa complementariedade se estende aos mecanismos de polinização dessas espécies. Desse modo, a preservação dos dois ambientes é necessária para garantir tanto a diversidade vegetal quanto àquela dos agentes polinizadores associados.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abreu MF, Pinto JRR, Maracahipes L, et al (2012) Influence of edaphic variables on the floristic composition and structure of the tree-shrub vegetation in typical and rocky outcrop cerrado areas in Serra Negra, Goiás State, Brazil. *Brazilian J Bot* 35:259–272. doi: 10.1590/S1806-99592012000300005
- Aguiar LMS, Bernard E, Machado RB (2014) Habitat use and movements of *Glossophaga soricina* and *Lonchophylla dekeyseri* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a Neotropical savannah. 31:223–229.
- Amorim FW, Oliveira PE (2006) Estrutura sexual e ecologia reprodutiva de *Amaioua guianensis* Aubl. (Rubiaceae), uma espécie dióica de formações florestais de cerrado. *Rev Bras Botânica* 29:353–362. doi: 10.1590/S0100-84042006000300003
- Arruda R, Salles JC, Oliveira PE (2007) Hummingbird pollination in *Schwartzia adamantium* (Marcgraviaceae) in an area of Brazilian Savanna. *Rev Bras*

- Zoociências 9:193–198.
- Barbosa AA, Sazima M (2008) *Biologia Reprodutiva de Plantas Herbáceo-Arbutivas de uma Áreas de Campo Sujo de Cerrado*. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds) *Cerrado: Ecologia e Flora*, Embrapa Ce. Brasília, pp 291–307
- Bawa KS, Beach JH (1983) Self-Incompatibility Systems in the Rubiaceae of a Tropical Lowland Wet Forest. *Am J Bot* 70:1281–1288.
- Bawa KS, Bulloch SH, Perry DR, et al (1985) Reproduction biology of tropical lowland rain forest tree. II. Pollination systems. *Am J Bot* 72:346–356.
- Bittrich V, Amaral MCE, Melo GAR (1993) Pollination biology of *Ternstroemia laevigata* and *T. dentata* (Theaceae). *Plant Syst Evol* 1–6.
- Conceição AA, Funch LS, Pirani JR (2007) Reproductive phenology, pollination and seed dispersal syndromes on sandstone outcrop vegetation in the “Chapada Diamantina”, northeastern Brazil: population and community analyses. *Rev Bras Botânica* 30:475–485. doi: 10.1590/S0100-84042007000300012
- Faegri K, Van Der Pijl L (1979) *The principles of pollination ecology*. Oxford: Pergamon Press
- Fracasso CM (2008) *Biologia da polinização e reprodução de espécies de Melastomataceae do Parque Nacional da Serra da Canastra (MG)*.
- Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I (2006) *Life in the cerrado: a South American tropical seasonal vegetation*. Reta Verlag
- Hodkinson ID (2005) Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. 489–513. doi: 10.1017/S1464793105006767
- Ishara K, Maimoni-Rodella R (2011) Pollination and dispersal systems in a Cerrado remnant (Brazilian Savanna) in Southeastern Brazil. *Brazilian Arch Biol Technol* 54:629–642.
- Jacobi CM, Carmo FF (2011) Life-forms, pollination and seed dispersal syndromes in plant communities on ironstone outcrops, SE Brazil. *Acta Bot Brasilica* 25:395–412. doi: 10.1590/S0102-33062011000200016
- Kinoshita LS, Torres RB, Forni-martins ER, et al (2006) Composição florística e síndromes de polinização e de dispersão da mata do Sítio São Francisco, Campinas, SP, Brasil. *Acta Botânica Bras* 20:313–327.
- Lenza E, Klink A (2006) Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Rev Bras Botânica* 29:627–638.
- Lista de espécies da Flora do B (2015) *Lista de Espécies da Flora do Brasil 2015*. In: *Jard. botânico do Rio Janeiro*. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br>.
- Machado CG, Coelho AG, Santana CS, Rodrigues M (2007) Beija-flores e seus recursos florais em uma área de campo rupestre da Chapada Diamantina, Bahia. *Rev Bras Ornitol* 15:267–279.
- Machado IC, Lopes AV (2004) Floral Traits and Pollination Systems in the Caatinga, a Brazilian Tropical Dry Forest. *Ann Bot* 94:365–376. doi: 10.1093/aob/mch152
- Machado RB, Klink CA (2005) *A conservação do Cerrado brasileiro*.

- Megadiversidade 1:147–155. doi: 10.1590/S0100-69912009000400001
- Martins FQ, Batalha MA (2006) Pollination systems and floral traits in cerrado woody species of the Upper Taquari region (central Brazil). *Braz J Biol* 66:543–552. doi: 10.1590/S1519-69842006000300021
- Martins FQ, Batalha MA (2007) Vertical and horizontal distribution of pollination systems in cerrado fragments of Central Brazil. *Brazilian Arch Biol Technol* 50:503–514. doi: 10.1590/S1516-89132007000300016
- Martins RL, Gribel R (2007) Polinização de *Caryocar villosum* (Aubl.) Pers. (Caryocaraceae) uma árvore emergente da Amazônia Central. *Rev Bras Botânica* 30:37–45. doi: 10.1590/S0100-84042007000100005
- Mews H a (2014) O Cerrado sentido restrito sobre dois substratos no Brasil Central: padrões da flora lenhosa e correlações com variáveis geodafoclimáticas. Tese UnB 89.
- Mews HA, Pinto JRR, Eisenlohr P V, Lenza E (2014) Does size matter? Conservation implications of differing woody population sizes with equivalent occurrence and diversity of species for threatened savanna habitats. *Biodivers Conserv* 23:1119–1131. doi: 10.1007/s10531-014-0651-4
- Oliveira P. EAM (1991) The Pollination and Reproductive Biology of a Cerrado Woody Community in Brazil. University of St Andrews
- Oliveira P. EAM, Paula FR (2001) Fenologia e biologia reprodutiva de plantas de Matas de Galeria. In: Ribeiro JF, Fonseca CEL, Sousa-Silva JC (eds) *Cerrado: caracterização e recuperação de Matas de Galeria*. Planaltina: Embrapa Cerrados, pp 303–328
- Oliveira P. EAME, Gibbs PE (2002) Pollination and reproductive biology in cerrado plant communities. In: Oliveira PS, Marquis RJ (eds) *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Washington: Columbia University Press, pp 329–347
- Oliveira PE, Gibbs PE (2000) Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora* 311–329.
- Pereira BAS (2002) *Árvores do Brasil Central: Espécies da região geoeconômica de Brasília*. Rio de Janeiro
- Ramírez N (2004) Ecology of pollination in a tropical Venezuelan savanna. *Plant Ecol* 173:171–189. doi: 10.1023/B:VEGE.0000029320.34895.7d
- Rech AR, Agostini K, Oliveira PE, Machado IC (2014) *Biologia da Polinização*, 1 Edição. Ceres Belchior, Rio de Janeiro
- Rech AR, Manente-Balestieri FCL, Absy ML (2011) Reproductive biology of *Davilla kunthii* A. St-Hil. (Dilleniaceae) in Central Amazonia. *Acta Bot Brasilica* 25:487–496. doi: 10.1590/S0102-33062011000200024
- Reis SM, Mohr A, Gomes L, et al (2012) Síndromes de polinização e dispersão de espécies lenhosas em um fragmento de cerrado sentido restrito na transição Cerrado - Floresta Amazônica. *Heringeriana* 6:28–41.
- Ribeiro LF, Tabarelli M (2002) A structural gradient in cerrado vegetation of Brazil: changes in woody plant density, species richness, life history and plant

composition. *J Trop Ecol* 18:775–794. doi: 10.1017/S026646740200250X

Santos TF, Negrão ENM, Pantoja M V, Maués MM (2013) BIOLOGIA FLORAL E POLINIZAÇÃO DE *Cenostigma tocantinum* (LEGUMINOSAE) Resultados e Discussão Referências Bibliográficas.

Silva LA, Guimarães E, Rossi MN, et al (2011) Reproduction biology of *Mimosa bimucronata* - A ruderal species . *Acta Bot Brasilica* 25:1011–1021. doi: 10.1590/S0100-83582011000500007

Silvério DV, Lenza E (2010) Fenologia de espécies lenhosas em um cerrado típico no Parque Municipal do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotrop* 10:205–216. doi: 10.1590/S1676-06032010000300024

Vale VS, Dorneles MC, Schiavini I, et al (2011) Grupos funcionais e sua importância ecológica na vegetação arbórea em um remanescente florestal urbano, Uberlândia , MG. *Natureza* 9:67–75.

Yamamoto LF, Sumiko L, Roberto F (2007) Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da Floresta Estacional Semidecídua Montana , SP , Brasil. 21:553–573.