

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

ELISA VIANA SALENGUE

ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DE CACTACEAE NAS AMÉRICAS

Porto Alegre

2019

ELISA VIANA SALENGUE

ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DE CACTACEAE NAS AMÉRICAS

Tese apresentada como requisito parcial para a
obtenção do título de Doutora em Ecologia na
Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Orientador: Prof. Dr. Leandro da Silva Duarte

Co-orientadora: Dra. Pille Gerhold

Comissão examinadora

Profa. Dra. Maria João Ramos Pereira

Dr. Vanderlei Debastiani

Dra. Cintia Gomes de Freitas

Porto Alegre

2019

CIP - Catalogação na Publicação

Salenque, Elisa Viana
Ecologia e Evolução de Cactaceae nas Américas /
Elisa Viana Salenque. -- 2019.
152 f.
Orientador: Leandro da Silva Duarte.

Coorientadora: Pille Gerhold.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Ciência e Tecnologia de Alimentos, Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia de Alimentos, Porto Alegre, BR-RS, 2019.

1. Ecologia. 2. Evolução. 3. Cactaceae. 4. Diversidade. 5. Composição. I. Duarte, Leandro da Silva, orient. II. Gerhold, Pille, coorient. III. Título.

DEDICATÓRIA

Dedico à Potira

AGRADECIMENTOS

Quando comecei o doutorado jamais imaginei que me tornaria mãe, sobretudo desse ser fantástico que é a Potira. Sou imensamente grata a filhota por ter me ensinado a re-significar a vida. Ao Cae, meu companheiro amado, por estar ao meu lado em um dos momentos mais difíceis de minhas vivências. À minha família pela loucura que somos. À Clara Jurema, por me acompanhar no dia-a-dia desta peleia. À Fernanda Tocchetto pelo apoio e pelo incentivo nessa etapa final.

Agradeço ao Marcos Carlucci pela co-orientação informal, apoio e amizade, e especialmente à Fernanda Brum pela paciência e parceria, ao Guilherme Seger pelos toques, ao Vanderlei Desbastiani pelas ajudas com o R, ao Mathias Khöler pela força e pelas discussões sobre os cactos, ao Thadeu Souza-Sobral pela compreensão e apoio, ao Maurício Vancine pelas discussões e por me entender como mãe, à Raissa Furtado pelos rápidos desabafos e agradeço à Letícia Dadalt pela força e revisão final do texto.

Agradeço ao Leandro por me aceitar como orientanda e por compreender minhas dificuldades. Aos colegas do LEFF pelos cafés, mates, risadas e discussões. Aos professores e aos colegas do PPG e de disciplinas. Agradeço ao CNPq e a CAPES pelas bolsas do doutorado e ao PPG Ecologia, sobretudo à coordenação, “às Sandras” e especialmente à Silvana Barzotto e à Paula Flores. Agradeço à UFRGS, ao Instituto de Biologia e ao Departamento de Ecologia por disponibilizarem o mestrado e o doutorado em Ecologia. Muito obrigada também a UFG pela acolhida.

Agradeço a todos que de uma forma ou de outra demonstraram preconceito de gênero dentro da academia, pois tais pessoas me ensinaram a lutar!

Finalmente, é indispensável agradecer a conjuntura política que permitiu com que eu pudesse desenvolver o doutorado com dedicação exclusiva.

“Life learned early on to recognize itself”

Lynn Margulis

RESUMO

Compreender como processos ecológicos e evolutivos atuam é fundamental para entender os padrões globais de diversidade e para prever suas variações perante mudanças climáticas e conversão da paisagem natural. Processos ecológicos envolvem a dispersão e a relação dos organismos com o meio ambiente e com outros seres vivos. Processos evolutivos influenciam a história dos organismos, principalmente através do equilíbrio entre especiação/extinção e outros mecanismos de mudança molecular. Na macroescala, esses processos, em conjunto, determinarão os táxons disponíveis para dispersar e colonizar certos ambientes, através do espaço e do tempo, contribuindo para configuração de padrões globais de diversidade e de composição. Entender como os organismos são influenciados por fatores bióticos, abióticos e históricos exige uma abordagem analítica integrativa considerando diferentes níveis hierárquicos. O objetivo desta tese foi investigar a contribuição de processos ecológicos e evolutivos na formação de padrões atuais de co-ocorrência de Cactaceae nas Américas. Para tanto, verifiquei a contribuição de processos determinísticos e estocásticos na distribuição e na estruturação espacial de cactos no continente americano e explorei composições e diversidades taxonômica e filogenéticas. A partir de dados de presença/ausência e gradientes climáticos, apliquei a Modelagem Hierárquica de Comunidades de Espécies (HMSC) em uma abordagem de validação cruzada quádrupla e avaliei mudanças nas co-ocorrências simulando riqueza e composição com extremos de gradientes climáticos (capítulo 2). Avaliei estrutura e composição filogenética através do índice de parentesco líquido (NRI) e do índice de parentesco mais próximo (NTI), bem como através da variação na composição filogenética entre assembleias a partir das coordenadas principais da estrutura filogenética (PCPS) (capítulo 3). Analisei a riqueza de gêneros e a diversidade alfa filogenética em centros de diversidade através de modelos mistos. Os dados sugerem uma relação complexa dos cactos com gradientes climáticos. A ocorrência de cactáceas refletiu padrões não aleatórios associados à variação espacial do clima nas Américas. Tolerâncias específicas de gêneros para extremos e sazonalidade de temperatura e precipitação estão ligadas à forma corporal e ao parentesco dos cactos. As simulações sugeriram aumento de riqueza em extremos opostos dos gradientes e mudanças na composição de acordo com extremos climáticos opostos. Padrões filogenéticos aleatórios e agrupados prevaleceram em todos os centros de diversidade, enquanto a repulsão foi restrita a algumas regiões da América do Sul. A composição filogenética variou entre as Américas do Norte e do Sul por causa da divisão da subfamília

Cactoideae e do *turnover* dos gêneros entre os centros de diversidade. O estudo representa um passo inicial para evidenciar a influência de processos determinísticos e estocásticos na co-ocorrência de Cactaceae. Ele fornece informações para orientar a conservação de Cactaceae nas Américas, à medida que auxilia a direcionar esforços baseados em como as formas corporais respondem ao clima e seu consequente efeito sobre a distribuição e a estruturação de diferentes dimensões da diversidade. A distribuição da repulsão nas Américas coincide com a distribuição disjunta das florestas secas. A distribuição de padrões de agrupamento se sobrepõe à co-ocorrência de linhagens radiadas e isoladas, sugerindo que as mudanças de habitat desempenham um papel na diversificação e distribuição de Cactaceae.

Palavras-chave: Cactaceae, *assembly processes*, gradientes climáticos, HMSC, simulação, diversidade filogenética, agrupamento, dispersão, composição filogenética.

ABSTRACT

Comprehending how ecological and evolutionary processes work is critical to understanding global patterns of diversity and predicting their variations in the face of climate change and natural landscape conversion. Ecological processes involve the dispersal and relationship of organisms with the environment and other living beings. Evolutionary processes influence the history of organisms, mainly through the balance between speciation/extinction and other mechanisms of molecular change. At the macroscale, these processes together will determine the available taxa to disperse and colonize certain environments, through space and time, contributing to the setting of global patterns of diversity and composition. Understanding how organisms are influenced by biotic, abiotic and historical factors requires an integrative analytical approach considering different hierarchical levels. The objective of this thesis was to investigate the contribution of ecological and evolutionary processes in shaping current patterns of co-occurrence of Cactaceae in the Americas. To this end, I verified the contribution of deterministic and stochastic processes in the distribution and spatial structuring of cacti in the American continent, and explored taxonomic and phylogenetic compositions and diversities. From presence/absence data and climate gradients, I applied the Hierarchical Species Communities Modelling (HMSC) in a four-way cross-validation approach and explored changes in the co-occurrences simulating richness and composition with extremes of climatic gradients (chapter 2). I evaluated phylogenetic structure and composition through the net related index (NRI) and the nearest taxon index (NTI), and analyzed variation in the phylogenetic composition between assemblages based on Principal Coordinates of the Phylogenetic Structure (PCPS) (chapter 3). I analyzed genera richness and phylogenetic structure among diversity centers using mixed models. The data suggest an overall complex response of cacti to climate gradients. Occurrences of cacti reflected non-random patterns associated with spatial climate variation in the Americas. Genera-specific tolerances for extremes and seasonality of both temperature and precipitation were linked to growth form and cacti phylogenetic relatedness. Simulations suggested increase of richness in opposite extremes of the gradients and with composition changing according with opposing climatic extremes. Random and clustered phylogenetic patterns prevailed in all centers of diversity, while repulsion was restricted to some regions of South America. Phylogenetic composition varied between North and South America because of division of subfamily Cactoideae and genera turnover between diversity centers. The study represents an initial step

to highlight the influence of deterministic and stochastic processes on the co-occurrence of Cactaceae. It provides information to guide the conservation of Cactaceae in the Americas as it helps to direct efforts based on how body shapes respond to climate and its effect on the distribution and structuring of different dimensions of diversity. The distribution of overdispersion in the Americas coincides with the disjunct distribution of dry forests. The distribution of clustering patterns overlaps with the co-occurrence of isolated and in situ radiated lineages, suggesting that habitat changes play a role in Cactaceae diversification and distribution.

Keywords: Cactaceae, assembly processes, climate, HMSC, simulation, phylogenetic diversity, clustering, dispersion, phylogenetic composition.

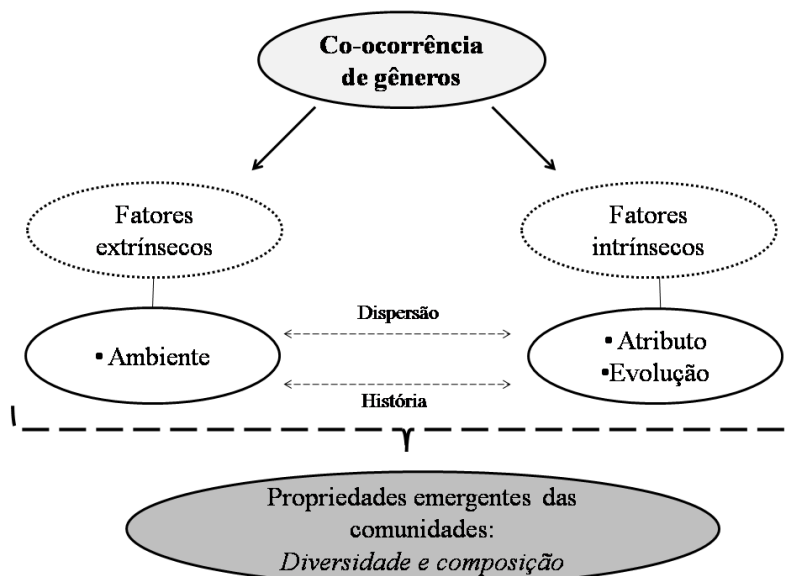
SUMÁRIO

RESUMO.....	7
ABSTRACT	9
INTRODUÇÃO GERAL	12
Revisão da literatura	13
Pressupostos gerais da tese	19
Objetivos: geral e específicos	20
Estrutura da tese.....	21
Referências Bibliográficas	24
CAPÍTULO 1	28
Abstract	28
CAPÍTULO 2.....	30
Abstract	30
CAPÍTULO 3.....	33
Abstract	33

INTRODUÇÃO GERAL

A tese desenvolvida durante meu doutorado refere-se à investigação de questões ecológicas e evolutivas envolvidas na distribuição e co-ocorrência de gêneros de Cactaceae no continente americano. Mais do que observar padrões e verificar a influência de processos no espaço e no tempo, a tese busca compreender, através de modelagem estatística, como a co-ocorrência de gêneros é determinada pela interação de fatores extrínsecos aos táxons (ambientais e espaço-temporais), intrínsecos aos táxons (atributo), bem como aqueles fatores que podem ser tanto extrínsecos como intrínsecos, como é o caso da dispersão (limitação por barreira geográfica ou por capacidade dispersiva do organismo) e da história (transformações geológicas e climáticas e evolução de organismos) (Figura 1). A partir da análise dos padrões que emergem dessas co-ocorrências podem-se gerar informações essenciais sobre a distribuição e estruturação de diferentes dimensões da diversidade e de seus processos subjacentes. Dessa forma, a tese avança no sentido de proporcionar uma abordagem integrativa e inovadora que permite explorar padrões e processos caracterizando a ecologia e a evolução de Cactaceae nas Américas.

Figura 1 – Fluxograma da abordagem integrativa a partir de fatores extrínsecos e intrínsecos aos organismos. Fonte: Compilação da autora.



Fonte – Autora

A conjuntura teórica da tese explora premissas e conceitos da teoria de ecologia de comunidades, teoria de nicho, biogeografia histórica, ecologia espacial, ecologia funcional e evolutiva, macroecologia e macroevolução. De maneira geral, estarei investigando como o clima influencia padrões de distribuição espacial e como essa relação pode ser mediada pelo atributo de forma corporal e pela história evolutiva compartilhada. Ainda, exploro como a distribuição de linhagens contribui para estrutura e composição filogenética das co-ocorrências. Cabe ressaltar que estou focada em um grupo de organismos de forma horizontal, dentro de um mesmo nível trófico. Nesse sentido, assumo o conceito de comunidade extremamente elástico, considerando escalas espaciais que variam de regionais a globais (VELLEND *et al.* 2016).

Escolhi Cactaceae como um grupo modelo para investigar questões macroecológicas e macroevolutivas porque essa família apresenta características peculiares relacionadas ao ambiente, às suas distribuições espaciais e temporais, aos padrões de diversidade e às taxas de diversificação (MAJURE *et al.*, 2012; BONATELLI *et al.*, 2014; HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ *et al.*, 2014; BARTHLOTT *et al.*, 2015; PEREZ *et al.*, 2016).

Revisão da literatura

Padrões globais de diversidade e composição de organismos são formados pela interação entre processos ecológicos e evolutivos (MITTELBAACH & SCHEMSKE, 2015). Dentre os processos ecológicos, destacam-se a dispersão dos organismos e a relação destes com o ambiente e com outros seres vivos (KRAFT & ACKERLY, 2010; KRAFT *et al.* 2015). Processos evolutivos estão relacionados à história dos organismos, principalmente àqueles que definem o balanço entre taxas de especiação/extinção, bem como outros mecanismos de mudança molecular (ex.: seleção natural e deriva genética) (WIENS, 2012; GERHOLD *et al.*, 2015; WEEKS *et al.*, 2016). Considerados em conjunto, esses diferentes processos influenciam as relações dos organismos com fatores abióticos, bióticos e históricos, no espaço e no tempo (VELLEND, 2016). Identificar como tais relações são mantidas é fundamental para predizermos mudanças nesses padrões globais de diversidade e de composição, sobretudo em decorrência de mudanças climáticas futuras e em função das consequências do uso e ocupação do espaço por atividades humanas. Logo, o conhecimento gerado a partir da exploração dos processos e dos mecanismos que culminam em tais padrões é imprescindível para direcionar esforços na manutenção da diversidade biológica de forma efetiva.

Existe certo consenso sobre o papel que processos ligados ao ambiente, à dispersão (movimento de diásporos e colonização como processo demográfico), a história evolutiva e às interações bióticas desempenham na estruturação de comunidades a partir das respostas individuais dos organismos que as compõem (EMERSON & GILLESPIE, 2008; CAVENDER-BARES *et al.*, 2009). A ocorrência de um organismo em condições ambientais específicas dependerá de suas habilidades individuais para dispersar, ultrapassar barreiras biogeográficas e colonizar locais com ambientes propícios a sua permanência, dadas as interações bióticas mantidas nesse espaço (MAYFIELD & LEVINE, 2010). A história evolutiva desses organismos pode definir a identidade e o atributo dos táxons capazes de completar e manter esse ciclo, assim como as mudanças sofridas por esses táxons, ao longo do espaço e do tempo, para configurar padrões atuais de co-ocorrência. Logo, a diversidade e a composição de táxons de uma dada comunidade são influenciadas tanto por processos ligados à especiação e à imigração, os quais inserem táxons em uma dada comunidade, como por aqueles ligados à deriva e à seleção, os quais extirpam táxons dessa comunidade (VELLEND, 2016).

A integração entre abordagens ecológicas e evolutivas tem sido utilizada para identificar processos que determinam padrões de diversidade e de composição de táxons no tempo e no espaço, bem como para prever mudanças nesses padrões (Ricklefs, 2008; CAVENDER-BARES *et al.*, 2009; CHASE & MYERS, 2011; BINO *et al.*, 2013; CADOTTE *et al.*, 2013). Abordagens ecológicas que utilizam dados de observação são relevantes na descrição de mudanças na composição de táxons se considerarem as correlações entre atributo e ambiente (CADOTTE & TUCKER, 2017). Essas abordagens ecológicas se tornam ainda mais válidas se avaliarem a influência de fatores espaciais, de métodos amostrais e das relações filogenéticas nas interpretações dos modelos analisados.

Nessa perspectiva, a filogenia tem sido incorporada a estudos ecológicos como uma abordagem evolutiva que agrega um *proxy* temporal, fazendo a ligação entre passado e presente (CAVENDER-BARES *et al.*, 2009). Sendo assim, a conexão entre padrões e processos e como estes variam de acordo com a escala de observação, seja esta temporal ou espacial, pode ocorrer pela combinação de abordagens ecológicas e evolutivas que envolvam processos direta ou indiretamente ligados à história dos organismos e aos seus respectivos requerimentos e limitações em relação ao ambiente (EMERSON & GILLESPIE, 2008).

Gradientes ambientais são mais pronunciados quando observados na macroescala. A estruturação espacial do clima na escala global, por exemplo, tem explicado fortes padrões de composição, sobretudo na vegetação (VELLEND, 2016). A própria definição de bioma

exemplifica isso (Clements vs. Gleason). Apesar de existir um debate na literatura sobre o papel das interações bióticas na estruturação de co-ocorrências nessa escala ampla (MAYFIELD & LEVINE, 2010), considerá-las não é diretamente foco da tese. A estruturação de condições ambientais no espaço pode afetar a distribuição de organismos, motivo pelo qual são esperadas correlações da diversidade com fatores climáticos, já que variáveis climáticas afetam padrões de especiação, de extinção e de dispersão (RICKLEFS, 2004; WIENS & DONOGHUE, 2004; KOZAK & WIENS, 2012).

Diversidade beta e gradiente ambiental

Um padrão espacial bem estabelecido é a distância de decaimento da similaridade entre dois conjuntos de organismos (diversidade beta; VELLEND, 2016), ou seja, quanto mais distantes geograficamente se encontram esses conjuntos (comunidade *lato sensu*), menor a similaridade na composição de organismos entre eles (NEKOLA & WHITE, 1999; SOININEN *et al.*, 2007). Assim, composições entre regiões distantes são mais diferentes entre si do que as mais próximas, pois é esperado que a similaridade entre esses conjuntos decresça em função da limitação de dispersão. O contrário é esperado se as relações com o ambiente e as especiações não são limitadas pelo processo dispersivo (VELLEND, 2016). De maneira geral, a distância de decaimento da similaridade é caracterizada por alto *turnover* de táxons entre duas regiões, principalmente como consequência da constante seleção dentro de sítios e da seleção espacialmente variável entre os sítios (VELLEND, 2016). Quando a distância de decaimento é suave, se espera que a similaridade não seja afetada pela heterogeneidade ambiental, mas preferencialmente por processos estocásticos como deriva ecológica, dispersão e especiação aleatórias (VELLEND, 2016).

Nessa perspectiva, enquanto fatores ambientais podem limitar os táxons através de um ambiente espacialmente estruturado, o qual determina adequação de um habitat para colonização, por outro lado as barreiras biogeográficas podem desencadear especiação alopátrica por isolamento. Dessa forma, a distância de decaimento pode ser causada tanto pela diminuição da similaridade ambiental pela distância geográfica, como por limites à dispersão de táxons e pelas diferenças na amplitude de nicho entre eles (NEKOLA & WHITE, 1999).

Além disso, é importante considerar que o tamanho do grão de observação e a extensão dos estudos podem afetar essa relação espacial (WIENS, 1989; STEINBAUER *et al.*, 2012). Portanto, é imperativo que a avaliação desse padrão de decaimento integre tanto a

variação ambiental, quanto as informações relativas ao grão de amostragem e à extensão quando observados na macroescala (STEINBAUER *et al.*, 2012). Nesse sentido, uma alternativa é decompor a distância de decaimento da similaridade em componentes que podem ou não ser explicados pela similaridade nas co-variáveis ambientais (OVASKAINEN *et al.*, 2017). Através de uma partição da variação aplicada a um modelo completo (espaço | ambiente) é possível evidenciar se existe diferença na forma como os diferentes táxons que compõe essas comunidades respondem a fatores determinísticos e estocásticos, especificando como essa resposta se manifesta entre diferentes níveis hierárquicos (OVASKAINEN *et al.*, 2017).

Atributos e resposta de propriedades emergentes em diferentes níveis hierárquicos

Mudanças na composição de táxons e na similaridade entre comunidades podem ser influenciadas pelas características intrínsecas dos organismos, ou seja, os atributos de um dado táxon em uma comunidade podem ser relevantes ao determinar padrões de riqueza e composição a partir dessas co-ocorrências. Nesse sentido, a capacidade dispersiva de um dado organismo pode determinar quais táxons ocorrem em uma dada região, influenciando assim a riqueza e a composição de táxons nessa região. Por exemplo, existe uma correlação na evolução de formas corporais e de síndromes de polinização, sendo que maiores taxas de diversificação são associadas a mudanças nas formas corporais e a novas estratégias reprodutivas, como aquelas mediadas por aves e por morcegos que propiciariam dispersão a longa distância se comparadas com abelhas e formigas (Hernández-Hernández *et al.* 2014).

De outra forma, essas características intrínsecas podem mediar mudanças na distribuição dos organismos perante situações que promovam mudanças no ambiente comum a suas ocorrências (ex.: mudanças no clima; LAVOREL & GARNIER, 2002; MACLEAN & BEISSINGER, 2017). É por isso, por exemplo, que pesquisas têm sido conduzidas no sentido de testar a contribuição de atributos ecológicos para guiar predições relacionadas a mudanças climáticas (GARCIA *et al.*, 2014; MACLEAN & BEISSINGER, 2017).

Uma vez que os fatores intrínsecos do organismo (atributos) são relevantes para modelar as propriedades da comunidade, a hipótese individualista é uma das explicações concebíveis para explicar mudanças na composição e na similaridade entre essas comunidades (GLEASON, 1926; VELLEND, 2016). Isso porque a hipótese postula que respostas “individualistas” a vários fatores ambientais são mais fortes do que a interdependência entre

gêneros para explicar a variação na composição da comunidade. Neste caso, pode-se supor que a mudança gradual na composição da comunidade ao longo de gradientes climáticos, por exemplo, pode ser mediada pelas características dos organismos que co-ocorrem nessas comunidades.

Relações evolutivas na macroescala: sinal filogenético e diversidade filogenética

Sob diferentes condições ambientais, como as climáticas, por exemplo, organismos podem diferir quanto a suas respectivas habilidades em colonizar (limitação de dispersão x dispersão a longa distância) e ultrapassar barreiras geográficas e temporais (barreira dispersiva). Dessa forma, tanto o nicho ecológico (nicho hutchinsoniano, CHASE & LEIBOLD, 2003) quanto às restrições espaciais podem ser mediadas pelos atributos biológicos e pela história evolutiva compartilhada entre as linhagens a que pertencem esses organismos (WIENS & DONOGHUE, 2004, LOSOS, 2008). Logo, é esperado que táxons mais proximamente aparentados possuam atributos similares associados a condições específicas mais do que o esperado ao acaso (WIENS & DONOGHUE, 2004; LOSOS, 2008).

Uma forma de constatar a relação dessa tríade parentesco-atributo-ambiente é através da avaliação de sinal filogenético juntamente com um modelo evolutivo. Já, afirmações sobre o potencial adaptativo são verificadas comparando modelos evolutivos distintos (Browniano vs. Ornstein-Uhlenbeck models, MUNKEMÜLLER *et al.*, 2015). Ainda sim, a avaliação do sinal filogenético é considerada útil quando voltada para reconhecer o quanto táxons proximamente aparentados assemelham-se uns aos outros em relação aos seus nichos se comparados com táxons distantemente aparentados (MUNKEMÜLLER *et al.*, 2015).

A inclusão de análises espaciais e de métodos filogenéticos comparativos permite explorar com mais eficácia a dispersão de linhagens ao longo da distribuição dos organismos. Uma forma de avaliar isso é através das diferentes dimensões da diversidade filogenética, as quais avaliam a relação de parentesco entre os organismos dentro e entre regiões ou localidades, também denominadas diversidade filogenética alfa e diversidade filogenética beta (GRAHAM & FINE, 2008).

Duas métricas amplamente aplicadas, sobretudo na ecologia de comunidades, que avaliam a estrutura dentro de comunidades são NRI (*net relatedness index*) e NTI (*nearest taxon index*). Enquanto a primeira proporciona uma compreensão das relações mais profundas na árvore filogenética, a segunda permite observar relações mais recentes (WEBB *et al.*,

2002). Ambas evidenciam o grau de parentesco entre os táxons que co-ocorrem desencadeando as seguintes estruturas (WEBB *et al.*, 2002; EMERSON & GILLESPIE, 2008) : (1) agrupamento filogenético (*clustering*), na qual táxons que co-ocorrem são mais aparentados entre si do que o esperado de uma amostragem aleatória de um conjunto maior de táxons (*pool* regional ou global); (2) repulsão ou dispersão filogenética, na qual os táxons são mais distantemente relacionados; (3) aleatória, na qual as relações não diferem nem assemelham-se as duas anteriores.

Sob o ponto de vista macroevolutivo, padrões de agrupamento filogenético podem, por exemplo, refletir especiação e isolamento, ao passo que padrões de repulsão podem indicar acúmulo de linhagens no tempo e colonização secundária. Por isso, sugere-se que esses padrões podem refletir uma influência significativa da história, principalmente se observados na macroescala (WIENS, 2012; GERHOLD *et al.*, 2015; WEEKS *et al.*, 2016). A variação desses padrões de agrupamento/repulsão ao longo do espaço e do tempo caracteriza a diversidade beta filogenética. Dependendo da forma como for analisada, a diversidade beta filogenética pode ser combinada com os resultados de diversidade alfa filogenética e demonstrar a relação entre os clados ao longo do tempo e espaço (*e.g.* CARLUCCI *et al.*, 2016; CARLUCCI *et al.*, 2017).

Cactaceae

A família Cactaceae é caracterizada por apresentar padrões ecológicos e evolutivos que tornam esses organismos diferenciados no reino vegetal. Os cactos são considerados plantas carismáticas, sendo o quinto grupo taxonômico mais ameaçado, apresentando 31% de suas espécies enquadradas em alguma categoria de ameaça (GOETTSCHE *et al.*, 2015). A conversão da paisagem para agricultura e aquacultura, a coleta como recurso biológico e o desenvolvimento residencial e comercial estão entre os processos predominantes que tornam os cactos ameaçados (GOETTSCHE *et al.*, 2015).

A família é endêmica das Américas (exceto pela espécie *Rhipsalis baccifera*, a qual ocorre no Paleotrópico; HUNT, 2006), possuindo entre 1.431 e 1.896 espécies e cerca de 120 gêneros pertencentes a quatro subfamílias: Pereskioideae, Maihuenioideae, Opuntioideae e Cactoideae (HUNT, 2006; ANDERSON, 2001, respectivamente). Essas diferenças nos totais de espécies ocorrem devido a revisões taxonômicas de sinonímias (BARTHLOTT *et al.*, 2015). Cactoideae é a subfamília mais rica em espécies e apresenta tribos cujas distribuições

são exclusivas na América do Sul (ex.: Notocactaceae) e quase exclusivas na América do Norte (ex.: Cactaceae) (MUTKE, 2015). Pereskioideae e Opuntioideae possuem centros de diversidade tanto ao sul quanto ao norte do Equador, ao passo que Maihuenioideae restringe-se ao sul da América do Sul (MUTKE, 2015).

Cactaceae retém taxas de diversificação cinco vezes mais altas do que as Angiospermas como um todo, com endemismos relacionados aos três principais centros de diversidade consenso na literatura (HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ *et al.*, 2014; BARTHLOTT *et al.*, 2015). Plantas suculentas, como os cactos, têm sua evolução e distribuições associadas com fortes respostas às condições climáticas principalmente pelo desenvolvimento do metabolismo CAM (*Crassulacean Acid Metabolism*) e porque altas taxas de riqueza e endemismo estão associadas a ambientes áridos e semi-áridos (TAYLOR, 1997; ANDERSON, 2001; EDWARDS, 2005). Apesar disso, cactos ocorrem numa ampla variedade de habitats, desde desertos até florestas tropicais, apresentando uma grande variedade de formas corporais (GIBSON & NOBEL, 1986, TAYLOR 1997, ANDERSON 2001).

A família possui distribuição disjunta, limitando-se latitudinalmente entre o sul do Canadá e a Patagônia (GIBSON & NOBEL, 1986; TAYLOR, 1997; ANDERSON, 2001; BARTHLOTT *et al.*, 2015). Evidências moleculares demonstraram que algumas populações de cactos experimentaram fragmentação de suas distribuições tanto na América do Sul quanto do Norte (*e.g.* MAJURE *et al.*, 2012; BONATELLI *et al.*, 2014; PEREZ *et al.*, 2016). Prevalece entre os cactos áreas de distribuição geográfica restrita, pois metade das espécies se restringe a cerca de 10.000 km² e um terço das espécies possuem áreas inferiores a 1.000 km² (MUTKE *et al.*, 2015; GOETTSCHE *et al.*, 2019). Porém, os gêneros de maior riqueza de espécies apresentam distribuições desiguais (ex.: *Mammillaria*; MUTKE *et al.* 2015).

Pressupostos gerais da tese

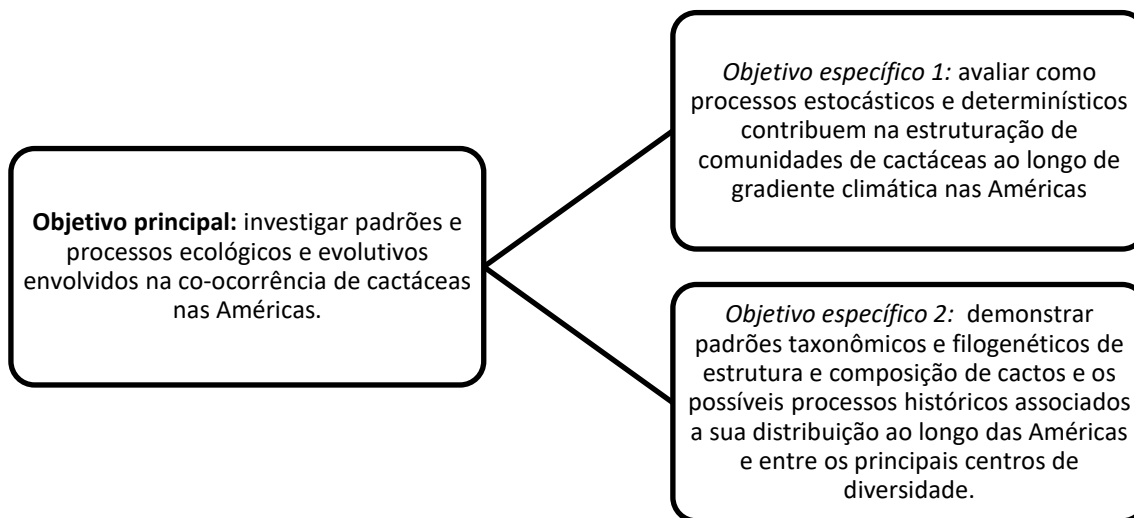
A principal suposição da tese é sobre a influência que o clima e a história evolutiva de Cactaceae exercem sobre padrões atuais de diversidade e de composição de gêneros apresentados pela família ao longo de sua distribuição. As hipóteses desta tese, as quais serão especificadas em cada capítulo, utilizam avanços metodológicos recentes para explorar o efeito de processos ecológicos e evolutivos na organização de comunidades na macroescala. Em especial, as hipóteses abordam a forma como esses processos afetam diferentes níveis hierárquicos (gênero e comunidade), bem como proporcionam a predição de respostas da

comunidade, a partir da exploração de resposta de riqueza e de composição combinadas, bem como refletem a evolução de nicho e de atributos. Além disso, revisões sobre diferentes dimensões da diversidade biológica, como a taxonômica e as filogenéticas, permitiram explorar possíveis fatores históricos associados na distribuição de cactos ao longo das Américas e entre os principais centros de diversidade da família. As principais hipóteses da tese serão especificadas em cada um dos capítulos.

Objetivos: geral e específicos

A tese tem como principal objetivo investigar padrões de co-ocorrência de cactáceas nas Américas e determinar a influência de processos ecológicos e evolutivos nestes padrões (Figura 2). Mais especificamente, a tese visa: (1) Quantificar a contribuição de processos estocásticos e determinísticos na estruturação de comunidades de cactáceas ao longo de gradientes climáticos nas Américas; (2) Avaliar padrões taxonômicos e filogenéticos de estrutura e de composição de cactos e os possíveis processos históricos associados a sua distribuição ao longo das Américas e entre os principais centros de diversidade.

Figura 2 – Fluxograma dos objetivos geral e específicos



Fonte – Autora

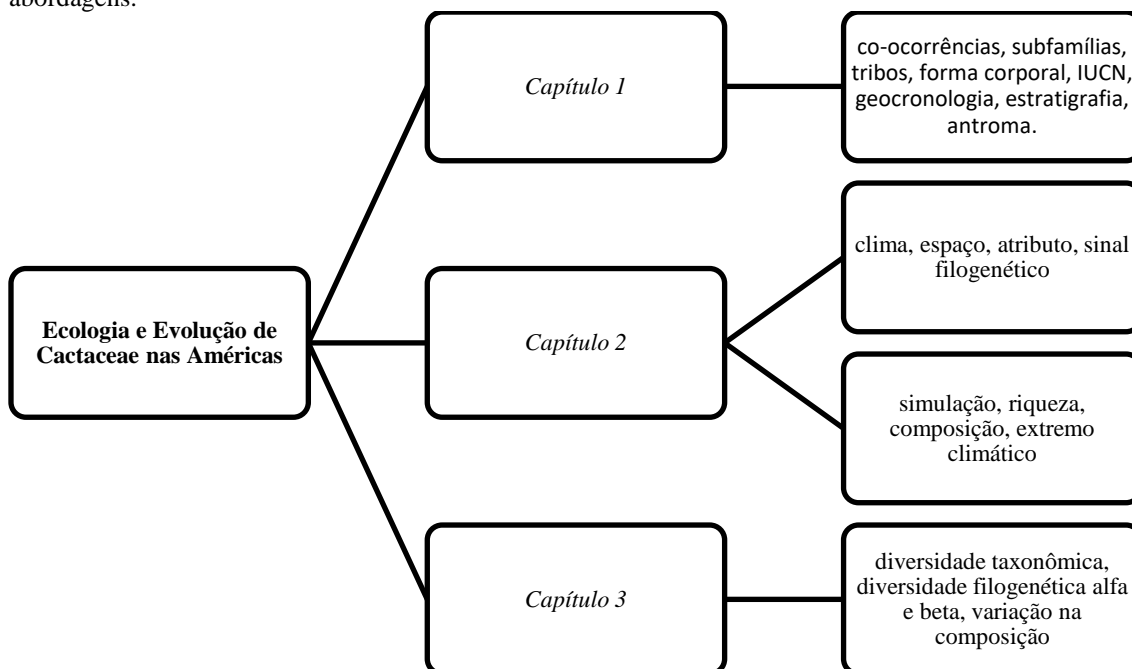
Estrutura da tese

A tese está estruturada em três capítulos (Figura 3): (1) “*AMERICAN CACTACEAE: a data set of Cactaceae genera co-occurrences across the Americas*”; (2) “*Contribution of deterministic and stochastic processes on the assembly of Cactaceae across climatic gradients*” e (3) “*Phylogenetic diversity reveals historical processes involved in the distribution of Cactaceae*”. O primeiro capítulo foi elaborado a partir da colaboração com pesquisador nacional (UNESP- Rio Claro) e será submetido como *data paper* no periódico *Ecology*, seguindo a formatação da *Ecological Society of America*. O segundo capítulo resulta de colaboração entre pesquisadores nacionais (UNESP- Rio Claro e UFMT) e internacionais (Universidade da Finlândia) e será submetido para o periódico *Global Ecology and Biogeography*, sendo formatado conforme suas especificações. De forma semelhante ao primeiro, o terceiro capítulo deriva da contribuição nacional e internacional entre pesquisadores (UFPR e Universidade da Estônia). Este, por sua vez, encontra-se em revisão para nova submissão ao periódico *Journal of Biogeography*.

O primeiro capítulo descreve o conjunto de dados elaborado a partir de dados primários (expedições de campo) e dados secundários (compilados da literatura) (MICHNER *et al.*, 1997). Os dados primários e secundários reúnem informações sobre a composição de cactos ao longo do continente americano, incluindo seus respectivos atributos e aqueles

relacionados ao ambiente onde ocorrem. Esse conjunto de dados é explorado analiticamente nos capítulos subsequentes.

Figura 3 – Fluxograma descrevendo a estrutura principal da tese, com a divisão de capítulos e suas respectivas abordagens.



Fonte – Autora.

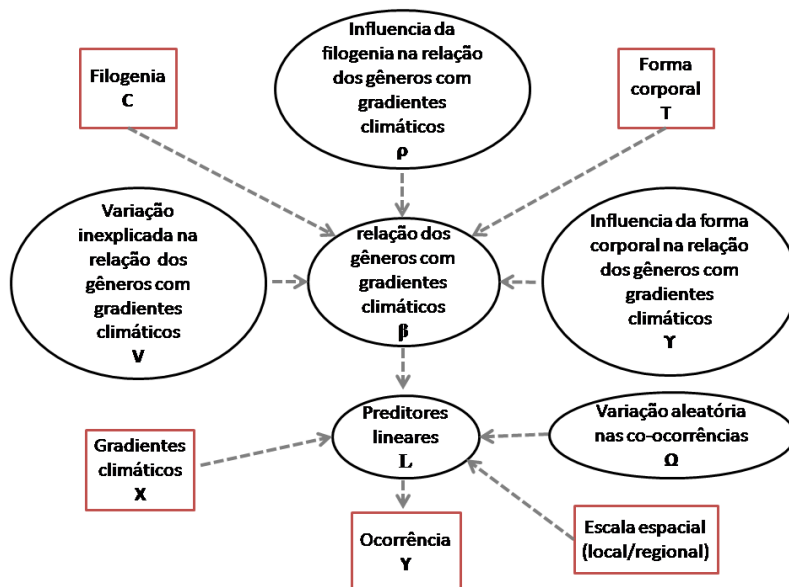
Capítulo 1 – CACTACEAE nas Américas: um banco de dados das co-ocorrências de gêneros de cactos ao longo das Américas.

No primeiro capítulo, descrevi a base de dados elaborada a partir de registros da co-ocorrência de gêneros nas Américas. Esses registros são oriundos de dados primários, resultantes de expedições a campo, e de dados secundários, resultantes de artigos publicados. Por um lado, a base de dados explora as co-ocorrências com base na classificação taxonômica (gêneros, tribos, subfamílias) e nos atributos dos gêneros (forma corporal e categoria de ameaça da IUCN). Por outro lado, ela explora as características ambientais das localizações onde foram obtidos os registros, incluindo escala espacial de amostragem dos registros, centros de diversidade, países, geocronologia, estratigrafia e antroma.

Capítulo 2 – Contribuição de processos determinísticos e estocásticos na co-ocorrência de *Cactaceae* ao longo de gradiente climático.

No segundo capítulo, utilizei a co-ocorrência de cactos para avaliar o papel do ambiente e da dispersão na distribuição geográfica e na estruturação espacial de comunidades de cactos. Para entender como esses padrões são influenciados pelas características intrínsecas aos gêneros, considerei o atributo de forma corporal e a relação de parentesco entre eles. A fim de reconhecer os fatores latentes afetando as interpretações dos modelos, avaliei a contribuição do grão de amostragem para a variação na resposta da comunidade aos processos determinísticos e o poder preditivo dos modelos. Logo, a partir de dados e presença e ausência e de gradientes climáticos apliquei *Hierarchical Modelling of Species Communities* (HMSC) através de uma abordagem de validação cruzada em quatro etapas, incluindo distância de decaimento da similaridade, partição de variância com fatores espaciais latentes, associações positivas/negativas com base na análise de resíduos e identificação de regiões de composição similar com base na similaridade de atributo e ambiente (Figura 4). Ainda, avaliei o sinal filogenético sob o modelo Browniano para inferir se gêneros aparentados tendem a reter atributo e ambiente semelhantes. Além disso, avaliei mudanças nas propriedades de co-ocorrência a partir da simulação de riqueza e composição de gêneros em relação a gradientes climáticos extremos.

Figura 4 – Sumário gráfico da abordagem estatística de HMSC (*Hierarchical Modelling of Species Communities*).



Fonte – Adaptado de Ovaskainen *et al.* 2017

Capítulo 3 – Diversidade filogenética revela processos históricos envolvidos na distribuição de Cactaceae

No segundo capítulo, considerei a co-ocorrência de gêneros nos três principais centros de diversidade taxonômica da família Cactaceae, a fim de abranger a distribuição dos principais grupos de cactos, bem como a ampla variedade de habitats e de unidades biogeográficas a que pertencem esses grupos. A partir da diversidade taxonômica (gênero) avaliei padrões de distribuição espacial da riqueza de gêneros nos principais centros de diversidade (México, Andes e Brasil). Para entender como a história evolutiva do grupo contribuiu para a co-ocorrência de gêneros no espaço atual, optei por uma abordagem focada em diferentes dimensões da diversidade filogenética, incluindo análise de estrutura, dentro das assembleias de cactos (alfa), e da composição entre essas assembleias (beta ou dispersão filogenética). Logo, para avaliar a estrutura dentro das comunidades/assembleias calculei a diversidade filogenética alfa baseada em relações de parentesco mais antigas (*net relatedness index*– NRI) e mais recentes (*nearest taxon index*– NTI). Explorei a composição filogenética entre essas comunidades/assembleias a partir da diversidade filogenética beta (*Principal Coordinates of Phylogenetic Structure*– PCPS). Analisei as variações nas composições tanto taxonômica e como filogenética entre comunidades/assembleias através de análises de regressão baseadas em matrizes de dissimilaridade da relação filogenética entre os gêneros e suas respectivas ocorrências entre os centros de diversidade.

Referências Bibliográficas

- ANDERSON, E. F. **The cactus family**. Portland, Timber Press Incorporation, 2001.
- BARTHLOTT, W. & HUNT, D. R. **Cactaceae**. In: Kubitzki, K. (ed.) *The families and genera of vascular plants* (pp. 161–197). New York, Springer, 1993.
- CADOTTE, M. W. & TUCKER, C. M. Should environmental filtering be abandoned? **Trends in Ecology and Evolution**, 32(6), 429- 437, 2017.
- CARLUCCI, M.B., SEGER, G.D.S., SHEIL, D., AMARAL, I.L., CHUYONG, G.B., FERREIRA, L. V, GALATTI, U., HURTADO, J., KENFACK, D., LEAL, D.C., LEWIS, S.L., LOVETT, J.C., MARSHAL, A. R., MARTIN, E., MUGERWA, B., MUNISH, P., OLIVEIRA, A.C.A., RAZAFMAHAIMODISON, J.C., ROVERO, F., SAINGE, M. N., THOMAS, D., PILLAR, V. D. & DUARTE, L. D. S. Phylogenetic

- composition and structure of tree communities shed light on historical processes influencing tropical rainforest diversity. **Ecography**, 40, 521–530, 2016.
- CARLUCCI, M. B., HIDASI-NETO, J., BRUM, F. T., CIANCIARUSO, M. V. Placing phylogenetic diversity back on the evolutionary track. **Frontiers of Biogeography**, 7(3), 83-85, 2017.
- CHASE, J. M. & LEIBOLD, M. A. **Ecological niches: linking classical and contemporary approaches**. Chicago, University of Chicago Press, 2003.
- EDWARDS, E. J., NYFFELER, R. & DONOGHUE, M. J. Basal cactus phylogeny: Implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form. **American Journal of Botany**, 92, 1177–1188, 2005.
- EMERSON, B. C. & GILLESPIE, R. G. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. **Trends in Ecology and Evolution**, 23, 629-630, 2008.
- GARCIA, R. A., ARAÚJO, M. B., BURGESS, N. D., FODEN, W. B., GUTSCHE, A., RAHBK, C., CABEZA, M. Matching species traits to projected threats and opportunities from climate change. **Journal of Biogeography**, 41(4), 724-735, 2014.
- GERHOLD, P., Cahill Jr, J.F., WINTER, M., BARTISH, I. V. & PRINZING, A. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). **Functional Ecology**, 29, 600–614, 2015.
- GIBSON, A. C. & NOBEL, P. S. **The Cactus Primer**. Massachusetts, Harvard University Press, 1986.
- GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, 53(1), 7-26, 1926.
- GOETTSCHE, B., HILTON-TAYLOR, C., CRUZ-PIÑÓN, G., DUFFY, J. P., FRANCES, A., HERNÁNDEZ, H. M., INGER, R., POLLOCK, C., SCHIPPER, J., (...) GASTON, K. J. High proportion of cactus species threatened with extinction. **Nature Plants**, 99, 1-7, 2015.
- GOETTSCHE, B., DURÁN, A. P., GASTON, K. J. Global gap analysis of cactus species and priority sites for their conservation. **Conservation Biology**, 33(2), 369-376, 2019.
- GRAHAM, C. H. & FINE, P. V. A. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. **Ecology Letters**, 11, 1265–1277, 2008.
- HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T., BROWN, J. W., SCHLUMBERGER, B. O., EGUIARTE, L. E. & MAGALLÓN, S. Beyond aridification: multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome. **New Phytologist**, 202, 1382–1397, 2014.
- HUNT, D. (ed.). **The New Cactus Lexicon**. Milborne Port, dh books, 2006.

- LAVOREL, S. & GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, 16, 545-556, 2002.
- LOSOS, J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. **Ecology Letters**, 11, 995-1007, 2008.
- MACLEAN, S. A. & BEISSINGER, S. R. Species' traits as predictors of range shifts under contemporary climate change: A review and meta-analysis. **Global Change Biology**, 23(10), 4094-4105, 2017.
- MAJURE, L. C., PUENTE, R. GRIFFITH, M. P., JUDD, W. S., SOLTIS, P. S., SOLTIS, D. E. Phylogeny of *Opuntia* s.s. (Cactaceae): clade delineation, geographic origins, and reticulate evolution. **American Journal of Botany**, 99(5), 847-864, 2012.
- MICHNER, W. K., BRUNT, J. W., HELLY, J. J., KIRCHNER, T. B., STAFFORD, S. G. Nongeospatial metadata for the ecological sciences. **Ecological Applications**, 7(1), 330-342, 1997.
- MUNKEMÜLLER, T., BOUCHER, F. C., THUILLER, W., LAVERGNE, S. Phylogenetic niche conservatism – common pitfalls and ways forward. **Functional Ecology**, 29, 627-639, 2015.
- MUTKE, J. **Cactus ecology and biogeography**. In Barthlott, W., Burstedde, Geffert, K., Ibish, P. L., Korotkova, N., Miebach, A., Rafiqpoor, M. D., Stein, A., Mutke, J. (eds), *Biogeography and biodiversity of cacti*, vol. 7, p. 13-16, 2015.
- MUTKE, J., BURSTEDDE, K., GEFFERT, J. L., MIEBACH, A., RAFIQPOOR, M. D., SATEIN, A., BARTHLOTT, W. **Mapping the diversity of cacti**. In Barthlott, W., Burstedde, Geffert, K., Ibish, P. L., Korotkova, N., Miebach, A., Rafiqpoor, M. D., Stein, A., Mutke, J. (eds), *Biogeography and biodiversity of cacti*, vol. 7, p. 30-37, 2015.
- MUTKE, J., BURSTEDDE, K., GEFFERT, J. L., MIEBACH, A., RAFIQPOOR, M. D., SATEIN, A., BARTHLOTT, W. **Patterns of diversity and endemism**. In Barthlott, W., Burstedde, Geffert, K., Ibish, P. L., Korotkova, N., Miebach, A., Rafiqpoor, M. D., Stein, A., Mutke, J. (eds), *Biogeography and biodiversity of cacti*, vol. 7, p. 37-67, 2015.
- NEKOLA, J. C. & WHITE, P. S. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. **Journal of Biogeography**, 26, 867–878, 1999.
- OVASKAINEN, O., TIKHONOV, G., NORBERG, A., BLANCHET, F.G., DUAN, L., DUNSON, D., ROSLIN, T. & ABREGO, N. How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. **Ecology Letter**, 20, 561–576, 2017.
- PEREZ, M. F., CARSTENS, B. C., RODRIGUES, G. L., MORAES, E. M. Anonymous nuclear markers reveal taxonomic incongruence and long-term disjunction in a cactus

- species complex with continental-island distribution in South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 95, 11–19, 2016.
- SOININEN, J. MCDONALD, R., HILLEBRAND, H. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 30, 3-12, 2007.
- STEINBAUER, M. J., DOLOS, K., REINEKING, B., BEIERKUHNLEIN, C. Current measures for distance decay in similarity of species composition are influenced by study extent and grain size. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1203-1212, 2012.
- TAYLOR, N. P. *Cactus and Succulent Plants - Status survey and Conservation Action Plan* (ed. Oldfield, S.), Comp. IUCN 18–19, 1997.
- VELLEND, M. **The theory of ecological communities**. LEVIN, S. A. & HORN, H. S. (eds). Princeton, New Jersey, Princeton University Press, 2016.
- WEBB, C. O., ACKERLY, D. D., MCPEEK, M. A. & DONOGHUE, M. J. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 33, 475–505, 2002.
- WEEKS, B. C., CLARAMUNT, S. & CRACRAFT, J. Integrating systematics and biogeography to disentangle the roles of history and ecology in biotic assembly. *Journal of Biogeography*, 43, 1546-1559, 2016.
- WIENS, J. A. Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology*, 3(4), 385-397, 1989.
- WIENS, J. & DONOGHUE, M. J. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 639–644, 2004.
- WIENS, J. J. Why biogeography matters: historical biogeography vs. phylogeography and community phylogenetics for inferring ecological and evolutionary processes. *Frontiers of Biogeography*, 4, 1–8, 2012.

CAPÍTULO 1

Title

AMERICAN CACTACEAE: a dataset of Cactaceae genera co-occurrences across the Americas

Authors

Elisa V. Salengue¹

Maurício Humberto Vancine²

Leandro da Silva Duarte¹

Affiliations

¹ Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Av. Bento Gonçalves 9500, CP 15007, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil.

² São Paulo State University (UNESP), Institute of Biosciences, Department of Ecology, Rio Claro, SP, Brazil.

Abstract

Cactaceae is a charismatic group of plants, highly speciose and among the most threatened plant family, which has one of the highest diversification rates within Angiosperms. Here, we provided a data set based on genera co-occurrences sampled around potential cacti distribution, from South to North Americas. Data was based on 96 bibliographic sources - sampled from 1945-2015 -, and 46 sites of field expeditions based on rocky outcrops randomly chosen for survey across the Rio Grande do Sul state and its border with Uruguay and Argentina – sampled in 2009-2015. The data set is structured by 1,497 records

contemplating 458 species/99 genera within 249 sites. The ten most frequent (52.9%) genera were: *Mammillaria* (9.89%), *Opuntia* (8.76%), *Parodia* (8.36%), *Cylindropuntia* (6.22%), *Pilosocereus* (4.88%), *Echinocereus* (4.34%), *Coryphantha* (4.21%), *Frailea* (3.81%), and *Rhipsalis* (2.41%). About 70% of genera retained from 10 or fewer records. Cactoideae were the subfamily with higher number of records (76%), followed by Opuntioideae (22%), whereas Pereskioideae (1%) had extremely low frequency. This reflected in higher records registered for the tribe Cactaeae (31%), Notocactaeae (14%), Opuntieae (12%), Cereeae (10%), and Trichocereae, Cylindropuntieae and Pachycereeae (8% each), the remaining seven with less than this. The more frequent growth forms were globose (58%), flattened (19%) and columnar (13%). Globose genera concentrated in Mexico and southern Brazil; while columnar were intense north-eastern Brazil. According to IUCN classification, most genera were least concern, threatened, not-threatened or data deficient. Almost 50% of occurrences were in Mexico and 30% in Brazil. Most part of registers was at the regional level (68%). About 76% of registers were in geological substrates of Mesozoic and Cenozoic Eras, whereas 83% were sedimentary undifferentiated and endogenous stratigraphic substrates. Populated rangelands, residential rangelands and remote rangelands concentrated 69% of records. We expect the data set will be useful to guide sampling improvement across cacti distribution, especially within the hotspot of diversity which are lacking, like the Andes, USA and other regions of Mexico. In spite of that, we pointed out that the information provided here enhances basic knowledge about geographical distribution of Cactaceae, contributing with minimal data for further complementation on macroecological and biogeographical studies. A static version of this dataset is provided as Supporting Information, and updating is available in GitHub repository.

CAPÍTULO 2

Contribution of deterministic and stochastic processes on the assembly of Cactaceae across climatic gradients

Elisa Viana Salengue¹, Thadeu Sobral-Souza², Maurício Humberto Vancine³, Nerea Abrego⁴, Milton Cezar Ribeiro³, Otso Ovaskainen⁴, Leandro da Silva Duarte¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, CP 15007, 91501-970, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil

² Instituto de Biociências, Departamento de Botânica e Ecologia, Universidade Federal de Mato Grosso (UFMT), Cuiabá, Brazil

³ São Paulo State University (UNESP), Institute of Biosciences, Department of Ecology, Rio Claro, SP, Brazil

⁴ Department of Biosciences, University of Helsinki, P.O. Box 65, Helsinki FI-00014, Finland
Correspondence: evsalengue@gmail.com

Abstract

Aim: To investigate the contribution of deterministic and stochastic processes driving the assembly of Cactaceae across the Americas, teasing apart the influence of growth form and relatedness, and simulating genera richness and composition responses under extreme climatic conditions.

Location: The Americas

Time period: Present

Major taxa studied: Cactaceae

Methods: We applied Hierarchical Modelling of Species Communities (HMSC) to presence-absence data in a four-fold cross-validation approach. For this, we considered distance decay of similarity, variance partitioning with spatial latent factors, positive/ negative residual correlation of genera co-occurrence and compositional regions based on trait and environmental similarity. Phylogenetic signal was calculated to infer whether related genera retained similar trait and environment. We evaluated changes in co-occurrences properties by simulating genera richness and composition along extremes of climatic gradients.

Results: Our results suggest an overall complex outcome of cacti to contemporaneous and simulated climatic gradients. Cactaceae turnover reflects the non-random patterns of spatial variation in climatic factors across the Americas. Genera-specific tolerances to climate extremes and seasonality of both temperature and precipitation were linked to growth form and relatedness. Globose, columnar and flattened growth forms varied in their response to temperature and precipitation seasonality and climate extremes. Climate extremes predicted richness to increase in opposite directions, whilst composition similarity increased under the upper extremes but decreased under lower extremes.

Conclusions: We provided an initial step towards disentangling the contribution of deterministic and stochastic processes on the assembly of Cactaceae at the macroscale by assessing the interplay of environmental filtering, dispersal and biogeographic history on current spatial patterns of Cactaceae diversity. However, we stress that inference about the family as a whole can be misleading, as well as they would be if focused on specific genera isolated. This paper provides information and discusses possible avenues to guide the conservation of Cactaceae across the Americas by directing efforts on how growth forms respond to climate and the consequent effect on communities' properties (richness and composition).

Key-words

Turnover, environmental filtering, dispersal, hierarchical models, variation partitioning, simulation, cacti co-occurrence, climatic extremes

CAPÍTULO 3

Phylogenetic diversity reveals historical processes involved in the distribution of Cactaceae

Phylogenetic diversity of Cactaceae

Elisa V. Salengue ^{1*}, Marcos B. Carlucci ², Pille Gerhold ³, Leandro da S. Duarte ¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, CP 15007, Porto Alegre, RS 91501-970, Brazil;

² Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, CP 19031, Curitiba, PR 81531-980, Brazil;

³ Department of Botany, Institute of Ecology Earth Sciences, University of Tartu, Estonia.

* Correspondence: Elisa V. Salengue, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, CP 15007, Porto Alegre, RS 91501-970, Brazil;

E-mail: evsalengue@gmail.com

Abstract

Aim We examined phylogenetic alpha and beta diversities to provide insights into the macroevolutionary processes that shape the distribution and diversification of Cactaceae across broad geographical scales

Location The Americas

Taxon Cactaceae

Methods We compiled data on Cactaceae species distribution across the Americas from published literature. The data was classified according to main diversity centres and spatial scale of sampling. We computed phylogenetic alpha diversity using net relatedness index (NRI) and nearest taxon index (NTI). Phylogenetic composition variation among assemblages was analysed using Principal Coordinates of Phylogenetic Structure (PCPS). We analysed variation in taxonomic and phylogenetic composition between assemblages using regression analysis based on dissimilarity matrices of phylogenetic relatedness of genera and their occurrence in diversity centres. We analysed genera richness and phylogenetic alpha diversity across diversity centres with mixed models.

Results Random and clustered phylogenetic patterns prevailed in assemblages across all diversity centres, whereas overdispersion was restricted to few assemblages in South America. Phylogenetic composition varied between North and South America because of the split of Cactoideae subfamily and the turnover of genera between diversity centres. In this case, phylogenetic clustering indicates spatial-temporal barriers and *in situ* radiations, whereas overdispersion indicates the assembly and re-assembly of lineages co-occurring in mosaics of habitats from Quaternary as well as from past refuges of dry forests.

Main conclusions The distribution of overdispersion across the Americas coincides with the disjunct distribution of dry forests. The distribution of clustering assemblages overlaps with the co-occurrence of isolated and *in situ* radiated lineages, suggesting that habitat shifts play a role in the diversification and distribution of Cactaceae.

Keywords Cactaceae, Diversity centres, Phylogenetic alpha diversity, Phylogenetic beta diversity, Phylogenetic composition, Phylogenetic structure