



Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Instituto de Biociências
Programa de Pós-Graduação em Ecologia



Dissertação de Mestrado

*Estrutura filogenética de comunidades de plantas lenhosas em
ecótonos vegetacionais*

Vanderlei Júlio Debastiani

Porto Alegre, janeiro de 2012

Estrutura filogenética de comunidades de plantas lenhosas em ecótonos vegetacionais

Vanderlei Júlio Debastiani

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Leandro da Silva Duarte

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Valério De Patta Pillar (UFRGS)

Prof^a Dr^a Sandra Cristina Müller (UFRGS)

Prof. Dr. Luis Mauricio Bini (UFG)

Porto Alegre, janeiro de 2012

“Nada em biologia faz sentido, exceto sob a luz da evolução”

Theodosius Grygorovych Dobzhanski (1900-1975)

AGRADECIMENTOS

A dissertação aqui apresentada é resultado de dois anos de dedicação e da colaboração de muitas pessoas, que contribuíram de diferentes formas. É incalculável o crescimento pessoal e profissional que obtive durante este período. Dessa forma, quero aproveitar e expressar meus agradecimentos:

Ao meu orientador, Leandro da Silva Duarte, pelo incentivo à pesquisa e bons exemplos, que levarei comigo para toda vida. Também pela orientação, sugestões e críticas que muito contribuíram para a conclusão desta dissertação.

Aos meus amigos e colegas Cristiane Forgiarini da Silva, Fernanda Thiesen Brum, Guilherme Dubal dos Santos Seger, Helena Streit, Marcos Bergmann Carlucci, Pablo Viany Prieto, Rodrigo Bergamin, Vinícius Augusto Galvão Bastazini e especialmente a Valério De Patta Pillar, os quais obtive ajuda nas questões metodológicas, sendo elas ajudas em campo, com a identificação das espécies e nas análises dos dados.

Aos pesquisadores Fernando Souza Rocha, Juliano Morales de Oliveira, Maria Carmen Sestren-Bastos e Sandra Cristina Müller que gentilmente colaboraram no compartilhamento de dados, sem os quais essa dissertação não seria a mesma.

Aos meus pais, Albino Roque Debastiani e Leni Lenger Debastiani, que sempre me incentivaram na busca das minhas pequenas conquistas. À minha irmã e amiga Jéssica Debastiani. E especialmente à minha esposa Janaina Gonçalves Debastiani, pelos incentivos, confiança e ajuda em todos os momentos.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela oportunidade da pesquisa e bolsa e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) pela oportunidade em cursar o mestrado.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia Filogenética e Funcional (LEFF), Laboratório de Ecologia Quantitativa (EcoQua), Laboratório de Ecologia Vegetal, Laboratório de Ecologia de Populações e Comunidades, colegas do mestrado e meus amigos. Além dos já mencionados acima, destacam-se Adriane Esquivel Muelbert, André Felipe Barreto Lima, André de Mendonça Lima, Bethânia Oliveira Azambuja, Carolina Casagrande Blanco, Denise Dalbosco Dell’Aglío, Elisa Viana Salengue, Fabiana Schneck, Fernanda Zimmermann Teixeira, Fernando Joner, Grasiela Casas, Jan Karel Felix Mahler Junior, Kin Ribeiro Barão, Kátia Janaína Zanini, Larissa Oliveira Gonçalves, Laura Cappelatti, Luísa Menezes da Silveira, Mark Leithead, Rafael Antunes Dias, Rafael Engelman Machado e demais pessoas que de alguma forma contribuíram para a conclusão desta dissertação.

SUMÁRIO

Resumo	02
Abstract	04
Índice de tabelas	06
Índice de figuras	08
Introdução geral	10
Capítulo 1. Estrutura filogenética de comunidades de plantas lenhosas em ecótonos vegetacionais	16
Resumo	17
Introdução	19
Material e métodos	23
Resultados	31
Discussão	32
Agradecimentos	37
Referências	38
Material Suplementar.....	50
Considerações finais	65
Referências bibliográficas	74

RESUMO

A busca de padrões consistentes na natureza tem sido a principal meta dos ecólogos. Essa dissertação teve como objetivo usar abordagens filogenéticas na tentativa de compreender melhor o processo ecológico da expansão florestal sobre áreas abertas. O uso da informação filogenética em análises ecológicas considera as espécies não independentes umas das outras, pois estas compartilham grande parte da história evolutiva. Essa hierarquia de organização das espécies é muito importante para determinar as regras que governam os processos de montagem das comunidades locais. Nesta dissertação foram avaliados padrões filogenéticos de estruturação da vegetação lenhosa florestal ocorrente em ecótonos de áreas abertas com vegetação florestal distribuídos em diferentes regiões do extremo sul do Brasil. Estes ecótonos são formados por diversas formações florestais, as quais tendem a expandir sobre as áreas abertas. Dados sobre composição de espécies provieram de estudos já realizados e de amostragens em alguns sítios. Duas métricas filogenéticas complementares foram usadas para avaliar a estrutura filogenética em cada categoria de habitat nos ecótonos: índice de parentesco líquido (NRI) e coordenadas principais da estrutura filogenética (PCPS). As análises dos valores de NRI não mostraram um padrão nítido de estruturação filogenética das comunidades. Já a análise dos PCPS mostrou padrões consistentes nas três escalas espaciais abordadas e independente da composição de espécies. Clados basais associaram-se às áreas florestais, enquanto clados de diversificação recente associaram-se às áreas abertas. Estes resultados indicam que áreas abertas atuam como um filtro filogenético de habitat para as espécies lenhosas florestais em todos os locais analisados, independentemente da escala e da composição de espécies de cada local. Os resultados sugerem que os clados de Rosanae e Asteranae

estão na linha de frente do processo de expansão florestal sobre as áreas abertas, e o clado de Magnolianaes restrito às áreas florestais. A busca por padrões gerais de organização das comunidades ecológicas a partir de sua estrutura filogenética parece consistir numa ferramenta útil para a exploração e entendimento sobre o funcionamento de sistemas ecológicos. Estas abordagens poderiam beneficiar estratégias de gerenciamento e conservação destes sistemas, por simplificarem sistemas ecológicos complexos e por mostrarem padrões gerais independentes da escala espacial analisada.

Palavras-chave: Angiospermas; Asteranaes; Comunidades ecológicas; Conservação biológica; Ecótonos; Efeito de borda; Escala; Estrutura filogenética; Expansão florestal; Filtro filogenético de habitat; Magnolianaes; Rosanaes.

ABSTRACT

The search for consistent patterns in nature has been a major goal of ecologists. This study aimed to employ phylogenetic analyses to improve the understanding of an ecological process, the expansion of forest expansion over open areas. The use of evolutionary information considers species as not independent units in relation to each other, as they share their evolutionary history. Such hierarchical organization of species is very important to determine the rules governing assembly processes in local communities. Phylogenetic approaches were used to evaluate phylogenetic patterns in forest woody vegetation occurring in ecotones comprising open areas and forest vegetation, and distributed across different regions in the southernmost Brazilian region. Those ecotones are composed by different forest vegetation types, which tend to expand over open areas. Data on species composition were compiled from previous studies, and vegetation sampling was carried out in sites without available information on species composition in ecotones. Two complementary phylogenetic metrics were used to evaluate the phylogenetic structure in each habitat type occurring in ecotones: net relatedness index (NRI) and principal coordinates of phylogenetic structure (PCPS). Analyses of NRI values did not show any clear pattern of phylogenetic structuring of the communities. Nonetheless, PCPS analysis showed consistent patterns across the three spatial scales evaluated, which were independent of the species composition of the sites. Basal clades were associated with forest areas, while late-divergence clades were associated with open areas. These findings indicate that open areas act as a phylogenetic habitat filtering to forest woody species throughout the region, independently of the spatial scale and of the species composition in each site. The results suggest that the clades Rosanae and Asteranae represent the vanguard in the

forest expansion process over open areas, while the distribution of the basal clade Magnolianaes is restricted to forest sites. The search for general organization patterns in ecological communities based on their phylogenetic structure seems to be a useful tool for exploring and understanding the functioning of ecological systems. Such approach might benefit ecosystem managing and conservation strategies, as it simplifies complex ecological systems, and shows general patterns independently of the scale analyzed.

Key-words: Angiosperms; Asteranaes; Ecological communities; Biological conservation; Ecotones; Edge effects; Spatial scale; Phylogenetic structure; Forest expansion; Phylogenetic habitat filtering; Magnolianaes; Rosanaes.

ÍNDICE DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1. Locais com amostragem de vegetação, coordenadas geográficas e tipo florestal predominante, além da amostragem em cada estudo. Amplitude em número máximo de parcelas por transecção para cada ambiente. Critério de inclusão dos indivíduos. O esforço está expresso em número de parcelas amostradas e entre parêntese está expresso o número de parcelas em que foi possível calcular alguma métrica filogenética. Siglas: F – áreas florestais, A – áreas abertas, ALT – altura, DAP - diâmetro à altura do peito (1.3 m), DAB - diâmetro a altura da base e * - localidades com repetição de área. Ver Apêndice 1 Fig.A1..... **45**

Tabela 2. Valores da meta-análise para o ajuste de Procrustes e para os valores de F das análises de variância na escala de sítio e local. Síntese do efeito entre áreas e sítios baseados no modelo aleatório de DerSimonian-Laird. Teste de heterogeneidade com base na estatística Q. Ver texto para mais detalhes.. **46**

Apêndice 1

Tabela A1. Tamanho do conjunto de espécies em cada escala, número de parcelas em cada categoria de habitat e número de parcelas com padrão filogenético não aleatório (NRI). Considerando um modelo nulo que mantém a frequência de ocorrência das espécies e a riqueza em cada amostra. Siglas: Turvo - Parque Estadual do Turvo, Pró-mata - Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata, FLONA - Floresta Nacional de São Francisco de Paula, A – Áreas abertas, B – Borda e F – Interior florestal..... **51**

Tabela A2. Valores da Análise Multivariada de Variância baseada em distâncias para os dois primeiros PCPS em cada local e escala analisada. São mostrados os valores de F, probabilidade e probabilidade corrigida pelo método de Bonferroni, bem como os valores dos contrastes para os pares de habitats. Os testes considerados significativos estão destacados. Os valores entre parênteses ao lados dos PCPSs representam a porcentagem de explicação de cada PCPS em cada análise. Siglas: Turvo - Parque Estadual do Turvo, Pró-mata - Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata, FLONA - Floresta

Nacional de São Francisco de Paula, AB - habitat aberto e borda, AF - aberto e floresta e BF - habitat de borda e interior florestal. Ver detalhes no texto principal..... **52**

Tabela A3. Resultado do ajuste de Procrustes para os centróides dos diagramas de dispersão das escalas de sítio e local em relação aos centróides de referência da escala regional. Siglas: Turvo - Parque Estadual do Turvo, Pró-mata - Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata, FLONA - Floresta Nacional de São Francisco de Paula..... **54**

Apêndice 2

Tabela A1. Espécies amostradas bem como a presença em cada sítio analisado. Siglas: SB – Santana da Boa Vista, EL - Eldorado do Sul, FL - Floresta Nacional de São Francisco de Paula, MS1 – Morro Santana sítio 1, MS2 – Morro Santana sítio 2, MS3 – Morro Santana sítio 3, PM1 - Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata sítio 1, PM2 - Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata sítio 2, TU1 - Parque Estadual do Turvo sítio 1, TU2 - Parque Estadual do Turvo sítio 2 e TU3 - Parque Estadual do Turvo sítio 3..... **59**

ÍNDICE DE FIGURAS

Capítulo 1

Fig. 1. Relações filogenéticas para todas as espécies amostradas no presente estudo, seguindo a hipótese filogenética proposta por Soltis et al. (2011). Os símbolos nos ramos terminais representam as superordens a qual cada espécie pertence: quadrados - Magnolianaes; asteriscos – Asteranaes; círculos Rosanaes; sustentidos - demais superordens..... 47

Fig. 2. Dispersão dos escores do primeiro PCPS para a escala regional. A esquerda mostrando só escores das unidades amostrais, nas respectivas categorias de habitat, e a direita as projeções das superordens Magnolianaes, Rosanaes e Asteranaes sobre o PCPS. As diferenças foram verificadas apenas entre as áreas abertas e as áreas florestais (Borda e interior floresta). Ver Apêndice 1 Fig.A2. para visualizar os diagramas de dispersão com os dois primeiros PCPS em cada local e escala de análise..... 47

Apêndice 1

Fig. A1. Representação gráfica da amostragem. Em A mostrando as localidades com amostragem de vegetação, sendo os quadrados os locais com repetição de sítio e os círculos os locais sem repetição de sítio (Ver Tabela 1 no texto principal). Em B mostrando a escala de sítio, sendo as regiões em cinzas as áreas florestais e as regiões claras as áreas abertas. Ainda em B, cada círculo representa uma escala local (um sítio) com suas respectivas transecções. Em C o esquema da amostragem em cada transecção, sendo as parcelas claras as do habitat aberto, as mescladas as de borda e as cinzas as do interior florestal (Ver detalhes no texto principal)..... 55

Fig. A2. Diagramas de dispersão mostrando os dois primeiros PCPS para todas escalas amostradas. O primeiro diagrama, canto superior esquerdo, o da escala regional. Os três seguintes, seguindo a direita, os diagramas de dispersão para a escala de sítio. Os restantes mostram os diagramas para cada escala local. Nestes diagramas o polígono contínuo representa a amplitude de dispersão das parcelas do interior florestal, já o polígono pontilhado as parcelas de borda florestal e o polígono tracejado a amplitude de dispersão das parcelas de ambientes de áreas abertas. O círculo aberto representa o centróide das parcelas

de áreas abertas; o diamante aberto as áreas de borda e o quadrado aberto o centróide das parcelas do interior florestal. As estrelas mostram os táxons projetados sobre o diagrama, sendo o quadrado preto o centróide de cada superordem. As unidades amostrais foram omitidas para facilitar a visualização. Siglas: Turvo - Parque Estadual do Turvo, Pró-mata - Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata, FLONA - Floresta Nacional de São Francisco de Paula, Ast - Asteranae, Car - Caryphyllanae, Lil - Lilianae, Mag - Magnolianae, Pro - Proteanae, Ros - Rosanae e San - Santalanae **55**

INTRODUÇÃO GERAL

Apresentação

Todas as espécies estão estruturadas na mesma árvore da vida, onde cada nó representa uma divergência evolutiva numa linhagem, e cada ramo terminal representa uma espécie. Na árvore da vida os ramos não saem de um único ponto na base, estes vão se ramificando conforme os eventos de especiação ocorrem. As espécies descendentes deste evento de especiação provêm de um mesmo conjunto genético (a espécie ancestral), o qual passa a evoluir independentemente em espécies-filhas a partir da divergência evolutiva ocorrida em seu ancestral comum. A maioria dos pesquisadores das áreas de ciências biológicas acaba não considerando essas relações evolutivas entre as espécies, mesmo sabendo da existência delas. Os taxonomistas sempre organizaram a diversidade biológica pela semelhança entre as características dos indivíduos de cada espécie, embora antes de Charles Darwin os mesmos não soubessem explicar porque havia semelhanças entre as espécies. Após 1859, com a publicação de *The Origin of Species by Means of Natural Selection* (Darwin 1859), ficou claro que as espécies compartilhavam informação com espécies irmãs. Estas poderiam mudar com o passar do tempo e especiar-se, criando assim novas espécies. Esta ancestralidade comum entre as espécies geraria assim diferentes graus de parentesco entre todas as espécies existentes na Terra. Desde então, os taxonomistas e biólogos evolutivos vêm avaliando graus de parentesco entre os organismos, baseados não apenas nas similaridades das características morfológicas, mas também em características genéticas e moleculares. Logo, entender os padrões de parentesco entre as espécies poderia ajudar a contar a história de como as espécies são como são, tanto em relação às suas próprias características, quanto às suas exigências de nicho e distribuição no ambiente.

As conclusões de Darwin também tiveram repercussão nas áreas que tentavam explicar a relação entre a distribuição dos seres vivos e o ambiente. Se as espécies compartilham grande parte da história evolutiva com suas espécies irmãs, estas devem também ser mais similares entre si em termos das suas características ecológicas do que espécies menos aparentadas. Consequentemente, espécies filogeneticamente próximas também poderiam reter a capacidade de permanecer em ambientes similares. Neste momento surge um dilema que precisa ser resolvido: se as espécies são similares em relação às suas próprias características, estas poderiam ocupar ambientes semelhantes e consequentemente competiriam mais intensamente por recursos, quando comparadas com espécies mais distantes evolutivamente. Os naturalistas e ecólogos perceberam que teriam que entender este dilema, que é essencial para explicar as relações entre espécies e com o ambiente.

Apesar das considerações acima parecerem óbvias em um primeiro momento, estas não são amplamente usadas na disciplina de ecologia. Charles Elton, na década de 40, foi um dos primeiros pesquisadores a considerar frequência de espécies por gêneros e tentar explicar baixas frequências em função da maior competição entre espécies de um mesmo gênero (Elton 1946). Mais recentemente, Joseph Felsenstein também esclareceu o problema de não haver independência entre as espécies, já que estas são hierarquicamente estruturadas em uma filogenia (Felsenstein 1985). Em ecologia de comunidades esta hierarquia passou a ser considerada mais frequentemente a partir de 2002 com o trabalho de Campbell Webb e colaboradores (Webb, et al. 2002).

Atualmente muitos pesquisadores têm considerado as relações filogenéticas em um contexto ecológico, em parte devido a uma maior disponibilidade de hipóteses

filogenéticas e ao desenvolvimento de diversas ferramentas analíticas. Uma busca simples pelo termo “*phylogenetic structure of communities*” na base de dados Web of Science (<http://apps.webofknowledge.com/>) em 12 de janeiro de 2012, retornou 1961 artigos, incluindo estudos teóricos e empíricos realizados com os mais diversos organismos. Além disso, nesta mesma base de dados, o artigo de Webb e colaboradores mencionado acima foi citado 473 vezes até 12 janeiro de 2012. Portanto, a disciplina que tenta relacionar ecologia com evolução está hoje em pleno desenvolvimento.

O uso das relações de parentesco entre espécies poderia ajudar a responder a pergunta comumente feita entre os ecólogos: Quais as regras que governam os processos de montagem das comunidades? Sabe-se que a distribuição das espécies está em maior ou menor grau associado a suas próprias características. Tais características permitem aos organismos superar condições climáticas severas, competição com outras espécies, ou mesmo dispersar para novos locais. Estas respostas das espécies ao ambiente irão inevitavelmente depender da informação genética de cada espécie. Estas interações entre as espécies ou entre as mesmas e o ambiente, fazem com que muitas comunidades exibam padrões não aleatórios de parentesco evolutivo das espécies constituintes. Se lermos algumas revisões importantes na área, como as de Jeannine Cavender-Bares (Cavender-Bares, et al. 2009) e Steven Vamosi (Vamosi, et al. 2009), veremos que o papel da estruturação filogenética das comunidades é essencial para o entendimento de como as mesmas são estruturadas.

Na perspectiva da estrutura filogenética de comunidades, quando as espécies próximas filogeneticamente apresentam atributos similares, chamado de sinal filogenético ou mesmo de conservação filogenética de nicho (Wiens e Graham 2005), as

distribuições filogenéticas agregadas dos táxons em uma comunidade indicam a ação de filtros ambientais (Webb, et al. 2002). Por outro lado, as distribuições filogenéticas super-dispersas podem resultar da repulsão fenotípica de táxons proximamente relacionados devido a efeitos de competição entre as espécies. Quando não há sinal filogenético, espécies distantes filogeneticamente podem ter atributos similares. Neste caso, a ação de filtros ambientais poderia causar repulsão filogenética dos clados em uma determinada comunidade. Por outro lado, a repulsão fenotípica causada por competição poderia gerar comunidades filogeneticamente aleatórias. Portanto, o balanço entre filtros ambientais e interações bióticas poderia determinar a estrutura filogenética das comunidades (Webb, et al. 2002). Além disso, novidades evolutivas surgidas apenas em alguns clados poderiam abrir novas possibilidades para as espécies destes clados, como por exemplo, colonizar áreas com diferentes condições ambientais. Isso faz com que diferentes ambientes possam ser ocupados por diferentes clados, fazendo com que haja associações entre clados e diferentes tipos de ambiente (Duarte, 2011).

Ao se trabalhar com organismos vivos assumem-se altos graus de complexidade, com espécies determinadas por diversos fatores. As comunidades ecológicas são muito complexas, estruturadas por diversos fatores que agem de maneira diferente entre as diversas escalas espaciais. Sabendo disso, a ecologia de comunidades tem tradicionalmente tentado descrever padrões e compreender processos que possam ser generalizados para diferentes locais. O entendimento de padrões gerais poderia levar a ao estabelecimento de regras gerais de organização das comunidades biológicas, tornando as dinâmicas de uma comunidade previsíveis ao longo do tempo. Fazendo isso, o gerenciamento destas comunidades poderia ser feito com mais eficiência, aumentando a previsibilidade e diminuindo as margens de erros (Levin 1992).

Um dos grandes problemas da busca de padrões gerais é devido a composição de espécies variar consideravelmente de local para local, fazendo com que os padrões fiquem difíceis de ser generalizáveis. Considerando que as espécies não são evolutivamente independentes umas das outras, espera-se que espécies proximamente relacionadas respondam de maneira similar ao ambiente. Estas seriam mais similares tanto em termos dos seus atributos ecológicos quanto as respostas às condições ambientais, sejam elas bióticas ou abióticas. Usar a informação sobre a história evolutiva das espécies distribuídas em comunidades poderia aumentar nosso conhecimento sobre o funcionamento dos sistemas ecológicos uma vez que as espécies poderiam ser reunidas em conjuntos definidos a partir das relações de parentesco entre as espécies. Se os padrões são complexos, os clados, ou seja, conjuntos de espécies, poderiam simplificar estes padrões uma vez que são considerados conjuntos de espécies que compartilham grande parte da informação genética. Seria apenas necessário obter a composição de clados para entender, pelo menos em algum grau, a dinâmica local da comunidade. Esta abordagem, apesar de não ser extremamente refinada, poderia mostrar padrões de comunidades mais consistentes, generalizáveis e conseqüentemente mais previsíveis.

Incluir a história evolutiva das espécies em análises ecológicas significa não observar cada espécie de maneira única e totalmente independente das demais, mas sim observar as espécies em grupos hierárquicos, que compartilham informação entre si, podendo estas apresentar respostas similares aos ambientes nos quais ocorrem. Sabendo disso, nesta dissertação teve-se como objetivo verificar se a estrutura filogenética de comunidades de plantas lenhosas florestais varia ao longo dos ecótonos de áreas abertas com vegetação florestal em diferentes formações vegetacionais. Ainda, buscou-se

verificar se padrões poderiam ser detectados analisando-se diferentes escalas espaciais, e em sítios com composição de espécies bastante distintas. Os ecótonos vegetacionais estudados ocorrem naturalmente na vegetação do sul do Brasil, em áreas com diferentes influências florísticas, estando ainda em constante dinâmica (Rambo 1956), tornando este sistema adequado para encontrar padrões generalizáveis.

CAPÍTULO 1. Estrutura filogenética de comunidades de plantas lenhosas em ecótonos vegetacionais*

Vanderlei Júlio Debastiani¹

V. J. Debastiani (vanderleidebastiani@yahoo.com.br)

¹ *Laboratório de Ecologia Filogenética e Funcional, Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Av. Bento Gonçalves 9500, Porto Alegre, RS 91501-970, Brasil. (www.ufrgs.br/leff)*

*Artigo formatado segundo as normas do periódico *Oikos*, porém, em Língua Portuguesa e com texto justificado em ambas as margens.

Sandra Cristina Muller, Juliano Morales de Oliveira, Valério De Patta Pillar, Fernando Souza Rocha, Maria Carmen Sestren-Bastos e Leandro da Silva Duarte são os coautores do artigo a ser submetido.

Resumo

A trajetória evolutiva das espécies faz com que estas não sejam mutuamente independentes em relação às suas características ecológicas. Por essa razão, as relações filogenéticas entre as espécies podem influenciar nas regras que governam os processos de montagem das comunidades locais. Neste estudo foi analisada a variação na estrutura filogenética da vegetação lenhosa florestal ocorrente em ecótonos de áreas abertas com vegetação florestal distribuídos em diferentes regiões do extremo sul do Brasil. Estes ecótonos são formados por diversas formações florestais que tendem a expandir sobre as áreas abertas. A composição de espécies nos ecótonos foi caracterizada por amostragem em sítios ocorrentes em diferentes formações vegetacionais. Utilizou-se o índice de parentesco líquido (NRI) e coordenadas principais da estrutura filogenética (PCPS) para avaliar a estrutura filogenética em três categorias de habitat: áreas abertas, bordas e interior florestal e em diferentes escalas espaciais. As análises dos valores de NRI não mostraram um padrão de estruturação filogenética de comunidades nítido em relação às categorias de habitat. Já a análise dos PCPS mostrou padrões consistentes, e independentes da composição de espécies, tanto em relação às categorias de habitat quanto em relação às diferentes escalas espaciais abordadas. Clados basais associaram-se às áreas florestais, enquanto clados de divergência mais recente associaram-se às áreas abertas. Estes resultados sugerem que áreas abertas atuam como um filtro filogenético de habitat para as espécies lenhosas florestais, independentemente da escala de análise e da composição de espécies de cada local. Os resultados sugerem que os clados de Rosanae e Asteranae estão na linha de frente do processo de expansão florestal sobre as áreas abertas, enquanto as espécies de Magnolianae tendem a permanecer restritas às áreas florestais. Abordagens filogenéticas que possibilitem

simplificar a complexa distribuição das espécies, bem como transitar nas diferentes escalas espaciais de organização destas, são muito úteis na busca por padrões gerais de organização de sistemas ecológicos.

Introdução

Uma das principais metas da ecologia é determinar as regras que governam os processos de montagem das comunidades a partir do conjunto regional de espécies. A linha de pensamento em ecologia que tenta determinar regras de montagem para as comunidades é antiga, e vem desafiando os ecólogos de comunidades há muito tempo (Diamond 1975). Partindo-se desta linha surgiram diferentes visões para explicar possíveis montagens das comunidades, baseadas em mecanismos de nicho (Weiher e Keddy 1999) e neutros (Hubbell 2001). Mais recentemente, a influência de fatores históricos e evolutivos, na forma de eventos e circunstâncias únicas, tem sido evocadas para explicar a estruturação das comunidades (Ricklefs 1987). Estas diferentes abordagens, que muitas vezes são consideradas excludentes, podem atuar em conjunto nos processos de montagem das comunidades (Cavender-Bares et al. 2009).

A hierarquia de organização das espécies faz com que estas não sejam entidades independentes umas das outras, mas compartilhem grande parte da história evolutiva com suas espécies irmãs (Darwin 1859, Elton 1946, Felsenstein 1895, May 1990). De maneira geral, espera-se que espécies proximamente relacionadas sejam mais similares quanto aos atributos ecológicos e condições semelhantes para seu estabelecimento e sobrevivência (Darwin 1859, Burns e Strauss 2011). Desta forma, afinidades filogenéticas entre as espécies que constituem uma comunidade são resultado de suas histórias evolutivas e de suas respostas ecológicas às condições ambientais do presente (Pillar e Duarte 2010). Em termos gerais, processos ecológicos baseiam-se nas respostas dos organismos, tanto em relação ao ambiente em que vivem, quanto a outros organismos. Além disso, a maneira através da qual os organismos respondem aos diversos estímulos ambientais depende em grande parte da informação genética

acumulada ao longo da história evolutiva das próprias espécies. Estas interações ecológicas, sejam elas bióticas ou abióticas, faz com que muitas comunidades exibam padrões não aleatórios de parentesco evolutivo, de modo que as abordagens filogenéticas são cruciais para o entendimento de como as comunidades são estruturadas (Webb, et al. 2002, Kembel e Hubbell 2006, Emerson e Gillespie 2008, Cavender-Bares, et al. 2009, Vamosi, et al. 2009). O aumento da disponibilidade de dados filogenéticos e o desenvolvimento de ferramentas analíticas nas últimas décadas têm facilitado a expansão dos estudos que aplicam dados e métodos filogenéticos à ecologia de comunidades (Cavender-Bares, et al. 2009). Tais abordagens filogenéticas permitem verificar a importância relativa dos diferentes processos ecológicos que estruturam as comunidades e como estes processos interagem com a história evolutiva dos organismos que as compõem (Webb 2000, Webb, et al. 2002).

A ação de filtros ambientais e/ou interações bióticas podem determinar a estrutura filogenética das comunidades (Webb, et al. 2002). Estas interações podem gerar comunidades com distribuição filogenética agregada de táxons, distribuição de táxons filogeneticamente dispersos ou comunidades filogeneticamente aleatórias (Webb, et al. 2002, Webb, et al. 2008a). Além disso, a conservação de atributos ancestrais em alguns clados, e o surgimento de novidades evolutivas em outros faz com que diferentes ambientes possam ser ocupados por diferentes clados (Donoghue 2008, Duarte 2011), caracterizando assim um filtro filogenético de habitat (Duarte 2011). A utilização de métricas que abordam composição de clados dentro e entre comunidades permite avaliar de que forma processos ecológicos e evolutivos interagem na estruturação das comunidades do presente.

Efeitos de borda podem provocar alterações nas condições ambientais das bordas em comparação com os ambientes adjacentes, e tais alterações têm implicações nos processos de montagem das comunidades (Murcia 1995). Em mosaicos vegetacionais constituídos por áreas abertas e florestais, as condições ambientais nas bordas, tais como luz, temperatura e umidade, variam em comparação com o interior da floresta (Matlack 1994, Oosterhoorn e Kappelle 2000). Próximo às bordas pode haver aumento da perturbação do vento, redução da umidade do solo, aumento da temperatura do ar, aumento da radiação fotossintética (Kapos 1989), entre outros efeitos, que resultam em alterações estruturais e de composição, como elevada mortalidade de árvores, mudanças na cobertura do dossel, mudança na cobertura de arbustos e ervas, aumento da densidade do sub-bosque, além de mudanças no recrutamento, mortalidade de plântulas e aumento de plantas adaptadas a distúrbios (ver Laurance, et al. 2002, Ries, et al. 2004, Harper, et al. 2005 e Laurance, et al. 2011 para extensas revisões sobre efeitos de borda). Tais efeitos podem ter diferentes magnitudes e podem atingir diferentes distâncias da borda (Harper, et al. 2005), sendo que as condições próximas à borda são frequentemente intermediárias em relação aos ambientes adjacentes (Ries, et al. 2004). A análise da estrutura filogenética de comunidades distribuídas em ecótonos pode auxiliar na compreensão de processos atuando nestes sistemas, já que as comunidades ao longo de ecótonos são formadas apenas por um subconjunto das espécies que ocorrem nas áreas do interior florestal (Laurance, et al. 2006, Lopes, et al. 2009).

No sul do Brasil, mosaicos vegetacionais constituídos por florestas e áreas abertas ocorrem naturalmente. Nestes mosaicos, a vegetação florestal é bastante diversificada, sendo influenciada por várias zonas de migração (Rambo 1958, Leite

2002). As influências climáticas e das zonas de migração são tão importantes que diferentes locais apresentam composição de espécies distintas a ponto de serem classificadas em vários tipos florestais (IBGE 1986). Evidências indicam que a vegetação florestal tende a avançar sobre as áreas abertas (Rambo 1956, Behling 2002, Pillar 2003). Esta expansão florestal acontece pelo avanço da floresta através das bordas (Oliveira e Pillar 2004) ou por processos de nucleação de manchas de floresta sobre campos naturais (Duarte, et al. 2007). Seguindo essa perspectiva, o gradiente borda-interior pode ser considerado uma cronosequência do avanço da floresta sobre as áreas abertas, ou seja, quanto mais para o interior da floresta, mais avançado seria o estágio sucessional florestal. Verdú et al. (2009) encontraram agrupamento filogenético em estágios iniciais de sucessão em comunidades de plantas mediterrâneas causado por filtros ambientais. Além disso, os autores observaram repulsão filogenética em estágios intermediários de sucessão causados por facilitação, e comunidades filogeneticamente aleatórias em estágios finais de sucessão causados pela perda de espécies pioneiras. Da mesma forma, as espécies de plantas de comunidades pioneiras podem ser filogeneticamente agrupadas, sugerindo a ação de filtros ambientais sobre espécies com atributos filogeneticamente conservados (Dinnage 2009). Por outro lado, Letcher (2010) verificou que as comunidades ocorrentes nos estágios sucessionais de uma cronosequência de florestas tropicais secundárias foram filogeneticamente dispersas. Santos et al. (2010) avaliaram a relação entre estrutura filogenética e efeito de borda em uma paisagem fragmentada não encontraram diferenças entre áreas de borda, estágios sucessionais de diferentes idades e floresta contínua; todas as comunidades apresentavam estrutura filogenética aleatória.

O objetivo deste estudo foi verificar se a estrutura filogenética de comunidades de plantas lenhosas florestais varia ao longo do ecótono por áreas abertas e vegetação florestal em diferentes formações vegetacionais no Rio Grande do Sul. As bordas dos sítios amostrados estão em um contexto diferente da maioria dos trabalhos que analisam efeitos de borda. Tais estudos geralmente avaliam paisagens fragmentadas com bordas abruptas, bem como recolonização de áreas anteriormente ocupadas por vegetação florestal. Neste estudo, os sítios analisados são ecótonos com bordas naturais através das quais a vegetação florestal tem naturalmente se expandido sobre áreas abertas (Rambo 1956). Nesse sentido, espera-se que as comunidades das áreas de floresta possam estar sendo dominadas por processos de exclusão competitiva, apresentando, assim, uma distribuição filogeneticamente dispersa de táxons (Webb, et al. 2002). Já nas áreas abertas, espera-se que as comunidades de plantas lenhosas apresentem distribuição filogenética agregada devido à ação de filtros ambientais. Além disso, espera-se encontrar que clados basais estejam mais relacionados com o interior florestal, enquanto clados de diversificação mais recente relacionados a áreas abertas (Boyce, et al. 2009, Brodribb, et al. 2009, Brodribb e Feild 2010). Ainda pode-se hipotetizar que a variação na composição filogenética ao longo dos ecótonos entre os sítios será pequena quando comparada com a variação da composição de espécies, visto que o gradiente ambiental nos ecótonos representaria um filtro filogenético para as espécies florestais.

Material e métodos

Áreas de estudo

Foram analisados padrões filogenéticos em vegetação lenhosa florestal ocorrente em mosaicos formados por áreas abertas e vegetação florestal representando todas as três

formações vegetacionais florestais em contato natural com áreas abertas do Estado do Rio Grande do Sul (Leite 2002): A Floresta Ombrófila Mista, principal tipo florestal do planalto do sul do Brasil, que ocorre sob um clima pluvial sem seca, e é formada por uma mistura de floras tropicais e temperadas, tendo como destaque a presença de espécies como *Araucaria angustifolia* e *Podocarpus lambertii*. Essa também conta com a presença de muitas angiospermas basais (Magnolianaes), como Laurales e *Drimys*, e muitas espécies da família Myrtaceae (Leite 2002). A Floresta Estacional Decidual, encontrada principalmente no noroeste do Estado, tem como característica fisionômica a deciduidade de mais de 50% das espécies da cobertura superior e, além disso, ocorre sob um clima com duas estações de acentuada variação térmica e pluviosidade intensa (Leite 2002). A Floresta Estacional Semidecidual é composta principalmente por espécies de elementos tropicais, pluviais ou sazonais, esta distingue-se da Floresta Estacional Decidual pelo menor índice de deciduidade do extrato superior e pela ausência de algumas espécies características de florestas decíduas (Leite 2002).

Composição de espécies

Dados de presença e ausência de espécies lenhosas florestais em sítios de contato entre áreas abertas e florestais foram compilados a partir de diferentes levantamentos realizados na região de estudo. A seleção dos levantamentos vegetacionais levou em consideração a metodologia de coleta dos dados, para que fosse possível a comparação entre os sítios. Somente levantamentos de vegetação que incluíssem indivíduos jovens de espécies lenhosas florestais, e nos quais fosse possível categorizar cada unidade amostral em um tipo de habitat do ecótono. Além disso, em todos os levantamentos o tamanho das parcelas foi 2,25m², com exceção das parcelas

das áreas abertas no Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata, que mediam 2,89m².

Além disso, também foram amostrados dois sítios carentes de informação sobre padrões vegetacionais nos ecótonos. Um dos sítios foi a Floresta Nacional de São Francisco de Paula (29°25'S, 50°24'W), formada por floresta Ombrófila Mista e uma pequena área de campo nativo. O segundo sítio amostrado foi no município de Santana da Boa Vista (30°46'S, 53°04'W), em uma propriedade particular, formada por mosaicos de campo nativo e floresta Estacional Semidecidual.

Nos sítios amostrados foram instaladas três transecções perpendiculares à borda no ecótono. Em cada transecção foram instaladas 70 parcelas de 2,25 m², distribuídas de forma contínua na transecção, sendo estas distribuídas igualmente em número nas áreas abertas e florestais. O uso de parcelas pequenas e relativamente homogêneas sob o ponto de vista de condições ambientais, permite verificar numa escala apropriada os processos de competição entre espécies, uma vez que estas interações ocorrem em escalas menores (Tilman 1997).

As parcelas foram distribuídas em três categorias de habitat, sendo que a primeira continha todas as parcelas das áreas abertas, a segunda e terceira classes continham as parcelas do ambiente florestal divididas igualmente em duas classes de distâncias (borda e floresta) (Apêndice 1 Fig. A1). O limite entre a floresta e as áreas abertas foi definido pela presença/ausência do último indivíduo arbóreo florestal adulto. Nestas parcelas foram amostrados os indivíduos maiores que 50 cm de altura e com diâmetro à altura do peito menor que 5 cm. Todos os indivíduos foram identificados em nível de espécie.

No total, foram compilados dados de cinco estudos realizados nos ecótonos e amostrados dois sítios (Tabela 1, Apêndice 1 Fig.A1). Foram incluídas apenas as espécies de angiospermas florestais. Espécies que ocorrem somente em áreas abertas, como espécies do gênero *Baccharis*, por exemplo, foram excluídas das análises. Além disso, também foram excluídas da análise todas as parcelas que apresentavam menos de duas espécies, sendo este o número mínimo para poder calcular qualquer métrica filogenética. No total, foram incluídas nas análises 696 parcelas que apresentaram mais de duas espécies florestais lenhosas de um esforço total de 1180 parcelas.

Os nomes das espécies e as categorias taxonômicas foram padronizados por consulta a especialistas e por consulta à base de dados do Missouri Botanical Garden (www.tropicos.org), além disso, as sinonímias foram conferidas com base em Taxonomic Name Resolution Service (tnrs.iplantcollaborative.org).

Estrutura filogenética das comunidades

A partir da lista completa de espécies foi gerada uma árvore filogenética segundo a hipótese filogenética proposta por Soltis et al. (2011), baseada em análises moleculares de 17 genes (DNA nuclear, DNA mitocondrial e plastídeos), e inclui mais de 330 famílias. As relações filogenéticas foram consideradas até o nível de família. A partir do nível de gênero as afinidades entre os táxons foram apenas taxonômicas. Quando havia mais de um gênero numa dada família, ou mais de uma espécie num dado gênero, estes foram incluídos na árvore filogenética como politomias. As famílias amostradas que não estavam presentes em Soltis et al. (2011) foram inseridas na árvore filogenética com base nas relações propostas pelo sistema APG III (APG 2009). O comprimento dos ramos da árvore filogenética foi considerado com base nas estimativas propostas por

Bell et al. (2010), provenientes de análises moleculares para 335 famílias e usando 36 pontos de calibragem na árvore com base em registros fósseis. Estas estimativas dos comprimentos dos ramos na árvore filogenética permitem calcular o tempo de divergência entre todas as espécies. Em virtude das famílias amostradas por Soltis et al. (2011) e Bell et al. (2010) não serem totalmente compatíveis, foram usadas as estimativas de idade propostas por Bell et al. (2010) em nós que continham todas as famílias relativas a Soltis et al. (2011). Para o restante dos nós, que não continham idades, as mesmas foram estimadas usando-se o módulo BLADJ do software Phylocom (Webb, et al. 2008b), que interpola uniformemente idades para os nós sem estimativa de idade com base em nós datados. A partir da idade dos nós é possível estabelecer distâncias em milhões de anos entre todas as espécies amostradas.

A estrutura filogenética de cada categoria de habitat em cada transecção foi caracterizada usando-se o índice de parentesco líquido (NRI), que é uma medida padronizada da distância filogenética média entre todos os pares de táxons em uma amostra (Webb, et al. 2002). A análise da estrutura filogenética de comunidades depende, em grande parte, do tamanho do conjunto de espécies (Swenson, et al. 2006) e do modelo nulo utilizado (Kembel e Hubbell 2006). A significância de cada valor de NRI observado foi avaliada por teste de permutação (1000 iterações). Em cada iteração, a composição de espécies nas parcelas foi redefinida a partir do modelo nulo que mantém a frequência de ocorrência de cada espécie e a riqueza observada em cada parcela (Gotelli 2000). Valores positivos de NRI indicam agrupamento filogenético da comunidade e valores negativos indicam repulsão filogenética.

A partir da ocorrência de espécies em cada parcela e da distância filogenética entre as espécies, foi gerada uma matriz de composição de espécies ponderada pela

filogenia, usando-se o método de ponderação filogenética difusa (Pillar e Duarte 2010). A matriz resultante expressa a composição de clados em cada parcela (Ver Pillar e Duarte 2010 e Duarte 2011 para mais detalhes). Esta matriz foi submetida a análise de coordenadas principais (Legendre e Legendre 1998), usando-se como medida de dissimilaridade a raiz quadrada do índice de Bray-Curtis, a fim de extrair coordenadas principais da estrutura filogenética (PCPS) (Duarte, 2011). Os primeiros PCPS (aqueles com os autovalores mais altos), tendem a capturar diferenças filogenéticas em ramos basais, onde há maior variação de idades, enquanto os PCPS com autovalores mais baixos capturam variações em direção aos ramos mais terminais da árvore filogenética (Duarte, et al. 2012). Cada PCPS está associado a gradientes filogenéticos envolvendo diferentes clados, sendo possível identificar quais clados estão associados aos gradientes ambientais nos ecótonos. Ainda, através da análise dos PCPS as comunidades podem ser comparadas umas com as outras em relação à composição filogenética (Duarte, 2011).

Análise dos dados

Para cada parcela foram calculadas as métricas filogenéticas utilizando-se três diferentes tamanhos de conjuntos de espécies, que levaram em conta diferentes escalas espaciais (local, sítio e regional). Na escala regional, todas as espécies encontradas em todos os sítios amostrados formaram um único conjunto de espécies. Na escala de sítio, cada conjunto de espécies foi formado pelas ocorrências das espécies nas repetições locais da amostragem (repetições de sítios). A escala de sítio foi considerada apenas no Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata, Parque Estadual do Turvo e Morro

Santana (Note asteriscos na Tabela 1). Na escala local, o conjunto de espécies incluiu apenas as espécies ocorrentes nas transecções do respectivo local (Apêndice 1 Fig.A1).

Para cada escala espacial, a associação entre o grau de agrupamento/repulsão filogenética (valores significativos de NRI, considerando como significativo os valores de probabilidades maiores que 0,95 e menores que 0,05) e as categorias de habitat (área aberta, borda e interior florestal) foi avaliada usando-se teste de qui-quadrado com probabilidade gerada por teste de permutação.

A composição filogenética das parcelas ocorrendo nas três categorias de habitat foi analisada independentemente para os dois primeiros PCPS através de Análise Multivariada de Variância com teste de permutação (Pillar e Orłóci 1996, Anderson 2001), usando-se distância euclidiana como medida de semelhança entre parcelas e restrições de permutações dentro de transecção. As probabilidades geradas foram corrigidas pelo método de Bonferroni (Sokal e Rohlf 1994), para corrigir os testes múltiplos em relação aos PCPS. Além disso, a diferença de composição das espécies entre os 11 sítios amostrados foi verificada com Análise Multivariada de Variância com permutação, usando índice de Sørensen como medida de distância, pois este índice não considera duplas ausências de espécies na similaridade entre unidades amostrais, ou seja, entre cada parcela amostrada.

Para cada escala espacial analisada, os escores das parcelas referentes aos dois primeiros PCPS foram usados para construção de um diagrama de dispersão. A partir da correlação de cada PCPS com a matriz de composição de espécies ponderada pela filogenia foram projetadas as espécies sobre os escores das parcelas no mesmo diagrama de dispersão, representando as três superordens mais bem representadas no conjunto de espécies (Rosanae, Asteranae e Magnolianae). Os centróides do diagrama de dispersão

para as três categorias de habitat e as três superordens foram submetidos ao ajuste de Procrustes (Gower 1971, Jackson 1995). A análise de Procrustes minimiza as diferenças da soma dos quadrados entre duas configurações em um espaço Euclidiano multivariado. O ajuste foi realizado considerando os seis centróides (três referente as categorias de habitats e três referente as superordens) como unidades amostrais que poderiam ser comparadas entre as escalas. Cada unidade amostral foi descrita por duas variáveis (abscissa e ordenada do diagrama de dispersão). Esta análise permitiu avaliar a concordância entre o padrão das escalas mais finas (local e sítio), com o padrão de associação dos clados em escala regional (Jackson 1995, Peres-Neto e Jackson 2001).

Os resultados do ajuste de Procrustes e das análises de variância foram sumarizados por meta-análise, considerando efeito aleatório de DerSimonian-Laird, tendo cada local amostrado como uma unidade independente (Cooper, et al. 2004, Borenstein, et al. 2009). O uso de técnicas de meta-análise permite combinar os resultados encontrados em cada local amostrado, ajudando assim a sumarizar, na forma de um efeito único, todos os resultados obtidos em cada escala amostrada. Os tamanhos do efeito foram obtidos convertendo-se os valores de F das Análise Multivariada de Variância em coeficientes de correlação, e estes foram transformados em Z de Fisher (Borenstein, et al. 2009).

Todas as análises foram realizadas no ambiente estatístico R (R Development Core Team 2011), usando os pacotes picante (Kembel, et al. 2010), ape (Paradis, et al. 2004), vegan (Oksanen, et al. 2011), SYNCOSA (Debastiani, 2011) e meta (Schwarzer, 2010).

Resultados

Foram amostradas 191 espécies de angiospermas arbóreas florestais, distribuídas em 53 famílias e sete superordens (Fig. 1). A superordem Rosanae foi a mais bem representada (113 espécies), seguido por Asteranae (49 espécies) e Magnolianae (22 espécies). As superordens Lilianae e Caryophyllanae foram representadas por poucas espécies (duas e três, respectivamente), já Proteanae e Santalanae só tiveram uma espécie como representante. As espécies *Casearia decandra*, *Psychotria leiocarpa*, *Myrciaria cuspidata*, *Mollinedia elegans* e *Eugenia uniflora* foram as mais frequentes na amostragem. Entretanto, 25 espécies só apareceram uma única vez em todas as parcelas amostradas (Apêndice 2 Tabela A1). A diferença na composição de espécies entre os 11 sítios amostrados foi estatisticamente significativa ($F=36,871$; $p < 0,001$).

A análise da estrutura filogenética na escala local mostrou poucas parcelas com valores de NRI diferentes do esperado aleatoriamente, considerando como conjunto apenas as espécies de cada sítio (Apêndice 1 Tabela A1). De todas as parcelas analisadas, apenas 38 parcelas apresentaram agrupamento filogenético e 35 parcelas apresentaram repulsão filogenética. A associação entre a estrutura filogenética e as categorias de habitat foi significativa ($\chi^2 = 7,326$; $p = 0,026$), sendo que todos os habitats apresentaram parcelas com agrupamento filogenético, mas o padrão de repulsão filogenética foi encontrado principalmente nas áreas florestais. Na escala de sítio foram analisadas 461 parcelas, e destas apenas 27 apresentaram estrutura filogenética diferente do esperado pelo modelo nulo, sendo 15 agrupamentos filogenéticos e 12 repulsão filogenética. Nestas 27 parcelas não verificou-se diferenças significativas entre as categorias de habitat ($\chi^2 = 1,781$; $p = 0,505$). Na escala regional, na qual o conjunto de espécies considerado incluiu todas as 191 espécies, as parcelas amostradas não

apresentaram nenhum padrão de estruturação filogenética em relação aos valores de NRI.

Os dois primeiros PCPS para a escala regional sumarizaram 36,82% da variação da composição de espécies ponderada pela filogenia, sendo o PCPS 1 com 24,64% da variação e o PCPS 2 com 12,18% da variação. Nesta escala, a análise de variância do PCPS 1 mostrou diferenças significativas apenas entre as áreas abertas e as áreas florestais ($F = 25,852$, $p < 0,001$) (Fig. 2). Em relação ao PCPS 2, a análise mostrou diferenças significativas apenas entre as áreas abertas e o interior florestal ($F=6,449$, $p = 0,022$). Para a escala de sítio, os dois primeiros PCPS explicaram de 26,91% à 46,02% da variação na composição de espécies ponderada pela filogenia. Já na escala local, os dois primeiros PCPS explicam de 25,07% à 49,61% (Apêndice 1 Tabela A2). Na meta-análise, as análises de variância mostraram padrões de variação entre as categorias de habitats significativos diferente de zero para os dois primeiros PCPS, tanto para a escala de sítio quanto para a escala local (Tabela 2).

Para a escala regional o primeiro PCPS, além de diferenciar as áreas abertas das áreas florestais, também diferenciou o clado de Magnolianaes dos clados de Rosanaes e Asteranaes (Fig. 2). Neste PCPS os clados de Asteranaes e Rosanaes estão representados em todas as categorias de habitats, já o clado basal de Magnolinaes está apenas representado nas áreas florestais, sejam elas de borda ou interior florestal (Fig. 2, Apêndice 1 Fig.A2). Os valores do ajuste de Procrustes (Apêndice 1 Tabela A3) mostraram efeitos diferentes de zero na meta-análise em ambas as escalas espaciais, com correlação média entre áreas de 0,825 para a escala de sítio e de 0,866 entre sítios para a escala local (Tabela 2).

Discussão

Neste estudo, encontrou-se um padrão de estruturação filogenética consistente em sítios com composição de espécies significativamente diferente. Em todos os sítios o padrão de associação entre os principais clados filogenéticos e as categorias de habitat foi o mesmo, independente do tipo florestal predominante no sítio amostrado e da composição de espécies. Padrões de associação de clados a determinados ambientes não são novidades na literatura (Swenson, et al. 2006, Willis, et al. 2010, Kooyman, et al. 2011), mas neste estudo os padrões foram os mesmos em diferentes escalas espaciais, onde o tamanho do conjunto de espécies variou consideravelmente. Clados basais (Magnolianaes) associaram-se a áreas florestais, enquanto clados de diversificação mais recente (Rosanaes e Asteranaes) associaram-se a áreas abertas. Estes resultados sugerem que as áreas abertas atuam como um filtro filogenético de habitat para clados de espécies lenhosas florestais, ou seja, um filtro que atua sobre clados inteiros de espécies de angiospermas (Duarte 2011). Este resultado sugere fortemente que os padrões de distribuição da vegetação florestal nos locais de contato entre florestas e áreas abertas sejam, pelo menos em algum grau, previsíveis ao longo da distribuição dos ecótonos.

Espécies da Superordem Magnolianaes ficaram restritas a áreas de interior florestal, possivelmente devido à menor eficiência no uso de água e capacidade fotossintética, quando comparadas a outras angiospermas de diversificação mais recente (Boyce, et al. 2009, Brodribb, et al. 2009, Brodribb e Feild 2010). Angiospermas basais, tais como Magnolianaes, apresentam uma tendência de menor densidade de nervuras foliares (Boyce, et al. 2009), baixa capacidade de trocas gasosas (Feild, et al. 2011) e baixa capacidade fotossintética (Brodribb e Feild 2010), quando comparadas com angiospermas de diversificação mais recente, como Rosanaes e Asteranaes. Estas

características dos clados basais provavelmente conferem baixa tolerância à seca às plantas, já que os mecanismos para evitar a perda de água em ambientes com altas taxas de evapotranspiração são menos eficientes (Field e Arens 2007, Brodribb, et al. 2009). Estas diferenças ecofisiológicas, poderiam reduzir a ocorrência de clados basais em ambientes menos sombreados e com menor disponibilidade hídrica. Nos clados de diversificação mais recente, esta restrição aparentemente não ocorre em todas as espécies, levando as espécies a se distribuírem em diferentes tipos de habitat. Taxas fotossintéticas mais elevadas e maior eficiência no uso dos recursos permitem que as plantas aumentem a disponibilidade de carbono para o crescimento e conseqüentemente maior performance competitiva para lidar com competição direta com espécies de áreas abertas (Scholes e Archer 1997). À medida que algumas espécies vão se estabelecendo nas áreas abertas, estas provocam mudanças nas condições microambientais, permitindo que as espécies dos clados basais possam se estabelecer, aumentando os limites da distribuição florestal (Valiente-Banuet, et al. 2006). O padrão de associação de clados pode estar refletindo em partes a trajetória evolutiva das angiospermas. Há evidência de que as angiospermas têm origem em sub-bosque das florestas de gimnospermas e pteridófitas (Feild, et al. 2004), em ambientes úmidos e sombreados, e no decorrer do tempo têm se expandido sobre as demais áreas continentais. No decorrer do processo evolutivo surgiram algumas espécies, principalmente de clados de diversificação recente, que são fisiologicamente mais eficientes no uso da água. Estas novidades evolutivas acabaram aumentando a gama de possibilidades das angiospermas de colonizar e permanecer em vários tipos de ambientes. Ainda, nossos resultados sugerem que as angiospermas basais podem preservar uma alta capacidade competitiva nos ambientes sombreados e úmidos, já que estas conseguem se estabelecer e competir com

clados de diversificação recente (Valiente-Banuet, et al. 2006, Valiente-Banuet e Verdú 2007). As angiospermas basais não estão representadas apenas nas áreas de interior florestal, mas também representadas nas áreas da borda da floresta onde as condições microambientais são intermediárias entre as áreas abertas e o interior florestal (Ries, et al. 2004).

Seria esperado que comunidades em estágios iniciais de sucessão contivessem espécies mais proximamente relacionadas, causando agrupamento filogenético (Dinnage 2009, Letcher 2010, Knapp, et al. 2008, Hermus, et al. 2010, Norden, et al. 2011). No decorrer da sucessão as comunidades passariam a ser cada vez mais filogeneticamente diversas devido a colonização de espécies de sucessão tardia. As métricas convencionais de estrutura filogenética de comunidades (NRI) não mostraram padrões consistentes entre os ambientes analisados. O NRI, por ser uma medida de estrutura filogenética dentro da comunidade, pode não revelar padrões quando alguns clados têm distribuição ampla, isso poderia confundir os padrões locais de agrupamento ou repulsão filogenética (Duarte 2011). Por outro lado, os resultados obtidos neste estudo podem refletir em parte o fato de não ter sido considerada a abundância das espécies, em virtude da inexistência desses dados para todos os locais analisados. Dados de abundância das espécies podem mostrar padrões de estruturação filogenética mais consistentes que dados de ocorrência das espécies (Norden, et al. 2011). As politomias nos ramos terminais da árvore filogenética provavelmente não causaram mudanças significativas nos valores de NRI encontrados (Swenson 2009). O NRI vem sendo amplamente usado como medida de estrutura filogenética para explicar padrões de montagem de comunidades (Kembel e Hubbell 2006, Fine e Kembel 2011, Pei, et al. 2011). Em teoria, os valores de NRI poderiam distinguir dentre os principais processos

responsáveis pela estruturação das comunidades, os relacionados a filtros ambientais e os relacionados a competição interespecífica (Webb, et al. 2002). Desde a proposta de Webb (2000), os trabalhos vêm usando estas métricas, mas muitos interpretam padrões filogenéticos de agrupamento ou repulsão mesmo que estes não difiram do esperado por modelo nulo (Graham, et al. 2009, Kooyman, et al. 2011, Machac, et al. 2011). A interpretação de padrões biológicos com base em valores de NRI não significativos não deve fazer sentido, uma vez que os modelos nulos, que testam a significância destes valores, foram criados justamente para avaliar se os padrões observados diferem daqueles esperados simplesmente de uma distribuição aleatória das espécies (Gotelli 2001).

Os resultados obtidos neste estudo contrariam a predição de equivalência funcional entre as espécies da teoria neutra (Hubbel 2001). Diferentes clados tendem a ocupar os mesmos tipos de habitat em diferentes regiões (Parmentier e Hardy 2009, Crips, et al. 2010). As espécies do início da sucessão, que conseguem se estabelecer nos ambientes abertos, necessitam de atributos que conferem altas habilidades na dispersão, altas taxas de crescimento, capacidades de competição com espécies de gramíneas, além da capacidade de sobrevivência em um ambiente ensolarado e mais seco, quando comparado com o interior florestal. As espécies capazes de colonizar áreas abertas pertencem apenas a algumas linhagens. Esta distribuição diferenciada de clados em habitats distintos sugere que há conservação filogenética de nicho nas espécies dos ecótonos, onde espécies próximas filogeneticamente são bastante similares em termos de exigências ecológicas. Embora nosso estudo não tenha avaliado o sinal filogenético dos atributos das espécies tipicamente florestais estes, no conjunto, podem apresentar conservação filogenética de nicho, pelo menos para algumas características que são

fundamentais para sobrevivência em áreas abertas. Mesmo que em uma análise individual alguns atributos possam não apresentar sinal filogenético, o conjunto de todos os atributos de uma espécie não é independente entre as espécies estruturadas filogeneticamente (Wiens e Graham 2005, Losos 2010, 2011).

Em síntese, os resultados obtidos neste estudo sugerem que os clados Rosanae e Asteranae estão na linha de frente do processo de expansão florestal sobre áreas abertas, desde a escala local até a regional, em diferentes formações vegetais do sul do Brasil. Além disso, as métricas convencionais de estrutura filogenética de comunidades não revelaram padrões ao longo dos sítios com expansão florestal sobre as áreas abertas. Entender os padrões de organização das comunidades ecológicas é um primeiro passo para compreender os processos que as estruturam e conseqüentemente desenvolver princípios para a conservação biológica (Levin 1992). A busca de padrões consistentes tem sido um trabalho árduo entre os ecólogos. Comunidades ecológicas podem ser muito complexas, estruturadas por diversos fatores que têm diferentes importâncias dependendo da escala espaciais. A busca por padrões gerais de organização das comunidades ecológicas a partir de sua estrutura filogenética são abordagens que possibilitam transitar nas diferentes escalas espaciais de organização ecológica, mostrando padrões independente do conjunto de espécies envolvido. Estas abordagens são úteis para a exploração e entendimento do funcionamento de sistemas ecológicos em locais pouco estudados.

Agradecimentos – Este estudo teve suporte logístico do Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul e da Floresta Nacional de São Francisco de Paula. O primeiro autor também foi beneficiado por bolsa de mestrado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

Referências

- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. - *Austral Ecology* 26: 32–46.
- APG. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. - *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- Behling, H. 2002. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. - *Palaeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 177: 19-27.
- Bell, C. D. et al. 2010. The age and diversification of the angiosperms re-revisited. - *American Journal of Botany* 97: 1-8.
- Borenstein, M. et al. 2009. *Introduction to meta-analysis*. - Wiley.
- Boyce, C. K. et al. 2009. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. - *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276: 1771-6.
- Brodribb, T. J. e Feild, T. S. 2010. Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification. - *Ecology letters* 13: 175-83.
- Brodribb, T. J. et al. 2009. Evolution of stomatal responsiveness to CO₂ and optimization of water-use efficiency among land plants. - *The New phytologist* 183: 839-47.
- Burns, J. H. e Strauss, S. Y. 2011. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 5302-5307.
- Cavender-bares, J. et al. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. - *Ecology Letters* 12: 693-715.
- Cooper, H, et al. 2004. *The Handbook of research synthesis and meta-analysis*. 2nd ed. - Russel Sage Foundation.
- Crisp, M. D. et al. 2009. Phylogenetic biome conservatism on a global scale. - *Nature* 458: 754-6.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. - J. Murray.
- Debastiani, V. J. 2011. SYNCSA - Analysis of functional and phylogenetic patterns in metacommunities. R package version 1.2.

- Diamond, J.H. 1975. Assembly of species communities. - In: Cody M. L. e Diamond, J.H (Eds), Ecology and evolution of communities. Belknap Press. pp. 342-444.
- Dinnage, R. 2009. Disturbance Alters the Phylogenetic Composition and Structure of Plant Communities in an Old Field System. - Plos One 4: e7071.
- Donoghue, M. J. 2008. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. - Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 105: 11549-11555.
- Duarte, L. S. 2011. Phylogenetic habitat filtering influences forest nucleation in grasslands. - Oikos 120: 208–215.
- Duarte, L. S. et al. 2007. Plant dispersal strategies and the colonization of Araucaria forest patches in a grassland-forest mosaic. - Journal of Vegetation Science 18: 847-858.
- Duarte, L. S. et al. 2012. Assessing spatial and environmental drivers of phylogenetic assembly in Brazilian Araucaria forests. - Ecography, in press.
- Elton, C. 1946. Competition and the Structure of Ecological Communities. - Journal of Animal Ecology 15: 54-68.
- Emerson, B. C. e Gillespie, R. G. 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. - Trends in Ecology and Evolution 23: 619-630.
- Feild, T. S. e Arens, N. C. 2007. The ecophysiology of early angiosperms. - Plant, cell & environment 30: 291-309.
- Feild, T. S. et al. 2004. Dark and disturbed: a new image of early angiosperm ecology. - Paleobiology 30: 82-107.
- Feild, T. S. et al. 2011. Fossil evidence for low gas exchange capacities for Early Cretaceous angiosperm leaves. - Paleobiology 37: 195-213.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. - The American naturalist 125: 1-15.
- Fine, P. V. A. e Kembel, S. W. 2011. Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. - Ecography 34: 552–565.
- Graham, C. H. et al. 2009. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. - Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 106: 19673-19678.
- Gotelli, N.J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. - Ecology 81: 2606-2621.

- Gotelli, N. J. 2001. Research frontiers in null model analysis. - *Global Ecology and Biogeography* 10: 337-343.
- Gower, J. C. 1971. Statistical methods of comparing different multivariate analyses of the same data. - In: Hodson F. R., et al. (eds.), *Mathematics in the archaeological and historical sciences*. Edinburgh University Press. pp 138–149.
- Harper, K. A. et al. 2005. Edge Influence on Forest Structure and Composition in Fragmented Landscapes. - *Conservation Biology* 19: 768-782.
- Helmus, M. R., et al. 2010. Communities contain closely related species during ecosystem perturbation. *Ecology Letters* 13:162-174.
- Hubbell, S. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. - Princeton University Press.
- IBGE. 1986. *Levantamento dos Recursos Naturais, Projeto Radam Brasil*. Volume 33. IBGE.
- Jackson, D. A. 1995. PROTEST: A Procrustean randomization test of community environment concordance. - *Écoscience* 2:297–303.
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. - *Journal of Tropical Ecology* 5:173–185.
- Keddy, P. e Weiher, E. 1999. Introduction: The scope and goals of research on assembly rules. - In : Weiher, E. e Keddy, P.(Eds.), *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press.
- Kembel, S. W. e Hubbell, S. P. 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. - *Ecology* 87: 86–99.
- Kembel, S.W. et al. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. - *Bioinformatics* 26:1463-1464.
- Knapp, S. I. et al. 2008. Challenging urban species diversity: contrasting phylogenetic patterns across plant functional groups in Germany. - *Ecology Letters* 11:1054-1064.
- Kooyman, R. et al. 2011. Phylogenetic tests of community assembly across regional to continental scales in tropical and subtropical rain forests. - *Global Ecology and Biogeography* 20: 707-716.
- Laurance, W. F. et al. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. - *Conservation Biology* 16: 605-618.

- Laurance, W. F. et al. 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 19010–19014.
- Laurance, W. F. et al. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. - *Biological Conservation* 144: 56-67.
- Legendre, P. e Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. - Elsevier.
- Leite, P.F. 2002. Contribuição ao conhecimento fitoecológico do sul do Brasil. - *Ciência & Ambiente* 24: 51-73.
- Letcher, S. G. 2010. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession. - *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277: 97-104.
- Levin, S. A. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. - *Ecology* 73:1943–1967.
- Lopes, A. V. et al. 2009. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. - *Biological Conservation* 142: 1154-1165.
- Losos, J. B. 2010. Adaptive Radiation, Ecological Opportunity, and Evolutionary Determinism. - *The American naturalist* 175: 623-639.
- Losos, J. B. 2011. Seeing the forest for the trees: The limitations of phylogenies in comparative biology. - *The American naturalist* 177: 709-27.
- Machac, A. et al. 2011. Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. - *Ecography* 34: 364-371.
- Matlack, G. R. 1994. Vegetation dynamics of the forest edge trends in space and successional time. - *Journal of Ecology* 88: 113–123.
- May, R. M. 1990. Taxonomy as destiny. - *Nature* 347: 129-130.
- Müller, S. C. 2005. Padrões de espécies e tipos funcionais de plantas lenhosas em bordas de floresta e campo sob influência do fogo. Tese (Doutorado em Ecologia) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. - *Trends in Ecology & Evolution* 10: 58–62.

- Norden, N. et al. 2011. Demographic drivers of successional changes in phylogenetic structure across life history stages in tropical plant communities. - *Ecology*, in press.
- Oksanen, J. et al 2011. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-2.
- Oliveira, J. 2003. *Ecótonos de campo e mata com Araucária em São Francisco de Paula, RS*. Dissertação (Mestrado em Ecologia) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Oliveira, J. M. e Pillar, V. D. 2004. Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Araucaria forest between 1974 and 1999 in Southern Brazil. - *Community Ecology* 5: 197-202.
- Oosterhoorn, M. e Kappelle, M. 2000. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. - *Forest Ecology and Management* 126: 291-307.
- Paradis E., et al. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. - *Bioinformatics* 20: 289-290.
- Parmentier, I. e Hardy, O. J. 2009. The impact of ecological differentiation and dispersal limitation on species turnover and phylogenetic structure of inselberg's plant communities. - *Ecography* 32: 613-622.
- Pei, N. et al. 2011. Exploring tree-habitat associations in a chinese subtropical forest plot using a molecular phylogeny generated from DNA barcode Loci. - *PloS one* 6: e21273.
- Peres-Neto, P. e Jackson, D. 2001. How well do multivariate data sets match? The advantages of a Procrustean superimposition approach over the Mantel test. - *Oecologia* 129: 169-178.
- Pillar, V. D. 2003. *Dinâmica da Expansão Florestal em Mosaicos de Floresta e Campos do Sul do Brasil*. - In: Claudino-Sales, V. (Ed.), *Ecosistemas Brasileiros: Manejo e Conservação*, Fortaleza: Expressão Gráfica e Editora. pp. 209-216.
- Pillar, V. D. e Orlóci, L. 1996. On randomization testing in vegetation science: multifactor comparisons of relevé groups. - *Journal of Vegetation Science* 7: 585-592.
- Pillar, V. D. e Duarte, L. S. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. - *Ecology Letters* 13: 587-596.
- R Development Core Team. 2011. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rambo, B. 1956. *A fisionomia do Rio Grande do Sul*. 2nd ed. - Selbach.

- Rambo, B. 1958. Floresta Riograndense. - *Agronomia Sulriograndense* 3: 1-15.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. - *Science*. 235: 167-71.
- Ries, L. et al. 2004. Ecological Responses to Habitat Edges: Mechanisms, Models, and Variability Explained. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 491-522.
- Rocha, F. S. 2009. Vegetação rupestre associada à Floresta Estacional no sul do Brasil. Tese (Doutorado em Ecologia) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Santos, B. A. et al. 2010. Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented Brazilian atlantic forest. - *PloS one* 5: e12625.
- Scholes, R. J. e Archer, S. R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 28: 517-544.
- Schwarzer, G. 2010. meta: Meta-Analysis with R. R package version 1.6-1.
- Sestren-Bastos, M C. 1997. Estudo da vegetação e suas relações com gradientes em ecótono de campo e mata ciliar em Eldorado do Sul, RS. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Sokal, R. R. e Rohlf, F. J. 1994. *Biometry*. – W.H. Freeman and Co.
- Soltis, D. E. et al. 2011. Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa. - *American Journal of Botany* 98: 704-730.
- Swenson, N. G. 2009. Phylogenetic resolution and quantifying the phylogenetic diversity and dispersion of communities. - *PloS one* 4: e4390.
- Swenson, N. G. et al. 2006. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. - *Ecology* 87: 2418-24.
- Tilman, D. 1997. Mechanisms of plant competition. In: Crawley, M. J. (Ed) *Plant Ecology*. 2nd ed. - Blackwell Science
- Valiente-banuet, A. e Verdú, M. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. - *Ecology Letters* 10: 1029-1036.
- Valiente-banuet, A. et al. 2006. Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 16812-16817.

- Vamosi, S. M. et al. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. - *Molecular Ecology* 18: 572-592.
- Verdú, M. et al. 2009. Phylogenetic signatures of facilitation and competition in successional communities. - *Journal of Ecology* 97: 1171–1180.
- Webb, C. O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. - *The American naturalist* 156: 145–155.
- Webb, C. O. et al. 2002. Phylogenies and community ecology. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475–505.
- Webb, C. O. et al. 2008a. Ecological organization, biogeography, and the phylogenetic structure of tropical forest tree communities. In Carson, W.P. e Schnitzer, S.A. (eds.), *Tropical forest community ecology*. Balboa. pp. 78-97.
- Webb, C. O. et al. 2008b. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. - *Bioinformatics*, 24: 2098-2100.
- Wiens, J. J. e Graham, C. H. 2005. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 519-539.
- Willis, C. G. et al. 2010. Phylogenetic community structure in Minnesota oak savanna is influenced by spatial extent and environmental variation. - *Ecography* 33: 565–577.

Tabela 1. Locais com amostragem de vegetação, coordenadas geográficas e tipo florestal predominante, além da amostragem em cada estudo. Amplitude em número máximo de parcelas por transecção para cada ambiente. Critério de inclusão dos indivíduos. O esforço está expresso em número de parcelas amostradas e entre parêntese está expresso o número de parcelas em que foi possível calcular alguma métrica filogenética. Siglas: F – áreas florestais, A – áreas abertas, ALT – altura, DAP - diâmetro à altura do peito (1.3 m), DAB - diâmetro a altura da base e * - localidades com repetição de área. Ver Apêndice 1 Fig.A1.

Localidade	Coordenadas	Tipo de vegetação florestal	Amplitude	Critério de inclusão	Esforço	Fonte
Floresta Nacional de São Francisco de Paula	29°24'S; 50°22' W	Floresta Ombrófila Mista	35A/36F	$\geq 0.5m$ e $\leq 5cm$ DAP	211 (n=113)	Este estudo
Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata *	29°28'S; 50°10'W	Floresta Ombrófila Mista	18A/7F	$\geq 0.1m$ e $\leq 5cm$ DAP	204 (n=58)	L. Duarte (dados não-publicados); Oliveira (2003)
Parque Estadual do Turvo *	27°13'S; 53°51'W	Floresta Estacional Decidual	5A/10F	$\geq 0.1m$ e $\leq 5cm$ DAB	180 (n=163)	Rocha (2009)
Eldorado do Sul	30°05'S; 51°40'W	Floresta Estacional Semidecidual	9A/9F	$\geq 0.5m$ e $\leq 2m$ ALT	27 (n=25)	Sestren-Bastos (1997)
Santana da Boa Vista	30°46'S; 53°04'W	Floresta Estacional Semidecidual	35A/35F	$\geq 0.5m$ e $\leq 5cm$ DAP	210 (n=97)	Este estudo
Morro Santana *	30°03'S; 51°07'W	Floresta Estacional Semidecidual	21A/18F	$\geq 0.1m$ e $\leq 5cm$ DAB	348 (n=240)	Müller (2005)

Tabela 2. Valores da meta-análise para o ajuste de Procrustes e para os valores de F das análises de variância na escala de sítio e local. Síntese do efeito entre áreas e sítios baseados no modelo aleatório de DerSimonian-Laird. Ver texto para mais detalhes.

Escala	Variável	Correlação	Z	p
Sítio	Procrustes	0.825	2.387	0.017
	PCPS1	0.345	2.640	0.008
	PCPS2	0.184	3.510	<0.001
Local	Procrustes	0.866	7.567	<0.001
	PCPS1	0.284	4.646	<0.001
	PCPS2	0.292	6.479	<0.001

Fig. 1. Relações filogenéticas para todas as espécies amostradas no presente estudo, seguindo a hipótese filogenética proposta por Soltis et al. (2011). Os símbolos nos ramos terminais representam as superordens a qual cada espécie pertence: quadrados - Magnolianaes; asteriscos – Asteranaes; círculos Rosanaes; sustentidos - demais superordens.

Fig. 2. Dispersão dos escores do primeiro PCPS para a escala regional. A esquerda mostrando só escores das unidades amostrais, nas respectivas categorias de habitat, e a direita as projeções das superordens Magnolianaes, Rosanaes e Asteranaes sobre o PCPS. As diferenças foram verificadas apenas entre as áreas aberta e as áreas florestais (Borda e interior floresta). Ver Apêndice 1 Fig. A2. para visualizar os diagramas de dispersão com os dois primeiros PCPS em cada local e escala de análise.

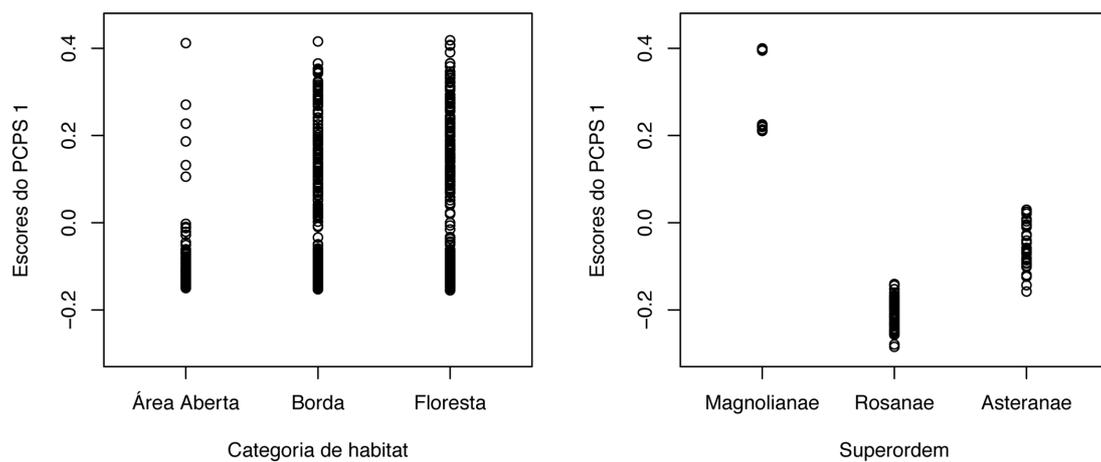


Fig. 2

Material Suplementar

Apêndice 1

Tabela A1. Tamanho do conjunto de espécies em cada escala, número de parcelas em cada categoria de habitat e número de parcelas com padrão filogenético não aleatório (NRI). Considerando um modelo nulo que mantém a frequência de ocorrência das espécies e a riqueza em cada amostra. Siglas: Turvo - Parque Estadual do Turvo, Pró-mata - Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata, FLONA - Floresta Nacional de São Francisco de Paula, A – Áreas abertas, B – Borda e F – Interior florestal.

Escala	Tamanho do conjunto de espécies			Agrupamento Filogenético			Repulsão Filogenética			
	Número de Parcelas			A	B	F	A	B	F	
	A	B	F	A	B	F	A	B	F	
Regional										
Todos Sítios	191	123	290	283	0	0	0	0	0	0
Áreas										
Turvo (3 Sítios)	66	44	59	60	1	1	2	1	3	2
Morro Santana (3 Sítios)	79	26	108	106	1	5	2	0	2	2
Pró-mata (2 Sítios)	53	19	21	18	1	1	0	0	0	2
Local										
Pró-mata - Sítio 1	35	5	9	9	0	0	0	0	0	0
Pró-mata - Sítio 2	45	14	12	9	1	1	0	0	0	2
Morro Santana - Sítio 1	54	9	36	35	1	3	2	0	1	3
Morro Santana - Sítio 2	66	6	36	36	1	2	2	0	1	2
Morro Santana - Sítio 3	59	11	36	35	0	2	0	0	3	2
Turvo - Sítio 1	44	6	20	20	0	0	0	0	1	2
Turvo - Sítio 2	51	19	19	20	1	0	0	0	1	2
Turvo - Sítio 3	47	19	20	20	0	1	3	1	2	0
FLONA	63	14	50	49	2	2	3	0	3	3
Eldorado do Sul	30	10	10	5	1	0	1	0	1	0
Santana da Boa Vista	42	10	42	45	2	3	4	0	0	5

Tabela A2. Valores da Análise Multivariada de Variância baseada em distâncias para os dois primeiros PCPS em cada local e escala analisada. São mostrados os valores de F, probabilidade e probabilidade corrigida pelo método de Bonferroni, bem como os valores dos contrastes para os pares de habitats. Os testes considerados significativos estão destacados. Os valores entre parênteses ao lados dos PCPS representam a porcentagem de explicação de cada PCPS em cada análise. Siglas: Turvo - Parque Estadual do Turvo, Pró-mata - Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata, FLONA - Floresta Nacional de São Francisco de Paula, AB - habitat aberto e borda, AF - aberto e floresta e BF - habitat de borda e interior florestal. Ver detalhes no texto principal.

Escala	F	p	p (Bonferroni)	A B	A F	B F
Regional						
PCPS 1 (24.64)	24.852	0.001	0.002	0.001	0.001	0.175
PCPS 2 (12.18)	6.449	0.022	0.044	0.058	0.009	0.575
Sítios						
Turvo (3 Sítios)						
PCPS 1 (16.37)	3.767	0.024	0.048	0.021	0.014	0.749
PCPS 2 (10.54)	7.083	0.003	0.006	0.113	0.001	0.021
Morro Santana (3 Sítios)						
PCPS 1 (24.86)	16.329	0.001	0.002	0.001	0.001	0.095
PCPS 2 (9.10)	3.858	0.017	0.034	0.003	0.030	0.820
Pró-mata (2 Sítios)						
PCPS 1 (34.93)	36.182	0.001	0.002	0.001	0.001	0.001
PCPS 2 (11.09)	7.64	0.005	0.010	0.001	0.236	0.070
Local						
Pró-mata - Sítio 1						
PCPS 1 (32.47)	7.341	0.003	0.006	0.013	0.003	0.149
PCPS 2 (13.51)	2.716	0.101	0.202	0.015	0.308	0.490
Pró-mata - Sítio 2						
PCPS 1 (36.63)	29.758	0.001	0.002	0.002	0.001	0.001
PCPS 2 (12.98)	2.454	0.098	0.196	0.037	0.592	0.050
Morro Santana - Sítio 1						
PCPS 1 (25.93)	3.151	0.025	0.050	0.002	0.076	0.294
PCPS 2 (11.51)	37.816	0.001	0.002	0.001	0.001	0.007
Morro Santana - Sítio 2						
PCPS 1 (26.18)	14.652	0.001	0.002	0.007	0.001	0.002
PCPS 2 (9.00)	3.206	0.135	0.270	0.064	0.136	0.642
Morro Santana - Sítio 3						
PCPS 1 (24.04)	8.266	0.001	0.002	0.001	0.001	0.342
PCPS 2 (10.99)	7.937	0.001	0.002	0.004	0.008	0.125
Turvo - Sítio 1						

PCPS 1 (21.73)	0.156	0.853	1.000	0.839	0.659	0.647
PCPS 2 (12.75)	1.915	0.213	0.426	0.129	0.076	0.760
Turvo - Sítio 2						
PCPS 1 (21.09)	2.878	0.049	0.098	0.008	0.077	0.634
PCPS 2 (12.56)	2.687	0.067	0.134	0.021	0.592	0.021
Turvo - Sítio 3						
PCPS 1 (14.30)	2.208	0.102	0.204	0.100	0.040	0.597
PCPS 2 (11.47)	1.849	0.178	0.356	0.777	0.124	0.079
FLONA						
PCPS 1 (27.35)	1.644	0.211	0.422	0.182	0.707	0.130
PCPS 2 (13.15)	16.133	0.001	0.002	0.001	0.001	0.001
Eldorado do Sul						
PCPS 1 (20.34)	7.122	0.001	0.002	0.001	0.006	0.532
PCPS 2 (16.35)	0.675	0.455	0.910	0.313	0.784	0.274
Santana da Boa Vista						
PCPS 1 (16.17)	0.867	0.414	0.828	0.293	0.221	0.522
PCPS 2 (15.25)	4.228	0.018	0.036	0.118	0.015	0.057

Tabela A3. Resultado do ajuste de Procrustes para os centróides dos diagramas de dispersão das escalas de sítio e local em relação aos centróides de referência da escala regional. Siglas: Turvo - Parque Estadual do Turvo, Pró-mata - Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata, FLONA - Floresta Nacional de São Francisco de Paula.

Escala	Soma dos Quadrados	Correlação	p
Sítios			
Turvo (3 Sítios)	0.80791	0.438	0.434
Morro Santana (3 Sítios)	0.05599	0.972	0.004
Pró-mata (2 Sítios)	0.46631	0.731	0.053
Local			
Pró-mata - Sítio 1	0.33639	0.815	0.027
Pró-mata - Sítio 2	0.14392	0.925	0.004
Morro Santana - Sítio 1	0.32988	0.819	0.040
Morro Santana - Sítio 2	0.13725	0.929	0.004
Morro Santana - Sítio 3	0.12003	0.938	0.004
Turvo - Sítio 1	0.10764	0.945	0.007
Turvo - Sítio 2	0.53249	0.684	0.201
Turvo - Sítio 3	0.36947	0.794	0.039
FLONA	0.41458	0.765	0.056
Eldorado do Sul	0.38613	0.783	0.035
Santana da Boa Vista	0.20132	0.894	0.008

Fig. A1. Representação gráfica da amostragem. Em A mostrando as localidades com amostragem de vegetação, sendo os quadrados os locais com repetição de sítio e os círculos os locais sem repetição de sítio (Ver Tabela 1 no texto principal). Em B mostrando a escala de sítio, sendo as regiões em cinzas as áreas florestais e as regiões claras as áreas abertas. Ainda em B, cada círculo representa uma escala local (um sítio) com suas respectivas transecções. Em C o esquema da amostragem em cada transecção, sendo as parcelas claras as do habitat aberto, as mescladas as de borda e as cinzas as do interior florestal (Ver detalhes no texto principal).

Fig. A2. Diagramas de dispersão mostrando os dois primeiros PCPS para todas escalas amostradas. O primeiro diagrama, canto superior esquerdo, o da escala regional. Os três seguintes, seguindo a direita, os diagramas de dispersão para a escala de sítio. Os restantes mostram os diagramas para cada escala local. Nestes diagramas o polígono contínuo representa a amplitude de dispersão das parcelas do interior florestal, já o polígono pontilhado as parcelas de borda florestal e o polígono tracejado a amplitude de dispersão das parcelas de ambientes de áreas abertas. O círculo aberto representa o centróide das parcelas de áreas abertas; o diamante aberto as áreas de borda e o quadrado aberto o centróide das parcelas do interior florestal. As estrelas mostram os táxons projetados sobre o diagrama, sendo o quadrado preto o centróide de cada superordem. As unidades amostrais foram omitidas para facilitar a visualização. Siglas: Turvo - Parque Estadual do Turvo, Pró-mata - Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata, FLONA - Floresta Nacional de São Francisco de Paula, Ast – Asteranae, Car – Caryphyllanae, Lil – Lilianae, Mag – Magnolianae, Pro – Proteanae, Ros – Rosanae e San – Santalanae.

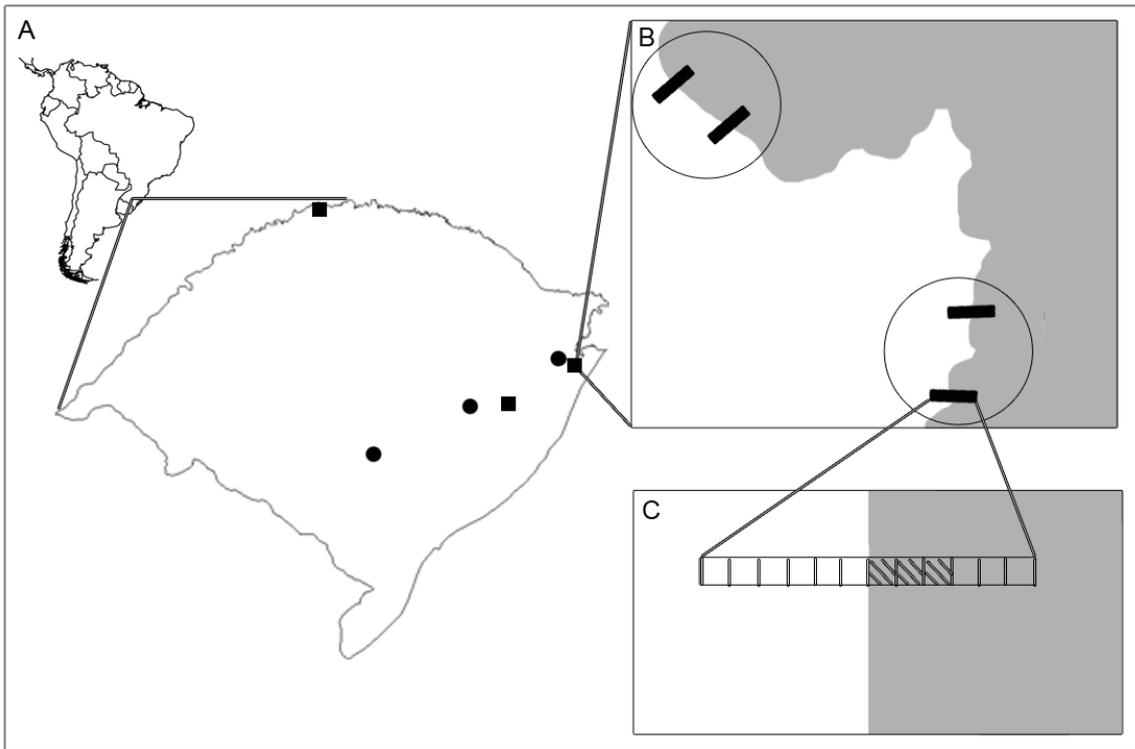


Fig. A1.

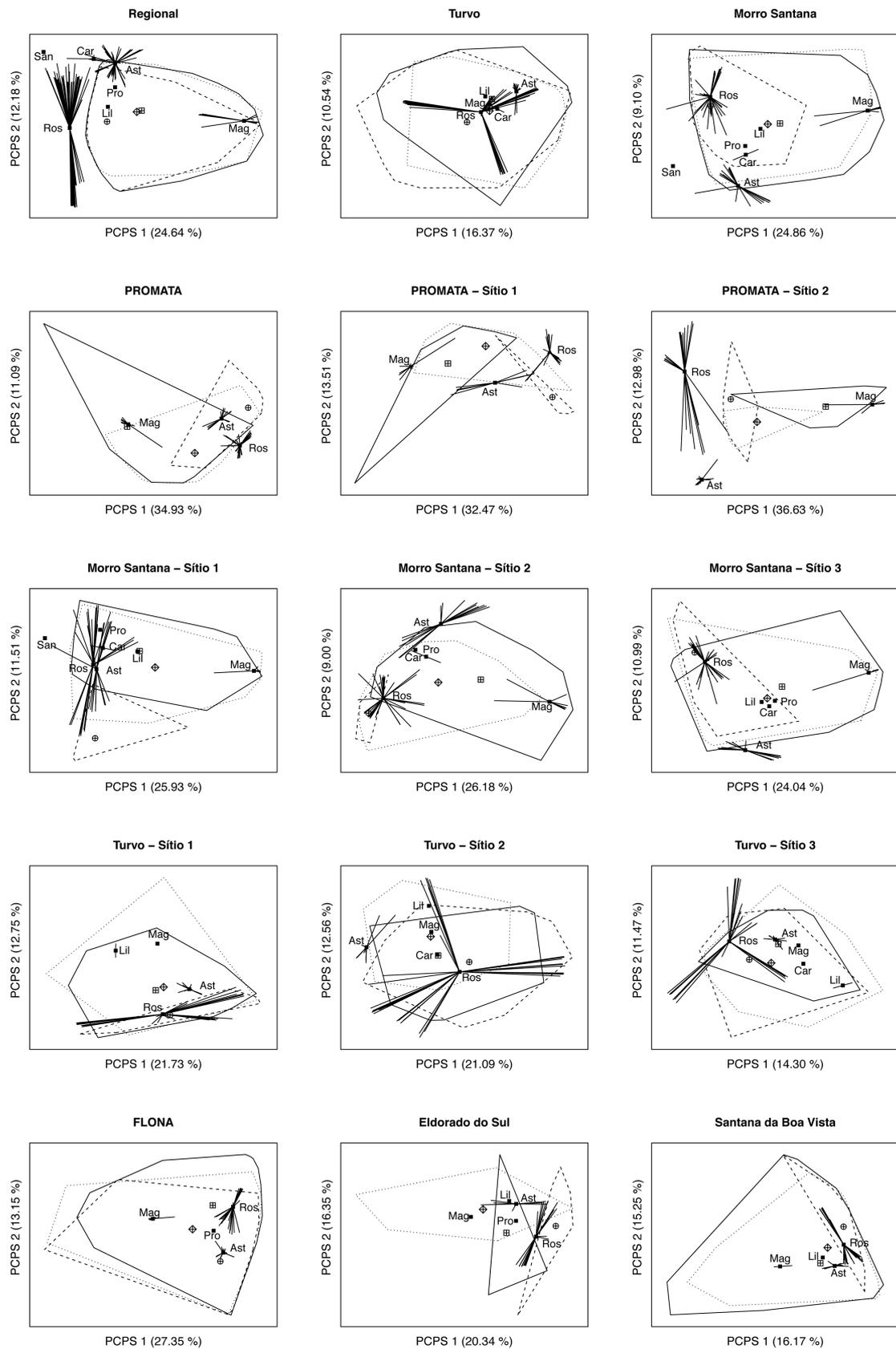


Fig. A2.

Apêndice 2

Tabela A1. Espécies amostradas bem como a presença em cada sítio analisado. Siglas: SB – Santana da Boa Vista, EL - Eldorado do Sul, FL - Floresta Nacional de São Francisco de Paula, MS1 – Morro Santana sítio 1, MS2 – Morro Santana sítio 2, MS3 – Morro Santana sítio 3, PM1 - Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata sítio 1, PM2 - Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata sítio 2, TU1 - Parque Estadual do Turvo sítio 1, TU2 - Parque Estadual do Turvo sítio 2 e TU3 - Parque Estadual do Turvo sítio 3.

Superordem	Família	Espécie	SB	E L	FL	M S1	M S2	M S3	PM1	PM2	T U1	T U2	T U3
Asteranae	Apocynaceae	<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x
Asteranae	Aquifoliaceae	<i>Ilex brevicuspis</i>	x	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-
Asteranae	Aquifoliaceae	<i>Ilex dumosa</i>	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-
Asteranae	Aquifoliaceae	<i>Ilex microdonta</i>	-	-	x	-	-	-	x	x	-	-	-
Asteranae	Aquifoliaceae	<i>Ilex paraguariensis</i>	-	-	x	-	-	-	x	x	-	-	-
Asteranae	Asteraceae	<i>Piptocarpha notata</i>	-	-	x	-	-	-	-	x	-	-	-
Asteranae	Asteraceae	<i>Piptocarpha tomentosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
Asteranae	Asteraceae	<i>Vernonanthura discolor</i>	-	-	x	-	-	-	-	x	-	-	-
Asteranae	Asteraceae	<i>Dasyphyllum spinescens</i>	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Asteranae	Bignoniaceae	<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-
Asteranae	Bignoniaceae	<i>Jacaranda micrantha</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x
Asteranae	Boraginaceae	<i>Cordia americana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x
Asteranae	Boraginaceae	<i>Cordia ecalyculata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x
Asteranae	Cardiopteridaceae	<i>Citronella paniculata</i>	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-
Asteranae	Clethraceae	<i>Clethra uleana</i>	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
Asteranae	Ebenaceae	<i>Diospyros inconstans</i>	x	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-
Asteranae	Ericaceae	<i>Agarista eucalyptoides</i>	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-
Asteranae	Escalloniaceae	<i>Escallonia bifida</i>	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
Asteranae	Lamiaceae	<i>Vitex megapotamica</i>	x	x	-	-	-	-	-	-	-	x	-
Asteranae	Loganiaceae	<i>Strychnos brasiliensis</i>	-	-	x	x	x	-	-	-	x	x	-
Asteranae	Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i>	x	-	x	x	x	x	-	x	-	-	-
Asteranae	Primulaceae	<i>Myrsine guianensis</i>	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	-
Asteranae	Primulaceae	<i>Myrsine lorentziana</i>	x	x	x	-	-	-	x	x	-	-	-
Asteranae	Primulaceae	<i>Myrsine umbellata</i>	-	-	x	x	x	x	-	-	x	x	x
Asteranae	Rubiaceae	<i>Chomelia obtusa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x
Asteranae	Rubiaceae	<i>Coutarea hexandra</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-
Asteranae	Rubiaceae	<i>Diodia brasiliensis</i>	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Asteranae	Rubiaceae	<i>Faramea montevidensis</i>	-	x	-	x	x	x	-	-	-	-	-
Asteranae	Rubiaceae	<i>Guettarda uruguensis</i>	x	-	-	-	x	x	-	-	x	x	x

Asteranae	Rubiaceae	<i>Psychotria brachyceras</i>	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-
Asteranae	Rubiaceae	<i>Psychotria carthagenensis</i>	X	X	-	X	X	X	-	-	-	-	-
Asteranae	Rubiaceae	<i>Psychotria leiocarpa</i>	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-
Asteranae	Rubiaceae	<i>Randia ferox</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X
Asteranae	Rubiaceae	<i>Rudgea parquioides</i>	-	-	X	X	X	X	X	X	-	-	X
Asteranae	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X
Asteranae	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	X	X	-	X	X	X	-	-	X	X	X
Asteranae	Solanaceae	<i>Brunfelsia cuneifolia</i>	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
Asteranae	Solanaceae	<i>Capsicum flexuosum</i>	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
Asteranae	Solanaceae	<i>Cestrum strigillatum</i>	X	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-
Asteranae	Solanaceae	<i>Solanum acanthodes</i>	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
Asteranae	Solanaceae	<i>Solanum sanctaecatharinae</i>	-	-	X	-	X	X	-	-	-	-	-
Asteranae	Solanaceae	<i>Solanum tweedianum</i>	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
Asteranae	Solanaceae	<i>Solanum variabile</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-
Asteranae	Styracaceae	<i>Styrax leprosus</i>	X	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-
Asteranae	Symplocaceae	<i>Symplocos lanceolata</i>	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-
Asteranae	Symplocaceae	<i>Symplocos tetrandra</i>	-	-	X	X	X	X	X	-	-	-	-
Asteranae	Symplocaceae	<i>Symplocos uniflora</i>	X	X	X	X	X	X	-	-	-	-	-
Asteranae	Theaceae	<i>Laplacea acutifolia</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-
Asteranae	Verbenaceae	<i>Duranta vestita</i>	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
Caryophyllan ae	Cactaceae	<i>Cereus hildmannianus</i>	-	-	-	X	X	-	-	-	-	X	-
Caryophyllan ae	Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-
Caryophyllan ae	Polygonaceae	<i>Ruprechtia laxiflora</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
Lilianae	Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	X	X	-	X	-	X	-	-	X	X	X
Lilianae	Asparagaceae	<i>Cordyline spectabilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X
Magnolianae	Annonaceae	<i>Annona rugulosa</i>	-	-	X	-	-	-	-	X	-	-	-
Magnolianae	Annonaceae	<i>Annona salicifolia</i>	X	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X
Magnolianae	Annonaceae	<i>Annona sylvatica</i>	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-
Magnolianae	Lauraceae	<i>Aiouea saligna</i>	-	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-
Magnolianae	Lauraceae	<i>Cinnamomum amoenum</i>	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
Magnolianae	Lauraceae	<i>Cinnamomum glaziovii</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
Magnolianae	Lauraceae	<i>Cryptocarya aschersoniana</i>	-	-	X	-	-	-	X	X	-	-	-
Magnolianae	Lauraceae	<i>Endlicheria paniculata</i>	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-
Magnolianae	Lauraceae	<i>Nectandra grandiflora</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-
Magnolianae	Lauraceae	<i>Nectandra megapotamica</i>	-	-	-	X	X	X	X	-	-	-	-
Magnolianae	Lauraceae	<i>Ocotea corymbosa</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-
Magnolianae	Lauraceae	<i>Ocotea diospyrifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-
Magnolianae	Lauraceae	<i>Ocotea indecora</i>	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-

Magnolianaes	Lauraceae	<i>Ocotea lancifolia</i>	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Magnolianaes	Lauraceae	<i>Ocotea porosa</i>	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
Magnolianaes	Lauraceae	<i>Ocotea puberula</i>	-	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-
Magnolianaes	Lauraceae	<i>Ocotea pulchella</i>	x	-	x	x	x	x	-	-	-	-	-
Magnolianaes	Lauraceae	<i>Ocotea silvestris</i>	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-
Magnolianaes	Monimiaceae	<i>Hennecartia omphalandra</i>	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
Magnolianaes	Monimiaceae	<i>Mollinedia elegans</i>	-	-	x	x	x	x	-	x	-	-	-
Magnolianaes	Piperaceae	<i>Piper gaudichaudianum</i>	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-
Magnolianaes	Winteraceae	<i>Drimys angustifolia</i>	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-
Proteanaes	Proteaceae	<i>Roupala brasiliensis</i>	-	x	x	x	x	x	-	-	-	-	-
Rosanaes	Anacardiaceae	<i>Lithraea brasiliensis</i>	x	x	x	-	x	x	-	-	-	-	-
Rosanaes	Anacardiaceae	<i>Schinus molle</i>	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-
Rosanaes	Anacardiaceae	<i>Schinus polygamus</i>	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanaes	Anacardiaceae	<i>Schinus terebinthifolius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x
Rosanaes	Anacardiaceae	<i>Schinus weinmanniifolius</i>	-	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-
Rosanaes	Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i>	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanaes	Celastraceae	<i>Maytenus cassineformis</i>	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-
Rosanaes	Clusiaceae	<i>Garcinia gardneriana</i>	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	-
Rosanaes	Cunoniaceae	<i>Lamanonia ternata</i>	-	-	x	-	-	-	x	x	-	-	-
Rosanaes	Cunoniaceae	<i>Weinmannia paulliniifolia</i>	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-
Rosanaes	Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum argentinum</i>	-	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-
Rosanaes	Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum cuneifolium</i>	-	-	x	-	-	-	-	-	x	x	x
Rosanaes	Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum deciduum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x
Rosanaes	Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum microphyllum</i>	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-
Rosanaes	Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum myrsinites</i>	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanaes	Euphorbiaceae	<i>Actinostemon concolor</i>	-	x	-	x	x	x	-	-	-	x	x
Rosanaes	Euphorbiaceae	<i>Manihot grahamii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x
Rosanaes	Euphorbiaceae	<i>Pachystroma longifolium</i>	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	-
Rosanaes	Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i>	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
Rosanaes	Euphorbiaceae	<i>Sebastiania brasiliensis</i>	x	-	x	x	x	x	-	-	-	x	x
Rosanaes	Euphorbiaceae	<i>Sebastiania commersoniana</i>	x	x	x	-	-	-	-	-	x	-	-
Rosanaes	Euphorbiaceae	<i>Sebastiania serrata</i>	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-
Rosanaes	Euphorbiaceae	<i>Stillingia oppositifolia</i>	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanaes	Fabaceae	<i>Albizia niopoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	x
Rosanaes	Fabaceae	<i>Apuleia leiocarpa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x
Rosanaes	Fabaceae	<i>Ateleia glazioveana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x
Rosanaes	Fabaceae	<i>Calliandra foliolosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x
Rosanaes	Fabaceae	<i>Calliandra tweediei</i>	-	x	-	-	x	-	-	-	-	-	-

Rosanae	Fabaceae	<i>Collaea stenophylla</i>	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-
Rosanae	Fabaceae	<i>Dalbergia frutescens</i>	-	-	x	-	-	-	-	-	x	x	x
Rosanae	Fabaceae	<i>Holocalyx balansae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x
Rosanae	Fabaceae	<i>Inga lentiscifolia</i>	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-
Rosanae	Fabaceae	<i>Lonchocarpus campestris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	x
Rosanae	Fabaceae	<i>Machaerium stipitatum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x
Rosanae	Fabaceae	<i>Parapiptadenia rigida</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x
Rosanae	Fabaceae	<i>Machaerium paraguariense</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-
Rosanae	Fabaceae	<i>Peltophorum dubium</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-
Rosanae	Malvaceae	<i>Luehea divaricata</i>	x	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x
Rosanae	Melastomataceae	<i>Leandra australis</i>	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Melastomataceae	<i>Leandra dasytricha</i>	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-
Rosanae	Melastomataceae	<i>Leandra laevigata</i>	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-
Rosanae	Melastomataceae	<i>Leandra sublanata</i>	-	-	x	-	-	-	x	x	-	-	-
Rosanae	Melastomataceae	<i>Miconia cinerascens</i>	-	-	x	-	-	-	x	x	-	x	-
Rosanae	Melastomataceae	<i>Miconia hyemalis</i>	x	x	-	-	x	x	x	x	-	-	-
Rosanae	Melastomataceae	<i>Miconia sellowiana</i>	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-
Rosanae	Melastomataceae	<i>Tibouchina sellowiana</i>	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
Rosanae	Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i>	-	-	-	x	x	x	-	-	x	x	-
Rosanae	Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i>	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Meliaceae	<i>Trichilia catigua</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x
Rosanae	Meliaceae	<i>Trichilia claussenii</i>	x	-	-	x	x	x	-	-	x	x	x
Rosanae	Meliaceae	<i>Trichilia elegans</i>	-	-	-	x	x	x	-	-	x	x	x
Rosanae	Moraceae	<i>Sorocea bonplandii</i>	-	x	-	x	x	x	-	-	-	x	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Acca sellowiana</i>	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	x	x	x	-	x	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Calyptanthes concinna</i>	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Calyptanthes grandifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Campomanesia guazumifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	x
Rosanae	Myrtaceae	<i>Campomanesia rhombea</i>	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	-	-	x	-	-	x	-	-	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Eugenia burkartiana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x
Rosanae	Myrtaceae	<i>Eugenia handroi</i>	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Eugenia hiemalis</i>	-	x	-	-	x	-	-	-	x	x	x
Rosanae	Myrtaceae	<i>Eugenia involucrata</i>	-	-	-	-	x	-	-	-	x	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Eugenia rostrifolia</i>	-	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Eugenia subterminalis</i>	-	-	x	-	-	-	-	x	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i>	x	-	-	-	x	-	-	-	x	x	x

Rosanae	Myrtaceae	<i>Eugenia uruguayensis</i>	x	x	x	x	x	x	-	x	-	x	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Eugenia verticillata</i>	-	x	-	-	x	x	-	-	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Myrceugenia mesomischa</i>	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Myrceugenia miersiana</i>	-	-	x	-	-	-	x	x	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Myrceugenia myrcioides</i>	-	-	x	-	-	-	x	x	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Myrceugenia myrtooides</i>	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Myrceugenia ovata</i>	-	-	x	-	-	-	-	x	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Myrceugenia oxysepala</i>	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Myrcia glabra</i>	-	x	-	-	x	x	-	-	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Myrcia guianensis</i>	-	-	x	-	-	-	x	x	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Myrcia hartwegiana</i>	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Myrcia multiflora</i>	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Myrcia oligantha</i>	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Myrcia palustris</i>	x	-	x	-	x	x	-	-	x	x	x
Rosanae	Myrtaceae	<i>Myrcia retorta</i>	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Myrcianthes gigantea</i>	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Myrcianthes pungens</i>	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Myrciaria cuspidata</i>	-	x	-	x	x	x	-	-	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Myrciaria delicatula</i>	-	-	x	-	-	-	x	-	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Myrrhinium atropurpureum</i>	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Plinia peruviana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x
Rosanae	Myrtaceae	<i>Psidium cattleianum</i>	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
Rosanae	Myrtaceae	<i>Siphoneugenia reitzii</i>	-	-	x	-	-	-	x	x	-	-	-
Rosanae	Quillajaceae	<i>Quillaja brasiliensis</i>	x	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Rhamnaceae	<i>Rhamnus sphaerosperma</i>	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i>	-	-	x	x	x	x	-	x	x	x	-
Rosanae	Rutaceae	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-
Rosanae	Rutaceae	<i>Helietta apiculata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x
Rosanae	Rutaceae	<i>Pilocarpus pennatifolius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-
Rosanae	Rutaceae	<i>Zanthoxylum fagara</i>	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Rutaceae	<i>Zanthoxylum kleinii</i>	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Rutaceae	<i>Zanthoxylum petiolare</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-
Rosanae	Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	x	-	x	x	x	x	x	x	x	-	-
Rosanae	Salicaceae	<i>Banara parviflora</i>	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-
Rosanae	Salicaceae	<i>Banara tomentosa</i>	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Salicaceae	<i>Casearia decandra</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Rosanae	Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i>	x	-	-	x	x	x	-	-	x	x	x
Rosanae	Salicaceae	<i>Xylosma pseudosalzmanii</i>	-	-	x	x	x	x	-	x	-	-	-

Rosanae	Salicaceae	<i>Xylosma tweediana</i>	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i>	x	-	x	x	x	x	-	-	x	x	x
Rosanae	Sapindaceae	<i>Cupania vernalis</i>	x	x	x	x	x	x	-	-	x	x	x
Rosanae	Sapindaceae	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	x
Rosanae	Sapindaceae	<i>Dodonaea viscosa</i>	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Sapindaceae	<i>Matayba elaeagnoides</i>	-	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Rosanae	Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis fasciculata</i>	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-
Rosanae	Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis racemosa</i>	x	x	x	-	x	-	-	-	-	-	-
Rosanae	Urticaceae	<i>Coussapoa microcarpa</i>	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-
Santalanae	Opiliaceae	<i>Agonandra brasiliensis</i>	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O processo de expansão florestal

Neste trabalho teve-se como objetivo usar abordagens filogenéticas na tentativa de compreender melhor o processo de expansão florestal sobre áreas abertas. Este processo não é uma exclusividade dos mosaicos vegetacionais encontrados no sul do Brasil, mas um fenômeno importante em várias regiões do mundo (Archer, et al. 1988, Eldridge, et al. 2011, Naito e Cairns 2011). Este fenômeno pode estar relacionado com diversos fatores, sendo eles locais, como mudanças no regime do fogo e o uso da terra, ou globais, como aumento dos níveis de dióxido de carbono e mudanças climáticas e nos níveis de pluviosidade (Wigley, et al. 2010 e referências). Neste processo a vegetação está em constante dinâmica, sendo que esta pode avançar e retrair com o passar do tempo (Behling, et al. 2004, Kershaw, et al. 2007). Usar informação filogenética pode ajudar a entender melhor como estes processos agem, e entender como se dá a dinâmica de expansão, recolonização de áreas degradadas e até mesmo a dinâmica da extinção local em tempos de retração florestal. Já se sabe que espécies podem manter seus nichos ancestrais por longos períodos de tempo, o que é chamado de conservação de nicho (Donoghue 2008, Crisp, et al. 2009). Neste contexto, se o clima global mudar, é mais fácil as espécies terem suas distribuições atuais alteradas do que evoluir para suportar as mudanças locais. Além disso, as interações mutualísticas de facilitação parecem apresentar um padrão semelhante em vários locais do planeta, com espécies que surgiram no período Quaternário, facilitando espécies mais antigas do período Terciário (Valiente-banuet, et al. 2006). Os processos de colonização, tanto em áreas degradadas quanto no contexto de expansão florestal, poderiam também estar relacionados a idades dos clados. Os clados de diversificação mais recente poderiam

iniciar o processo de colonização e clados mais antigos estabelecendo somente após os clados derivados. As abordagens filogenéticas além de considerarem a hierarquia evolutiva dos clados também consideram sua identidade, período de surgimento dos clados e a trajetória evolutiva dos clados (Davies, et al. 2011, Kooyman, et al. 2011). Nestas abordagens os padrões gerais poderiam ser mais consistentes ao se considerar as espécies em conjunto com milhões de anos de trajetória evolutiva.

Decisões ao se trabalhar com estrutura filogenética de comunidades

Decisões sempre precisarão ser tomadas pelos pesquisadores. Algumas vezes muito arbitrárias, outras embasadas na literatura, a partir de estudos teóricos e empíricos. Ao se trabalhar com estrutura filogenética de comunidades, pelo menos três grandes grupos de decisões precisarão ser tomadas relacionadas à amostragem, as hipóteses filogenéticas e índices.

Amostragem

Estudos em ecologia da comunidade frequentemente analisam uma amostra da própria comunidade, a qual se acredita ser representativa. A amostra é tomada uma vez que se tornaria impossível amostrar todos organismos de um determinado local. Esta geralmente é uma área onde se levanta e toma-se as medidas de interesse das espécies do grupo de interesse. Neste momento surgem pelo menos três decisões a serem tomadas. A primeira se refere a que grupo deverá ser considerado. Esse grupo seria de todas as espécies que se encaixassem em um determinado critério, espécies de um grupo funcional ou ainda poderiam ser amostradas espécies de um determinado clado (Cavender-Bares, et al. 2004). A segunda decisão diz respeito à escala na qual as espécies serão amostradas, podendo esta ser pequena, média ou mesmo abrangendo

ecossistemas inteiros. Obviamente que a escala depende da pergunta, se queremos considerar interações bióticas, como por exemplo, exclusão competitiva, a escala deveria ser a mesma em que as interações ocorrem no organismo estudado. Mas se pretendemos verificar filtros ambientais ou processos biogeográficos as escalas devem ser maiores (Kembel e Hubbell 2006, Cavender-Bares, et al. 2009). A terceira decisão se refere ao tamanho do conjunto de espécie que deve ser considerado no cálculo da significância das métricas filogenéticas (Swenson, et al. 2006). Por exemplo, com um conjunto de espécies muito restrito aumenta-se as chances de encontrar repulsão filogenética, já um conjunto muito grande pode fazer com que espécies que nunca estiveram em um lugar possam estar na hora de calcular os valores obtidos localmente por testes de aleatorização, fazendo com que os resultados indiquem agrupamento filogenético.

Hipótese filogenética

Para se trabalhar com ecologia filogenética de comunidades é necessário que tenhamos informação das relações de parentesco entre as espécies presentes no nosso sistema de estudo. Nas últimas décadas está sendo feito um esforço gigantesco para se entender estas relações. Em contrapartida, deve-se optar pela hipótese filogenética a ser utilizada. Hoje já existem informações filogenéticas para diversos grupos de organismos, como por exemplo, mamíferos (Bininda-Emonds et al. 2007), anfíbios (Pyron e Wiens 2011) e angiospermas (APG 2009), e *supertrees* para grupos inteiros de organismos. Para alguns grupos ainda existem várias hipóteses, propostas por diferentes abordagens, que mostram resultados contrastantes. Ainda é possível estabelecer filogenias próprias com o uso de genes já sequenciados, disponível em base de dados (Cadotte, et al. 2010), ou feitas especificamente para o estudo, por meio de DNA *barcoding*, por exemplo (Pei,

et al. 2011). O uso de hipóteses evolutivas geradas para grandes grupos de organismos (*supertrees*) geralmente não comporta todas espécies do nosso local de estudo e requerem que façamos diferentes ajustes, como por exemplo, filogenias combinadas (Verdú e Valiente-Banuet 2011), relações taxonômicas com politomias (Duarte 2011) ou aleatorização das incertezas evolutivas (Willis, et al. 2010). O uso de filogenias combinadas acaba criando as filogenias “Frankenstein”, com parte da árvore gerada por um pressuposto e método e parte da árvore gerada por outros pressupostos e métodos. Nestas filogenias ainda é possível que em algumas regiões da árvore filogenética a resolução seja até o nível de espécie, enquanto em outra, a resolução seja até o nível de família, por exemplo. O quanto este tipo de filogenia pode afetar os resultados observados ainda não se sabe, o fato é que em muitos casos elas são usadas sem muitos questionamentos, pelo menos entre os ecólogos. Por último, ainda restam decisões a serem tomadas quanto às hipótese filogenéticas, uma vez estabelecida as relações evolutivas entre as espécies qual será a medida que usaremos para separar as espécies? Pode ser usado apenas o número de nós entre as espécies ou o comprimento dos ramos, podendo estes ser estabelecidos por idades dos próprios nós ou mesmo distâncias genéticas entre as espécies.

Índices

O terceiro grupo de decisões que precisarão ser tomadas ao se trabalhar com estrutura filogenética de comunidade se refere a que índices usar. Existem vários índices filogenéticos para se trabalhar com relações evolutivas dentro e entre comunidades. Por exemplo, entropia quadrática com distâncias filogenéticas (Rao 1982), índice de nitidez taxonômica (Vane-Wright, et al. 1991), diversidade filogenética (PD) (Faith 1992), distância média de pares filogenéticos (MPD) e distância média do táxon mais próximo

(MNTD) dentro e entre comunidades (Webb, et al. 2002, Webb, et al. 2008), co-ocorrência entre espécies (Cavender-bares, et al. 2004), distância UniFrac (Lozupone e Knight 2005), métricas de variabilidade, riqueza e equitabilidade filogenética (Helmus, et al. 2007), partição aditiva de diversidade filogenética (Hardy e Senterre 2007), índice filogenético de Sørensen (Bryant, et al. 2008), abordagem de autovetores em filtros filogenéticos (Kühn, et al. 2009), ponderação filogenética difusa (Pillar e Duarte 2010), dissimilaridade filogenética de comunidades (PCD) (Ives e Helms 2010), abordagem do quarto canto para múltiplas matrizes (Leibold, et al. 2010), coordenadas principais da estrutura filogenética (PCPS) (Duarte 2011), entre outros.

As decisões relacionadas aos índices talvez sejam as mais fáceis de serem tomadas, uma vez que diferentes métricas são sensíveis a diferentes aspectos da estrutura ecológica das comunidades. Os modelos nulos utilizados para testar a significância dos valores das métricas citadas também variam consideravelmente. É possível encontrar modelo nulo que aleatorizam as espécies conforme o conjunto de espécies sem restrições, ou modelos com restrições, que mantêm a riqueza de espécies em cada amostra, que mantêm a frequência de ocorrência das espécies constante e modelos mais restritivos, que aleatorizam as comunidades mantendo tanto a frequência das espécies como a riqueza de espécies no local (Gotelli 2000, Miklos e Podani 2004). Ainda em cada modelo nulo é possível estabelecer restrições de permutações adicionais conforme o sistema de estudo. Um mesmo índice, analisado sob diferentes modelos nulos ou considerando ou não as abundâncias das espécies, pode mostrar resultados diferentes (Norden, et al. 2011). Ainda a interpretação dos resultados das métricas pode variar de trabalho para trabalho, sendo que em alguns estudos, mesmo os valores não diferentes do esperado por uma distribuição aleatória das espécies são considerados.

Uma breve conclusão

Muitos dos índices ainda precisam de testes rígidos com simulação de dados, tanto das comunidades, quanto das estruturas das hipóteses filogenéticas, para verificar o poder dos testes e as taxas de erros. Muitos artigos acabam usando vários índices e modelos nulos, apresentando resultado de um deles, mesmo quando o objetivo do trabalho não seja avaliar a melhor metodologia. A escolha deveria ser sensata, com um método de amostragem e índices apropriados para o organismo, tipo de ecossistema e pergunta em questão. Quanto às hipóteses filogenéticas, deveriam ser escolhidas as mais robustas, com maiores números de relações resolvidas. Apesar das hipóteses filogenéticas ainda não estarem bem resolvidas, com o avanço das pesquisas elas devem se tornar cada vez mais confiáveis. Atualmente o uso delas se justifica pois se trata da melhor informação disponível.

Uso de informação filogenética para conservação biológica

Infelizmente não há como tentar conservar todas as espécies existentes no nosso planeta, pois os custos são elevados e os recursos para este fim limitados. Tradicionalmente uma maximização dos recursos é investida para tentar proteger a biodiversidade de duas formas, uma que tenta preservar o maior número de espécies, a outra que tenta preservar as espécies mais importantes sobre um determinado ponto de vista. O uso de informação filogenética poderia beneficiar as aplicações de estratégias de conservação biológica (Issac, et al. 2007, Reedding e Mooers 2006, López-Osorio e Miranda-Esquivel 2010, Collen, et al. 2011). A abordagem de preservar o maior número de espécies possível considera que todas as espécies são iguais. Em um contexto filogenético pode-se não pensar apenas no número de espécies, mas na quantidade de

informação filogenética acumulada nas próprias espécies, chamado de diversidade filogenética (Faith 1992). Neste caso, os comprimentos dos ramos de uma filogenia para um conjunto de espécies são somados, desta forma, áreas prioritárias poderiam ser estabelecidas em locais com as maiores quantidades de história evolutiva.

Outra forma de maximizar os recursos destinados a conservação das espécies é o de dar pesos relativos às espécies, tentando-se preservar as espécies mais importantes. As espécies classificadas como ameaçadas, carismáticas, com valores econômicos e ecológicos ou mesmo as endêmicas acabam tendo importância maior nesta abordagem de conservação. Ao ser considerada a trajetória evolutiva das espécies também é possível estabelecer pesos relativos às espécies, definidos como originalidade filogenética (Pavoine, et al. 2005). Para se estabelecer tal índice são considerados os comprimentos dos ramos em uma árvore filogenética. Estes que indicam tanto o número esperado de características que as espécies herdaram do seu ancestral comum quanto o número de características que seriam únicas em uma espécie, além do período de tempo que a espécie evoluiu sozinha (Pavoine, et al. 2005). Neste caso, espécies de clados com poucas espécies ou clados distantes filogeneticamente das demais espécies ganham valores maiores de originalidade quando comparados com clados que possuem muitas espécies. Os critérios de maximização em conservação poderiam então priorizar a preservação das espécies com valores de originalidade maiores.

Extinções não aleatórias em termos filogenéticos foram demonstradas para vários grupos, onde o risco de extinção pode se concentrar em poucas famílias e gêneros (Purvis, et al. 2000). Globalmente, os clados com poucas espécies e distantes evolutivamente de outros clados poderiam ser os mais ameaçados; neste caso extinções resultariam em uma perda muito grande da história evolutiva (Vamosi e Wilson 2008).

Já em uma abordagem local, em um *hotspot*, também foi demonstrado que clados antigos e os de diversificação recente podem estar ameaçados em graus diferentes, sendo pelo menos neste caso, os clados de diversificação mais recente são os mais ameaçados, o que poderia resultar em pouca perda da história evolutiva (Davies, et al. 2011). Considerando uma abordagem filogenética em biologia da conservação, evitar a perda de clados inteiros deveria ser a prioridade, ainda mais se a espécies estiverem estruturadas em cascatas filogenéticas (Forister e Feldman 2010). A extinção de um clado inteiro em um nível trófico poderia causar a extinção dos demais clados inteiros que interagem diretamente com estes.

Usar mais de um aspecto da diversidade como a abordagem tradicional, funcional e filogenética é essencial para a conservação da biodiversidade (Côté 2011). O uso de informação filogenética na biologia da conservação ainda está sendo desenvolvido. Uma das limitações das abordagens filogenéticas é que estas requerem que estejam disponíveis as relações evolutivas de todas as espécies (Magnuson-Ford, et al. 2010, Davies, et al. 2011), que nem sempre é o caso, mas esforços estão sendo feitos para que isso deixe de ser um problema, como por exemplo, Pyron e Wiens (2011) que propõem um filogenia para 40% dos anfíbios conhecidos. Ainda, estudos como o desenvolvido nesta dissertação, poderiam ser aplicados em conservação biológica ao se pensar na preservação dos processos ecológicos e evolutivos em conjunto. No contexto da expansão florestal sobre áreas abertas ou mesmo da recolonização de áreas degradadas os clados basais poderiam ser mais sensíveis às mudanças e talvez menos adequados para iniciativas de restauração, devido a suas maiores exigências ambientais. Ainda com recursos limitados destinados a pesquisa, poderia-se pensar em buscar as respostas dos clados às mudanças ambientais, aproveitando-se do fato que se espera que

espécies próximas filogeneticamente tenham respostas ambientais similares, isso poderia ser essencial em um mundo em constante mudança onde ainda não se conhece todas as espécies existentes (Mora, et al. 2011). Além disso, globalmente uma estratégia sensata na conservação da biodiversidade seria preservar as espécies que estão mais ameaçadas e evitar que clados evolutivamente distantes se tornem vulneráveis. Isso poderia maximizar tanto a conservação de um grande número de espécies quanto de grande parte da história evolutiva.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APG. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. - *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- Archer S, et al. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna: Conversion of grassland to thorn woodland. - *Ecological Monographs* 58: 111–127.
- Behling, H., et al. 2004. Late Quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 203: 277-297.
- Bininda-Emonds, O. R. P. et al. 2007. The delayed rise of present-day mammals. - *Nature* 446: 507-12.
- Bryant, J. A. et al. 2008. Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*:105 11505–11511.
- Cadotte, M. W. et al. 2010. Phylogenetic patterns differ for native and exotic plant communities across a richness gradient in Northern California. - *Diversity and Distributions* 16: 892-901.
- Cavender-bares, J. et al. 2004. Phylogenetic Overdispersion in Floridian Oak Communities. - *The American Naturalist* 163: 824-843.
- Cavender-bares, J. et al. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. - *Ecology Letters* 12: 693-715.
- Collen, B. et al. 2011. Investing in evolutionary history : implementing a phylogenetic approach for mammal conservation. - *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366: 2611-2622.
- Côté, I. M. 2011. Conservation Biology: The Many Ways to Protect Biodiversity. - *Current Biology* 21: R468–R470.
- Crisp, M. D. et al. 2009. Phylogenetic biome conservatism on a global scale. - *Nature* 458: 754-6.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. - J. Murray.
- Davies, T. J. et al. 2011. Extinction risk and diversification are linked in a plant biodiversity hotspot. - *PLoS Biology* 9: e1000620.

- Donoghue, M. J. 2008. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 11549-11555.
- Duarte, L. S. 2011. Phylogenetic habitat filtering influences forest nucleation in grasslands. - *Oikos* 120: 208–215.
- Eldridge, D. J. et al. 2011. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. - *Ecology letters* 14: 709-722.
- Elton, C. 1946. *Competition and the Structure of Ecological Communities*. - *Journal of Animal Ecology* 15: 54-68.
- Faith, D. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. - *Biological Conservation* 61: 1-10.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. - *The American naturalist* 125: 1-15.
- Forister, M. L. e Feldman, C. R. 2010. Phylogenetic cascades and the origins of tropical diversity. - *Biotropica*: 43 1-9.
- Gotelli, N.J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. - *Ecology* 81: 2606-2621.
- Hardy, O. J. e Senterre, B. 2007. Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. - *Journal of Ecology* 32: 493-506.
- Helmus, M. R. et al. 2007. Phylogenetic Measures of Biodiversity. - *The American Naturalist* 169: E68-E83.
- Isaac, N. J. B. et al. 2007. Mammals on the EDGE: conservation priorities based on threat and phylogeny. - *PloS one* :2 e296.
- Ives, A. R. e Helmus, M. R. 2010. Phylogenetic Metrics of Community Similarity. - *The American naturalist* 176: E128-E142.
- Kembel, S. W. e Hubbell, S. P. 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. - *Ecology* 87: 86–99.
- Kershaw, A.P. et al. 2007. A complete pollen record of the last 230 ka from Lynch’s Crater, north-eastern Australia. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 251: 23-45.
- Kooyman, R. et al. 2011. Phylogenetic tests of community assembly across regional to continental scales in tropical and subtropical rain forests. - *Global Ecology and Biogeography* 20: 707-716.
- Kühn, I. et al. 2009. Combining spatial and phylogenetic eigenvector filtering in trait analysis. - *Global Ecology and Biogeography*: 745-758.

- Leibold, M. A. et al. 2010. Metacommunity phylogenetics: separating the roles of environmental filters and historical biogeography. - *Ecology letters* 13: 1290-1299.
- Levin, S. A. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. - *Ecology* 73:1943–1967.
- López-osorio, F. L. e Miranda-esquivel, D. R. 2010. A Phylogenetic Approach to Conserving Amazonian. - *Conservation Biology* 24: 1359-1366.
- Lozupone, C. e Knight, R. 2005. UniFrac: a new phylogenetic method for comparing microbial communities. - *Applied and Environmental Microbiology*:71 8228-8235.
- Magnuson-Ford, K. et al. 2010. Comparing strategies to preserve evolutionary diversity. - *Journal of Theoretical Biology* 266: 107-116.
- Miklos, I. e Podani, J. 2004. Randomization of presence-absence matrices: Comments and new algorithms. - *Ecology* 85: 86-92.
- Mora, C. et al. 2011. How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? - *PLoS Biology*: 9: e1001127.
- Naito, A. T. e Cairns, D. M. 2011. Patterns and processes of global shrub expansion. - *Progress in Physical Geography* 35: 1-20.
- Norden, N. et al. 2011. Demographic drivers of successional changes in phylogenetic structure across life history stages in tropical plant communities. - *Ecology*, in press.
- Pavoine, S. et al. 2005. Is the originality of a species measurable? - *Ecology Letters* 8: 579-586.
- Pei, N. et al. 2011. Exploring tree-habitat associations in a chinese subtropical forest plot using a molecular phylogeny generated from DNA barcode Loci. - *PloS one* 6: e21273.
- Pillar, V. D. e Duarte, L. S. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. - *Ecology Letters* 13: 587-596.
- Purvis, A. et al. 2000. Nonrandom extinction and the loss of evolutionary history. - *Science* 288: 328-330.
- Pyron, R. A. e Wiens, J. J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2,800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. - *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 543-583.
- Rambo, B. 1956. A fisionomia do Rio Grande do Sul. 2nd ed. - Selbach.

- Rao, C. R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. - *Theoretical Population Biology*:21 24-43.
- Redding, D. W. e Mooers, A. Ø. 2006. Incorporating Evolutionary Measures into Conservation Prioritization. - *Conservation Biology* 20: 1670-1678.
- Swenson, N. G. et al. 2006. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. - *Ecology* 87: 2418-24.
- Valiente-banuet, A. et al. 2006. Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 16812-16817.
- Vamosi, J. C. e Wilson, J. R. U. 2008. Nonrandom extinction leads to elevated loss of angiosperm evolutionary history. - *Ecology letters* 11: 1047-53.
- Vamosi, S. M. et al. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. - *Molecular Ecology* 18: 572-592.
- Vane-Wright, R. I. et al. 1991. What to protect? Systematics and the agony of choice. - *Biological Conservation*: 55 235-254.
- Verdú, M. e Valiente-banuet, A. 2011. The relative contribution of abundance and phylogeny to the structure of plant facilitation networks. - *Oikos* 120: 1351-1356.
- Webb, C. O. et al. 2002. Phylogenies and community ecology. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475–505.
- Webb, C. O. et al. 2008. Ecological organization, biogeography, and the phylogenetic structure of tropical forest tree communities. In Carson, W.P. e Schnitzer, S.A. (eds.), *Tropical forest community ecology*. Balboa. pp. 78-97.
- Wiens, J. J. e Graham, C. H. 2005. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 519-539.
- Wigley, B. J. et al. 2010. Thicket expansion in a South African savanna under divergent land use: local vs. global drivers? - *Global Change Biology* 16: 964.
- Willis, C. G. et al. 2010. Phylogenetic community structure in Minnesota oak savanna is influenced by spatial extent and environmental variation. - *Ecography* 33: 565–577.