



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

Determinantes da estrutura ecológica e evolutiva das comunidades florestais no sul do Brasil

Dissertação de Mestrado

Stephanie Weege

Porto Alegre
2012



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

Determinantes da estrutura ecológica e evolutiva das comunidades florestais no sul do Brasil

Stephanie Weege

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul -UFRGS, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Botânica

Orientador: Prof. Dr. João André Jarenkow

Porto Alegre

2012

Aos que amam a ecologia
e acreditam na ciência.

Agradecimentos

Agradeço ao Jarenkow por me receber em seu laboratório, por depositar sua confiança em mim e por dividir seu conhecimento e ética profissional.

Ao Eduardo por me incentivar, ajudar a criar e acreditar neste trabalho, assim como discutir e crescer a crítica e ética profissional.

Aos Laboratórios de Fitoecologia e Fitogeografia, pela convivência dentro e fora deste, e pelas discussões de artigos e apresentações que muito nos fazem crescer.

Aos colegas que disponibilizaram seus dados para realização deste trabalho: Brack, Cris, Jair, Martin e Tiago.

Aos amigos todos, pelos momentos alegres e pela companhia nos outros. Em especial ao Pedro e ao Hélio pelo aprendizado da convivência.

Ao Eduardo, de novo, por todo carinho e por estar sempre ao meu lado nessa jornada.

Às famílias Martins e Taniguchi, por me aceitarem como parte delas e cuidarem de mim.

Aos meus pais pela educação e incentivo nos estudos e por se orgulharem tanto de mim.

Agradecimento às Instituições financiadoras

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Capes pela bolsa de pós-graduação cedida.

À Fundação de Apoio à Pesquisa Científica de Santa Catarina - FAPESC que financiou na íntegra o IFFSC.

Conteúdo

Resumo.....	7
Abstract	8
Introdução geral	9
Determinantes da estrutura ecológica e evolutiva das comunidades florestais no sul do Brasil. 13	
Resumo.....	13
Introdução	13
Métodos.....	16
Localização e caracterização da área de estudo	16
Construção das matrizes de dados ambientais	17
Construção da matriz de espécies e estimativas de riqueza e composição.....	18
Construção da filogenia, cálculo da riqueza de linhagens, composição filogenética e agrupamento filogenético.....	20
Modelagem dos parâmetros da estrutura ecológica e evolutiva.....	22
Resultados	23
Discussão.....	31
Conclusão.....	34
Referências.....	35
Diferenciação e retenção de nichos em diferentes escalas geográficas e taxonômicas.....	45
Resumo.....	45
Introdução	46
Sobreposição de nichos climáticos em comunidades arbóreas	49
Dados de distribuição de espécies e filogenia	49
Distâncias filogenéticas e separação de nichos em diferentes escalas espaciais.....	50
Diferenciação e retenção de nichos dentro de famílias	52
Perspectivas.....	55
Referências.....	56
Conclusões gerais.....	59
Referências (introdução e conclusões gerais)	60
Anexo 1	63
Lista de trabalhos publicados e dos inventários utilizados na construção do banco de dados de distribuição de espécies empregado em nesta dissertação.	63

Resumo

Dissertação de Mestrado

Programa de Pós-Graduação em Botânica

Universidade Federal do Rio Grande do Sul, RS, Brasil

Determinantes da estrutura ecológica e evolutiva das comunidades florestais no sul do Brasil

AUTORA: Stephanie Weege

ORIENTADOR: Prof. Dr. João André Jarenkow

Local e data da defesa: Porto Alegre, 23 de março de 2012.

Existem muitas teorias a respeito dos processos pelos quais comunidades se organizam. Uma das questões mais importantes diz respeito às diferenças dos padrões de distribuição das espécies em relação a escalas de observação, visando entender a estrutura das comunidades. Neste contexto, aspectos evolutivos e históricos têm sido empregados e vêm se mostrando eficientes. O sul do Brasil possui um mosaico de vegetações florestais, assim como clima e relevo heterogêneos, levando-nos a questionar se a estrutura da vegetação é devida a filtros ambientais ou a restrições determinadas pelo conjunto regional de espécies. Utilizamos tipo de vegetação, dados climáticos, edáficos e das variações de altitude, para modelar a riqueza e composição de espécies e linhagens e o agrupamento filogenético, para 324 localidades, assim como, a frequência de mudanças de nicho entre tipos de vegetação. Testamos também o padrão de sobreposição de nichos entre espécies, em função das suas distâncias filogenéticas, para diferentes escalas geográficas e taxonômicas. Nossos resultados indicam que restrições causadas pelos conjuntos regionais de espécies e linhagens podem ser responsáveis pela maior parte das variações na estrutura das comunidades em escala local, enquanto que a colonização das diferentes formações depende da tolerância das linhagens às condições ambientais. Porém, processos de diferenciação e retenção de nichos ocorrem simultaneamente e variam de acordo com a escala de observação, a diversidade, a escala taxonômica e as variáveis utilizadas, corroborando com a constatação de que a complexidade dificulta a compreensão dos mecanismos pelos quais as comunidades se organizam e explica a divergência nos resultados presentes na bibliografia.

Abstract

Dissertation

Programa de Pós-Graduação em Botânica

Federal University of Rio Grande do Sul, RS, Brazil

Drivers of evolutionary and ecological structure of tree communities in southern Brazil

AUTHOR: Stephanie Weege

SUPERVISOR: Dr. João André Jarenkow

Location and day of defense: Porto Alegre, March 23th, 2012.

There are many theories about how communities are organized. One of the most important questions is related to how differences in species distribution patterns are generated and how they vary across different scales of observation, which answers would foster the understanding of community assembly. In this context, evolutionary and historical interpretation of patterns has been effective. Southern Brazil has a heterogeneous distribution of forest types, climate and terrain aspects. This led us to question whether the vegetation is assembled due either to environmental filters or restrictions determined by the regional species. We used climatic and soil data, type of vegetation and altitude to model richness, composition of species and lineages and phylogenetic clustering obtained from 324 plots. In addition we estimated the frequency of niche shifts among vegetation types. We also tested the amounts of niche overlap among species for both different geographic and taxonomic scales, correlating pairwise niche overlap estimates with species phylogenetic distances. Our results indicate that restrictions caused by regional species pools and lineage distribution may be responsible for most of the variations in community structure at local scale, while the colonization of the different formations depends on the tolerance of the lineages to environmental conditions. However, processes of niche conservatism and differentiation occur simultaneously and change accordingly to the observational scale, plot diversity, taxonomic scale and the choice of variables describing niches, therefore indicating that the complexity of these issues makes it difficult to understand the mechanisms by which communities are assembled and helps to explain divergence in results present in literature elsewhere.

Introdução geral

No sul do Brasil foram realizados numerosos estudos quantitativos em formações florestais, em geral conduzidos localmente e com caráter descritivo das espécies presentes e suas abundâncias relativas (lista de trabalhos no Anexo 1). Alguns estudos também realizaram análises correlativas da distribuição das espécies com variáveis ambientais, como a caracterizações químicas e físicas dos solos, inclinação e elevação do terreno (Giehl & Jarenkow 2008; Budke *et al.* 2010) e disponibilidade de luz (Giehl & Jarenkow 2008), empregadas como variáveis preditoras na tentativa de explicar padrões de diversidade e aplicá-las na sua conservação. Porém, o poder explanatório dessas correlações foi baixo de forma que alternativas precisam ser avaliadas.

Atualmente se considera que o padrão de distribuição de espécies em escala local está relacionado ao padrão regional. Enquanto regionalmente as espécies ocorrem de acordo com suas tolerâncias climáticas, localmente as comunidades diferem devido a fatores com componentes estocásticos, como a limitação de dispersão, ou de diferenças na composição dos solos (Webb *et al.* 2002; Ricklefs 2006; Lessard *et al.* 2011). Sendo assim, para conseguirmos inferir sobre padrões tanto locais, quanto regionais, se torna necessária uma visão mais ampla da vegetação e dos processos ecológicos, possibilitando avançar em estudos sobre a conservação, a localização de áreas para preservação, as espécies ameaçadas e a história evolutiva e evolução das formações florestais do sul do Brasil, assim como obter uma visão da riqueza como um todo na região. Contudo, conduzir levantamentos em escala geográfica abrangente demanda tempo e recursos que muitas vezes não estão disponíveis.

Uma alternativa é utilizar dados disponíveis na literatura ou mesmo inéditos coletados por distintos pesquisadores de comunidades locais e, por meio da compilação dessas informações, analisar a estrutura ecológica das comunidades em escala regional. Foi com esta meta que construímos um banco de dados com informações sobre a distribuição de árvores nos Estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina, provenientes principalmente do Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina (IFFSC, Vibrans *et al.* 2010), de onde foram retirados

todos levantamentos utilizados do Estado de Santa Catarina, e do Inventário Florístico Contínuo do Rio Grande do Sul (IFC-RS, Rio Grande do Sul 2002), além de outros publicados (Anexo 1) e/ou inéditos, dos quais obtivemos os levantamentos para o Estado do Rio Grande do Sul. Estes dados permitiram modelar parâmetros relacionados à estrutura ecológica e evolutiva das florestas da região. Com estas informações procuramos avaliar a relação de variáveis climáticas, edáficas e do tipo de formação vegetacional como possíveis determinantes da estrutura ecológica e evolutiva das florestas no sul do Brasil.

Diversas hipóteses e teorias foram desenvolvidas para explicar os padrões de variação na quantidade de espécies em diferentes locais (revisões em Palmer 1994; Vamosi *et al.* 2009). Por exemplo, alguns autores propuseram a hipótese da produtividade, a qual sugere que a dinâmica global da disponibilidade de água e energia (medidas, por exemplo, pelas variações da temperatura, produção primária, evapotranspiração real, evapotranspiração potencial e precipitação anual) determina a riqueza do sistema e pode promover maiores ou menores taxas de especiação (Hawkins *et al.* 2003; Currie *et al.* 2004). Por outro lado, a hipótese da retenção de nichos tropicais que assume que a diferença na quantidade de espécies entre formações tropicais e extratropicais pode ser explicada pela maior extensão e estabilidade ambiental nos trópicos ao longo do tempo, pela origem tropical da maior parte das linhagens, e pela rara ocorrência de adaptações das linhagens tropicais às condições extratropicais, devido à predominância da retenção dos nichos climáticos em que as linhagens se originaram (Wiens & Donoghue 2004). Enquanto isso, outros autores testaram a influência de processos como competição, predação, facilitação e mutualismo como responsáveis pelos padrões de coocorrência de espécies (Cavender-Bares *et al.* 2009; Ricklefs 2010). Nos três casos, os autores assinalam a importância da dinâmica evolutiva e histórica na predição dos padrões ecológicos atuais (Ricklefs 2006), que devem, portanto, ser incluídas na análise da estrutura das comunidades.

A análise da história evolutiva de comunidades é dependente da formulação de relações evolutivas hipotéticas entre as espécies presentes na amostra. Utilizamos aqui como base a

filogenia para famílias e ordens de angiospermas proveniente do APG III (“Angiosperm Phylogeny Group”, 2009), cuja árvore filogenética está disponível no sítio eletrônico do programa Phylomatic (<http://www.phylodiversity.net/phylocom>, árvore número R20100701.new; Webb & Donoghue 2005). Esse programa permite anexar uma lista de espécies e gêneros às informações do APG. Além disso, buscamos dados adicionais para incluir famílias de gimnospermas e pteridófitas (monilófitos) arborescentes na filogenia das espécies amostradas. Posteriormente, é necessário calibrar o comprimento dos braços da árvore filogenética, que pode ser feito com o algoritmo “bladj” no programa Phylocom que fixa os nós datados da árvore, em seguida ajusta os demais valores dividindo igualmente os intervalos restantes, assumindo taxas constantes de evolução dentro das linhagens (Webb *et al.* 2008a). Este algoritmo necessita uma lista com a idade de alguns táxons, mas não necessariamente de todos, pois o mesmo fixa a raiz da árvore filogenética e dispõem as folhas (normalmente as espécies), ajusta os valores de idade disponíveis para os nós internos datados, e depois aproxima os valores ausentes. Apesar de imprecisa, essa estimativa é considerada melhor do que diferenciar duas espécies apenas pelo número de nós que as separa (Webb 2000). As idades que utilizamos são baseadas no trabalho de Wikström *et al.* (2001), os quais estimaram o tempo de divergência de acordo com fósseis e sequências de rDNA de plantas de idades conhecidas dos ancestrais comuns mais próximos entre diversos táxons botânicos, e seguem Giehl & Jarenkow (2012), para gimnospermas e pteridófitas arborescentes.

As árvores filogenéticas datadas podem ser utilizadas para diferentes fins no estudo de comunidades e metacomunidades, porque a semelhança ecológica pode ser aproximada pela semelhança filogenética. Para tanto, vêm sendo desenvolvidas diversas novas ferramentas de análise, que relacionam a distribuição de espécies e suas relações filogenéticas com variáveis ambientais, assim como para avaliação de padrões de ocupação de nicho e interações biológicas (exs.: Webb *et al.* 2002; Hardy 2008). Apesar da relação filogenética não representar totalmente a variação nas características funcionais das espécies, existe uma tendência de que análises baseadas em dados filogenéticos identifiquem a ocorrência de filtros ambientais nas mesmas

áreas (Kraft & Ackerly 2010). Por exemplo, Hardy *et al.* (2012) encontraram um padrão de agrupamento filogenético para comunidades arbóreas tropicais relacionado à gradientes ambientais. Contudo, localmente espera-se que a competição seja o principal determinante na distribuição de espécies de grupos relacionados (Darwin 1859; Vamosi *et al.* 2009). Em função do baixo número de informações sobre atributos funcionais das espécies arbóreas na região sul do Brasil, utilizamos apenas a semelhança filogenética para representar as demandas ecológicas das espécies. Por exemplo, postulamos que diferenças na tolerância das linhagens à estacionalidade climática podem resultar em organizações diferenciadas das comunidades de plantas. Particularmente, estratégias de crescimento intermitente devem ser necessárias em locais com invernos mais rigorosos e mecanismos fisiológicos podem ser requeridos para evitar danos a tecidos vegetais vitais.

A realização do presente estudo resultou da necessidade de entender os processos que determinam a estruturação das comunidades no sul do Brasil. Para tanto buscamos informações sobre as formações florestais no sul do Brasil que sofreram pouco impacto, construindo um banco de dados. Os objetivos do estudo foram: i) avaliar modelos para a riqueza e composição de espécies e linhagens, assim como o agrupamento filogenético das comunidades arbóreas do sul do Brasil, em função de variáveis ambientais; ii) testar hipóteses que expliquem a relação das variáveis ambientais com a estrutura ecológica e evolutiva de formações arbóreas; iii) inferir sobre a retenção de nichos e as prováveis causas deste fenômeno; iv) avaliar os padrões da sobreposição de nichos dentro e entre formações florestais e em diferentes níveis taxonômicos.

Estes objetivos são tratados em dois manuscritos, onde os três primeiros são apresentados no primeiro manuscrito e o último no segundo, sendo que este se encontra em formato de nota científica. Com estes, visamos a publicações em revistas internacionais que tratem dos referidos assuntos (por exemplo, *Journal of Biogeography* e *Oikos*).

Determinantes da estrutura ecológica e evolutiva das comunidades florestais no sul do Brasil

Resumo

A organização de comunidades ecológicas há muito tem sido objeto de pesquisas. Recentemente, análises em escala regional e global, assim como de aspectos evolutivos na estruturação das comunidades, têm se mostrado eficientes para melhor compreendê-las. Neste contexto, avaliamos se a estrutura da vegetação é devida a filtros ambientais ou a restrições determinadas pelo conjunto regional de espécies, como o fato da riqueza local ser no máximo igual a regional. Utilizamos o tipo de vegetação, dados climáticos, edáficos e das variações de altitude, para avaliar modelos para a riqueza e composição de espécies e linhagens e o agrupamento filogenético, e testamos a frequência de mudanças de nicho entre tipos de vegetação, para 324 localidades. O tipo de vegetação foi incluído na maior parte dos modelos para os diferentes parâmetros avaliados, exceto o agrupamento filogenético, que aumentou em áreas com menor temperatura. Dessa forma, restrições causadas pelos conjuntos regionais de espécies e linhagens podem ser responsáveis pela maior parte das variações na estrutura das comunidades em escala local. Por outro lado, a frequência de mudanças de nicho foi baixa entre os tipos de vegetação, demonstrando que a colonização destes depende da tolerância das linhagens às condições ambientais. Isso porque a retenção de nichos explica a direção do aumento do agrupamento filogenético, pois poucas linhagens se adaptaram e ocorrem em locais com clima mais restritivo.

Introdução

Entender como as comunidades locais são organizadas é um grande desafio para os ecólogos. Enquanto que a avaliação da relação entre diferentes parâmetros da estrutura ecológica e evolutiva das florestas pode melhorar o entendimento da organização dessas comunidades. Recentemente, a inclusão de aspectos evolutivos em análises tem melhorado a compreensão da estruturação das comunidades se compararmos àquelas voltadas apenas para aspectos

ecológicos. Por exemplo, a riqueza de espécies é uma das estimativas de diversidade mais utilizadas (Ricklefs 1987; Whittaker *et al.* 2001; Kreft & Jetz 2007), embora a avaliação exclusiva da riqueza não revele os processos ecológicos e evolutivos responsáveis pelas variações na diversidade entre comunidades (Swenson 2001). Por outro lado, a avaliação de estimativas como o número de linhagens e o agrupamento filogenético pode revelar restrições ambientais sobre a distribuição de espécies e indicar mecanismos responsáveis por diferenças na diversidade. Dessa forma, em casos onde o agrupamento filogenético é alto, a maior parte das espécies é proveniente de uma pequena parte da filogenia (Pausas & Verdú 2010), o que sugere a associação de grupos inteiros com determinadas condições ambientais e a retenção dos nichos pelas espécies, que é a tendência das espécies de manter os aspectos ecológicos de seus ancestrais (Wiens *et al.* 2010). De acordo com os trabalhos existentes, a ocorrência de agrupamento filogenético parece ser o padrão mais comum em comunidades ecológicas (revisão em Vamosi *et al.* 2009). Além disso, Giehl & Jarenkow (2012) encontraram um aumento do agrupamento filogenético das espécies arbóreas do clima tropical para o subtropical no sudeste da América do Sul, embora não tenham avaliado diferenças entre os tipos de vegetação existentes.

O clima regional e o ambiente local influenciam a riqueza de espécies de uma região (Ricklefs 1987; Austin 1999; Gaston 2000). Por exemplo, o clima pode definir quais espécies chegam ao conjunto regional, caracterizando a ocorrência de filtros ambientais (Webb *et al.* 2008a). Para plantas, as condições mais restritivas são as baixas temperaturas (Fine *et al.* 2008; Giehl & Jarenkow 2012), a disponibilidade hídrica (Kreft & Jetz 2007; Qian & Ricklefs 2008; Giehl & Jarenkow 2012) e variações na composição dos solos (Slik *et al.* 2009). Por outro lado, o tamanho e a estrutura do conjunto regional de espécies limitam a riqueza de espécies e linhagens e alteram a estrutura evolutiva potencial das comunidades locais (Lessard *et al.* 2011). Estas, portanto, não são influenciadas apenas pelas condições ambientais e pelas interações entre espécies que ocorrem localmente, mas dependem da riqueza regional (Ricklefs 1987; Cavender-Bares *et al.* 2009). Dessa forma, o entendimento da estrutura de comunidades deve

passar pela avaliação de uma ampla gama de processos, como filtros ambientais, respostas específicas de linhagens inteiras e restrições locais geradas pelo conjunto regional de espécies.

Os estudos de vegetação conduzidos no sul do Brasil, na maior parte dos casos, avaliaram apenas comunidades locais, possuindo caráter descritivo. Rambo (1961) foi o primeiro a realizar um estudo em escala regional, detectando alguns padrões na riqueza e composição de espécies, mas sem avaliar mecanismos que poderiam explicar as diferenças encontradas. Na última década, novas abordagens comparativas foram realizadas, por exemplo, para a riqueza de espécies em alguns poucos levantamentos (Jurinitz & Jarenkow 2003), ou para a composição de espécies dentro de determinados tipos de vegetação (Floresta Ombrófila Mista, Jarenkow & Budke (2008); florestas secas, Oliveira-Filho et al.(2006); florestas ribeirinhas, Giehl et al. (2011)). Recentemente, foram realizadas análises simultâneas de parâmetros ecológicos e evolutivos para as comunidades na região (Duarte *et al.* 2009; Giehl & Jarenkow 2012). Contudo, os estudos carecem de maior ênfase nos principais processos que podem explicar a presença ou ausência de espécies e linhagens em cada local, que são dispersão, especiação e extinção (Wiens & Donoghue 2004; Ricklefs 2006). Por exemplo, seria interessante avaliar as taxas de mudanças de nicho, ou seja, a presença de uma mesma espécie em dois tipos distintos de vegetação, o que permitiria concluir sobre a capacidade de dispersão e colonização efetiva entre estes, e sobre a retenção de nichos por espécies e linhagens (Giehl & Jarenkow 2012). Assim, análises envolvendo esses parâmetros podem indicar os processos determinantes da estrutura das comunidades arbóreas na região.

Nesse artigo, nós pretendemos avaliar a organização de comunidades arbóreas com base na variação ambiental regional. Para isso, verificamos se as variações na riqueza e composição de espécies e linhagens estão associadas a diferenças nas condições ambientais de cada local, e se eventuais variações nessas condições podem restringir a distribuição de linhagens inteiras, promovendo a ocorrência de agrupamento filogenético. Por fim, testamos a frequência de mudanças de nicho entre os tipos de vegetação para avaliar o grau da retenção de nichos, que pode explicar diferenças entre locais devido à incapacidade de dispersão e colonização efetiva.

Postulamos que: locais com condições ambientais mais restritivas (temperaturas baixas, estacionalidade de precipitação ou solos menos férteis) no que diz respeito a limitações fisiológicas e disponibilidade recursos para o estabelecimento, apresentam espécies filogeneticamente agrupadas e menor riqueza; a coocorrência de espécies filogeneticamente próximas é maior dentro do mesmo tipo de formação florestal, evidenciando filtros ambientais em escala regional; e a retenção de nichos é frequente, impedindo que a dispersão promova a redução das diferenças entre as formações.

Métodos

Localização e caracterização da área de estudo

Montamos um banco de dados com 324 levantamentos de comunidades arbóreas localizadas no sul do Brasil, abrangendo os Estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Fig. 1). Desses levantamentos, 248 são provenientes do Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina (IFFSC, Vibrans et al. 2010), 29 de dados publicados, 8 inéditos e 39 do Inventário Florístico Contínuo do Rio Grande do Sul (IFC-RS, Rio Grande do Sul 2002). A área levantada possui altitudes de 3 a 1.491 m e médias anuais de 13 a 21° C de temperatura, e de 1.212 a 2.305 mm, de precipitação (Hijmans *et al.* 2005). Todos os levantamentos possuem no mínimo 200 árvores amostradas, para padronizar o tamanho mínimo do esforço amostral. A área do estudo possui diferentes tipos de vegetação, com predominância de vegetação arbórea, embora a fisionomia no extremo sul da área avaliada seja predominantemente campestre. Na região, ocorrem a Floresta Estacional, a Floresta Ombrófila Densa, a Floresta Ombrófila Mista e a Restinga. Adaptamos a classificação da vegetação de cada levantamento à de IBGE (2008). Consideramos as Florestas Estacionais Decidual e Semidecidual apenas como Floresta Estacional em virtude de discordâncias nas classificações existentes (por exemplo, Leite 2002; IBGE 2008), e separamos a Restinga do grupo heterogêneo chamado “Formações pioneiras”, na classificação original. O tipo de vegetação foi incluído em análises subsequentes para verificar os efeitos do conjunto de espécies e linhagens sobre a estrutura ecológica e evolutiva das florestas da região.

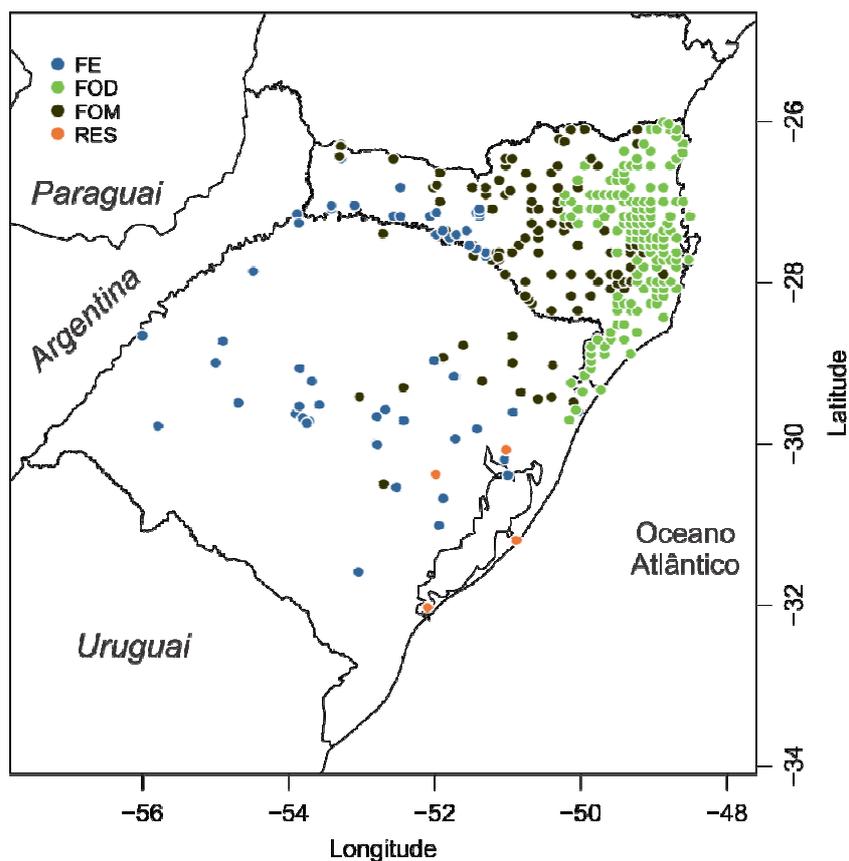


Figura 1. Distribuição das comunidades locais avaliadas e identificação do respectivo tipo de vegetação, nos estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul, sul do Brasil. FE = Floresta Estacional; FOD = Floresta Ombrófila Densa; FOM = Floresta Ombrófila Mista; e RES = Restinga.

Construção das matrizes de dados ambientais

Obtivemos variáveis climáticas do banco de dados “WorldClim” (Hijmans *et al.* 2005; lista de variáveis na Tabela 1), sendo que as mesmas descrevem as principais diferenças na temperatura, precipitação e altitude das localidades. Contudo, essas variáveis podem ser altamente correlacionadas, de forma que aplicamos um procedimento para manter apenas aquelas mais informativas. Aplicamos uma análise de componentes principais nesse conjunto de dados, e avaliamos as correlações das variáveis ambientais com o primeiro eixo da ordenação, que explicou 42% da variação dos dados. Mantivemos as variáveis com maior correlação com o primeiro eixo da ordenação, ordenadas pela magnitude da estimativa, e que não apresentassem correlações maiores que 0,75 ou menores que -0,75 com as demais já incluídas anteriormente.

As variáveis edáficas foram obtidas do banco de dados SOTERLAC (Batjes 2005; Tabela 2) e indicam as principais características da composição química e física, e assim, a fertilidade dos solos. Devido à baixa resolução dos dados de solos e da redundância entre as variáveis, reduzimos as informações edáficas aos primeiros eixos de ordenação de uma análise de componentes principais (PCoA). Os três primeiros componentes explicaram 35, 29 e 14% de variação e foram mantidos para as demais análises (Material suplementar, Fig. S1). O primeiro eixo foi positivamente relacionado com a densidade do solo e a quantidade de areia e negativamente com a quantidade de nitrogênio e a capacidade de troca catiônica (CECs), enquanto o segundo foi relacionado positivamente com a presença de fragmentos grandes e a soma de bases e negativamente com a quantidade de argila e de alumínio. Já o terceiro eixo foi relacionado positivamente com a quantidade de carbono e o pH e negativamente com a quantidade de sódio e a drenagem.

Além disso, calculamos um conjunto de variáveis espaciais para reduzir a autocorrelação espacial nos resíduos das análises e representar variáveis não incluídas nas análises (por exemplo, limitação de dispersão; Borcard & Legendre 2002; Lichstein et al. 2002). Para tanto, aplicamos uma análise de componentes principais na matriz de distâncias espaciais baseadas nas coordenadas de cada local. Os eixos de uma ordenação desse tipo são chamados de componentes principais de uma matriz de vizinhanças (“Principal Components of a Neighborhood Matrix” – PCNMs; Borcard & Legendre 2002). Definimos limiar de distâncias máximas a ser consideradas com base na maior distância mínima até o vizinho mais próximo de qualquer um dos locais. Distâncias maiores foram multiplicadas por quatro. Selecionamos os PCNMs com base nas suas correlações com as variáveis respostas detalhadas a seguir.

Construção da matriz de espécies e estimativas de riqueza e composição

Inicialmente realizamos rarefações para a riqueza de espécies de cada levantamento, em função de um número mínimo de indivíduos amostrado. Este cálculo permitiu comparar as riquezas, pois as estimativas foram baseadas num esforço amostral padronizado (Gotelli & Colwell 2001). Realizamos a padronização em função do levantamento com menor número de

indivíduos e estimamos a riqueza dos demais levantamentos como se este número de indivíduos tivesse sido amostrado. No caso, todas as localidades tiveram a riqueza padronizada para 200 indivíduos, critério também empregado para a escolha dos levantamentos que seriam incluídos no banco de dados.

Com base na lista de espécies e respectivas abundâncias em cada localidade, construímos uma matriz de abundância de espécies. Aplicamos uma transformação logarítmica nessa matriz, e para comparar os levantamentos, utilizamos a distância de corda que inclui a normalização das unidades amostrais, reduzindo assim as diferenças causadas por abundâncias muito discrepantes entre levantamentos (Legendre & Legendre 1998). Em seguida, avaliamos as variações na composição de espécies entre as formações florestais submetendo a matriz de espécies a uma PCoA. A significância dos eixos de ordenação foi avaliada por autorreamostragem, com reposição (“bootstrap”; Pillar 1999). Nessa análise, os eixos de ordenação dos dados originais são comparados com conjuntos de dados reamostrados, de forma que é possível avaliar a estabilidade da estrutura dos eixos de ordenação e gerar probabilidades de encontrá-la ao acaso (Pillar 1999). Utilizamos $\alpha = 0,05$ e 1000 iterações nesse procedimento. Os eixos significativos foram utilizados posteriormente como indicadores da substituição de espécies entre levantamentos.

Tabela 1. Variáveis climáticas utilizadas para modelar a riqueza e composição de espécies e linhagens e o agrupamento filogenético, extraídas da base de dados WorldClim (Hijmans et al. 2005).

Código	Variável	Código	Variável
BIO1	Temperatura média anual	BIO11	Temperatura média do trimestre mais frio
BIO2	Amplitude térmica diária	BIO12	Precipitação anual
BIO3	Isotermalidade	BIO13	Precipitação do mês mais úmido
BIO4	Estacionalidade de temperatura	BIO14	Precipitação do mês mais seco
BIO5	Temperatura máxima do mês mais quente	BIO15	Estacionalidade de precipitação
BIO6	Temperatura mínima do mês mais frio	BIO16	Precipitação do trimestre mais úmido
BIO7	Amplitude térmica anual	BIO17	Precipitação do trimestre mais seco
BIO8	Temperatura média do trimestre mais úmido	BIO18	Precipitação do trimestre mais quente
BIO9	Temperatura média do trimestre mais seco	BIO19	Precipitação do trimestre mais frio
BIO10	Temperatura média do trimestre mais quente		

Construção da filogenia, cálculo da riqueza de linhagens, composição filogenética e agrupamento filogenético

Montamos uma árvore filogenética com base na lista de espécies amostradas e nas relações entre famílias e ordens, segundo o APG III (Webb *et al.* 2008a; APG III 2009) no programa Phylomatic (Webb & Donoghue 2005). Posteriormente, os comprimentos dos braços da árvore foram incluídos de acordo com fósseis e sequências de rDNA de plantas de idades conhecidas (Wikström *et al.* 2001). Este procedimento foi realizado com o algoritmo “bladj” (“branch length adjustment”) no programa Phylocom, que fixa os nós datados da árvore, em seguida ajusta os demais valores dividindo igualmente os intervalos restantes, assumindo taxas constantes de evolução dentro das linhagens (Webb *et al.* 2008a).

Tabela 2. Variáveis de solo disponíveis no banco de dados SOTERLAC (Batjes 2005).

Código	Descrição
DRAIN	Classes de drenagem
CFRAG	Fragmentos grandes (> 2 mm)
SAND	Areia (% da massa)
SILT	Silte (% da massa)
CLAY	Argila (% da massa)
BULK	Densidade do solo (kg dm^{-3})
TAWC	Capacidade de retenção de água (cm m^{-1} , -33 to - 1500 kPa de acordo com os padrões da USDA)
CECs	Capacidade de troca catiônica ($\text{cmol}_c \text{kg}^{-1}$) para partículas finas
BSAT	Saturação de bases (% da CECs)
CECc	Capacidade de troca catiônica corrigida pela contribuição da matéria orgânica ($\text{cmol}_c \text{kg}^{-1}$)
pH	pH medido em água
TOTC	Conteúdo de carbono de origem orgânica
TOTN	Conteúdo total de nitrogênio
ECEC	Capacidade de troca catiônica efetiva ($\text{cmol}_c \text{kg}^{-1}$)
ALSA	Porcentagem da saturação do solo por alumínio (% da ECEC)
ESP	Porcentagem de sódio trocável (% da CECs)

A partir dessa árvore filogenética, calculamos a riqueza de linhagens para cada localidade, isto é, o número de nós internos da filogenia presentes em cada levantamento. Para tanto, os nós foram primeiramente resolvidos ao acaso de forma que o número de linhagens representa o máximo de linhagens possíveis em cada local dada a composição de espécies observadas e a árvores filogenética. Além disso, computamos a distância filogenética entre cada levantamento como a distância ao vizinho mais próximo (“mean nearest taxa distance” – MNTD; Webb *et al.* 2002; Webb *et al.* 2008b), gerando uma matriz de distâncias filogenéticas. Essa matriz foi submetida a uma PCoA para extrair as principais variações na composição filogenética entre localidades (Diniz-Filho *et al.* 1998; Webb *et al.* 2008b). Com essa análise foi possível comparar as informações fornecidas pela substituição de espécies com a substituição de linhagens, além de permitir a análise de toda a história evolutiva das comunidades

simultaneamente (Webb *et al.* 2008b), o que não é incorporado na análise apenas de matrizes de espécies. Isso permitiu que localidades fossem agrupadas mesmo sem compartilhar espécies, e assim, reconstituir a história evolutiva da vegetação.

Finalmente, calculamos o agrupamento filogenético das espécies e linhagens ocorrentes em cada local. Para isso, utilizamos o índice de agrupamento filogenético de espécies (“Phylogenetic Species Clustering” – PSC; Helmus *et al.* 2007), que calcula o agrupamento das espécies nas linhagens como o desvio de uma filogenia em que todas as espécies partem do mesmo ancestral comum (“star phylogeny”). Por isso os valores resultantes desse índice são independentes matematicamente do tamanho do conjunto de espécies da filogenia de referência e podem fornecer informações diferentes do que riqueza de espécies. Assim, o agrupamento filogenético pode identificar restrições na distribuição de linhagens inteiras, explicando diferenças na riqueza de espécies entre comunidades. Calculamos a matriz de distâncias filogenéticas e o agrupamento filogenético com o pacote “picante” (Kembel *et al.* 2010) no ambiente R (R Development Core Team 2011).

Modelagem dos parâmetros da estrutura ecológica e evolutiva

Modelamos as variações de riqueza e composição de espécies e linhagens, e agrupamento filogenético, em função de variáveis climáticas, edáficas, tipo de vegetação e dos eixos de variação espacial (PCNMs). Em seguida, todos os modelos foram reavaliados após a exclusão do tipo de vegetação como variável preditora. O tipo de vegetação é uma variável que pode representar diversas informações, como a interação entre variáveis climáticas ou ainda fatores históricos. Assim, a avaliação dos dois conjuntos de modelos permite contrastar o poder explanatório com a inclusão dessa informação. Geramos um modelo para cada variável resposta com o cálculo de árvores de regressão (Zuur *et al.* 2007), com auxílio do pacote “rpart” (Therneau & Atkinson 2011) no ambiente R (R Development Core Team 2011). Esta técnica de regressão permite modelar variáveis contínuas com base em variáveis tanto contínuas quanto categóricas, muitas vezes sem a necessidade de aplicar transformação a dados não lineares (Zuur *et al.* 2007). Nesse método, variáveis preditoras contínuas são categorizadas e os limiares

resultantes ou os estados de variáveis categóricas definem grupos de unidades amostrais, para os quais médias da variável resposta são estimadas (Zuur *et al.* 2007). Dessa forma, os modelos resultantes podem explicar as variações na variável resposta em diferentes escalas espaciais (Hawkins 2010). Além disso, validamos cada um dos modelos com a repetição de cada estimativa para um subconjunto de 80% das localidades amostradas, em 1000 iterações, e o registro da frequência da inclusão de cada variável ambiental nos modelos de validação (Zuur *et al.* 2007). Em seguida, analisamos a correlação entre agrupamento filogenético, riqueza e composição de espécies e linhagens para verificar se há redundância na informação fornecida por cada medida.

Por último, testamos a frequência de mudança de nichos entre tipos de vegetação, tanto para espécies quanto linhagens (Giehl & Jarenkow 2012). Mudanças de nicho foram consideradas como a ocorrência simultânea da mesma espécie ou linhagem ao comparar dois tipos distintos de vegetação (Crisp *et al.* 2009; Wiens *et al.* 2010). Para cada comparação, avaliamos se o número de mudanças de um tipo de vegetação para outro era diferente do esperado ao acaso, construindo um modelo nulo em que a classificação de cada tipo de vegetação foi reatribuída aleatoriamente. Esse teste permitiu estimar a frequência da retenção de nichos na região.

Resultados

Nos 324 levantamentos ocorreram 760 espécies pertencentes a 92 famílias. As famílias mais ricas foram Myrtaceae (152 spp.), Fabaceae (70 spp.) e Lauraceae (61 spp.; Fig. 2), um padrão comum nas formações do sul do Brasil.

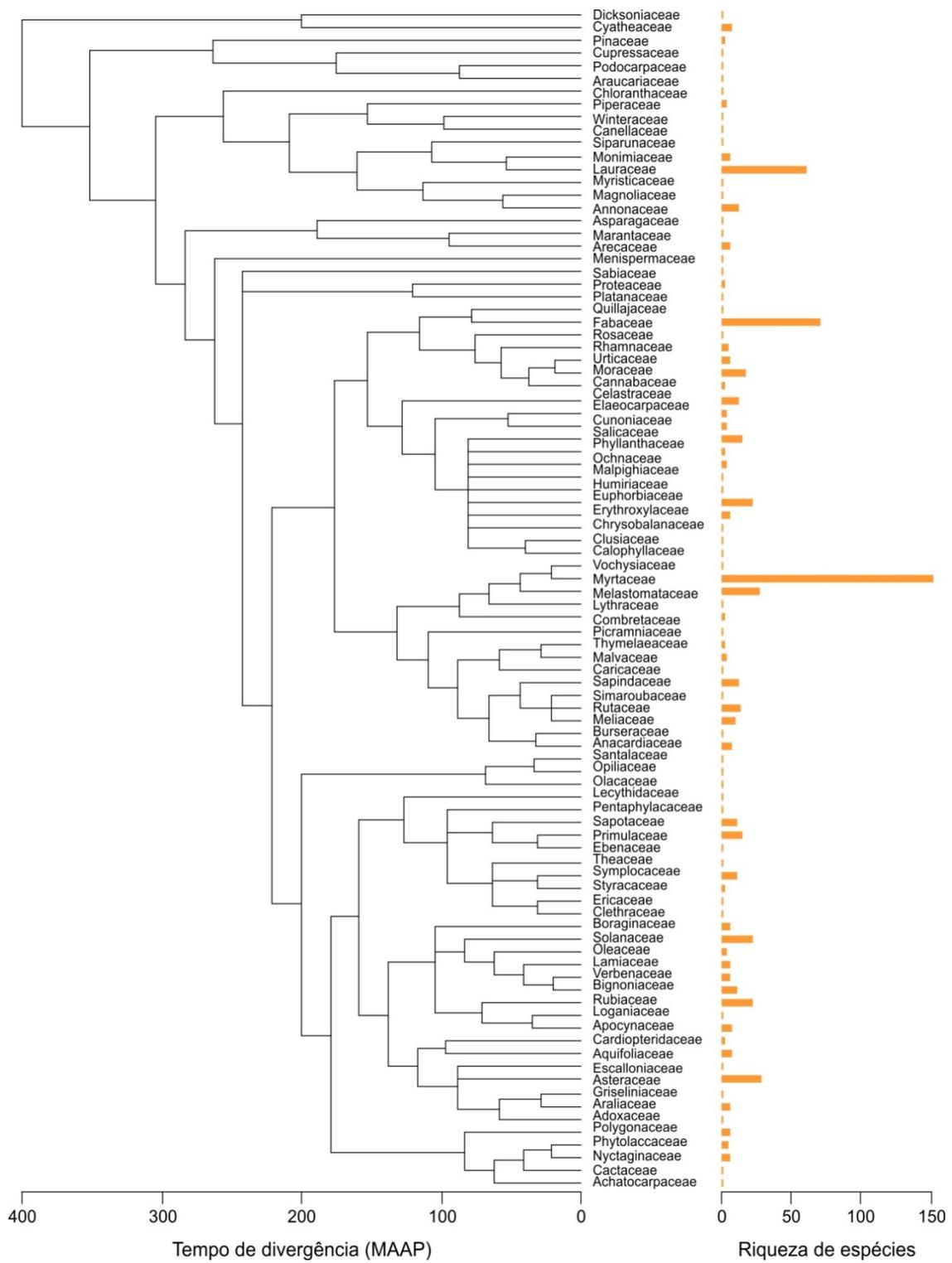


Figura 2. Árvore filogenética com o tempo de divergência, medido em milhões de anos para as 92 famílias amostradas, e suas respectivas riquezas específicas.

A árvore de regressão para a riqueza de espécies (R^2 total = 0,573) identificou o tipo de vegetação como tendo o maior poder de explicação ($R^2 = 0,47$; Tabela 3), separando a Floresta Ombrófila Densa das demais formações. Da mesma forma, a primeira divisão da árvore de regressão para a riqueza de linhagens (R^2 total = 0,555) foi mais bem explicada pelo tipo de vegetação ($R^2 = 0,302$) também separando a Floresta Ombrófila Densa das demais formações (Tabela 3).

A PCoA para a matriz de espécies resumiu satisfatoriamente a composição em dois eixos (12,9% e 7,5% de variação no primeiro e segundo eixos, respectivamente; Fig. 3a). No primeiro eixo houve uma separação entre a Floresta Ombrófila Densa e as Florestas Estacional e Ombrófila Mista. Assim, no modelo de regressão, a variável mais importante foi o tipo de vegetação ($R^2 = 0,803$), de acordo com o modelo realizado para este eixo (R^2 total = 0,831; Tabela 3). O segundo eixo mostrou um pequeno gradiente entre as formações, revelando diferenças na composição entre as Florestas Estacional e Ombrófila Mista, mas ambas sobrepostas com a Floresta Ombrófila Densa. O modelo para este eixo (R^2 total = 0,698) revelou relação forte com o tipo de vegetação e moderada com a temperatura mínima do mês mais frio ($R^2 = 0,4$ e 0,182 respectivamente; Tabela 3).

A PCoA da composição filogenética também se resumiu em dois eixos (31,7% e 24,3% de variação no primeiro e segundo eixos, respectivamente; Fig. 3b). O primeiro eixo revelou uma diferença entre as linhagens presentes nas Florestas Estacional e Ombrófila Densa em relação à Floresta Ombrófila Mista, que foi principalmente correlacionado com o tipo de vegetação ($R^2 = 0,658$), segundo o modelo selecionado para explicar este eixo (R^2 total = 0,742; Tabela 3). O segundo eixo da composição filogenética exibiu um gradiente entre a Floresta Estacional, seguida pelas Florestas Ombrófilas Mista e Densa. O modelo deste eixo (R^2 total = 0,627) apresentou alta correlação com o tipo de vegetação ($R^2 = 0,455$) enquanto que o eixo um da PCNM representou $R^2 = 0,172$ (Tabela 3).

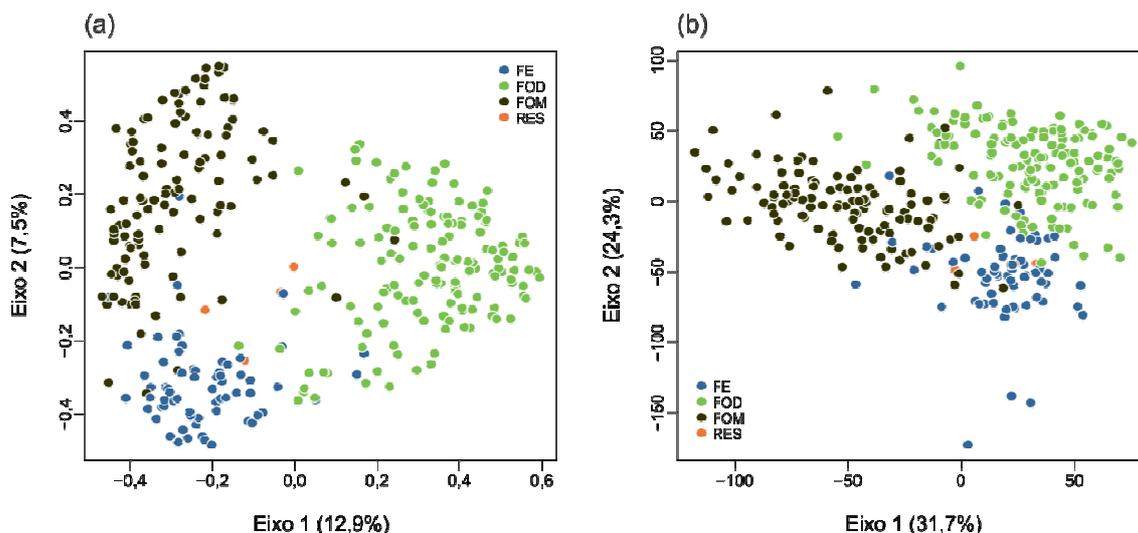


Figura 3. Ordenação da composição de espécies (a) e composição filogenética (b) identificadas pelo tipo de vegetação em cada local. FE = Floresta Estacional; FOD = Floresta Ombrófila Densa; FOM = Floresta Ombrófila Mista; e RES = Restinga.

O modelo para agrupamento filogenético (PSC, R^2 total = 0,502) foi o único que não apresentou o tipo de vegetação relacionado com a primeira divisão na árvore de regressão. Neste modelo, a primeira divisão da árvore de regressão foi relacionada com a temperatura mínima do mês mais frio ($R^2 = 0,312$; Tabela 3).

Nos modelos realizados sem a inclusão do tipo de vegetação, não houve uma substituição por uma determinada variável preditora, enquanto que o poder de explicação de cada modelo não sofreu grandes alterações (material suplementar, Tabela S1). Os modelos para a riqueza de linhagens, o primeiro eixo da composição filogenética e agrupamento filogenético foram principalmente explicados pela temperatura mínima do mês mais frio ($R^2 = 0,217, 0,473$ e $0,312$ respectivamente). Já no modelo para riqueza de espécies, a temperatura média do trimestre mais úmido foi a variável mais importante ($R^2 = 0,316$), enquanto que para o primeiro eixo da composição de espécies a precipitação do trimestre mais seco foi mais importante ($R^2 = 0,58$).

Em geral, o resultado das validações cruzadas foi semelhante ao dos modelos de regressão com e sem a inclusão do tipo de vegetação, ou seja, as mesmas variáveis incluídas nos

modelos completos (com todas as amostras) também foram incluídas nas amostras reduzidas (subconjunto com 80% das localidades amostradas; detalhes das validações para cada modelo no material suplementar Tabela S2 e Tabela S3). Nos modelos em que mantivemos o tipo de vegetação, esta variável foi altamente relacionada com a maioria das estimativas de diversidade ecológica e filogenética, ocorrendo em 100% dos modelos de validação, com exceção do modelo para o agrupamento filogenético que possuiu maior relação com a temperatura mínima do mês mais frio (99,94%; Tabela S2). Nos modelos em que o tipo de vegetação não foi incluído como variável preditora, os PCNMs foram os principais substitutos, sendo incluídos em mais de 95% dos modelos testados para a riqueza de espécies (PCNM5), riqueza de linhagens (PCNM3), segundo eixo da composição de espécies (PCNM1) e segundo eixo da composição filogenética (PCNM1), embora não tenham apresentado um poder explicativo muito alto para a maior parte dessas variáveis. Além disso, a temperatura do mês mais frio foi relacionada em 100% dos modelos de validação para o primeiro eixo da composição filogenética (Tabela S3).

A maioria das estimativas de diversidade ecológica e filogenética foi correlacionada (correlações entre parâmetros na Tabela 4; relações entre riqueza e agrupamento filogenético na Fig. 4). A maior correlação se deu entre a riqueza de espécies e a de linhagens ($r = 0,877$; $P < 0,001$; Fig. 4a). As variáveis não correlacionadas foram: riqueza de espécies e o segundo eixo de ordenação da composição de espécies ($r = -0,1$; $P = 0,073$), e o segundo eixo de ordenação da composição filogenética e o agrupamento filogenético ($r = -0,073$; $P = 0,191$).

A frequência de mudança de nicho foi menor do que o esperado ao acaso, tanto para espécies quanto linhagens, na maior parte dos tipos de vegetação (Tabela 5). Apenas a Restinga apresentou uma taxa de mudança de nichos dentro do esperado, exceto quando comparada com a Floresta Ombrófila Mista.

Tabela 3. Variáveis incluídas nas árvores de regressão e classificação para estimativas da estrutura ecológica e evolutiva das comunidades arbóreas no sul do Brasil. Os valores representam os coeficientes de determinação para cada variável (R²).

	Riqueza		Composição de espécies		Composição filogenética		Agrupamento filogenético
	Espécies	Linhegens	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 1	Eixo 2	
Estacionalidade de temperatura	0,06	-	-	-	-	-	0,082
Amplitude térmica mensal média	-	0,025	-	-	-	-	0,038
Temperatura máxima do mês mais quente	-	-	-	-	0,052	-	0,024
Temperatura mínima do mês mais frio	-	-	-	0,182	-	-	0,312
Temperatura média do trimestre mais úmido	-	0,02	0,028	-	0,032	-	-
Temperatura média do trimestre mais seco	-	0,023	-	0,093	-	-	-
Precipitação do trimestre mais seco	-	0,04	-	-	-	-	-
Tipo de vegetação	0,47	0,302	0,803	0,4	0,658	0,455	-
Solos (eixo 2)	-	0,027	-	-	-	-	-
Solos (eixo 3)	0,022	-	-	-	-	-	-
PCNM (eixo 1)	-	-	-	0,023	-	0,172	-
PCNM (eixo 3)	-	0,093	-	-	-	-	0,046
PCNM (eixo 5)	0,021	-	-	-	-	-	-
PCNM (eixo 19)	-	0,025	-	-	-	-	-
R ² Total	0,573	0,555	0,831	0,698	0,742	0,627	0,502

Tabela 4. Correlações entre as variáveis utilizadas nas estimativas da estrutura ecológica e evolutiva das comunidades arbóreas no sul do Brasil.

	t	gl	r	P
Riqueza de espécies x Composição de espécies (eixo 1)	17,048	322	0,689	<0,001
Riqueza de espécies x Composição de espécies (eixo 2)	-1,797	322	-0,1	0,073
Riqueza de espécies x Riqueza de Linhagens	32,824	322	0,877	<0,001
Riqueza de espécies x Composição filogenética (eixo 1)	11,368	322	0,535	<0,001
Riqueza de espécies x Composição filogenética (eixo 2)	10,342	322	0,499	<0,001
Riqueza de espécies x Agrupamento filogenético	12,296	322	0,565	<0,001
Composição de espécies (eixo 1) x Riqueza de Linhagens	11,927	322	0,554	<0,001
Composição de espécies (eixo 1) x Composição filogenética (eixo 1)	16,168	322	0,669	<0,001
Composição de espécies (eixo 1) x Composição filogenética (eixo 2)	14,865	322	0,638	<0,001
Composição de espécies (eixo 1) x Agrupamento filogenético	5,898	322	0,312	<0,001
Composição de espécies (eixo 2) x Riqueza de Linhagens	-3,28	322	-0,18	0,001
Composição de espécies (eixo 2) x Composição filogenética (eixo 1)	-16,07	322	-0,667	<0,001
Composição de espécies (eixo 2) x Composição filogenética (eixo 2)	14,144	322	0,619	<0,001
Composição de espécies (eixo 2) x Agrupamento filogenético	-10,553	322	-0,507	<0,001
Riqueza de Linhagens x Composição filogenética (eixo 1)	10,056	322	0,489	<0,001
Riqueza de Linhagens x Composição filogenética (eixo 2)	7,611	322	0,39	<0,001
Riqueza de Linhagens x Agrupamento filogenético	15,201	322	0,646	<0,001
Composição filogenética (eixo 1) x Agrupamento filogenético	12,201	322	0,562	<0,001
Composição filogenética (eixo 2) x Agrupamento filogenético	-1,31	322	-0,073	0,191

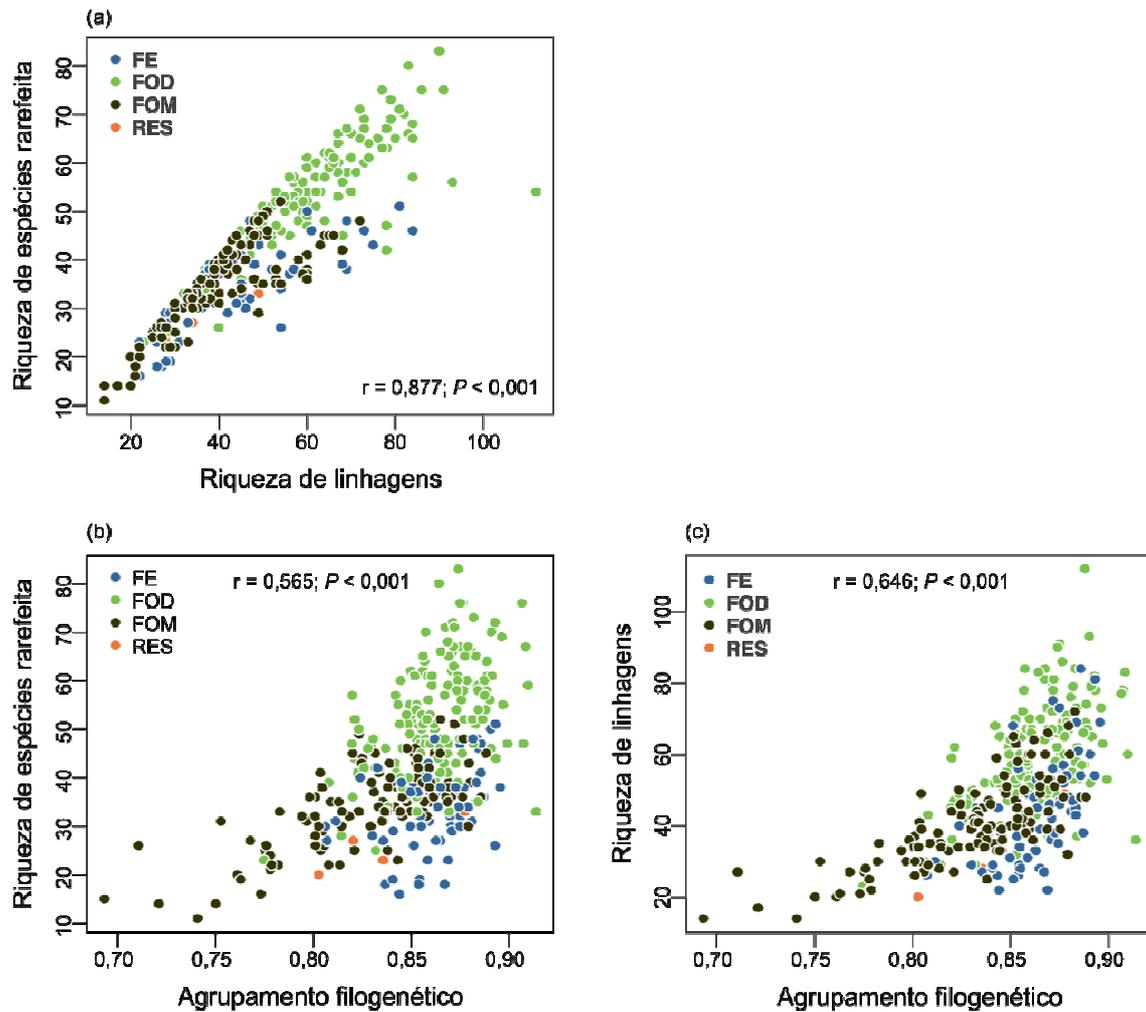


Figura 4. Relações entre riqueza de espécies e linhagens (a), agrupamento filogenético e riqueza de espécies (b) e agrupamento filogenético e riqueza de linhagens em cada local. FE = Floresta Estacional; FOD = Floresta Ombrófila Densa; FOM = Floresta Ombrófila Mista; e RES = Restinga.

Tabela 5. Mudanças de nicho observadas e esperadas entre as formações florestais das comunidades arbóreas no sul do Brasil. Entre parênteses, a proporção de espécies que passaram por mudanças de nicho em relação ao conjunto de espécies ou linhagens combinado para cada par de formações.

	Espécies			Linhagens		
	Observado	Esperado	<i>P</i>	Observado	Esperado	<i>P</i>
FE - FOD	254 (35,8%)	485 (68,4%)	0,001	121 (56,5%)	170 (79,4%)	0,001
FE - FOM	251 (51,6%)	473 (97,3%)	0,001	120 (67,8%)	167 (94,4%)	0,001
FE - RES	133 (34,9%)	167 (43,8%)	0,077	79 (52,7%)	86 (57,3%)	0,212
FOD - FOM	297 (41,2%)	535 (74,2%)	0,001	127 (58,5%)	182 (83,9%)	0,001
FOD - RES	148 (22,9%)	171 (26,4%)	0,161	82 (42,3%)	87 (44,8%)	0,297
FOM - RES	111 (24,2%)	170 (37,1%)	0,011	74 (45,1%)	87 (53%)	0,095

Discussão

A tendência das espécies e linhagens de manter os aspectos ecológicos de seus ancestrais foi demonstrada em diversas escalas espaciais (Crisp *et al.* 2009; Wiens *et al.* 2010). Essa tendência é chamada de retenção de nichos (Harvey & Pagel 1991; Wiens *et al.* 2010) e apresenta diversas implicações ecológicas. Por exemplo, diferenças na estrutura ecológica e evolutiva de comunidades podem ser explicadas pela retenção de nichos, que torna improvável a dispersão e colonização efetiva de uma espécie para um ambiente distinto. Esse processo já foi evidenciado para colonizações continentais e transoceânicas de plantas, que ocorreram preferencialmente entre biomas semelhantes, sobressaindo-se amplamente à troca de biomas (Crisp *et al.* 2009). Também detectamos este padrão ao verificar que a frequência de mudança de nichos, entre a maioria dos tipos de vegetação avaliados foi menor que o esperado (Tabela 5). Isso indica que a dispersão de populações entre as formações é limitada e implica que as diferenças entre elas tendem a ser mantidas.

A retenção de nichos também pode causar diferenças no agrupamento filogenético em diferentes condições ambientais. Por exemplo, locais com condições restritivas podem ser difíceis de colonizar, enquanto que as linhagens que ultrapassam as barreiras ambientais têm a possibilidade de se diversificar, resultando em agrupamento filogenético. A retenção de nichos

foi sugerida como uma das explicações potenciais para a diferença na quantidade de espécies entre regiões tropicais e extratropicais, e prevê agrupamento filogenético fora dos trópicos devido ao frio (Wiens & Donoghue 2004). Apesar de ter sido descrito que as condições mais restritivas para plantas são as baixas temperaturas (Fine *et al.* 2008; Giehl & Jarenkow 2012) e a disponibilidade hídrica (Kreft & Jetz 2007; Qian & Ricklefs 2008; Giehl & Jarenkow 2012), nossos resultados indicam apenas um efeito da temperatura na região. Encontramos diferenças no agrupamento filogenético em cada tipo de vegetação, com os maiores valores na Floresta Ombrófila Mista, onde ocorrem as temperaturas mais baixas consideradas nas análises. Dessa forma, a colonização da Floresta Ombrófila Mista provavelmente se deu por poucas linhagens resistentes ao clima mais frio, podendo explicar a menor riqueza de espécies encontrada nessa formação (Fig. 4b-c). Porém, algumas dessas linhagens, como as famílias Myrtaceae e Lauraceae, se diversificaram mais que outros grupos nessas condições, resultando no maior agrupamento filogenético. De acordo com este resultado, a temperatura mínima foi o filtro ambiental que melhor explicou as diferenças no agrupamento filogenético, enquanto que variáveis relacionadas à disponibilidade hídrica foram pouco importantes (Tabela 3). A baixa explicação deste último parâmetro nas análises é provavelmente devido ao fato de que na região a precipitação é bem distribuída, sendo em média superior a 100 mm mensais, não resultando em déficit hídrico (Machado 1950; Carnaval & Moritz 2008). Portanto, a retenção de nichos em combinação com filtros ambientais determina a ocorrência de um menor número de espécies e linhagens em condições mais restritivas, particularmente onde as temperaturas são mais baixas.

Diferentemente de outros trabalhos (por exemplo, Slik *et al.* 2009), as variações nos solos foram pouco importantes para explicar a organização da vegetação e influenciaram apenas fracamente a riqueza de espécies e de linhagens, adicionando pouca explicação aos modelos (2-4%; Tabelas 3 e S1). Características edáficas podem ser particularmente importantes no caso da Restinga que foi pouco amostrada, dificultando inferências sobre a organização desse tipo de vegetação. As diferenças nos solos As diferenças na riqueza e composição de espécies e linhagens foram relacionadas principalmente com os tipos de vegetação, e em menor grau, com

variáveis relacionadas à temperatura e com a estrutura espacial dos locais (PCNMs). Nossos resultados indicam que a estrutura ecológica e evolutiva das comunidades foi mais semelhante dentro das formações do que entre elas (Tabela 3). O tipo de vegetação pode representar um grande número de variáveis, como por exemplo, fatores históricos (Hawkins 2010), dependência de variáveis climáticas, condições ambientais não avaliadas ou interações bióticas. Essas mesmas informações podem ser capturadas pelos eixos da PCNM, o que pode explicar a presença frequente dessas nos modelos em que o tipo de vegetação não foi incluído. A retenção de nichos frequente assinala ainda a possibilidade de que as histórias evolutivas das formações vegetais em questão sejam independentes. A forte relação com o tipo de vegetação também deve estar associada com a covariação dos parâmetros avaliados (Tabela 4). Por exemplo, a riqueza de espécies diminui da Floresta Ombrófila Densa para as demais formações, possuindo também uma composição de linhagens bastante diferente, o que pode indicar que a Floresta Ombrófila Densa foi colonizada por um maior número de linhagens, favorecendo maiores taxas de especiação o que, portanto, explica a maior riqueza de espécies nessa formação (Fig. 4a). Além disso, o tamanho e a estrutura dos conjuntos regionais de espécies, nesse caso, os conjuntos de cada formação, devem limitar a riqueza e composição de espécies e linhagens das comunidades locais dentro dos tipos de vegetação, gerando diferenças ecológicas e evolutivas peculiares (Lessard *et al.* 2011). Assim, a retenção de nichos e os filtros ambientais mantêm a composição do conjunto de espécies e linhagens de cada tipo de vegetação, e esses conjuntos criam restrições sobre as comunidades locais, auxiliando no entendimento da organização das comunidades a partir de processos regionais.

Finalmente, apesar dos modelos apresentarem uma alta explicação das diferenças nas comunidades locais, com base em diferenças regionais (entre formações), uma proporção considerável da variação entre locais (dentro de formações) permaneceu não explicada. Isso está de acordo com Ricklefs (1987), que sugere que processos regionais e históricos, assim como eventos e circunstâncias raras, influenciam fortemente a estrutura de comunidades locais. De forma complementar, estudos mostraram que a diversidade filogenética é menor em escala

regional, o que pode estar associada ao efeito de filtros ambientais sobre linhagens gerando agrupamento filogenético, e que a diversidade aumenta em escala local, porque interações bióticas, como a competição, podem promover um maior espaçamento entre linhagens, para que essas possam coexistir (revisão em Swenson 2011). Dessa forma, estudos posteriores deveriam avaliar as diferenças na diversidade filogenética em diferentes escalas, assim como o efeito de interações bióticas na organização de comunidades arbóreas, ajudando a entender quais os parâmetros que possuem maior influência em cada escala.

Conclusão

Cada formação vegetacional possui diferenças na riqueza e composição de espécies e linhagens, porque poucas destas conseguem transpor as diferenças climáticas existentes entre as formações. Apesar das formações compartilharem táxons, a diminuição gradual das temperaturas da Floresta Ombrófila Densa em direção à Mista restringe a colonização por linhagens não adaptadas e causa um aumento do agrupamento devido à diversificação das linhagens adaptadas. Isso é explicado pela retenção de nichos onde existe um menor número de espécies e linhagens em condições mais restritivas, particularmente onde as temperaturas são menores. Por outro lado, as taxas de mudança de nicho entre as formações são baixas, assinalando que as mesmas apresentam histórias evolutivas em grande parte independentes. Assim, regionalmente, a organização das comunidades depende da tolerância das linhagens às condições ambientais, determinando se estas são capazes de se estabelecer em cada tipo de vegetação, enquanto que localmente, a estrutura ecológica é determinada pelo conjunto de espécies e linhagens de cada formação.

Agradecimentos – A S.J. Longhi (IFC-RS), ao IFFSC, e aos colegas, P. Brack, J.C. Budke, C.F. Jurinitz, J.G. Kray, T.C. De Marchi e M. Molz pela disponibilização de parte dos dados utilizados; a CAPES pela bolsa concedida à SW; a CAPES e a Fapesp pelas bolsas concedidas a ELHG.

Referências

- APG III (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.
- Austin M.P. (1999). The potential contribution of vegetation ecology to biodiversity research. *Ecography*, 22, 465-484.
- Batjes N.H. (2005). ISRIC-WISE global data set of derived soil properties on a 0.5 by 0.5 degree grid. In. ISRIC - World Soil Information Wageningen.
- Borcard D. & Legendre P. (2002). All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153, 51-68.
- Carnaval, A.C., Moritz, C. (2008). Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, 35, 1187-1201.
- Cavender-Bares J., Kozak K.H., Fine P.V.A. & Kembel S.W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693-715.
- Crisp M.D., Arroyo M.T.K., Cook L.G., Gandolfo M.A., Jordan G.J., McGlone M.S., Weston P.H., Westoby M., Wilf P. & Linder H.P. (2009). Phylogenetic biome conservatism on a global scale. *Nature*, 458, 754-756.
- Diniz-Filho J.A.F., Sant'Ana C.E.R. & Bini L.M. (1998). An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution*, 52, 1247-1262.
- Duarte L.S., Carlucci M.B. & Pillar V.D. (2009). Macroecological analyses reveal historical factors influencing seed dispersal strategies in Brazilian Araucaria forests. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 314-326.

- Fine P.V.A., Ree R.H. & Burnham R.J. (2008). The disparity in tree species richness among tropical, temperate, and boreal biomes: The geographic area and age hypothesis. In: *Tropical forest community ecology* (eds. Carson WP & Schnitzer SA). Blackwell Chichester, pp. 31-45.
- Gaston K.J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220-227.
- Giehl E.L.H., Budke J.C., Oliveira-Filho A.T. & Jarenkow J.A. (2011). Variações florísticas e relação com variáveis geográficas e climáticas em florestas ribeirinhas do sudeste da América do Sul. In: *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de caso* (eds. Felfili JM, Eisenlohr PV, Melo MMRF, Andrade LA & Meira-Neto JAA). Editora UFV Viçosa, pp. 504-519.
- Giehl E.L.H. & Jarenkow J.A. (2012). Niche conservatism and the differences in species richness at the transition of tropical and subtropical climates in South America. *Ecography*, 35, 00-00.
- Gotelli N.J. & Colwell R.K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4, 379-391.
- Harvey P.H. & Pagel M.R. (1991). *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Hawkins B.A. (2010). Multiregional comparison of the ecological and phylogenetic structure of butterfly species richness gradients. *Journal of Biogeography*, 37, 647-656.
- Helmus M.R., Bland T.J., Williams C.K. & Ives A.R. (2007). Phylogenetic measures of biodiversity. *The American Naturalist*, 169, E68-E83.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G. & Jarvis A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965-1978.

- IBGE (2008). Mata Atlântica: mapa da área de aplicação da lei nº 11.428 de 2006. In. IBGE Brasília.
- Jarenkow J.A. & Budke J.C. (2008). Padrões florísticos e análise estrutural de remanescentes de Florestas com Araucária no Brasil. In: *Floresta com Araucária: ecologia, conservação e desenvolvimento sustentável* (eds. Fonseca CR, Souza AF, Leal-Zanchet, Dutra T, Backes A & Ganade G). Holos Editora Ribeirão Preto, pp. 113-125.
- Jurinitz C.F. & Jarenkow J.A. (2003). Estrutura do componente arbóreo de uma floresta estacional na Serra do Sudeste, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 26, 475-487.
- Kembel S.W., Cowan P.D., Helmus M.R., Cornwell W.K., Morlon H., Ackerly D.D., Blomberg S.P. & Webb C.O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463-1464.
- Kreft H. & Jetz W. (2007). Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 5925–5930.
- Legendre P. & Legendre L. (1998). *Numerical ecology*. 2nd English edn. Elsevier, Amsterdam.
- Leite P.F. (2002). Contribuição ao conhecimento fitoecológico do sul do Brasil. *Ciência e Ambiente*, 24, 51-73.
- Lessard J.P., Borregaard M.K., Fordyce J.A., Rahbek C., Weiser M.D., Dunn R.R. & Sanders N.J. (2011). Strong influence of regional species pools on continent-wide structuring of local communities. *Proceedings of the Royal Society B*, 279, 266-274.
- Lichstein J.W., Simons T.R., Shriener S.A. & Franzreb K.E. (2002). Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecological Monographs*, 72, 445-463.
- Machado, F. P. (1950). Contribuição ao estudo do clima do Rio Grande do Sul. Rio de Janeiro, IBGE.

- Oliveira-Filho A.T., Jarenkow J.A. & Rodal M.J.N. (2006). Floristic relationships of seasonally dry forests of eastern South America based on tree species distribution patterns. In: *Neotropical savannas and dry forests: plant diversity, biogeography and conservation* (eds. Pennington RT, Lewis GP & Ratter JA). CRC Press Boca Raton, pp. 159-192.
- Pausas J.G. & Verdú M. (2010). The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *Bioscience*, 60, 614-625.
- Pillar V.D. (1999). The bootstrapped ordination re-examined. *Journal of Vegetation Science*, 10, 895-902.
- Qian H. & Ricklefs R.E. (2008). Global concordance in diversity patterns of vascular plants and terrestrial vertebrates. *Ecology Letters*, 11, 547-553.
- R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. Disponível em <http://www.r-project.org>
- Rambo B. (1961). Migration routes of the South Brazilian rain forest. *Pesquisas, Série Botânica*, 12, 1-54.
- Ricklefs R.E. (1987). Community diversity: relative roles of local and regional processes *Science*, 235, 167-171.
- Ricklefs R.E. (2006). Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. *Ecology*, 87, S3-S13.
- Rio Grande do Sul (2002). Inventário Florestal Contínuo do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, FATEC/SEMA. Disponível em <http://www.ufsm.br/ifcrs>. Acessado em 20/02/2012.
- Slik J.W.F., Raes N., Aiba S.-I., Brearley F.Q., Cannon C.H., Meijaard E., Nagamasu H., Nilus R., Paoli G., Poulsen A.D., Sheil D., Suzuki E., Valkenburg J.L.C.H.v., Webb C.O., Wilkie P. & Wulffraat S. (2009). Environmental correlates for tropical tree diversity and distribution patterns in Borneo. *Diversity and Distributions*, 15, 523-532.

- Swenson N.G. (2011). The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany*, 98, 472-480.
- Therneau T.M. & Atkinson B. (2011). rpart: recursive partitioning. In, p. R package.
- Vamosi S.M., Heard S.B., Vamosi J.C. & Webb C.O. (2009). Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, 18, 572-592.
- Vibrans, A.C., Sevegnani, L., Lingner, D.V., de Gasper, A.L. & Sabbagh, S. (2010). Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina (IFFSC): aspectos metodológicos e operacionais. *Pesquisa Florestal Brasileira*, 30, 291-302.
- Webb C.O., Ackerly D.D. & Kembel S.W. (2008a). Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24, 2098-2100.
- Webb C.O., Ackerly D.D. & McPeck M.A. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475-505.
- Webb C.O., Cannon C.H. & Davies S.J. (2008b). Ecological organization, biogeography, and the phylogenetic structure of tropical forest tree communities. In: *Tropical Forest Community Ecology* (eds. Carson WP & Schnitzer SA). Blackwell Chichester, pp. 79-97.
- Webb C.O. & Donoghue M.J. (2005). Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, 5, 181-183.
- Whittaker R.J., Willis K.J. & Field R. (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28, 453-470.
- Wiens J.J., Ackerly D.D., Allen A.P., Anacker B.L., Buckley L.B., Cornell H.V., Damschen E.I., Davies T.J., Grytnes J.-A., Harrison S.P., Hawkins B.A., Holt R.D., McCain C.M. & Stephens P.R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13, 1310-1324.

- Wiens J.J. & Donoghue M.J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 639-644.
- Wikström N., Savolainen V. & Chase M.W. (2001). Evolution of angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 268, 2211-2220.
- Zuur A.K., Ieno E.N. & Smith G.M. (2007). *Analysing ecological data*. Springer, New York.

Tabela S1. Variáveis incluídas nas árvores de regressão e classificação, excluindo a variável tipo de vegetação das análises, para estimativas da estrutura ecológica e evolutiva das comunidades arbóreas no sul do Brasil. Os valores representam os coeficientes de determinação para cada variável (R^2).

	Riqueza		Composição de espécies		Composição filogenética		Agrupamento filogenético
	Espécies	Linhagens	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 1	Eixo 2	
Estacionalidade de temperatura	0,163	0,062	-	-	-	-	0,082
Amplitude térmica mensal média	-	0,023	-	-	-	-	0,038
Temperatura máxima do mês mais quente	-	-	-	0,397	0,089	0,105	-
Temperatura mínima do mês mais frio	-	0,217	-	0,024	0,473	-	0,312
Temperatura média do trimestre mais úmido	0,316	-	0,109	-	0,097	-	0,024
Temperatura média do trimestre mais seco	-	0,023	0,04	0,066	-	-	-
Precipitação do trimestre mais seco	0,026	0,033	0,58	-	-	-	-
Precipitação do trimestre mais frio	0,026	0,028	-	-	-	-	-
Solos (eixo 3)	-	0,042	-	-	-	-	-
PCNM (eixo 1)	-	-	-	0,12	-	0,48	-
PCNM (eixo 3)	-	0,086	-	-	-	-	0,046
PCNM (eixo 4)	-	-	-	-	-	0,027	-
PCNM (eixo 5)	0,056	-	0,054	-	-	-	-
PCNM (eixo 6)	-	-	-	-	0,03	-	-
PCNM (eixo 19)	-	-	-	0,033	-	-	-
R² Total	0,587	0,514	0,783	0,64	0,689	0,612	0,502

Tabela S2. Validações cruzadas das árvores de regressão e classificação para estimativas da estrutura ecológica e evolutiva das comunidades arbóreas no sul do Brasil. Cada modelo foi recalculado 1000 vezes, com uma redução de 20% das amostras. Os valores indicam a porcentagem dos modelos de validação em que cada variável foi incluída.

	Riqueza		Composição de espécies		Composição filogenética		Agrupamento filogenético
	Espécies	Linhagens	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 1	Eixo 2	
Amplitude térmica mensal média	2,26	53,61	0,5	0,89	-	2,27	52,26
Estacionalidade de temperatura	86,55	32,25	-	1,16	5,54	9,91	81,36
Temperatura máxima do mês mais quente	17,87	6,82	-	18,56	87,52	6,51	25,46
Temperatura mínima do mês mais frio	0,85	13,32	0,03	95,45	2,18	16,28	99,89
Temperatura média do trimestre mais úmido	33,04	18,53	86,67	7,95	99,56	26,83	58,89
Temperatura média do trimestre mais seco	5,04	35,89	-	94,48	5,63	6,78	4,79
Precipitação do trimestre mais seco	48,06	84	0,32	1,16	0,03	3,48	10,28
Precipitação do trimestre mais quente	5,47	1,61	0,01	18,15	0,23	1,73	18,96
Solos (eixo 1)	0,38	2,79	6,06	3,58	0,01	2,62	0,79
Solos (eixo 2)	0,17	51,4	-	7,81	0,37	2,24	2,16
Solos (eixo 3)	20,23	1,44	-	6,39	4,34	0,95	7,92
Tipo de vegetação	100	100	100	100	100	99,94	2,81
PCNM (eixo 1)	1,34	4,32	7,64	43,45	0,07	99,59	21,48
PCNM (eixo 3)	13,79	99,99	-	0,18	0,02	2,08	78,6
PCNM (eixo 4)	4,08	4,76	0,04	2,35	0,2	21,1	20,21
PCNM (eixo 5)	15,68	6,67	0,48	4,38	0,49	0,09	20,4
PCNM (eixo 6)	18,53	4,49	2,81	1,79	1,09	8,64	3,65
PCNM (eixo 9)	13,51	6,86	-	0,2	0,13	1,92	1,15
PCNM (eixo17)	14,24	27,58	-	0,11	0,61	11,08	21,67
PCNM (eixo19)	30,04	61,74	-	0,4	0,11	0,05	13,16
PCNM (eixo 23)	20,87	26,03	-	4,77	0,47	3,78	23,47
PCNM (eixo 29)	8,53	1,31	-	0,03	0,07	0,8	3,53

Tabela S3. Validações cruzadas das árvores de regressão e classificação, excluindo a variável tipo de vegetação das análises, para estimativas da estrutura ecológica e evolutiva das comunidades arbóreas no sul do Brasil. Cada modelo foi recalculado 1000 vezes, com uma redução de 20% das amostras. Os valores indicam a porcentagem dos modelos de validação em que cada variável foi incluída.

	Riqueza		Composição de espécies		Composição filogenética		Agrupamento filogenético
	Espécies	Linhagens	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 1	Eixo 2	
Amplitude térmica mensal média	10,75	46,99	6,92	15,2	5,36	5,52	52,19
Estacionalidade de temperatura	80,24	84,06	16,14	23,82	16,66	37,36	81,18
Temperatura máxima do mês mais quente	3,45	26,71	3,41	93,62	73,39	85,88	24,78
Temperatura mínima do mês mais frio	5,52	84,57	3,92	75,55	100	34,25	100
Temperatura média do trimestre mais úmido	88,39	48,64	93,02	15,77	91,74	21,59	61,99
Temperatura média do trimestre mais seco	13,63	28,38	51,88	70,11	14,09	5,47	4,73
Precipitação do trimestre mais seco	72,5	67,65	73,52	4,02	10,01	5,74	9,98
Precipitação do trimestre mais quente	2,48	21,99	1,12	6,13	2,28	2,04	18,66
Solos (eixo 1)	6,49	5,86	25,04	4,13	30,02	3,74	0,77
Solos (eixo 2)	0,65	13,89	0,4	37,74	4,27	0,65	2,2
Solos (eixo 3)	5,3	25,8	0,05	2,34	22,45	1,11	8,85
PCNM (eixo 1)	21,87	20,54	27,59	95,28	8,66	100	21,66
PCNM (eixo 3)	8,72	99,29	4,06	1,58	0,98	1	79,18
PCNM (eixo 4)	6,47	14,19	29,18	5,04	0,35	50,17	19,56
PCNM (eixo 5)	90,99	38,76	66,11	16,38	10,87	0,23	20,57
PCNM (eixo 6)	12,78	5,15	2,2	6,48	23,4	12,69	3,96
PCNM (eixo 9)	8,72	15,84	0,15	3,14	12,82	3,21	1,2
PCNM (eixo17)	17,39	20,86	0,75	0,65	8,02	0,81	22,06
PCNM (eixo19)	34,79	49,77	0,2	25,08	8,06	0,31	14,05
PCNM (eixo 23)	32,54	11,73	0,08	2,17	0,06	3,96	22,86
PCNM (eixo 29)	11,84	5,15	0,76	10,75	0,16	7,94	3,26

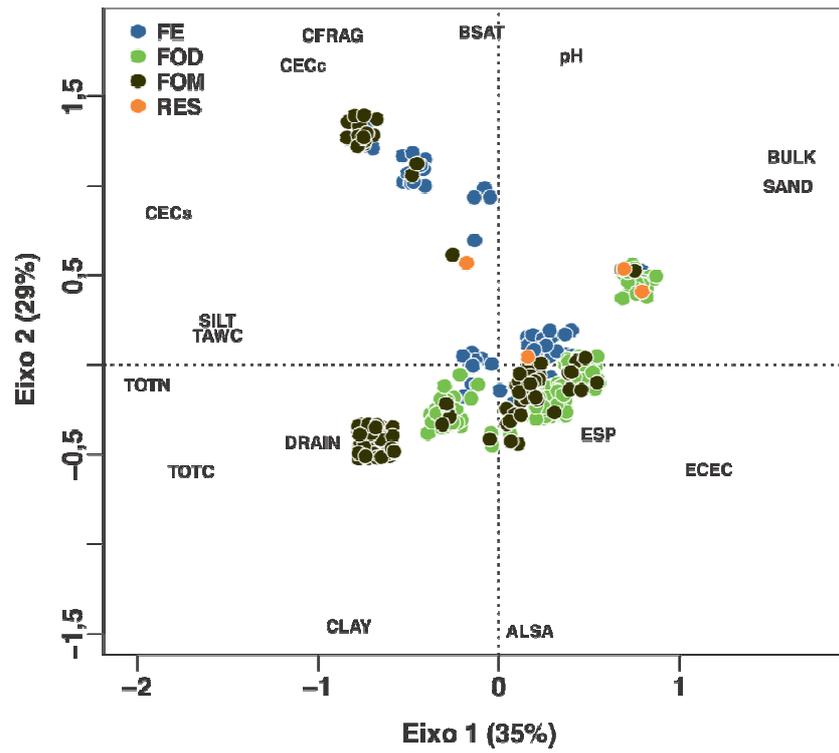


Figura S1. Diagrama de ordenação para as diferenças na composição química e física dos solos dos 324 levantamentos, no sul do Brasil. FE = Floresta Estacional; FOD = Floresta Ombrófila Densa; FOM = Floresta Ombrófila Mista; e RES = Restinga.

Diferenciação e retenção de nichos em diferentes escalas geográficas e taxonômicas

Resumo

Diferenças nos nichos para diminuir a competição e permitir a coexistência entre espécies são frequentemente citadas como determinantes da organização de comunidades ecológicas. Porém, a importância das interações biológicas é controversa, dependendo de evidências indiretas como a coocorrência infrequente de espécies filogeneticamente próximas. Nesse estudo, avaliamos o padrão de sobreposição de nichos entre espécies em função das suas distâncias filogenéticas em diferentes escalas geográficas e taxonômicas. Descrevemos os nichos de cada espécie como a distribuição de probabilidade de ocorrência ao longo de gradientes climáticos. A sobreposição foi calculada como a área em comum sob as curvas de probabilidade, para cada par de espécies. Quando todas as formações foram analisadas ao mesmo tempo, houve, de modo geral, predominância da diferenciação de nichos para espécies filogeneticamente próximas. Esse padrão também foi constatado para a Floresta Ombrófila Densa, que apresenta mais espécies e linhagens, indicando que a diferenciação pode ser mais importante em ambientes mais diversos e mais antigos. Entretanto, quando avaliamos a sobreposição dentro de famílias com no mínimo dez espécies amostradas, houve predominância da retenção de nichos, embora em alguns casos a diferenciação também tenha sido constatada. Portanto, a ocorrência de diferenciação ou retenção de nichos varia de acordo com a escala de observação, a diversidade, a escala taxonômica e as variáveis utilizadas, assinalando uma complexidade que justifica a ausência de um maior número de resultados conclusivos a respeito da importância das interações biológicas na organização de comunidades.

Introdução

Um dos assuntos que atrai grande interesse em ecologia são os padrões de distribuição de espécies. Dois conjuntos de mecanismos são utilizados, com frequência, para explicá-los: a distribuição, em função dos nichos das espécies, como resposta às condições ambientais, e a organização, em função de interações entre espécies (Cavender-Bares *et al.* 2006; Emerson & Gillespie 2008). Correlações significativas entre variáveis ambientais e riqueza de espécies são encontradas com frequência, indicando que muitas espécies devem responder de forma semelhante às variações ambientais (Gotelli *et al.* 2009). Enquanto isso, o número de estudos que conseguiu identificar padrões que indicam interações entre espécies é muito menor (ex.: Stubbs & Wilson 2004; Gotelli *et al.* 2010; Wilson & Stubbs 2012) e muitas vezes os resultados são controversos. Em uma revisão, Cavender-Bares *et al.* (2009) citam numerosos trabalhos que apontaram a competição como sendo a possível causa da coocorrência de espécies mais distantes filogeneticamente do que o esperado ao acaso (filogenia das comunidades espaçada, que foi um dos padrões relatados com maior frequência). Contudo, esses autores ressaltam que a competição pode causar uma diferenciação de traços entre espécies filogeneticamente próximas, permitindo sua coexistência, e assinalam que o sinal filogenético nos padrões de coocorrência varia em diferentes escalas espaciais (ver também Ricklefs 2010).

Ambos os conjuntos de mecanismos de organização de comunidades têm em comum sua relação com o nicho das espécies. Por um lado, as relações entre as condições ambientais e a riqueza medem a redundância nas respostas das espécies às diferenças no ambiente. Por outro lado, a identidade das espécies não é incluída em análises de padrões de riqueza de espécies, de forma que inferências e mais detalhes sobre padrões de diferenciação e sobreposição de nichos não são avaliadas. Uma das principais dificuldades para essa abordagem está relacionada com a descrição dos nichos. Os nichos são considerados multidimensionais (Hutchinson 1957), de forma que um grande número de variáveis ambientais pode contribuir para gerar diferenças no nicho de duas espécies. Além disso, métodos inadequados para combinar informações de diferentes variáveis em diferentes escalas de medida acarretam um uso menos frequente da

descrição e comparação de nichos multidimensionais em ecologia. Geange *et al.* (2011) propuseram um método que permite estimar a ocupação do nicho realizado das espécies para diversas variáveis, podendo ser, posteriormente, combinado em uma só estimativa de sobreposição para cada par de espécies. O método é baseado na função de distribuição de probabilidade de ocorrência para uma determinada espécie ao longo dos valores disponíveis de cada variável ambiental. Por se tratar de uma função de probabilidade, a área sob a curva de cada espécie é igual a um, de forma que a sobreposição do nicho de duas espécies deve variar entre zero até um (0 = nenhuma sobreposição e 1 = sobreposição completa). A Figura 1 mostra um exemplo para a função de distribuição de probabilidade de duas espécies arbóreas ao longo do gradiente de temperatura média anual no sul do Brasil. Devido ao fato dessa estimativa ser dada em uma escala padronizada (0–1), uma sobreposição média pode ser calculada, combinando diferentes variáveis.

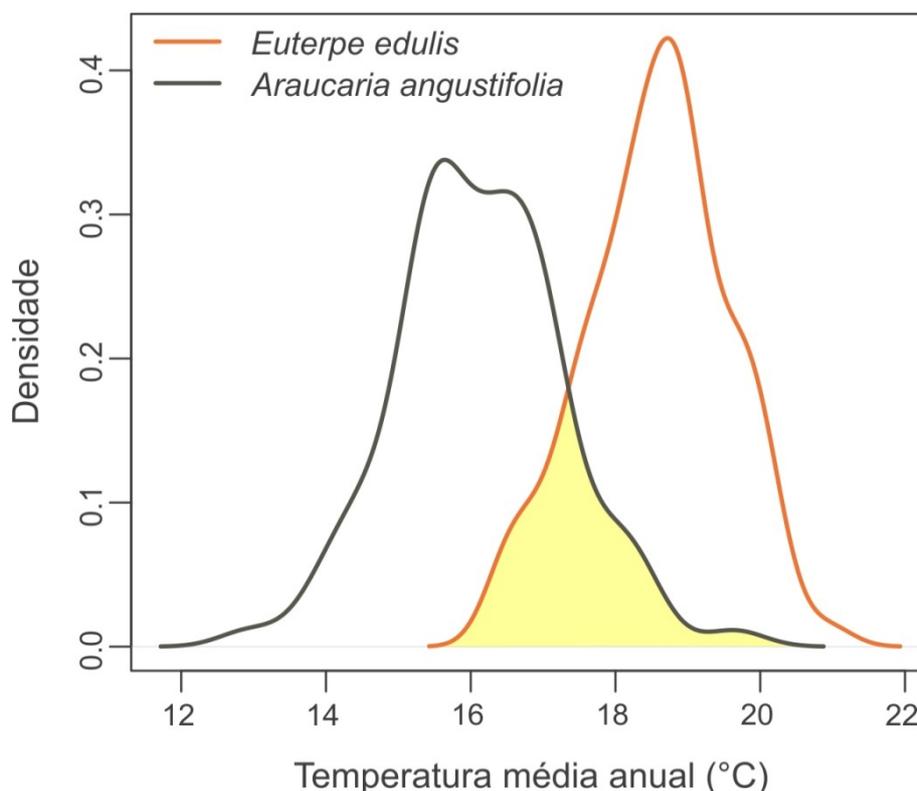


Figura 1. Sobreposição de nichos entre duas espécies arbóreas ao longo do gradiente de temperatura média anual, no sul do Brasil. A área sob a interseção das duas curvas pode ser utilizada como uma estimativa da sobreposição dos nichos das espécies (em amarelo).

O nicho das espécies pode sofrer diferenciação em várias escalas de observação, o que levou ao conceito de nichos-alfa e nichos-beta (Silvertown *et al.* 2006). Essas diferenças podem ser constatadas em diversas escalas espaciais e devem resultar da resposta das espécies a diferentes tipos de variáveis ambientais. Por exemplo, os limiares do clima que uma espécie ocupa descreveriam seus nichos-beta, e devem ser retidos em grupos filogeneticamente próximos (Silvertown *et al.* 2006). Já dentro de uma região, em que o clima é normalmente mais homogêneo, a distribuição das espécies pode estar relacionada com outras variáveis que sejam heterogêneas nessa escala de observação, ou ainda, estar relacionada com regras de organização em função da interação entre as espécies (nichos-alfa). Além disso, como já citado, diferentes escalas taxonômicas apresentam diferentes propensões à sobreposição de nichos. Espécies do mesmo gênero ou família devem exibir uma maior sobreposição de nichos do que espécies mais distantemente relacionadas, caso a retenção de nichos seja comum (Wiens *et al.* 2010). Por outro lado, a sobreposição dos nichos pode intensificar a competição, que poderia atuar como pressão seletiva para a diferenciação dos nichos. Contudo, análises que verifiquem a organização das comunidades com base na diferenciação de nichos em diferentes escalas espaciais e taxonômicas ainda são insuficientes.

Dessa forma, afirmamos que relacionar a ocupação dos nichos das espécies com variáveis ambientais e uma filogenia de referência, pode constituir um quadro de trabalho interessante para elucidar questões acerca dos padrões de distribuição das espécies. Para tanto, exploramos o potencial dessa abordagem avaliando os nichos climáticos das espécies arbóreas no sul do Brasil, calculada com o método recentemente desenvolvido por Geange *et al.* (2011), que foi relacionada com a distância filogenética entre as espécies. Isso nos permitiu testar se existe sobreposição de nichos das espécies filogeneticamente próximas dentro e entre formações, e verificar se existe uma predominância da retenção ou diferenciação de nichos nessa região.

Sobreposição de nichos climáticos em comunidades arbóreas

Dados de distribuição de espécies e filogenia

Montamos um banco de dados com 324 levantamentos de comunidades arbóreas localizadas no sul do Brasil, abrangendo os Estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Desses levantamentos, 248 são provenientes do Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina (IFFSC, Vibrans *et al.* 2010), 31 de dados publicados, seis inéditos e 39 do Inventário Florístico Contínuo do Rio Grande do Sul (IFC-RS, Rio Grande do Sul 2002). A área levantada possui altitudes de 3 a 1.491 m, temperaturas médias anuais de 13 a 21 °C, e precipitações médias anuais de 1.212 a 2.305 mm (Hijmans *et al.* 2005). Todos os levantamentos possuem no mínimo 200 indivíduos amostrados, para padronizar o tamanho mínimo do esforço amostral. A área do estudo possui diferentes tipos de vegetação, com predominância de formações arbóreas, embora a fisionomia no extremo sul da área avaliada seja predominantemente campestre. Na região, ocorrem a Floresta Estacional (FE), a Floresta Ombrófila Densa (FOD) e a Floresta Ombrófila Mista (FOM). Adaptamos a classificação da vegetação de cada levantamento à do IBGE (2008). Consideramos as Florestas Estacionais Decidual e Semidecidual apenas como Floresta Estacional em virtude das discordâncias nas classificações existentes (por exemplo, Leite 2002; IBGE 2008).

Obtivemos uma árvore filogenética com base na lista de espécies amostradas e nas relações entre famílias e ordens, segundo o APG III (Webb *et al.* 2008; APG-III 2009) com o programa Phylomatic (Webb & Donoghue 2005). Posteriormente, os comprimentos dos braços da árvore foram incluídos de acordo com datações de fósseis e sequências de rDNA de plantas (Wikström *et al.* 2001). Este procedimento foi realizado com o algoritmo “bladj” (“branch length adjustment”) no programa Phylocom, que fixa os nós datados da árvore e, em seguida, ajusta os demais valores dividindo igualmente os intervalos restantes, assumindo taxas constantes de evolução dentro das linhagens (Webb *et al.* 2008).

Distâncias filogenéticas e separação de nichos em diferentes escalas espaciais

Inicialmente, obtivemos informações climáticas e da altitude para cada localidade a partir do banco de dados “WorldClim” (Hijmans *et al.* 2005). Contudo, essas variáveis podem ser altamente correlacionadas, de forma que aplicamos um procedimento para manter apenas aquelas mais informativas. Aplicamos uma análise de componentes principais nesse conjunto de dados, e avaliamos as correlações das variáveis ambientais com o primeiro eixo da ordenação, que explicou 42% da variação dos dados. Mantivemos as variáveis com maior correlação com o primeiro eixo da ordenação, ordenadas pela magnitude da estimativa, e que não apresentassem correlações maiores que 0,75 ou menores que -0,75 com as demais já incluídas anteriormente. Em seguida, utilizamos o método proposto por Geange *et al.* (2011) para avaliar a sobreposição dos nichos das espécies em função das variáveis climáticas anteriormente definidas. Com esse método, calculamos a interseção das funções de distribuição de probabilidade para todos os pares de espécies com no mínimo duas ocorrências em função de cada variável ambiental e para a combinação das variáveis. A função de probabilidade proposta pelos autores é baseada na distribuição Kernel e, portanto, não assume distribuição normal das espécies nos gradientes. Com as comparações entre os pares de espécies, obtivemos uma matriz de sobreposição de nichos em função de cada variável e também da combinação delas (obtida por meio da sobreposição média para todas as variáveis). Essas matrizes de sobreposição de nichos foram correlacionadas com a matriz de distâncias filogenéticas entre espécies por meio de um teste de Mantel. Essas correlações devem ser positivas, caso espécies filogeneticamente próximas tenham baixa sobreposição de nichos, ou negativas, em caso de retenção. As correlações foram realizadas para o conjunto global de unidades amostrais e em separado para o conjunto de amostras de cada formação. Esse procedimento pode ser útil para identificar tanto diferenças nos nichos das espécies, quanto as variáveis que influenciam nessas diferenças e em qual escala espacial essas diferenças são mais pronunciadas. Os resultados dessas comparações são apresentados na Tabela 1.

De modo geral, quando todas as localidades foram consideradas, quatro de oito variáveis climáticas apresentaram correlações positivas com as distâncias filogenéticas, o que indica a predominância da diferenciação de nichos (Tabela 1). O resultado para as variáveis combinadas também indicou a diferenciação de nichos. A estacionalidade de temperatura (BIO4) e a precipitação do trimestre mais quente (BIO18) apresentaram as maiores correlações com as distâncias filogenéticas entre espécies. Essas variáveis devem apresentar efeitos sobre as taxas de crescimento das plantas, provavelmente separando aquelas adaptadas ao crescimento apenas durante as estações mais quentes, daquelas incapazes de tolerar essa condição. Além disso, a diferenciação de nichos também predominou dentro da FOD, com sete variáveis contribuindo para esse padrão (Tabela 1). Já a FE e a FOM apresentaram uma tendência inversa, em que os nichos seriam predominantemente retidos em espécies filogeneticamente próximas (Tabela 1). Porém, nenhuma das correlações foi significativa para esses tipos de vegetação (Tabela 1). Esses resultados contrastantes indicam que há uma diferenciação de nichos climáticos quando todas as formações são consideradas, mas que as variáveis climáticas também contribuem para a diferenciação de nichos-beta, embora apenas dentro da FOD, onde o clima deve operar juntamente com outros fatores locais. Esta formação é a que contém a maior quantidade de espécies e, assim, a diferenciação de nichos-beta pode ser importante para permitir a coexistência de espécies relacionadas dentro dessa formação. As linhagens da FOD são na maior parte bastante antigas (Joly *et al.* 1991), de forma que houve tempo para a diferenciação mesmo com pequenas diferenças climáticas, ou ainda, como um resultado da permanência exclusiva das espécies que venceram a competição no passado (Webb *et al.* 2006; Vamosi *et al.* 2009). O contrário pode auxiliar na explicação do padrão encontrado para a FE e a FOM, em que não houve tempo suficiente para a diferenciação dos nichos das espécies nessa formação. Adicionalmente, esse padrão pode estar relacionado com características mais generalistas e de alta capacidade de colonização das espécies que ocorrem na FE, ocupando a formação de uma forma mais homogênea e, portanto, com menores diferenças nos nichos em função do clima nessa região. Para a FOM, altas taxas de extinção devido a modificações na

distribuição desse tipo de vegetação ligada ao frio podem ter contribuído para a persistência de um menor número de linhagens que conservem a resposta à essas condições ambientais.

Diferenciação e retenção de nichos dentro de famílias

Para testar o efeito da escala taxonômica, avaliamos separadamente a sobreposição de nichos dentro das famílias com no mínimo 10 espécies e amostradas em no mínimo dois locais diferentes, e assim comparar com o padrão obtido para o conjunto global de espécies. Essa avaliação partiu da premissa de que espécies relacionadas são mais propensas a apresentar diferenças nos seus nichos (Cavender-Bares *et al.* 2009; Gotelli *et al.* 2010). Comparamos a média geral, obtida na análise de todo o conjunto de espécies, com os valores de cada uma dessas famílias. Para a estimativa baseada na média de todas as variáveis, houve uma predominância da retenção dos nichos, com oito das 18 famílias apresentando esse padrão, e apenas três apresentando predominância da diferenciação de nichos (Figura 2). Por outro lado, a análise para cada uma das variáveis ambientais mostra um aumento no número de famílias com predominância de diferenciação de nicho. Isso exemplifica a possibilidade de cada uma das dimensões dos nichos contribuir para a diferenciação das espécies, permitindo assim a coexistência, mesmo que essas compartilhem a maior parte das suas histórias evolutivas e, portanto, dos seus nichos.

Tabela 1. Relação entre a sobreposição dos nichos e as distâncias filogenéticas entre espécies de árvores no sul do Brasil. Relações positivas indicam que existe diferenciação nos nichos de espécies proximalmente relacionadas, enquanto que relações negativas marcam retenção dos nichos em espécies próximas. Essa relação foi avaliada para cada variável ambiental em separado e para a média geral, assim como para cada formação vegetacional e para todas as formações simultaneamente. Os resultados indicam que a diferenciação predomina para todas as formações quando consideradas conjuntamente e para a Floresta Ombrófila Densa. FE = Floresta Estacional; FOD = Floresta Ombrófila Densa; FOM = Floresta Ombrófila Mista; Geral = Todas as formações. ** P < 0,01; * P < 0,05.

	Geral	FE	FOD	FOM
Sobreposição média (todas as variáveis)	0,059 *	-0,07	0,08 **	-0,005
BIO2 Amplitude térmica mensal média	0,042	-0,049	0,053 *	-0,018
BIO4 Estacionalidade de temperatura	0,07 **	-0,038	0,078 **	-0,027
BIO5 Temperatura máxima do mês mais quente	0,054 *	-0,065	0,063 *	0,031
BIO6 Temperatura mínima do mês mais frio	0,03	-0,07	0,063 *	0,004
BIO8 Temperatura média do trimestre mais úmido	0,041 *	-0,055	0,069 *	-0,002
BIO9 Temperatura média do trimestre mais seco	0,026	-0,071	0,066 *	-0,023
BIO17 Precipitação do trimestre mais seco	0,017	-0,035	0,031	-0,015
BIO18 Precipitação do trimestre mais quente	0,068 **	-0,013	0,079 **	0,021

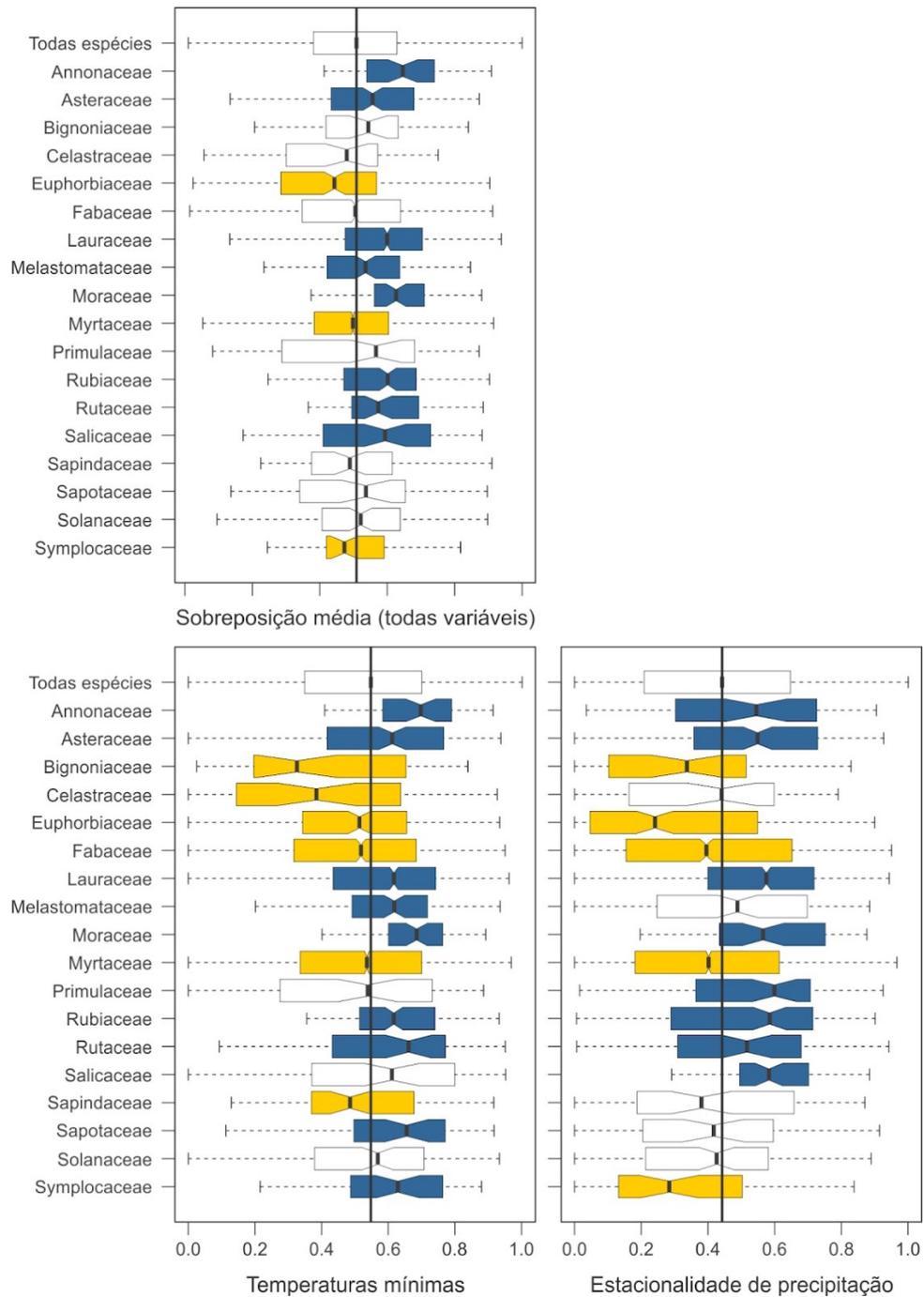


Figura 2. Estimativas de sobreposição de nichos climáticos para as espécies com no mínimo dois indivíduos amostrados e para famílias com no mínimo dez espécies. Os limites dos entalhes centrais das caixas indicam a predominância da diferenciação (laranja) ou retenção de nichos (azul) das espécies de cada família. As caixas não preenchidas representam resultados não significativos. A retenção de nichos foi predominante em função de todas as variáveis (painel superior) e para as temperaturas mínimas e estacionalidade de precipitação (painéis inferiores). Contudo, grupos de espécies podem variar na predominância de retenção ou diferenciação em função de cada variável ou conjuntos de variáveis.

Embora linhagens diversas devam ocupar uma maior fração das dimensões dos nichos ou apresentar uma menor amplitude do nicho de cada espécie, nesse caso tanto pela intensificação do processo de diferenciação, quanto por uma maior retenção desses entre espécies, Ricklefs (2010) aponta evidências contrárias a uma relação do número de espécies por linhagem com a retenção ou diferenciação de nichos. Nossos resultados indicam a possibilidade de se encontrar ambos os processos para os nichos de linhagens distintas, o que pode contribuir para uma relação entre o tamanho da linhagem e a predominância de um ou outro processo não ser significativa. Além disso, a análise empregada permite diferenciar a contribuição de cada uma das variáveis ambientais nesses processos.

Trabalhos anteriores encontraram um aumento do espaçamento filogenético da escala continental para a regional (Swenson 2011) e da regional para a local (Cavender-Bares *et al.* 2009), enquanto que nós encontramos uma predominância da diferenciação de nichos nas três regiões em conjunto, e apenas para a FOD em escala regional, e o inverso para a FE. Acreditamos que a diferença na riqueza de cada formação e a idade da mesma esteja diretamente relacionada com este resultado. Por outro lado, quando avaliamos apenas as famílias com mais de dez indivíduos, o resultado predominante foi a retenção de nichos, que são resultados opostos aos de estudos prévios (Cavender-Bares *et al.* 2006). Contudo, esse resultado é dependente de quais variáveis são empregadas, corroborando a expectativa de que poucas dimensões podem acrescentar diferenças nos nichos e permitir a coexistência das espécies.

Perspectivas

O uso de um método que permite descrever nichos multidimensionais de espécies é muito importante para avaliar processos ecológicos de diferenciação ou retenção de nichos. Além disso, essas estimativas devem permitir a combinação de variáveis e, ao mesmo tempo, a análise dessas em separado, para avaliar quais variáveis contribuem mais para esses processos. O método proposto por Geange *et al.* (2011) apresenta essas características e ainda permite a inclusão de diversos tipos de dados. Esse método abre a possibilidade também para avaliar as

diferenças nos nichos em diferentes escalas, incluindo variáveis que possam estar relacionadas com diferenças nos nichos-beta (clima, solos e outras condições ambientais) e alfa (traços das espécies). Porém, o método proposto apresenta uma desvantagem que é o elevado tempo computacional despendido para os cálculos com dados de muitas espécies e variáveis. Por outro lado, acreditamos que diversas melhorias na abordagem apresentada dependem de uma melhor qualidade e abrangência dos dados. Por exemplo, a incerteza taxonômica impede a avaliação das diferenças dos nichos dentro das famílias, como para gêneros, onde melhores evidências poderiam ser buscadas. Ainda, utilizamos distribuições incompletas para a maior parte das espécies, o que pode enviesar as análises visto que diferenças ou semelhanças nos nichos podem ocorrer além da área amostrada. Finalmente, assumimos que a distribuição das espécies estava em equilíbrio com as condições climáticas atuais, o que pode não ser verdadeiro para muitos táxons. Apesar dessas limitações, esperamos que o desenvolvimento de procedimentos para analisar diferenças nos nichos das espécies possa ampliar nosso entendimento em relação a alguns dos desafios mais importantes para os ecólogos, que são identificar a causa da diversificação de linhagens e os principais determinantes da organização de comunidades ecológicas.

Agradecimentos – A S.J. Longhi (IFC-RS), ao IFFSC, e aos colegas, P. Brack, J.G. Kray, e M. Molz pela disponibilização de parte dos dados utilizados; a CAPES pela bolsa concedida à SW.

Referências

- APG-III (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.
- Cavender-Bares J., Keen A. & Miles B. (2006). Phylogenetic structure of floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 87, S109-S122.

- Cavender-Bares J., Kozak K.H., Fine P.V.A. & Kembel S.W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693-715.
- Emerson B.C. & Gillespie R.G. (2008). Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 619-630.
- Geange S.W., Pledger S., Burns K.C. & Shima J.S. (2011). A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 175-184.
- Gotelli N.J., Anderson M.J., Arita H.T., Chao A., Colwell R.K., Connolly S.R., Currie D.J., Dunn R.R., Graves G.R., Green J.L., Grytnes J.-A., Jiang Y.-H., Jetz W., Lyons S.K., McCain C.M., Magurran A.E., Rahbek C., Rangel T.F.L.V.B., Soberón J., Webb C.O. & Willig M.R. (2009). Patterns and causes of species richness: a general simulation model for macroecology. *Ecology Letters*, 12, 873-886.
- Gotelli N.J., Graves G.R. & Rahbek C. (2010). Macroecological signals of species interactions in the Danish avifauna. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 107, 5030-5035.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G. & Jarvis A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965-1978.
- Hutchinson G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium*, 22, 415-427.
- IBGE (2008). Mata Atlântica: mapa da área de aplicação da lei nº 11.428 de 2006. In. IBGE Brasília.
- Leite P.F. (2002). Contribuição ao conhecimento fitoecológico do sul do Brasil. *Ciência e Ambiente*, 24, 51-73.
- Ricklefs R.E. (2010). Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 107, 1265-1272.
- Silvertown J., McConway K., Gowing D., Dodd M., Fay M.F., Joseph J.A. & Dolphin K. (2006). Absence of phylogenetic signal in the niche structure of meadow plant communities. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 273, 39-44.
- Stubbs W.J. & Wilson J.B. (2004). Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92, 557-567.

- Swenson N.G. (2011). Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. *PLoS ONE*, 6.
- Vamosi S.M., Heard S.B., Vamosi J.C. & Webb C.O. (2009). Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, 18, 572-592.
- Webb C.O., Ackerly D.D. & Kembel S.W. (2008). Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24, 2098-2100.
- Webb C.O. & Donoghue M.J. (2005). Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, 5, 181-183.
- Webb C.O., Losos J.B. & Agrawal A.A. (2006). Integrating phylogenies into community ecology. 87, 1-2.
- Wiens J.J., Ackerly D.D., Allen A.P., Anacker B.L., Buckley L.B., Cornell H.V., Damschen E.I., Davies T.J., Grytnes J.-A., Harrison S.P., Hawkins B.A., Holt R.D., McCain C.M. & Stephens P.R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13, 1310-1324.
- Wikström N., Savolainen V. & Chase M.W. (2001). Evolution of angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 268, 2211-2220.
- Wilson J.B. & Stubbs W.J. (2012). Evidence for assembly rules: limiting similarity within a saltmarsh. *Journal of Ecology*, 100, 210-221.

Conclusões gerais

Neste trabalho pudemos inferir sobre a estrutura das comunidades ecológicas, sendo um dos primeiros a utilizar informações evolutivas realizados no sul do Brasil. Avaliamos a riqueza e composição de espécies e linhagens, o agrupamento filogenético e taxas de mudança de nichos entre tipos de vegetação e analisamos a sobreposição de nichos entre espécies de árvores na região. Com isso, vimos que existem diferenças entre as formações vegetacionais avaliadas, o que relacionamos com a retenção de nichos que provavelmente impede a colonização das condições mais restritivas por uma boa parte das linhagens, gerando um padrão de agrupamento filogenético. Esse padrão foi corroborado pela baixa taxa de mudança de nichos entre as formações assinalando, assim, o papel não só das espécies, mas também das linhagens na determinação da estrutura em escala local. Este último resultado concorda em parte com os padrões de sobreposição de nichos encontrados, onde existe um padrão de diferenciação de nichos tanto para as três formações em conjunto, quanto para Floresta Ombrófila Densa, que possui espécies mais tropicais. Enquanto isso foi possível mostrar que o padrão de sobreposição de nichos varia de acordo com a escala de observação, a escala taxonômica, o tipo de vegetação e as variáveis utilizadas.

Contudo ainda existem lacunas a serem preenchidas, tanto na questão teórica quanto na quantidade e resolução dos dados disponíveis. No futuro, os modelos gerados poderão ser extrapolados para inferir locais prioritários para conservação, gerar estimativas de riqueza para áreas com poucos estudos, testar teorias ou avaliar os padrões de riqueza pretéritos e atuais, para inferências acerca dos efeitos das mudanças climáticas globais, por exemplo, pela modelagem da distribuição das espécies. Porém, ressaltamos que dados ambientais com melhor resolução espacial e para variáveis que possam explicar melhor as diferenças em comunidades dentro do mesmo tipo de formação devam ser coletados no futuro, principalmente em levantamentos sistemáticos como os Inventários Florestais Contínuos do Rio Grande do Sul e de Santa Catarina (IFC-RS e IFFSC), assim como de outros estados. Além disso, acreditamos que se for

possível coletar dados adicionais para os locais já estudados ou em novos trabalhos, esses tornarão possível avaliar a importância da variação ambiental dentro de cada local e a influência de interações bióticas permitirá aumentar a explicação das variações encontradas entre locais, principalmente as diferenças dentro de cada tipo de vegetação, melhorando assim o poder preditivo dos modelos aqui apresentados.

Referências (introdução e conclusões gerais)

- Cavender-Bares J., Kozak K.H., Fine P.V.A. & Kembel S.W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693-715.
- Budke J.C., Jarenkow J.A. & Oliveira-Filho A.T. (2010). Intermediary disturbance increases tree diversity in riverine forest of southern Brazil. *Biodivers. Conserv.*, 19, 2371-2387.
- Currie D.J., Mittelbach G.G., Cornell H.V., Field R., Guégan J.-F., Hawkins B.A., Kaufman D.M., Kerr J.T., Oberdorff T., O'Brien E. & Turner J.R.G. (2004). Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, 7, 1121-1143.
- Giehl E.L.H. & Jarenkow J.A. (2008). Gradiente estrutural no componente arbóreo e relação com inundações em uma floresta ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil. *Acta Bot. Bras.*, 22, 741-753.
- Giehl E.L.H. & Jarenkow J.A. (2012). Niche conservatism and the differences in species richness at the transition of tropical and subtropical climates in South America. *Ecography*, 35, 00-00.
- Hardy O.J. (2008). Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. *Journal of Ecology*, 96, 914-926.
- Hawkins B.A., Field R., Cornell H.V., Currie D.J., Guegan J.F., Kaufman D.M., Kerr J.T., Mittelbach G.G., Oberdorff T., O'Brien E.M., Porter E.E. & Turner J.R.G. (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84, 3105-3117.

- Kraft N.J.B. & Ackerly D.D. (2010). Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 80, 401-422.
- Lessard J.P., Borregaard M.K., Fordyce J.A., Rahbek C., Weiser M.D., Dunn R.R. & Sanders N.J. (2011). Strong influence of regional species pools on continent-wide structuring of local communities. *Proceedings of the Royal Society B*, 279, 266-274.
- Palmer M.W. (1994). Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobot. Phytotaxon.*, 29, 511-530.
- Ricklefs R.E. (2006). Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. *Ecology*, 87, S3-S13.
- Vamosi S.M., Heard S.B., Vamosi J.C. & Webb C.O. (2009). Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, 18, 572-592.
- Vargas D. & Oliveira P.L. (2007). Composição e estrutura florística do componente arbóreo-arbustivo do sub-bosque de uma mata na encosta sul do Morro Santana, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. *Pesquisas, Botânica*, 58, 187-214.
- Webb C.O. (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *Am. Nat.*, 156, 145-155.
- Webb C.O., Ackerly D.D. & Kembel S.W. (2008). Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24, 2098-2100.
- Webb C.O., Ackerly D.D. & McPeck M.A. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475-505.
- Webb C.O. & Donoghue M.J. (2005). Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, 5, 181-183.
- Wiens J.J. & Donoghue M.J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 639-644.

Wikström N., Savolainen V. & Chase M.W. (2001). Evolution of angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 268, 2211-2220.

Anexo 1

Lista de trabalhos publicados e dos inventários utilizados na construção do banco de dados de distribuição de espécies empregado em nesta dissertação.

- Boligon A., Longhi S.J., Murari A. & Hack C. (2005). Aspectos fitossociológicos de um fragmento da floresta natural de *Astronium balansae* Engl., no município de Bossoroca, RS. *Ciência Rural*, 35, 1075-1082.
- Budke J.C., Giehl E.L.H., Athayde E.A., Eisinger S.M. & Záchia R.A. (2004). Florística e fitossociologia do componente arbóreo de uma floresta ribeirinha, arroio Passo das Tropas, Santa Maria, RS, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 18, 581-589.
- Budke J.C., Jarenkow J.A. & Oliveira-Filho A.T. (2007). Relationships between tree component structure, topography and soils of a riverside forest, Rio Botucarai, Southern Brazil. *Plant Ecology*, 189, 187-200.
- Budke J.C., Jarenkow J.A. & Oliveira-Filho A.T. (2010). Intermediary disturbance increases tree diversity in riverine forest of southern Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2371-2387.
- Dorneles L. & Waechter J. (2004). Fitossociologia do componente arbóreo na floresta turfosa do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 18, 815-824.
- Farias J., Teixeira I., Pes L. & Filho A. (1994). Estrutura fitissociológica de uma floresta estacional decidual na região de Santa Maria, RS. *Ciência Florestal*, 4, 109-128.
- Giehl E.L.H., Budke J.C. & Athayde E. (2007). Distribuição espacial de espécies arbóreas em uma floresta estacional em Santa Maria, sul do Brasil. *Pesquisas, Botânica*, 58, 215-226.
- Giehl E.L.H. & Jarenkow J.A. (2008). Gradiente estrutural no componente arbóreo e relação com inundações em uma floresta ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 22, 741-753.

- Giongo C. & Waechter J. (2007). Composição florística e espectro de dispersão das espécies arbóreas de uma floresta mista com *Podocarpus*, Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Biociências*, 5, 333-335.
- Hack C., Longhi S.J., Boligon A., Murari A. & Pauleski D. (2005). Análise fitossociológica de um fragmento de floresta estacional decidual no município de Jaguari, RS. *Ciência Rural*, 35, 1083-1091.
- Jarenkow J.A. & Waechter J. (2001). Composição, estrutura e relações florísticas do componente arbóreo de uma floresta estacional no Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 24, 263-272.
- Jurinitz C.F. & Jarenkow J.A. (2003). Estrutura do componente arbóreo de uma floresta estacional na Serra do Sudeste, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 26, 475-487.
- Leyser G., Viniski M., Donida A., Zanin E. & Budke J.C. (2009). Espectro de dispersão em um fragmento de transição entre floresta ombrófila mista e floresta estacional na região do Alto Uruguai, Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesquisas, Botânica*, 60, 355-366.
- Lindenmaier D. & Budke J.C. (2006). Florística, diversidade e distribuição espacial das espécies arbóreas em uma floresta estacional na bacia do rio Jacuí, Sul do Brasil. *Pesquisas, Botânica*, 57, 193-216.
- Longhi S.J. (1991). Aspectos fitossociológicos dos "capões" na região de Carovi e Tupantuba, em Santiago, RS. *Ciência Florestal*, 1, 22-39.
- Longhi S.J., Araujo M., Kelling M., Hoppe J. & Müller I. (2000). Aspectos fitossociológicos de fragmento de floresta estacional decidual, Santa Maria, RS. *Ciência Florestal*, 10, 59-74.
- Longhi S.J., Brena D., Gomes J., Narvaes I., Berger G. & Soligo A. (2006). Classificação e caracterização de estágios sucessionais em remanescentes de floresta ombrófila mista na FLONA de São Francisco de Paula, RS, Brasil. *Ciência Florestal*, 16, 113-125.
- Longhi S.J., Brena D., Scipioni M., Giacomolli L., Deliberali G., Longhi R. & Mastella T. (2008). Caracterização fitossociológica do estrato arbóreo em um remanescente de floresta estacional semidecidual, em Montenegro, RS. *Ciência Rural*, 38, 1630-1638.

- Longhi S.J., Nascimento A., Fleig F., Della-Flora J., Freitas R. & Charão L. (1999). Composição florística e estrutura da comunidade arbórea de um fragmento florestal no município de Santa Maria-Brasil. *Ciência Florestal*, 9, 115-133.
- Longhi S.J., Selle G.L., Ragagnin L.I.M. & Damiani J.E. (1992). Composição florística e estrutura fitossociológica de um "capão" de *Podocarpus lambertii* Klotz., no Rio Grande do Sul. *Ciência Florestal*, 2, 9-26.
- Marchi T. & Jarenkow J.A. (2008). Estrutura do componente arbóreo de mata ribeirinha no rio Camaquã, município de Cristal, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Botânica*, 63, 241-248.
- Nascimento A., Longhi S.J. & Brena D. (2001). Estrutura e padrões de distribuição espacial de espécies arbóreas em uma amostra de floresta ombrófila mista em Nova Prata, RS. *Ciência Florestal*, 11, 105-119.
- Neto R., Watzlawick L., Calteira M. & Schoeninger E. (2002). Análise Florística e estrutural de um fragmento de floresta ombrófila mista montana, situado em Criúva, RS - Brasil. *Ciência Florestal*, 12, 29-37.
- Rosa S., Longhi S.J. & Ludwig M. (2008). Aspectos florísticos e fitossociológicos da Reserva Capão de Tupanciretã, Tupanciretã, RS, Brasil. *Ciência Florestal*, 18, 15-25.
- Scherer A., Maraschin-Silva F. & Baptista L. (2005). Florística e estrutura do componente arbóreo de matas de restinga arenosa no Parque Estadual de Itapuã, RS, Brasil. *Acta Botânica Brasilica*, 19, 717-726.
- Soares L. & Ferrer R. (2009). Estrutura do componente arbóreo em uma área de floresta ribeirinha na bacia do rio Piratini, Rio Grande do Sul, Brasil. *Biotemas*, 22, 47-55.
- Sonego R., Backes A. & Souza A. (2007). Descrição da estrutura de uma floresta ombrófila mista, RS, Brasil, utilizando estimadores não-paramétricos de riqueza e rarefação de amostras. *Acta Botânica Brasilica*, 21, 943-955.
- Vaccaro S. & Longhi S.J. (1995). Análise fitossociológica de algumas áreas remanentes da floresta do Alto Uruguai, entre os rios Ijuí e Turvo, no Rio Grande do Sul. *Ciência Florestal*, 5, 33-53.

Vaccaro S., Longhi S.J. & Brena D. (1999). Aspectos da composição florística e categorias sucessionais do estrato arbóreo de três *subseres* de uma floresta estacional decidual, no município de Santa Tereza - RS. *Ciência Florestal*, 9, 1-18.