

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA
ÊNFASE EM ECOLOGIA VEGETAL**

DENILSON DA SILVA MACHADO

**DIVERSIDADE FUNCIONAL DE SAMAMBAIAS HERBÁCEAS TERRÍCOLAS NA
MATA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL**

Porto Alegre

2023

DENILSON DA SILVA MACHADO

**DIVERSIDADE FUNCIONAL DE SAMAMBAIAS HERBÁCEAS TERRÍCOLAS NA
MATA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL**

Dissertação apresentada como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Botânica com ênfase em Ecologia Vegetal na Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Orientador: Prof. Dr. Guilherme Dubal dos Santos Seger

Co-orientador: Prof. Dr. João André Jarenkow

Porto Alegre

2023

-2-

DENILSON DA SILVA MACHADO

**DIVERSIDADE FUNCIONAL DE SAMAMBAIAS HERBÁCEAS TERRÍCOLAS NA
MATA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL**

Dissertação apresentada como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Botânica com ênfase em Ecologia Vegetal na Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Aprovado em:

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Paulo Henrique Labiak Evangelista
Universidade Federal do Paraná (UFPR)

Prof. Dr. Gerhard Ernst Overbeck
Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS)

Leandro da Silva Duarte
Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS)

SUMÁRIO

Resumo.....	6
Abstract.....	7
Introdução geral.....	8
Objetivo geral.....	13
Objetivos específicos.....	13
Perguntas.....	14
MANUSCRITO:	
Trends in terrestrial fern communities along the Southern Atlantic Forest: does morphology really matter?*	15
<i>Denilson da Silva Machado; João André Jarenkow & Guilherme Dubal dos Santos Seger</i>	
Considerações finais.....	16
Referências bibliográficas.....	18

AGRADECIMENTOS

Desejo registrar meus mais sinceros agradecimentos a todos que fizeram parte de minha caminhada até aqui, dentro e fora da academia.

Agradeço aos meus pais Maria Salete Rodrigues da Silva e Francisco Barreto Machado por terem, mesmo com muitas dificuldades, me proporcionado a educação que tenho hoje. Agradeço também pelos valorosos conselhos, incentivos e pelo exemplo dado a mim ao longo dos anos. De maneira semelhante, agradeço aos meus irmãos Adriana da Silva Machado, Cheila da Silva Machado, Dejair da Silva Machado e Carla da Silva Machado e ao meu cunhado Fábio Santos Andradas pelo suporte emocional e bom humor contagiante.

Também agradeço imensamente aos meus orientadores Guilherme Dubal dos Santos Seger e João André Jarenkow pela amizade, conselhos, discussões, opiniões e principalmente pelo imenso incentivo no período que considero de maior incerteza em minha carreira e em minha vida. Saibam que esses foram essenciais para a continuidade dos trabalhos e ficarão para sempre marcados em minha consciência.

Um especial agradecimento à minha companheira de vida, Dienifer Pedroso Silveira, por todo afeto, encorajamento e auxílio em todos os momentos ao longo dessa trajetória. Aos amigos que fiz neste período, principalmente à Daniela Tremea Casali e ao Eduardo Tusset, pela parceria, os múltiplos conselhos, as longas e frutíferas conversas e as colaborações que vão muito além do conteúdo contido aqui.

Agradeço também ao Instituto de Biociências e ao Departamento e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, pelo uso dos laboratórios e da biblioteca e por todo o suporte administrativo, equipamentos de trabalho e literatura especializada para meu aprendizado. Aos demais professores, pelos valorosos ensinamentos que levarei para vida inteira.

Por fim, devo um agradecimento especial a todos os professores que participaram de minha formação durante a graduação, na Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões, em especial à Prof^ª Dr^ª Nilvane Teresinha Ghellar Müller, que foi minha mentora durante o início da minha formação e essencial para minha inserção na pesquisa científica. Sem sua orientação, incentivo às minhas ideias, certamente não teria chegado a

esse grau da vida acadêmica.

RESUMO

Perguntas: Nosso estudo teve foco nas seguintes questões: 1) Quais são os atributos funcionais morfo-anatômicos mais relevantes para samambaias terrestres diante as condições edáficas e climáticas existentes na Mata Atlântica do Sul do Brasil? 2) Quais os fatores climáticos e/ou edáficos determinantes para esses atributos? 3) Se há associações entre atributo e ambiente, que mecanismos podem ser inferidos a partir dessas relações?

Área de estudo: Mata Atlântica Subtropical, compreendendo o estado do Rio Grande do Sul, Santa Catarina e o Paraná, Brasil.

Metodologia: Nós utilizamos onze atributos funcionais morfo-anatômicos livres ou com pouca influência da história evolutiva para calcular a média dos atributos ponderada pela frequência de espécies ao longo dos sítios (CWM - *community-weighted mean*), em seguida, empregamos modelos lineares para selecionar seus determinantes climáticos e/ou edáficos. Por fim, foram utilizados dois modelos nulos baseados em sucessivas permutações para garantir a relação entre atributo e ambiente.

Resultados: Os onze atributos funcionais avaliados, associadas a proteção, competição e sucesso reprodutivo, apresentaram moderado ou alto grau de influência da história evolutiva, o que foi propriamente controlado a partir da metodologia empregada. A partir deles observamos que as samambaias terrestres têm sua composição de espécies influenciada pelo conteúdo de argila e nitrogênio no solo, todavia, essa relação é mediada por atributos associados a competição (tipo de rizoma) e a reprodução (morfologia da lâmina foliar). Por outro lado, muitos dos atributos funcionais aqui avaliados variaram de forma independente de fatores climáticos e edáficos.

Conclusões: Nossas análises controlaram a influência da proximidade evolutiva sobre os atributos funcionais, permitindo analisarmos sua relação com gradientes climáticos e edáficos. Os resultados obtidos sugerem que as características de solo podem afetar diferentes estratégias das samambaias terrestres, o que poderá ajudar a prever os padrões de distribuição desses seres em resposta às mudanças de uso e cobertura do solo na Mata Atlântica.

Palavras-chave: Mata Atlântica, Brasil, média de atributos ponderada por abundância

comunidade, estrutura comunitária, determinantes climáticos, determinantes edáficos, samambaias e pteridófitas.

ABSTRACT

Questions: Our study focuses on the following questions: 1) Which morpho-anatomical functional traits are most relevant for terrestrial ferns in face of the climatic and edaphic conditions of the Atlantic Forest of southern Brazil? 2) What are the main climatic and/or edaphic factors determining such traits? And 3) If there are trait-environment associations, what adaptive mechanisms can be inferred from such relationships?

Study site: Subtropical Atlantic Forest, comprising Rio Grande do Sul, Santa Catarina, and Paraná States, Brazil.

Method: We used eleven morpho-anatomical traits free or with low influence of evolutionary history to calculate the community-weighted mean (CWM) by species frequency across sites followed by linear models to select its climatic and/or edaphic drivers. We then implemented two permutational null models to guarantee the relationship among trait-environment.

Results: Eleven traits associated with environmental protection, competitive gains, and reproductive success, presented an intense to moderate influence in the evolutionary history that was properly controlled. We observed that terrestrial fern's species composition are influenced by clay and nitrogen availability, but such relationships are mediated by competitive (rhizome type) and reproductive (laminae morphology) morpho-anatomical traits. Many evaluated traits, however, vary independently of edaphic and climatic factors.

Conclusions: Our analyses successfully controlled the phylogenetic relatedness in ferns' morpho-anatomical functional traits which allowed us to analyze its relationship with climatic and edaphic gradients. Our results suggest that soil characteristics affect different strategies of terrestrial ferns, which may fortuitously help in predicting their distribution in response to the trend of land-use and cover changes in the Atlantic Forest domain.

Key-words: Atlantic Forest, Brazil, community-weighted means of traits, community structure, edaphic drivers, climatic drivers, ferns and pteridophytes.

INTRODUÇÃO GERAL

As samambaias (Tracheophyta - Polypodiopsida) constituem o segundo grupo mais diversificado de plantas no planeta, com cerca de 12 mil espécies atuais, distribuídas entre quatro linhagens (subclasses): Equisetidae (cavalinhas), Ophioglossidae (samambaias-uva), Marattiidae e Polypodiidae (leptosporangiadas) (PPG I, 2016; Nitta et al., 2022). As estimativas mais recentes indicam que o grupo surgiu no período Siluriano médio, há cerca de 422 milhões de anos antes do presente e desde então resistiram a drásticas mudanças globais e, pelo menos, quatro processos de extinção em massa (fenômenos ocorrentes nos períodos Devoniano, Permiano, Triássico e Cretáceo) (Elewa & Joseph, 2009; Testo & Sundue, 2016; Nitta et al., 2022).

Entretanto, muitas das samambaias existentes atualmente surgiram entre o Cretáceo superior (ca. 100 milhões de anos antes do presente) e o Cenozoico inferior (ca. 65 milhões de anos antes do presente), quando as angiospermas já dominavam as florestas tropicais (Schneider et al., 2004; Testo & Sundue, 2016). Entre elas estão diversas espécies herbáceas terrícolas, que é a forma de vida a mais abundante dentro de florestas temperadas, tropicais e subtropicais, apresentando ampla gama de características e formas de explorar os recursos do entorno, que vão desde a elevada tolerância ao sombreamento, como em algumas espécies de Thelypteridaceae, até plantas com crescimento sob insolação direta, como algumas Polypodiaceae (Záchia & Waechter, 2011; Gonzati et al., 2014; Mallmann & Schmitt, 2014; Jin et al., 2021).

Uma característica marcante das samambaias é a alternância de gerações, que passa de forma independente da fase gametofítica até a esporofítica (fase dominante) (Haufler et al., 2016). Durante a geração esporofítica são produzidos esporos que são dispersos independentemente de vetores biológicos (Haufler et al., 2016). Aliado a essa forma de dispersão de seus propágulos e a existência de poucos herbívoros capazes de predação dessas plantas, as preferências de habitat, necessidades autoecológicas das espécies e a competição interespecífica imposta pelo meio são indicadas como preponderantes para determinar a distribuição das samambaias (Barrington, 1993).

Tal fato tem sido registrado e corroborado por diferentes estudos, por exemplo, tem-se que em escala regional, a riqueza de samambaias é sensível à temperatura regional durante

a estação de crescimento, comprimento da estação de crescimento, a amplitude de altitude, aos níveis regionais de precipitação no quarto mais quente e ao pool regional de espécies. Já em escala local, a frequência média anual de nuvens, especialmente em áreas de maior altitude, é um dos principais determinantes da riqueza (Syfert et al., 2018; Weigand et al., 2020).

Além disso, tem sido demonstrado que em florestas tropicais e subtropicais esses organismos, especialmente as espécies terrícolas, possuem afinidade com locais com solo mais fértil (Mehltreter et al., 2010; Tuomisto et al., 2014; Zuquim et al., 2014; Carmes et al., 2019; Nervo et al., 2019). Sendo algumas vezes indicado que o conteúdo de argila, fósforo, nitrogênio, pH e a disponibilidade de cátions no solo, são fatores determinantes para o incremento da riqueza e diversidade taxonômica (métrica que contempla riqueza e abundância das espécies) (Tuomisto et al., 2014; Zuquim et al., 2014; Nervo et al., 2019; Carmes et al., 2019).

O conhecimento sobre as causas da distribuição das samambaias, contudo, é produto de estudos com foco na identidade das espécies e por mais que esses sejam importantes e notáveis, essa abordagem frequentemente insere casos especiais o que pode resultar em pouca previsibilidade e não captura de padrões ecológicos gerais (McGill et al., 2006). Por exemplo, a seguinte assertiva baseada em identidade taxonômica “*Hymenophyllum polyanthos* Sw. ocorre em ambientes úmidos” implica menor generalidade e previsibilidade do que quando levando em conta atributos funcionais “samambaias com lâmina membranáceas são mais sensíveis à seca” (McGill et al., 2006; Kluge & Kessler, 2007).

O uso de atributos funcionais nesses casos, ou seja, valores, amplitude ou abundância de características morfológicas, fisiológicas ou anatômicas, que estão diretamente associados à sua sobrevivência, crescimento e reprodução, é bastante importante por se tratar de uma maneira consistente e uma forma mais rápida de detectar as mudanças na vegetação impostas por gradientes ambientais e, por consequência, possíveis causas para perda ou incremento de espécies em determinadas comunidades (Mason et al., 2013; Mouillot et al., 2013; Laureto et al., 2015; Morelli et al., 2018). Além disso, através dela é possível entender como a diversidade afeta os processos e propriedades do ecossistema (Violle et al., 2007; Mouchet et al., 2010). Alguns exemplos de atributos funcionais costumeiramente empregados em estudos

que utilizam essa abordagem em estudos de ecologia vegetal são: tamanho de sementes, a síndrome de dispersão, taxa de fotossíntese, forma de vida, área foliar, densidade de nervuras e o conteúdo de nitrogênio foliar (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Diferentes métricas podem ser utilizadas para avaliar as relações da diversidade e composição funcional com as características ambientais, uma das mais importantes e amplamente empregadas é a média dos atributos ponderada pela abundância (CWM) (Mouchet et al., 2010; Ricotta & Moretti, 2011; Swenson, 2014). A CWM é uma métrica de composição funcional, que reflete o nível de aptidão necessária para a sobrevivência e desenvolvimento das espécies em uma comunidade (Cornelissen et al., 2003; Garnier et al., 2004; Ricotta & Moretti, 2011). Por dar diferentes pesos aos atributos conforme a abundância das espécies ela é compatível com as predições da hipótese de proporção de massa, a qual sugere que espécies dominantes têm maior participação junto às propriedades de um ecossistema (Grime, 1998). Seus valores são usualmente mensurados em um conjunto de comunidades e correlacionada (ou regressada) com gradientes ambientais ao longo das mesmas, a fim de entender os mecanismos que determinam a expressão de uma estratégia ou funcionalidade (Peres-Neto et al., 2017).

A variação sistemática dos valores de CWM ao longo de gradientes ambientais tem sido registrada em diferentes estudos [por exemplo, Liu et al. (2021) e Iserhard et al. (2019)]. Esse fenômeno por vezes traz à tona a ideia de que esses gradientes ambientais atuam como filtros ambientais restringindo o fenótipo das espécies dentro da comunidade durante sua montagem (Muscarella & Uriarte, 2016). Porém, múltiplos processos ecológicos podem estar associados, de maneira simultânea, aos padrões de convergência na aptidão das espécies, como a capacidade de crescimento intrínseca das espécies, suas interações com patógenos e competição. Em função disso, a variação sistemática do CWM ao longo dos gradientes em foco deve ser cuidadosamente interpretada, considerando esses demais processos (Cadotte & Tucker, 2017). É importante destacar que esses e outros processos ocorrentes dentro das comunidades não invalidam o valor de inferir as relações entre as comunidades e os fatores abióticos, já que tais fatores são, sem dúvida, essenciais para a distribuição e abundância das espécies, não obstante essas relações possam facilitar a proteção e conservação de habitats e elementos específicos do ambiente (Cadotte & Tucker, 2017).

De qualquer maneira, relacionar atributos funcionais com gradientes ambientais não é uma tarefa simples, já que sua interpretação depende dos níveis de relação entre a proximidade filogenética e a semelhança fenotípica (ou seja, da intensidade de sinal filogenético nos atributos) (Losos, 2008). Níveis elevados de sinal filogenético em um atributo funcional podem comprometer a interpretação de seu vínculo com o ambiente, aumentando a chance de erro tipo I (rejeitar a hipótese nula, quando verdadeira), tendo em vista que as relações inferidas nessa circunstância podem ser apenas produto da história evolutiva compartilhada entre as espécies, sem haver nenhum outro mecanismo envolvido (Losos, 2008; Duarte et al., 2018).

Os atributos funcionais, sob ponto de vista teórico, são tratados com variação total de dois componentes distintos: o filogenético (chamado de componente-P) e o específico (componente-S) (Diniz-Filho et al., 1998). O componente filogenético é pensado como a porção do atributo funcional que compreende toda a variação compartilhada pelas espécies, ponderada por suas distâncias evolutivas, enquanto o componente específico contém toda a variação estrutural proporcionada por adaptação devido à seleção direcional das linhagens (Diniz-Filho et al., 1998). Se o componente-P é elevado em um determinado atributo, esse não pode ser tratado como independente da história evolutiva, como mencionado anteriormente (Diniz-Filho et al., 2014; Duarte et al., 2018).

Ao longo dos anos, diferentes procedimentos foram elaborados para correção desse problema, chamados de correção filogenética. Um dos primeiros a surgir na bibliografia foi denominado contrastes filogeneticamente independentes (PIC) desenvolvido no trabalho seminal de Felsenstein (1985). Outros procedimentos encontrados na bibliografia são os mínimos quadrados generalizados filogenéticos PGLS de Rohlf (2001) e a regressão de autovetores filogenéticos (PVR), em associação à regressão parcial (Diniz-Filho et al., 2014). Não podemos deixar de mencionar, que a validade dos dados, a intensidade de sinal filogenético e a avaliação crítica do pesquisador é imprescindível para determinar a necessidade de implementação de tais métodos (Uyeda et al., 2018). Ainda assim, todos eles são amplamente utilizados em estudos de diversidade e composição funcional dentro de comunidades vegetais (Lavin et al., 2008; Zhang et al., 2014; Zhang et al., 2017; Nitta et al., 2020; Liu et al., 2021).

O entendimento sobre o efeito de condições abióticas sobre a composição funcional de samambaias ainda é bastante incipiente na literatura, com grande parte dos trabalhos até o momento realizados sendo associados a atributos funcionais morfo-anatômicos (ex. tamanho das frondes e forma de vida dos organismos), que, por sua vez, são fáceis e baratos de mensurar (Belluau & Shipley, 2018; Aros-Mualin et al., 2021). Esses trabalhos possuem em comum a utilização do gradiente altitudinal como foco (Kluge & Kessler, 2007; Kessler et al., 2007; Creese et al., 2011; Carvajal-Hernández et al., 2018; Nitta et al., 2020; Aros-Mualin et al., 2021;). Por meio deles, no presente tem-se conhecimento que a altitude é capaz de induzir as samambaias a diferentes respostas funcionais, variando seu nível de segmentação foliar, tipo e o diâmetro do rizoma, o dimorfismo da lâmina folia e sua área específica, em resposta a esse gradiente (Kluge & Kessler, 2007; Kessler et al., 2007; Creese et al., 2011).

Algumas evidências apresentadas por esses estudos e trabalhos semelhantes sugerem que o grau de umidade e sombreamento do habitat também são determinantes para densidade da venação, massa foliar e para o tamanho das plantas desse grupo (Kessler et al., 2007; Creese et al., 2011). Ainda assim, trabalhos com foco na análise nas relações entre a composição funcional entre samambaias e o ambiente, com base em gradientes não-elevacionais, são bastante raros na bibliografia.

Analisando os estudos existentes relacionados à composição funcional, observa-se que, em comparação às epífitas, as samambaias terrícolas tendem a ser pouco diversas morfológicamente e menos sensíveis à altitude (Kluge & Kessler, 2011; Nitta et al., 2020). Além disso, as espécies terrícolas tendem a possuir órgãos maiores e frondes mais segmentadas, o que está associado à maior disponibilidade de recursos no sub-bosque (Creese et al., 2011). Dessa forma, mesmo sabendo que a abundância e a riqueza desse grupo estão bastante associadas a fatores edáficos e climáticos, a maneira como esses fatores afetam a composição funcional entre espécies terrícolas é uma pergunta que ainda está em aberto na incipiente bibliografia associada à ecologia funcional das samambaias.

O Brasil, por apresentar vasta diversidade biológica entre seus seis domínios fitogeográficos (Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pantanal e Pampa), parece um local bastante apropriado para responder tal pergunta, já que no país ocorrem cerca de 39 famílias, 160 gêneros e 1.403 espécies de samambaias e licófitas, sendo 527 ($\pm 37,5\%$) delas

endêmicas do país. A maior parte dessas espécies (cerca de 67%), entretanto, pode ser encontrada no domínio da Mata Atlântica (941 espécies) (Flora do Brasil, 2020, em construção).

O domínio Mata Atlântica é um complexo de comunidades que compreende cerca de 15% do território brasileiro, se estendendo do Rio Grande do Sul ao Piauí, perpassando um total de 17 estados brasileiros (Fundação SOS Mata Atlântica & INPE, 2021). Esse domínio está entre os 25 hotspots de diversidade do mundo em função de seu excepcional número de endemismos (cerca de oito mil plantas e 567 vertebrados) e grau de ameaça associada à perda de habitat (Myers et al., 2000). Além disso, a porção sul da Mata Atlântica é tida como um dos hotspots globais de diversidade de samambaias, devido à elevada riqueza e grande número de endemismos, conforme dados do Global Biodiversity Information Facility (GBIF) (Suissa et al., 2020; mas veja Quian et al., 2022).

Entre os habitats que formam a Mata Atlântica, estão “núcleos” florestais (ex. florestas úmidas, florestas estacionais secas) e áreas “periféricas” de vegetação (ex. campos de altitude, mangues e restingas) (Scarano, 2002). As amplas diferenças florísticas, estruturais e de inserção geográfica tornam a Mata Atlântica um bom lugar para investigar os fatores que influenciam populações vegetais e a montagem das comunidades, visto que nesse domínio as comunidades estão sujeitas a diferentes filtros climáticos e edáficos, como por exemplo, o frio, irradiação solar, sombra profunda e solos rasos e oligotróficos (Scarano, 2009). A compreensão do papel desses fatores sobre a montagem das comunidades vegetais é de suma importância para a proteção de elementos específicos e do domínio como um todo.

OBJETIVO GERAL

Com base no exposto, o objetivo principal do trabalho é o de explorar as mudanças na composição funcional de samambaias herbáceas terrícolas e a influência de gradientes climáticos e edáficos sobre esses organismos na região Sul da Mata Atlântica.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Identificar os principais atributos funcionais morfoanatômicos de samambaias herbáceas terrícolas associados à sobrevivência e ao desenvolvimento desses

organismos diante das variações climáticas e edáficas ocorrentes na Mata Atlântica da Região Sul do Brasil;

- Investigar os fatores abióticos que determinam a composição funcional dentro de comunidades de samambaias terrícolas na Mata Atlântica da Região Sul do Brasil;
- Indicar possíveis mecanismos adaptativos associados à variação em atributos funcionais morfoanatômicos de samambaias terrícolas na Mata Atlântica da Região Sul do Brasil.

PERGUNTAS

No presente estudo propomos responder às seguintes questões:

1. Que atributos funcionais morfoanatômicos são importantes para as samambaias terrícolas diante das variações nas condições climáticas e edáficas na Mata Atlântica da Região Sul do Brasil?
2. Quais são os principais fatores climáticos e edáficos que determinam a composição funcional entre samambaias terrícolas na Mata Atlântica do Sul do Brasil?
3. Se confirmada a associação dos atributos funcionais morfoanatômicos das samambaias herbáceas terrícolas com os fatores climáticos e/ou edáficos, quais os mecanismos adaptativos podem ser inferidos a partir das relações encontradas?

**TRENDS IN TERRESTRIAL FERN COMMUNITIES ALONG THE
SOUTHERN ATLANTIC FOREST: DOES MORPHOLOGY REALLY
MATTER?***

Denilson da Silva Machado; João André Jarenkow & Guilherme Dubal dos Santos
Seger

*Artigo submetido e em processo de revisão pela revista *Journal of Vegetation Science*.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Durante o presente estudo foram levantadas múltiplas comunidades com a presença de samambaias, entretanto, após refinamento e curadoria dos dados fitossociológicos, restaram 24 comunidades que compreenderam uma riqueza total de 80 espécies. As espécies levantadas foram caracterizadas por meio de 11 atributos morfo-anatômicos relacionados à proteção em ambientes extremados, uso de recursos, estratégias reprodutivas e competição. De todos os atributos avaliados, a morfologia das frondes, que reflete diferentes estratégias reprodutivas, e o rizoma curto-reptante, que corresponde a uma estratégia competitiva, melhor responderam aos gradientes avaliados, fornecendo evidências de que as características edáficas são importantes para samambaias terrestres. O conteúdo de nitrogênio e argila foram fatores determinantes para o sucesso dessas estratégias dentro das comunidades (é isso?). Esperamos que as evidências trazidas auxiliem na predição do comportamento de samambaias frente as mudanças de uso e cobertura do solo na Mata Atlântica, que é um dos fatores que mais ameaçam esse domínio.

No presente estudo, muitas lacunas amostrais foram observadas na região avaliada, principalmente na zona oeste do Rio Grande do Sul, de Santa Catarina e em grande parte do estado do Paraná. As lacunas amostrais podem ter encoberto algumas das relações atributo-gradiente ambiental devido a não captura de parte dos gradientes ambientais. Nesse sentido, é de suma importância que novos estudos preencham essas lacunas por meio de levantamentos florísticos e/ou fitossociológicos em escala local. A partir disso, possivelmente, será aprimorada a resolução dos processos associados à montagem de comunidades de samambaias em diferentes escalas.

Nosso estudo foi um dos primeiros a utilizar correção filogenética em atributos morfo-anatômicos binários em samambaias, portanto, descontando a participação de processos evolutivos da variação total de tais atributos. Através desse processo, observou-se que os atributos reprodutivos e relacionados à proteção em condições desfavoráveis, em samambaias, estão particularmente agrupados na filogenia. Alguns atributos como a presença de indúcio ou pseudo-indúcio nos soros das samambaias e segmentação da lâmina foliar apresentaram forte sinal filogenético, que foi removido. Entretanto, após sua remoção, nenhuma relação com os gradientes edáficos e climáticos estudados foi encontrada. Outros

atributos distribuídos de forma quase aleatória ao longo da árvore filogenética não responderam aos gradientes ambientais avaliados, o que pode ser uma evidência de que outros processos ecológicos podem melhor determinar essas funções dentro da comunidade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aros-Mualin, D., Noben, S., Karger, D. N., Carvajal-Hernández, C. I., Salazar, L., Hernández-Rojas, A., Kluge, J., Sundue, M. A., Lehnert, M., Quandt, D., & Kessler, M. (2021). Functional diversity in ferns is driven by species richness rather than by environmental constraints. *Frontiers in Plant Science*, 11(January). <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.615723>
- Barrington, D. S. (1993). Ecological and historical factors in fern biogeography. *Journal of Biogeography*, 20(3), 275-280. <https://doi.org/10.2307/2845635>
- Belluau, M., & Shipley, B. (2018). Linking hard and soft traits: physiology, morphology and anatomy interact to determine habitat affinities to soil water availability in herbaceous dicots. *PLoS ONE*, 13(3), 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193130>
- Blomberg, S. P., Garland, T., & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4), 717–745. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x>
- Cadotte, M. W., & Tucker, C. M. (2017). Should environmental filtering be abandoned? *Trends in Ecology and Evolution*, 32(6), 429–437. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.004>
- Carvajal-Hernández, C. I., Gómez-Díaz, J. A., Kessler, M., & Krömer, T. (2018). Influence of elevation and habitat disturbance on the functional diversity of ferns and lycophytes. *Plant Ecology and Diversity*, 11(3), 335–347. <https://doi.org/10.1080/17550874.2018.1484526>
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., Ter Steege, H., Morgan, H. D., Van Der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G., & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335–380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>

- Creese, C., Lee, A., & Sack, L. (2011). Drivers of morphological diversity and distribution in the Hawaiian fern flora: trait associations with size, growth form, and environment. *American Journal of Botany*, *98*(6), 956–966. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000237>
- Diniz-Filho, J. A. F., Bino, L. M., Sakamoto, M., & Brusatte, S. L. (2014). Phylogenetic eigenvector regression in paleobiology. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *17*(2), 105–122. <https://doi.org/10.4072/rbp.2014.2.01>
- Diniz-Filho, J. A. F., De Sant’ana, C. E. R., & Bini, L. M. (1998). An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution*, *52*(5), 1247–1262. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb02006.x>
- Duarte, L. D. S., Debastiani, V. J., Carlucci, M. B., & Diniz-Filho, J. A. F. (2018). Analyzing community-weighted trait means across environmental gradients: should phylogeny stay or should it go? *Ecology*, *99*(2), 385–398. <https://doi.org/10.1002/ecy.2081>
- Elewa, A. M. T., & Joseph, R. (2009). The history, origins, and causes of mass extinctions. *Journal of Cosmology Cosmology*, *2*(June), 201–220.
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, *125*(1), 1–15. <https://doi.org/10.4135/9781412974615.n115>
- Flora do Brasil*. (2020). Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>
- Fundação SOS Mata Atlântica, & INPE. (2021). *Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica: período 2019/2020, relatório técnico*. 73. https://www.sosma.org.br/wp-content/uploads/2021/05/SOSMA_Atlas-da-Mata-Atlantica_2019-2020.pdf
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., & Toussaint, J. P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, *85*(9), 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Gonzati, F., Valduga, E., Wasum, R. A., & Scur, L. (2014). Florística e aspectos ecológicos de licófitas e samambaias do litoral médio do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, *12*(4), 215–225.
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder

effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910.

- Haufler, C. H., Pryer, K. M., Schuettpelz, E., Sessa, E. B., Farrar, D. R., Moran, R., Schneller, J. J., Watkins, J. E., & Windham, M. D. (2016). Sex and the single gametophyte: Revising the homosporous vascular plant life cycle in light of contemporary research. *BioScience*, 66(11), 928–937. <https://doi.org/10.1093/biosci/biw108>
- Iserhard, C. A., Duarte, L., Seraphim, N., & Freitas, A. V. L. (2019). How urbanization affects multiple dimensions of biodiversity in tropical butterfly assemblages. *Biodiversity and Conservation*, 28(3), 621–638. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1678-8>
- Jin, D. M., Zhou, X. Le, Schneider, H., Wei, H. J., Wei, H. Y., & Yan, Y. H. (2021). Functional traits: adaption of ferns in forest. *Journal of Systematics and Evolution*, 59(5), 1040–1050. <https://doi.org/10.1111/jse.12669>
- Kessler, M., Siorak, Y., Wunderlich, M., & Wegner, C. (2007). Patterns of morphological leaf traits among pteridophytes along humidity and temperature gradients in the Bolivian Andes. *Functional Plant Biology*, 34(11), 963–971. <https://doi.org/10.1071/FP07087>
- Kluge, J., & Kessler, M. (2007). Morphological characteristics of fern assemblages along an elevational gradient: patterns and causes. *Ecotropica*, December, 27–43.
- Kluge, J., & Kessler, M. (2011). Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: Species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. *Journal of Biogeography*, 38(2), 394–405. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02433.x>
- Laureto, L. M. O., Cianciaruso, M. V., & Samia, D. S. M. (2015). Functional diversity: An overview of its history and applicability. *Natureza e Conservação*, 13(2), 112–116. <https://doi.org/10.1016/j.ncon.2015.11.001>
- Lavin, S. R., Karasov, W. H., Ives, A. R., Middleton, K. M., & Garland, T. (2008). Morphometrics of the avian small intestine compared with that of nonflying mammals: A phylogenetic approach. *Physiological and Biochemical Zoology*, 81(5), 526–550. <https://doi.org/10.1086/590395>
- Lellinger, D. B. (2002). A modern multilingual glossary for taxonomic pteridology /. In *Angewandte Chemie International Edition*, 6(11), 951–952. (Vol. 13, Issue April).

American Fern Society. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.124209>

- Liu, X., Chen, H., Sun, T., Li, D., Wang, X., Mo, W., Wang, R., & Zhang, S. (2021). Variation in woody leaf anatomical traits along the altitudinal gradient in Taibai Mountain, China. *Global Ecology and Conservation*, 26, e01523. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01523>
- Losos, J. B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11(10), 995–1003. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x>
- Mallmann, I. T., & Schmitt, J. L. (2014). Riqueza e composição florística da comunidade de samambaias na mata ciliar do rio cadeia, Rio Grande do Sul, Brasil. *Ciencia Florestal*, 24(1), 97–109. <https://doi.org/10.5902/1980509813327>
- Mason, N. W. H., De Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S., & Dray, S. (2013). A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 794–806. <https://doi.org/10.1111/jvs.12013>
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4), 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Mehltreter, K., Walker, L. R., & Sharpe, J. M. (Eds.). (2010). *Fern ecology*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511844898>
- Morelli, F., Benedetti, Y., Perna, P., & Santolini, R. (2018). Associations among taxonomic diversity, functional diversity and evolutionary distinctiveness vary among environments. *Ecological Indicators*, 88(August 2017), 8–16. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.01.022>
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Bellwood, D. R. (2013). A

- functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(3), 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Muscarella, R., & Uriarte, M. (2016). Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1827). <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2434>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nitta J.H., Schuettpeiz E., Ramírez-Barahona S. & Iwasaki W. (2022) An open and continuously updated fern tree of life. *Frontiers in plant science*, 13, 1–27.
- Nitta, J. H., Watkins, J. E., & Davis, C. C. (2020). Life in the canopy: community trait assessments reveal substantial functional diversity among fern epiphytes. *New Phytologist*, 227(6), 1885–1899. <https://doi.org/10.1111/nph.16607>
- Peres-Neto, P. R., Dray, S., & ter Braak, C. J. F. (2017). Linking trait variation to the environment: critical issues with community-weighted mean correlation resolved by the fourth-corner approach. *Ecography*, 40(7), 806–816. <https://doi.org/10.1111/ecog.02302>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., De Vos, A. C., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167–234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- PPG I – Pteridophyte Phylogeny Group. (2016). A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution*, 54(6), 563–603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Qian, H., Zhang, J. and Jiang, M.C. (2022) Global patterns of fern species diversity: An evaluation of fern data in GBIF. *Plant Diversity*, 44(2), pp. 135–140. [doi:10.1016/j.pld.2021.10.001](https://doi.org/10.1016/j.pld.2021.10.001).
- Ricotta, C., & Moretti, M. (2011). CWM and Rao's quadratic diversity: A unified framework

for functional ecology. *Oecologia*, 167(1), 181–188. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1965-5>

Rohlf, F. J. (2001). Comparative methods for the analysis of continuous variables: Geometric interpretations. *Evolution*, 55(11), 2143–2160. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00731.x>

Scarano, F. R. (2002). Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany*, 90(4), 517–524. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf189>

Scarano, F. R. (2009). Plant communities at the periphery of the Atlantic rain forest: Rare-species bias and its risks for conservation. *Biological Conservation*, 142(6), 1201–1208. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.027>

Schneider, H., Schuettpelz, E., Pryer, K. M., Cranfill, R., Magallón, S., & Lupia, R. (2004). Ferns diversified in the shadow of angiosperms. *Nature*, 428(6982), 553–557. <https://doi.org/10.1038/nature02361>

Suissa, J.S., Sundue, M.A. and Testo, W.L. (2021) Mountains, climate and niche heterogeneity explain global patterns of fern diversity. *Journal of Biogeography*, 48, pp. 1296–1308. doi:10.1111/jbi.14076.

Swenson, N. G. (2014). *Functional and phylogenetic ecology in R, use R!* New York, NY: Springer New York (Use R!). doi: 10.1007/978-1-4614-9542-0

Syfert, M. M., Brummitt, N. A., Coomes, D. A., Bystrakova, N., & Smith, M. J. (2018). Inferring diversity patterns along an elevation gradient from stacked SDMs: A case study on Mesoamerican ferns. *Global Ecology and Conservation*, 16, e00433. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00433>

Testo, W. L., & Sundue, M. A. (2018). Are rates of species diversification and body size evolution coupled in the ferns? *American Journal of Botany*, 105(3), 525–535. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1044>

Testo, W., & Sundue, M. (2016). A 4000-species dataset provides new insight into the evolution of ferns. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 105(September), 200–211. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.09.003>

- Tuomisto, H., Zuquim, G., & Cárdenas, G. (2014). Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. *Ecography*, *37*(11), 1034–1046. <https://doi.org/10.1111/ecog.00770>
- Uyeda, J. C., Zenil-Ferguson, R., & Pennell, M. W. (2018). Rethinking phylogenetic comparative methods. *Systematic Biology*, *67*(6), 1091–1109. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy031>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Weigand, A., Abrahamczyk, S., Aubin, I., Bitá-Nicolae, C., Bruelheide, H., I. Carvajal-Hernández, C., Cicuzza, D., Nascimento da Costa, L. E., Csiky, J., Dengler, J., Gasper, A. L. de, Guerin, G. R., Haider, S., Hernández-Rojas, A., Jandt, U., Reyes-Chávez, J., Karger, D. N., Khine, P. K., Kluge, J., ... Kessler, M. (2020). Global fern and lycophyte richness explained: How regional and local factors shape plot richness. *Journal of Biogeography*, *47*(1), 59–71. <https://doi.org/10.1111/jbi.13782>
- Záchia, R. A., & Waechter, J. L. (2011). Diferenciação Espacial de comunidades herbáceo-arbustivas em florestas costeiras do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, Rio Grande do Sul. *Pesquisas, Botânicas*, *900*(62), 211–238.
- Zhang, H., Zhu, S., John, R., Li, R., Liu, H., & Ye, Q. (2017). Habitat filtering and exclusion of weak competitors jointly explain fern species assemblage along a light and water gradient. *Scientific Reports*, *7*(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00429-9>
- Zhang, S. B., Sun, M., Cao, K. F., Hu, H., & Zhang, J. L. (2014). Leaf photosynthetic rate of tropical ferns is evolutionarily linked to water transport capacity. *PLoS ONE*, *9*(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084682>
- Zuquim, G., Tuomisto, H., Jones, M. M., Prado, J., Figueiredo, F. O. G., Moulatlet, G. M., Costa, F. R. C., Quesada, C. A., & Emilio, T. (2014). Predicting environmental gradients with fern species composition in Brazilian Amazonia. *Journal of Vegetation Science*, *25*(5), 1195–1207. <https://doi.org/10.1111/jvs.12174>