



CAROLINA NJAIME MENDES

**INFLUÊNCIA DE GRADIENTES AMBIENTAIS NA HISTÓRIA
EVOLUTIVA DE COMUNIDADES ARBÓREAS EM
DIFERENTES ESCALAS ESPACIAIS**

**LAVRAS – MG
2019**

CAROLINA NJAIME MENDES

**INFLUÊNCIA DE GRADIENTES AMBIENTAIS NA HISTÓRIA EVOLUTIVA DE
COMUNIDADES ARBÓREAS EM DIFERENTES ESCALAS ESPACIAIS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, área de concentração em Ecologia Florestal, para a obtenção do título de Doutora.

Prof. Dr. Marco Aurélio Leite Fontes
Orientador

Prof. Dra. Vanessa Leite Rezende
Coorientadora

**LAVRAS – MG
2019**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Mendes, Carolina Njaime.

Influência de gradientes ambientais na história evolutiva
de comunidades arbóreas em diferentes escalas espaciais/

Carolina Njaime Mendes. - 2019.

76 p. : il.

Orientador: Marco Aurélio Leite Fontes.

Coorientador: Vanessa Leite Rezende.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2019.

Bibliografia.

1. Diversidade filogenética. 2. Dinâmica de comunidades.
3. Afloramentos. I. Fontes, Marco Aurélio Leite. II. Rezende,
Vanessa Leite.

CAROLINA NJAIME MENDES

**INFLUÊNCIA DE GRADIENTES AMBIENTAIS NA HISTÓRIA EVOLUTIVA DE
COMUNIDADES ARBÓREAS EM DIFERENTES ESCALAS ESPACIAIS**

**ENVIRONMENTAL GRADIENTS DRIVERS EVOLUTIONARY HISTORY OF
ARBOREAL COMMUNITIES IN DIFFERENT SPATIAL SCALE**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, área de concentração em Ecologia Florestal, para a obtenção do título de Doutora.

APROVADA em 26 de fevereiro de 2019.

Dra. Letícia Maria Vieira UFLA

Dra. Suzana Maria dos Santos Costa UFLA

Dra. Vanessa Leite Rezende UFLA

Dra. Vanessa Pontara UFV

Prof. Dr. Marco Aurélio Leite Fontes
Orientador

**LAVRAS – MG
2019**

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha família, em especial aos meus pais e minha irmã que sempre me deram todo suporte para conquistar o que quer que eu desejasse.

Quero agradecer também à família que eu formei aqui, Michel meu bem, você é essencial. Você e esses nossos cães, que trazem leveza e alegria para essa vida.

Às mulheres da minha vida, que me ensinam a cada dia a importância de cultivar, de falar sobre sentimentos, de ser independente e de cuidarmos umas das outras (mãe, irmã, avós, tias, amigas, comadres, sogra, primas, vizinhas).

À Lavras, pelos encontros, pelos amigos queridos e por ser o cenário de incontáveis transformações nesses últimos 13 anos.

Ao Marco e à Vanessa pelos ensinamentos e pela parceria/orientação na elaboração desse trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior Brasil (CAPES), uma vez que o presente trabalho foi realizado com seu apoio - Código de Financiamento 001.

À Universidade Federal de Lavras (UFLA) e ao Departamento de Engenharia Florestal (DEF) pela oportunidade concedida para a realização da Pós-Graduação.

RESUMO GERAL

O estudo da diversidade filogenética (DF) de espécies vegetais e sua relação com processos históricos e ecológicos vem sendo explorado nas últimas décadas. Essa abordagem agrega conhecimento sobre a história evolutiva de comunidades e visa conservar a capacidade de adaptação das espécies. Diante das altas taxas de desmatamento e supressão da vegetação, estudos dessa natureza se tornam essenciais, proporcionando formas de elencar prioridades nas tomadas de decisão ligadas à conservação. Esta tese foi dividida em três capítulos, sendo o primeiro composto por uma revisão bibliográfica sobre os temas que serão discutidos no segundo e terceiro capítulos. O segundo capítulo trata das relações em curta escala entre extremos ambientais ligados à escassez (inselberg) e ao excesso de água (paludoso) e o terceiro capítulo aborda ambientes rochosos (inselbergs e florestas rupícolas) em larga escala. O objetivo desse trabalho foi compreender como se dão as relações filogenéticas em gradientes ambientais em curta e larga escala, com ênfase em extremos ambientais caracterizados por excesso e escassez de água, bem como em ambientes rochosos. O banco de dados utilizado foi composto por áreas do NeoTropTree e de levantamentos realizados no Laboratório de Ecologia Florestal da Universidade Federal de Lavras. Dentre as áreas analisadas existem florestas ombrófilas, semidecíduais e decíduais ocorrendo em inselbergs, florestas rupícolas, paludosas, ciliares e de borda e corredor. A amostragem englobou os domínios Atlântico, Amazônico, do Cerrado e da Caatinga em oito países da América do Sul. Dentre as principais análises realizadas foram utilizadas taxas de dinâmica de comunidades (recrutamento, mortalidade, turnover e net change para número de indivíduos e ganho, perda turnover e net change em termos de área basal), métricas de DF (PD, ses.PD, ses.MPD e ses.MNTD) e DF beta. Os resultados apontam para a existência de diferenciação filogenética e de comportamento temporal entre as comunidades nos extremos ambientais analisados no segundo capítulo, onde concluiu-se que apenas o inselberg pode ser caracterizado como estressante para as espécies que o habitam. Já no terceiro capítulo observamos que há conservadorismo de nicho filogenético nos ambientes rochosos analisados tendo em vista que áreas com características semelhantes se agruparam independentemente de sua posição geográfica.

Palavras-chave: Diversidade filogenética. Dinâmica de comunidades. Afloramentos rochosos. Filtro ambiental. Gradiente ambiental.

GENERAL ABSTRACT

The study of the phylogenetic diversity (PD) of plant species and its relation with historical and ecological processes has been explored in recent decades. This approach adds knowledge about the evolutionary history of communities and aims to conserve the adaptive capacity of the species. Faced with high rates of deforestation and vegetation suppression, studies of this nature become essential, providing ways to prioritize conservation decisions. This thesis was divided into three chapters, the first being a bibliographical review of the topics that will be discussed in the second and third chapters. The second chapter deals with short-range relationships between environmental extremes linked to inselberg and flooded areas and the third chapter deals with rocky environments (inselbergs and rupicolous forests) on a large scale. The objective of this work was to understand the phylogenetic relationships in environmental gradients in short and large scale, with emphasis on environmental extremes characterized by excess and scarcity of water, as well as in rocky environments. The database used was composed of areas of NeoTropTree and surveys conducted at the Laboratory of Forest Ecology of the Federal University of Lavras. Among the analyzed areas there are evergreen, semideciduous and deciduous forests occurring in rocky outcrops, flooded, riparian, border and corridor environments. Sampling encompassed the Atlantic, Amazonian, Cerrado and Caatinga domains in eight South American countries. Among the main analyzes, we used community dynamics rates (recruitment, mortality, turnover and net change for number of individuals and gain, loss, turnover and net change in terms of basal area), PD (PD, .MPD and ses.MNTD) and beta PD. The results point to the existence of phylogenetic differentiation and temporal behavior among the communities in the environmental extremes analyzed in the second chapter, where it was concluded that only the inselberg can be characterized as stressful for the species that inhabit it. In the third chapter, we observed that there is phylogenetic niche conservatism in the analyzed rocky environments considering that areas with similar characteristics are grouped independently of their geographical position.

Keywords: Phylogenetic diversity. Community dynamics. Rock outcrops. Environmental filter. Environmental gradient.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

- Figura 1.1 – O cladograma a corresponde ao resultado encontrado por Yesson e Culham, (2006), onde os ramos escuros representam as espécies do gênero *Cyclamen* relativamente pouco afetadas pelas mudanças climáticas com padrão filogenético disperso e os ramos claros as mais afetadas. O cladograma b é hipotético representando a perda do mesmo número de espécies com padrão filogenético agregado, onde a perda de DF é maior do que no cenário anterior..... 19
- Figura 1.2 – Exemplo das derivações do índice de distinguibilidade taxonômica baseado em uma árvore completamente resolvida (sem politomias) contendo cinco terminais (A-E). A coluna I representa a quantos grupos cada espécie pertence dentro deste sistema apresentado (ex. A pertence aos grupos: AB, ABC, ABCD e ABCDE); Q corresponde ao Total de I dividido pelo valor de informação taxonômica calculado para cada terminal (I); a coluna W dá o peso padronizado para cada terminal, sendo o resulta dos valores Q de cada taxon divididos pelo menos valor de Q (neste caso, $Q_{min} = 3.5$) e P é a porcentagem de contribuição de cada terminal.. 21
- Figura 1.3 – Utilização da distinguibilidade taxonômica e da complementaridade para a escolha de áreas para a conservação da biodiversidade global. Onde a coluna W traz os valores do índice de distinguibilidade taxonômica e A1, A2, A3 são áreas distintas para as quais é dada a distribuição das espécies do conjunto. Os valores de T são o somatório de W para cada área. P1 corresponde à porcentagem de contribuição de cada área para a conservação do sistema e P2 é a porcentagem de contribuição das áreas 1 e 2 complementarmente à área 3..... 22
- Figura 1.4 – Ilustra o cálculo das métricas Distância Média de Pares e Distância Média entre Vizinhos mais Próximos (MPD e MNTD) e dos índices de parentesco líquido e do táxon mais próximo (NRI e NTI) de duas comunidades (A, B, C, D e A, B, E, F) desenhadas a partir do pool regional de espécies (A, B, C, D, E, F) para o qual é apresentada uma filogenia hipotética. *Representa os cálculos prévios para a obtenção das métricas e dos índices. 24

CAPÍTULO 2

- Figura 2.1 – Desenho esquemático da distribuição de parcelas por ambientes nas duas áreas amostradas em Coqueiral-MG, contendo a distância em linha reta entre ambas..... 38

Figura 2.2 –	O dendrograma (clustering analyses) com dados de presença e ausência de espécies para as 45 parcelas foi realizado para elucidar como as espécies estão distribuídas ao longo das variações ambientais em curta escala que ocorrem nas áreas estudadas (1 e 2). As cores indicam os tipos de ambientes onde as parcelas se encontram e o rótulo de cada nó a probabilidade de a configuração apresentada ocorrer após 999 randomizações (bootstrap).	41
Figura 2.3 –	O diagrama com a disposição do compartilhamento de espécies entre os ambientes informa como as espécies se distribuem ao longo das variações ambientais em curta escala presentes no estudo. Em preto as setas indicam o compartilhamento de espécies de um extremo a outro (paludoso → inselberg/inselberg → paludoso) que diminui gradualmente quando o ambiente de FAS típico é desconsiderado. Já quando consideramos o ambiente de FAS típico o compartilhamento de espécies aumenta a partir dele para os extremos (inselberg e paludoso).	42
Figura 2.4 –	Para compreender como variações ambientais em curta escala influenciam os processos ecológicos na comunidade arbórea da área de estudo foi realizada a análise de beta diversidade mostrando a relação entre turnover espacial e aninhamento tanto na composição de espécies (a) quanto na composição de famílias (b). ...	43
Figura 2.5 –	A influência das variações ambientais em curta escala sobre o comportamento das comunidades arbóreas de cada um dos ambientes: paludoso, ripário, Floresta Atlântica Semidecidual típica, corredor/borda e inselberg é demonstrada a partir da variação nas taxas de recrutamento (a), Mortalidade (b), Turnover (c) e Mudança Líquida (d) para número de indivíduos.	43
Figura 2.6 –	Variação nas taxas de Ganho (a), Perda (b), Turnover (c) e Mudança Líquida (d) em termos de área basal nos quatro ambientes, paludoso, ripário, FAS típico, corredor/borda e inselberg no município de Coqueiral, MG.....	44
Figura 2.7 –	Variações nas taxas de diversidade filogenética dos ambientes estudados, demonstrando como as variações em curta escala influenciam os processos evolutivos nas comunidades arbóreas estudadas. (a) resultados para a diversidade filogenética sensu stricto (PDss), (b) seu equivalente padronizado para variação na riqueza de espécies (ses.PDss), (c) e (d) mostram as medidas padronizadas de distância filogenética média entre pares (ses.MPD) e distância média do vizinho mais próximo (ses.MNTD).....	45

CAPÍTULO 3

Figura 3.1 –	Distribuição das 106 áreas de afloramentos rochosos (inselbergs e florestas rupícolas - FR) distribuídas nos Domínios Amazônico, Atlântico, do Cerrado e da Caatinga na América do Sul com suas respectivas classificações (símbolos). Em (a) o mapa representa a precipitação anual (mm) e em (b) a temperatura mínima (°C).....	58
--------------	---	----

Figura 3.2 –	O dendrograma (clustering analyses) com dados de presença e ausência de espécies arbóreas para 106 áreas amostradas na América do Sul, compostas por inselbergs decíduais, semidecíduais e ombrófilos e florestas rupícolas (RF) semidecíduais e ombrófilas. O rótulo de cada nó é a probabilidade da configuração apresentada ocorrer após 999 randomizações (bootstrap).	61
Figura 3.3 –	Variações nas taxas de diversidade filogenética dos ambientes rochosos analisados, (a) resultados para a Riqueza de espécies (b) diversidade filogenética sensu stricto padronizada para variação na riqueza de espécies (ses.PDss), (c) e (d) mostram as medidas padronizadas de Distância Média de Pares (ses.MPD) e Distância Média entre Vizinhos mais Próximos (ses.MNTD). As siglas correspondem à: ID – Inselberg Decidual, IS – Inselberg Semidecidual, IO – Inselberg Ombrófilo, FRS – Floresta Rupícola Semidecidual e FRO – Floresta Rupícola Ombrófila.	62
Figura 3.4 –	Resultado da variação da métrica de diversidade filogenética ses.MPD entre os ambientes rochosos analisados quando uma das áreas da Floresta Rupícola ombrófila, com número elevado de Eudicotiledoneas (Uiramutã) é retirada da análise. As siglas correspondem à: ID – Inselberg Decidual, IS – Inselberg Semidecidual, IO – Inselberg Ombrófilo, FRS – Floresta Rupícola Semidecidual e FRO – Floresta Rupícola Ombrófila.	63
Figura 3.5 –	Mapa de classificação das áreas rochosas amostradas distribuídas na América do Sul juntamente com os clusters das análises de diversidade filogenética beta, COMDIST e COMDISTNT.	65

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

- Tabela 1.1 – A distribuição filogenética esperada de espécies para uma amostra em grande escala espacial considerando suas combinações com processos ecológico..... 25

CAPÍTULO 2

- Tabela 2.1 – Fórmulas para as taxas de dinâmica temporal, onde N_0 é o número inicial de indivíduos; m é o número de indivíduos mortos; r é o número de indivíduos recrutados; N_t é o total final de indivíduos; AB_t é a área basal final; AB_0 é a área basal inicial; AB_r é a área basal dos recrutados; AB_g é a área basal adquirida; AB_m é a área basal dos indivíduos mortos; AB_l é a área basal perdida. O parâmetro utilizado para calcular as fórmulas é representado por N = número de indivíduos e AB = área basal..... 39
- Tabela 2.2 – A porcentagem de Magnoliídeas e Eudicotiledôneas presente em cada um dos ambientes estudados, em termos de ocorrência e não abundância, riqueza, número de indivíduos e porcentagem de espécies únicas por ambiente permite inferências sobre como as variações ambientais em curta escala influenciam as comunidades arbóreas estudadas..... 45

CAPÍTULO 3

- Tabela 3.1 – Porcentagens de Magnoliídeas e Eudicotiledôneas arbóreas e a média altitudinal (assim como seus valores mínimo e máximo) presentes nos inselbergs e nas florestas rupícolas de 106 áreas amostradas na América do Sul. 61
- Tabela 3.2 – Valores do critério de informação Delta Akaike (AIC) para diferentes modelos com o objetivo de explicar a variação na riqueza de espécies e nas métricas de diversidade filogenética da vegetação arbórea de ambientes rochosos (Inselbergs e Florestas Rupícolas na América do Sul)..... 64

APÊNDICE A

- Tabela A – Localização, altitude e deciduidade de cada uma das áreas utilizadas na amostragem. FR é floresta rupícola e I corresponde a inselberg. (continua)..... 74

SUMÁRIO

	CAPÍTULO 1 – INTRODUÇÃO GERAL	12
1	INTRODUÇÃO	13
2	REFERENCIAL TEÓRICO.....	14
2.1	Afloramentos rochosos	14
2.2	Áreas sujeitas a alagamentos	15
2.3	Gradiente altitudinal	15
2.4	Diversidade Filogenética	16
2.4.1	Os índices de diversidade e a Diversidade Filogenética	17
2.4.2	A Diversidade Filogenética como ferramenta	17
2.4.3	Medidas de Diversidade Filogenética.....	20
	REFERÊNCIAS.....	26
	Capítulo 2 – UMA ABORDAGEM ECOLÓGICA E EVOLUTIVA DE COMUNIDADES ARBÓREAS SOB DIFERENTES CONDIÇÕES DE ESTRESSE AMBIENTAL: DO SECO AO ALAGADO.....	33
1	INTRODUÇÃO	34
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	37
2.1	Descrição das áreas de estudo e coleta de dados.....	37
2.2	Análise dos dados.....	38
3	RESULTADOS.....	40
4	DISCUSSÃO	46
	REFERÊNCIAS.....	49
	Capítulo 3 – HISTÓRIA EVOLUTIVA DE COMUNIDADES ARBÓREAS EM AFLORAMENTOS ROCHOSOS DA AMÉRICA DO SUL	54
1	INTRODUÇÃO	55
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	57
3	RESULTADOS.....	60
4	DISCUSSÃO	66
	REFERÊNCIAS.....	69
	APÊNDICE A – Material suplementar.....	74

CAPÍTULO 1 – INTRODUÇÃO GERAL

RESUMO

O planeta tem enfrentado de maneira cada vez mais intensa as investidas do nosso sistema de consumo e estilo de vida sobre os recursos naturais. As pesquisas relacionadas à biologia da conservação se empenham em frear a destruição que causamos nos ecossistemas, seja pela compreensão de seu funcionamento e composição de espécies para que posteriormente seja possível reproduzi-las bem como pela criação de áreas protegidas. Em meio a esses esforços, a ecologia se aliou a estudos filogenéticos, fornecendo informações sobre processos ecológicos a partir da história evolutiva contada pelas métricas obtidas com a Diversidade Filogenética (DF). Apesar de haver críticas a respeito de possíveis falhas no uso dessa ferramenta, diversos pesquisadores defendem sua eficácia e seguem atestando seus benefícios para a conservação. Se concordarmos que precisamos agir de forma rápida e eficiente frente ao avanço da destruição dos ambientes naturais, concordaremos também que é necessário unir forças, criando novas estratégias. Nosso objetivo neste capítulo é fornecer informações para demonstrar como a DF pode ser utilizada em ecologia, além de caracterizar quais as condições de dureza ambiental de afloramentos rochosos, áreas sujeitas a alagamentos e em gradientes altitudinais capazes de impulsionar respostas adaptativas bem como de limitar a ocorrência de espécies.

Palavras-chave: Dureza ambiental. Gradiente altitudinal. Afloramento rochoso. Inselberg. Paludoso.

ABSTRACT

The planet has been facing ever more intensely the onslaughts of our consumption and lifestyle system on natural resources. Research related to conservation biology strives to curb the destruction that we cause in ecosystems, either by understanding their functioning and species composition so that later can be reproduced as well as by the creation of protected areas. In the midst of these efforts, ecology has been associated with phylogenetic studies, providing information on ecological processes from the evolutionary history inferred from the Phylogenetic Diversity (PD) metrics. Although there are criticisms regarding possible failures in the use of this tool, several researchers defend its effectiveness and continue attesting its conservation benefits. If we agree that we need to act quickly and efficiently in the face of the progress of the destruction of natural environments, we will also agree that it is necessary to join forces by creating new strategies. In this chapter we aim to provide information to demonstrate how PD can be used in ecology, as well as to characterize the environmental hardness conditions of rocky outcrops, areas subject to flooding and in altitudinal gradients, capable of boosting adaptive responses as well as limiting the occurrence of species.

Keywords: Environmental hardness. Altitudinal gradient. Rocky outcrops. Inselberg. Flooded.

1 INTRODUÇÃO

A abordagem da Diversidade Filogenética (DF) em Ecologia tem crescido nas três últimas décadas, objetivando a conservação dos processos responsáveis pela manutenção da biodiversidade (FAITH, 1992a; MORITZ, 2002). O desenvolvimento dessa ferramenta, apesar de envolver polêmicas entre profissionais mais conservadores, tem sido considerado crucial frente a atual crise ambiental (DAVIS; BUCKLEY, 2011). Assumindo a incapacidade de conservar todos os organismos, o método é uma maneira de fazer escolhas conscientes para a definição de prioridades (VANE-WRIGHT; HUMPHRIES; WILLIAMS, 1991). No atual cenário de fragmentação ambiental e de retrocessos na legislação que protege áreas naturais no Brasil (LAUDARES; OLIVEIRA; BORGES, 2013), a precisão em definir áreas prioritárias pode ser determinante para a conservação da capacidade de adaptação das espécies (RODRIGUES; BROOKS; GASTON, 2005).

Especial atenção deve ser dada às áreas sujeitas a extremos ambientais, já que tais condições são capazes de impulsionar respostas adaptativas (RÔÇAS; BARROS; SCARANO, 1997; SCARANO et al., 2001) e que, portanto, podem potencialmente abrigar uma parcela de DF distinta das demais regiões. Os padrões de distribuição da biodiversidade são a expressão da resposta dos organismos à combinação entre fatores ambientais (como clima, solo e relevo) e fatores bióticos (por exemplo, interações e restrição a dispersão). Ao longo do texto são indicados quais são os fatores limitantes em florestas sobre afloramentos rochosos em diferentes altitudes e florestas sujeitas a regimes de alagamentos, sejam eles permanentes ou sazonais. Bem como esclarecer como a ferramenta da DF pode ser utilizada em estudos de ecologia e para compreender quais os padrões filogenéticos e processos ecológicos são predominantes em condições de dureza ambiental.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Afloramentos rochosos

Afloramentos rochosos estão associados a filtros ambientais como intensa radiação solar, baixa disponibilidade hídrica e de nutrientes e escassez de substrato (ARAÚJO et al., 2017; POREMBSKI, 2007; SCARANO et al., 2001; SCARANO, 2002;). São caracterizados por se projetarem acima da superfície de terra circundante (FITZSIMONS; MICHAEL, 2017). São encontrados em todos os continentes na maioria das zonas climáticas e tipos de vegetação (TWIDALE, 2012), íngremes e isolados espacialmente, muitas vezes relativamente pouco perturbados (FITZSIMONS; MICHAEL, 2017). Os afloramentos rochosos de grande magnitude e em forma de cúpula são frequentemente denominados inselbergs devido ao formato que lembra o de uma ilha em paisagens relativamente planas (TWIDALE, 2012). A palavra Inselberg tem origem alemã, onde “Insel” significa ilha e “Berg” montanha. Como o próprio nome sugere, estes ecossistemas constituem modelos para investigação de questões acerca das consequências da fragmentação de habitats, como tamanho mínimo viável de populações e conectividade (POREMBSKI; BARTHLOTT, 2000a). Ocorrem predominantemente nos trópicos e a rocha matriz é, em sua maioria, graníto-gnaiss (BARTHLOTT et al., 1996; SEINE; POREMBSKI; BARTHLOTT, 1996).

Elementos antigos, datados de mais de 50 milhões de anos (BREMER; JENNINGS, 1978 citado por POREMBSKI, 2000), tratam-se de sistemas geologicamente uniformes adequados para análises comparativas em todos os continentes (POREMBSKI; BARTHLOTT, 2000a). Devido às condições microclimáticas severas, como a escassez de substrato e a alta incidência luminosa (POREMBSKI, 2000), as comunidades vegetais que habitam afloramentos rochosos contrastam fortemente com a vegetação circundante (BARTHLOTT et al., 1996; POREMBSKI; BARTHLOTT, 2000b). Superfícies de rocha exposta cobertas por líquens; canais de drenagem (cobertos por cianobactérias e líquens); fendas de rocha (nicho disponível tanto para vegetação herbácea como arbórea); piscinas de rocha (sazonalmente alagadas) colonizadas por vegetação efêmera; depressões planas com solo jovem e pedregoso (abrigo comunidades sazonalmente inundadas); solo turfoso onde se desenvolve vegetação herbácea durante a estação chuvosa; florestas semidecíduas sobre a rocha (muitas vezes com árvores xerófitas) e a vegetação adjacente ao inselberg, com árvores de grande porte (sobre solos mais profundos) são alguns habitats que podem ser encontrados associados aos inselbergs (BARTHLOTT et al., 1996).

2.2 Áreas sujeitas a alagamentos

Em outro extremo no que diz respeito à disponibilidade hídrica, estão as regiões naturalmente inundadas. Essas áreas podem ser originadas devido à intensos períodos de precipitação, assim como pela exposição do lençol freático associado ao relevo, podendo ser alagadas permanentemente ou em caráter temporário (SCARANO et al., 1997). No Brasil, recebem uma série de nomes dentre eles matas turfosas, florestas paludosas, matas de baixada, matas brejosas, matas higrófilas, matas de banhado, matas de várzea, florestas ripárias e matinha palustre ou pantanosa (DORNELES; WAECHTER, 2004; METZGER; GOLDENBERG; BERNACCI, 1998; WAECHTER; JARENKOW, 1998). São formações naturalmente fragmentadas devido às condições necessárias para sua existência (KURTZ; GOMES; SCARANO, 2013). Esta característica somada ao conjunto de variáveis que influenciam sua formação resulta na grande heterogeneidade da estrutura e composição florística (GUILHERME et al., 2013; LEITÃO-FILHO, 1982; MARQUES; SILVA; SALINO, 2003; SCARANO, 2006), as quais podem ser composta por poucas espécies especialistas ou tolerantes e fortemente influenciada pela vegetação do entorno (KURTZ; GOMES; SCARANO, 2013). Além disso, condições estressantes decorrentes da saturação hídrica no solo, como a anoxia, limitam estes ambientes à baixa riqueza de espécies arbóreas (KURTZ; GOMES; SCARANO, 2013; METZGER; GOLDENBERG; BERNACCI, 1998), bem como à presença de alta densidade de árvores mortas (TONIATO; LEITÃO-FILHO; RODRIGUES, 1998). Essas peculiaridades os tornam ambientes frágeis, devido a baixa resiliência (SCARANO, 2006), fato que somado aos recentes retrocessos do Código Florestal Brasileiro (LAUDARES; OLIVEIRA; BORGES, 2013) faz com que mereçam especial atenção através de trabalhos que embasem a gravidade das perdas ocasionadas pelas mudanças propostas.

2.3 Gradiente altitudinal

A altitude é uma variável ambiental que sintetiza uma série de outras variáveis, como a temperatura mínima que tende a diminuir com a elevação (QIAN et al., 2016; SANDERS et al., 2007) e a umidade que aumenta em decorrência da interceptação de nuvens (chuva oculta) e menores perdas por evapotranspiração (BRUIJNZEEL et al., 2010; JARVIS; MULLIGAN, 2011). Assim, esses fatores têm forte influência sobre a distribuição das espécies (ALLEN; BROWN; GILLOOLY, 2002) em gradientes altitudinais, com a tendência de haver menor riqueza em maiores altitudes (QIAN et al., 2016; QIAN; RICKLEFS, 2016). Diversos

trabalhos com vegetação arbórea na região Neotropical identificaram Myrtaceae, Melastomataceae, Aquifoliaceae e Symplocaceae como as famílias mais representativas em maiores elevações (FRANÇA; STEHMANN, 2004; MEIRELES et al., 2008; OLIVEIRA-FILHO; FONTES 2000; POMPEU et al., 2014; SCHEER; MOCOCHINSKI; RODERJAN, 2011; WEBSTER, 1995), bem como aquelas consideradas típicas da parte inferior da montanha como Fabaceae (FRANÇA; STEHMANN, 2004; GENTRY 1995; MEIRELES et al. 2008; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; SCHEER; MOCOCHINSKI; RODERJAN, 2011). Essas formações florestais, que ocorrem em altitudes elevadas, também possuem altos níveis de endemismo (BRUIJNZEEL et al., 2010; LUNA-VEGA et al., 2001; STADTMÜLLER, 1987) e elevado número de espécies ameaçadas (BUBB et al., 2004).

Como a ocorrência de determinadas espécies está intimamente ligada às condições microclimáticas resultantes da altitude, o aquecimento global constitui uma das principais ameaças a esses ecossistemas (OLIVEIRA et al., 2014; STILL et al., 1999). Além do aumento da temperatura por si só já representar um entrave para espécies de ocorrência restrita nas maiores elevações, esse aumento também age sobre a formação de nuvens, que passa a ocorrer em maiores altitudes (STILL et al., 1999). Essas alterações são capazes, portanto, de modificar a composição de espécies das comunidades afetadas (CHEN et al., 2011).

2.4 Diversidade Filogenética

Segundo Kangas (1990), grandes perdas em biodiversidade são esperadas para áreas compostas por mosaicos complexos de formações vegetais que tendem a ser mais afetadas do que áreas homogêneas, considerando a singularidade de cada uma delas. É nesse contexto que começam a surgir os primeiros esboços do que seria a filogenia aplicada à conservação (FAITH, 1992a, b; MAY, 1990; VANE-WRIGHT; HUMPHRIES; WILLIAMS, 1991). Essa abordagem, incentivada pela perda de habitats e extinções decorrentes de séculos de exploração, objetiva garantir que a natureza permaneça capaz de se recuperar.

O termo Diversidade Filogenética (DF) foi definido inicialmente por Faith (1992a, b) como a soma do comprimento de todos os ramos de uma determinada árvore filogenética. Entretanto no texto que segue, o termo será utilizado para tratar todos os índices que utilizam a topologia das árvores (cladística) ou que trabalham com idades conhecidas dos ramos para fazer inferências sobre processos ecológicos dominantes em comunidades, bem como para definição de áreas prioritárias para a conservação baseadas na diversidade de características.

2.4.1 Os índices de diversidade e a Diversidade Filogenética

A necessidade de organizar sistematicamente as espécies (JUDD et al., 2009) e agrupá-las de acordo com padrões observados é característica dos naturalistas e até hoje um dos objetivos centrais da Biologia (CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009). Sejam estes padrões temporais, dentro da dinâmica de comunidades (PAULA; GROENEVELD; HUTH, 2015; PESSOA; ARAUJO, 2014; SARMIENTO et al., 2003), latitudinais (HAWKINS, 2001), altitudinais (BRIDLE; GAVAZ; KENNINGTON, 2009; OLIVEIRA-FLHO; FONTES, 2000; POMPEU et al., 2014; WHITTAKER, 1973) ou utilizando a abordagem recente da filogenia (BATALHA et al., 2011; CADOTTE et al., 2009; EGOROV et al., 2014; GASTAUER; MEIRA-NETO, 2014; ROSSATO, 2014; VAN MEERBEEK; HELSEN; HERMY, 2014; WEBB, 2000). Entretanto, por mais que o tema seja debatido e que tentemos sempre compreender a diversidade biológica, ela permanece sem uma definição consenso. Talvez isso ocorra por englobar um número extenso de variáveis, as quais em conjunto estruturam comunidades complexas. Dessa maneira, este grande número de aspectos que a compõe exige generalizações, os quais ocasionam a perda de informações (RICOTTA, 2005). Além disso, é importante enfatizar que índices de diversidade e diversidade biológica não são sinônimos, a abordagem do primeiro é estatística e do segundo, biológica (PIELOU, 1980).

Apesar de suas limitações, as investigações sobre a biodiversidade são cada vez mais necessárias devido as crescentes pressões sobre as comunidades naturais (ZACHOS; HABEL, 2011). Neste contexto, o pensamento evolutivo surge como mais uma ferramenta para construção deste conhecimento, a chamada biodiversidade global ou diversidade total (FAITH, 2008). Estes termos não tratam apenas da variedade de formas de vida, genes, espécies e ecossistemas como conhecemos tradicionalmente, mas sim da grande quantidade de variação de características dentro destes níveis que permanece desconhecida para a ciência (FAITH, 2005). Esta definição traz consigo uma gama de novos parâmetros que auxiliam na definição de áreas prioritárias para a conservação (FAITH, 2008).

2.4.2 A Diversidade Filogenética como ferramenta

Segundo Magurran (2004), a DF é uma forma de quantificar a diversidade biológica, utilizando as relações filogenéticas das espécies presentes em uma dada comunidade. Ela reflete a história evolutiva de um conjunto de espécies (FAITH, 1994) e pode ser equiparada com potencial evolutivo (FOREST et al., 2007), além de possibilitar com dados taxonômicos

e filogenéticos, a indicação de áreas prioritárias para conservação (FAITH, 1994). A DF considera, portanto, que as espécies que existem hoje são parte da matéria-prima para que os processos evolutivos futuros ocorram (MORITZ, 2002; RODRIGUES; BROOKS; GASTON, 2005). Desta forma, o objetivo central nesta abordagem não é proteger mais espécies, mas sim o maior número possível de características de um determinado grupo de organismos, maximizando o potencial evolutivo (FAITH, 1992a).

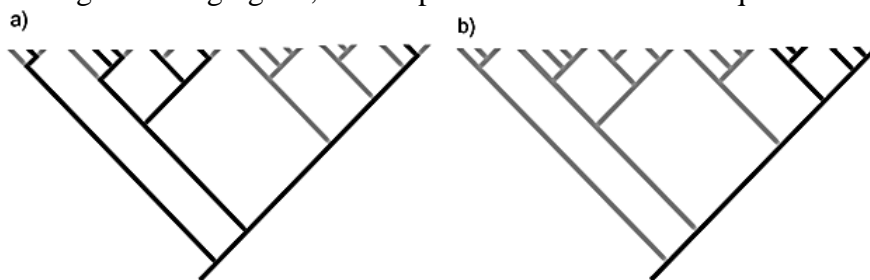
Elton (1946), observando comunidades de plantas e animais concluiu que o peso da exclusão competitiva pelo mesmo recurso entre espécies congênicas é maior do que entre espécies de gêneros distintos. O autor chega a esta conclusão a partir da composição de espécies do banco regional comparada à de comunidades locais, onde o número de espécies do mesmo gênero é reduzido, sendo esta uma das primeiras tentativas de inferir sobre processos ecológicos em comunidades biológicas utilizando as informações filogenéticas. Entretanto, somente algumas décadas depois, com o trabalho de May (1990), este tipo de análise foi reconhecida por seu potencial para definição de áreas prioritárias para conservação, unindo a ecologia e a sistemática filogenética. *“Some may find it surprise that taxonomy, embodied in the hierarchial trees of systematists stands alongside ecology in the emerging calculus. There should be no surprise. Without taxonomy to give shape to the bricks and sistematics to show how to put them together, the house of biological scienci is a meaningless jungle”*. Já a utilização das medidas de ramos baseadas na idade de especiação dos táxons, apesar de ter sido idealizada por Faith em 1992 como uma medida de DF, recentemente tem ganhado força devido a avanços moleculares que tornam possíveis as propostas do autor.

Embora o uso da filogenia na análise e compreensão de comunidades tenha se tornado concreto nos últimos anos há autores que defendem que nem sempre ela será uma ferramenta melhor que a riqueza para descrição da diversidade quando se é pretendido determinar áreas prioritárias para a conservação (RODRIGUES; BROOKS; GASTON, 2005). Winter, Devictor e Schweiger (2013) acreditam que os benefícios potenciais da DF para a conservação ainda são ambíguos e os consideraram incertos em relação a alguns argumentos centrais dos defensores da DF como (i) raridade; (ii) riqueza; (iii) a DF como um indicador da diversidade funcional; e (iv) a DF como um indicador do potencial evolutivo. Além disso, existem obstáculos para que a DF seja adotada no planejamento de políticas da conservação, dentre eles o fato de que os formuladores dessas políticas tendem a se concentrar em metas claras com perspectivas para anos ou décadas, o que não se aplica quando o objetivo é a preservação de processos evolutivos que ocorrem de forma lenta e muitas vezes imperceptível (MACE; PURVIS, 2008). Maier (2012) afirma que apesar de ser baseada na diversidade de

características de um grupo de espécies, a DF não fornece lista alguma de características. Este autor ainda faz críticas relacionadas ao compartilhamento de características em função de ancestrais comuns, afirmando que no caso de evolução convergente o pressuposto não se aplicaria.

Em defesa da DF há trabalhos que embasam as vantagens de sua utilização, assim como também suas falhas e possíveis formas de corrigi-las. Quanto às críticas relacionadas ao cálculo da riqueza representar a DF, Faith (2013) afirma que a correspondência entre os valores não significa que a DF não é uma medida informativa, afirmação corroborada por outros trabalhos que também destacam a diferença (SCHWEIGER et al., 2008; SECHREST et al., 2002; POTTER; WOODALL, 2012; THOMAS, 2008; YESSON; CULHAM, 2006). No trabalho de Yesson e Culham (2006), foram estimadas as chances de perda de espécies do gênero *Cyclamen* na região mediterrânea frente as mudanças climáticas, através de modelos bioclimáticos e da filogenia. Se este resultado é analisado somente através da riqueza, não é possível perceber que as perdas em DF não são tão altas quanto se o padrão filogenético das espécies resistentes fosse agregado, já que cada uma das grandes linhagens conserva representantes com chances de sobrevivência (FIGURA 1.1).

Figura 1.1 – O cladograma a corresponde ao resultado encontrado por Yesson e Culham, (2006), onde os ramos escuros representam as espécies do gênero *Cyclamen* relativamente pouco afetadas pelas mudanças climáticas com padrão filogenético disperso e os ramos claros as mais afetadas. O cladograma b é hipotético representando a perda do mesmo número de espécies com padrão filogenético agregado, onde a perda de DF é maior do que no cenário anterior.



Fonte: Adaptado de Yesson e Culham (2006).

Huang, Stephens e Gittleman (2012) concluem que a DF fornece uma ligação mais forte para diversidade de traços funcionais do que o simples uso de espécies. Já no que tange o potencial evolutivo, Redding, Dewolff e Mooers (2010), estudando primatas, observaram que terminais das extremidades de ramos mais longos apresentaram maiores diferenças morfológicas, ecológicas e comportamentais quando comparados à espécies de ramos mais

curtos. Faith (2013) afirma que apesar de se basear em um conjunto de características, o método não pretende gerar uma lista das mesmas, já que trata justamente do montante de características desconhecida para a ciência. Quanto ao compartilhamento de características devido à evolução convergente, Faith (1996) propõe a utilização de habitats compartilhados em vez de ancestrais na análise das características.

Há ainda, pesquisadores que interpretam a DF como uma medida que se destina a substituir as demais análises convencionais, ignorando as inúmeras facetas da biodiversidade (MAIER, 2012). De acordo com Faith (2013), esta afirmação não condiz com a realidade do método, uma vez que a abordagem da DF descreve apenas um de seus vários níveis. Apesar das polêmicas levantadas a seu respeito, a DF é uma medida de diversidade que almeja a preservação não somente de um determinado número de espécies mas também dos processos evolutivos que as produzem e mantêm (FAITH, 2008), garantindo que a capacidade de adaptação e evolução dos organismos junto às novas circunstâncias ambientais seja preservada (FOREST et al., 2007; HENDRY et al., 2011; MACE; PURVIS, 2008). No atual cenário de mudanças climáticas e sobre-exploração dos recursos naturais, a DF tem sido considerada um símbolo ressonante da atual crise da biodiversidade (DAVIS; BUCKLEY, 2011).

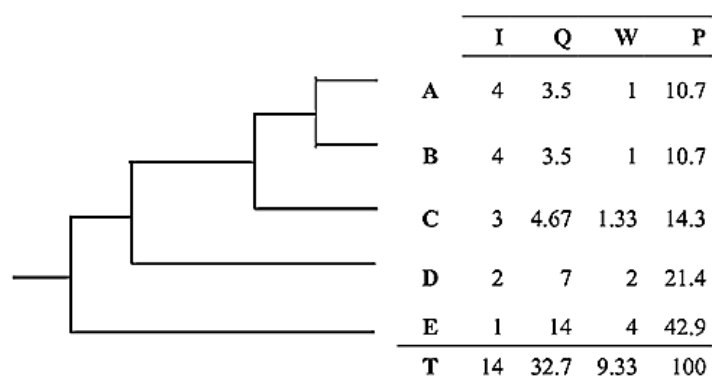
2.4.3 Medidas de Diversidade Filogenética

Segundo Winter, Devictor e Schweiger (2013), as métricas utilizadas para quantificar e representar a DF são muitas e precisam ser esclarecidas. No recente trabalho de Tucker et al. (2016) é possível encontrar todas as métricas já publicadas e dividi-las de acordo com suas aplicações: para descrição de comunidades em larga escala (β diversidade) ou para fazer inferências acerca de apenas uma comunidade (α diversidade). É importante destacar, que apesar de muito diversos, os índices compartilham muitas características (VELLEND et al., 2010).

Vane-Wright, Humphries e Williams (1991) apresentaram considerável preocupação a respeito da conservação da biodiversidade global, entretanto, sem utilizar a terminologia “Diversidade Filogenética”. Os autores propuseram um índice baseado em cladística (topologia de árvores filogenéticas), a partir do qual os *taxa* recebem diferentes valores de importância e o chamaram de distinguibilidade taxonômica. Sendo uma forma de quantificar a DF sem que para isto o tamanho dos ramos seja conhecido. Por meio do cladograma (FIGURA 1.2) é possível exemplificar os cálculos das derivações do índice, com o intuito que

o mesmo reflita a proporção da contribuição de cada táxon para a diversidade total do grupo desejado.

Figura 1.2 – Exemplo das derivações do índice de distinguibilidade taxonômica baseado em uma árvore completamente resolvida (sem politomias) contendo cinco terminais (A-E). A coluna I representa a quantos grupos cada espécie pertence dentro deste sistema apresentado (ex. A pertence aos grupos: AB, ABC, ABCD e ABCDE); Q corresponde ao Total de I dividido pelo valor de informação taxonômica calculado para cada terminal (I); a coluna W dá o peso padronizado para cada terminal, sendo o resulta dos valores Q de cada *taxon* divididos pelo menos valor de Q (neste caso, $Q_{\min} = 3.5$) e P é a porcentagem de contribuição de cada terminal.

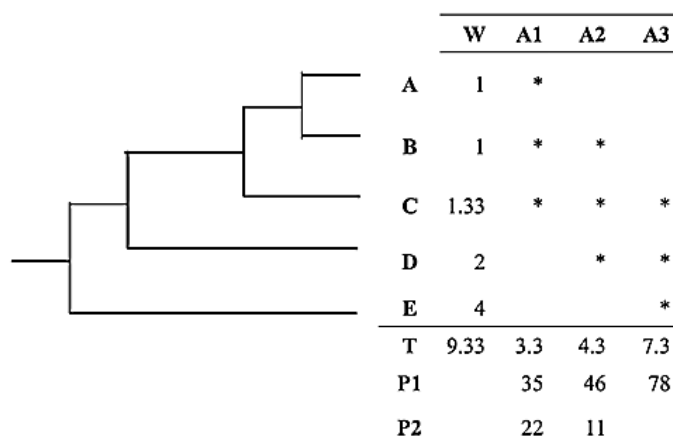


Fonte: Adaptado de Vane-Wright, Humphries e Williams (1991).

Tais cálculos podem ser úteis na otimização da escolha de áreas prioritárias para a conservação, considerando que as espécies não estão distribuídas uniformemente pelo globo (VANE-WRIGHT; HUMPHRIES; WILLIAMS, 1991). Para tanto, o conceito de complementaridade é adicionado, indicando como seria o procedimento para que a diversidade total conservada possa ser aumentada com a adição de novas áreas. A partir da mesma árvore utilizada anteriormente, é demonstrada a escolha de áreas prioritárias para conservação (A1, A2, A3) de três formas: (i) sem a distinguibilidade taxonômica; (ii) utilizando a distinguibilidade taxonômica e (iii) utilizando tanto a distinguibilidade taxonômica quanto a complementariedade (Figura 1.3). Sem dar diferentes pesos para as espécies (i), a partir dos valores da riqueza as três áreas seriam igualmente classificadas e se utilizarmos endemismos, as áreas um e três teriam os mesmos valores, impossibilitando a decisão. Em um segundo cenário (ii), a partir dos valores totais de distinguibilidade taxonômica (W) constatamos que a área três é prioritária, visto que abriga 78% da diversidade total do grupo em questão. Partindo para a decisão sobre uma segunda área a ser conservada, utilizando apenas este conceito, a área dois seria escolhida. Entretanto, se consideramos a complementariedade (iii) e assumirmos que a região três, que abriga as espécies C, D e E. é

conservada, agora o interesse se volta para a preservação das espécies A e B, que compõem o sistema. Assim se repetirmos os cálculos utilizando apenas estes terminais, veremos que a área um contribuirá de forma complementar para a conservação de todas as espécies do sistema.

Figura 1.3 – Utilização da distinguibilidade taxonômica e da complementaridade para a escolha de áreas para a conservação da biodiversidade global. Onde a coluna W traz os valores do índice de distinguibilidade taxonômica e A1, A2, A3 são áreas distintas para as quais é dada a distribuição das espécies do conjunto. Os valores de T são o somatório de W para cada área. P1 corresponde à porcentagem de contribuição de cada área para a conservação do sistema e P2 é a porcentagem de contribuição das áreas 1 e 2 complementarmente à área 3.



Fonte: Adaptado de Vane-Wright, Humphries e Williams (1991).

Como dito anteriormente, a determinação da Diversidade Filogenética de um conjunto de espécies é calculada a partir da soma do comprimento total de todos os ramos de uma árvore filogenética (FAITH, 1992a, b). Cada segmento entre quaisquer dois *taxa*, nós ou bifurcações na árvore é chamado de ramo e quando se pretende saber o valor para um subconjunto de espécies dentro da árvore, acrescenta-se no cálculo apenas os ramos do conjunto observado.

Ainda segundo Faith (1992a, b) o comprimento dos ramos guarda informações de mudanças evolutivas. O termo “característica” representará, no decorrer do texto, os estados de caracteres contidos nos ramos. Assim, espera-se encontrar ancestrais comuns em *taxa* que compartilham características e que quanto mais longo/velho for o ramo maior é o valor da DF presente no mesmo. Entretanto, o número de características é uma medida de difícil estimativa, sendo este o motivo da necessidade de dados moleculares, que tornam possível datar eventos de especiação (FAITH, 1992b). O autor propõe ainda uma série de índices que auxiliam na tomada de decisões para a conservação da maior DF possível. Dentre eles estão,

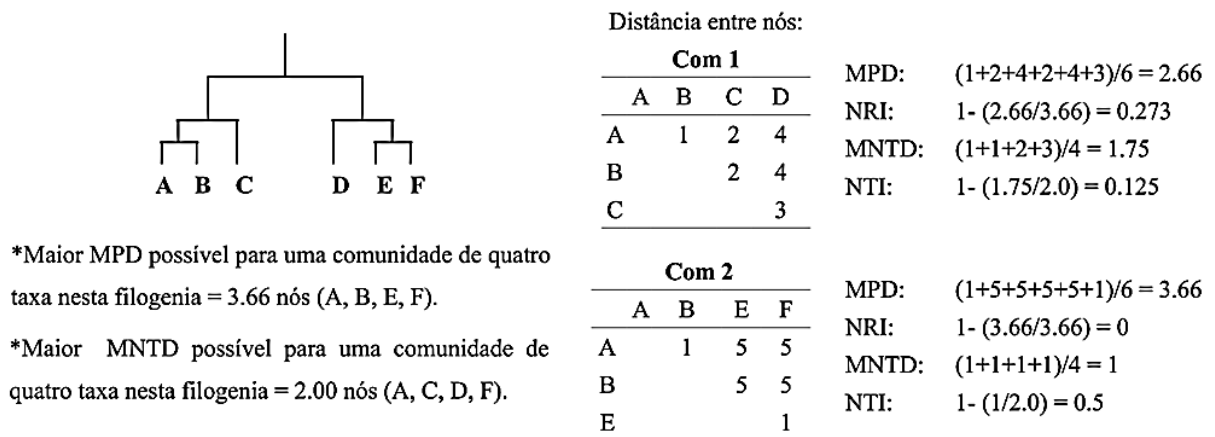
endemismo (FAITH; REID; HUNTER, 2004) que tem o mesmo sentido utilizado nas práticas conservacionistas, e complementaridade (FAITH; REID; HUNTER, 2004; VANE-WRIGHT; HUMPHRIES; WILLIAMS, 1991). A perda de determinado grupo de espécies pode ser representada também pelo número de caracteres endêmicos perdidos caso os *taxa* estejam agrupados em apenas um clado (por exemplo, CRAWFORD; LIPS; BERMINGHAM, 2010). Se considerarmos a ocorrência das mesmas espécies em mais de uma localidade, então, sua perda não irá representar a perda completa das características associadas a elas. A esta situação aplica-se o conceito de complementaridade, já que se as áreas forem consideradas em conjunto, são complementares filogeneticamente. A descrição de outros índices propostos pelo autor pode ser encontrada em uma revisão feita por ele (FAITH, 2013).

Webb (2000) acredita que quantificar a estrutura filogenética é um passo inicial para compreensão de como as relações filogenéticas são relacionados aos processos ecológicos dentro de comunidades. Para tanto, é preciso obter índices que estimem sua proximidade filogenética global. Assim, o autor propõe que uma comunidade composta por muitas espécies do mesmo gênero, por exemplo, teria um alto índice líquido de parentesco, enquanto outra, onde todas as espécies pertencem a clados distintos teria um índice menor. Tendo essa afirmação como premissa, sugere que se a semelhança ecológica é correlacionada com a proximidade filogenética, este índice também refletiria a similaridade ecológica das espécies da comunidade. Cabe ressaltar que a premissa de que espécies próximas são mais semelhantes do que espécies distantes dentro da filogenia é a base para o método comparativo na biologia, que surge na tentativa de sanar o viés proveniente do compartilhamento de características nos terminais devido a ancestrais comuns (HARVEY; PAGEL, 1991). A dificuldade de obter dados ideais, ou seja a idade do evento de especiação sofrido pelo ancestral comum de um dado grupo de espécies, ou pela diferença em pares de bases das mesmas era e ainda é inviável. Além disso, não há garantia de que a taxa de variação molecular seja a mesma em diferentes linhagens, o que exige o sequenciamento de vários genes por espécie (WEBB, 2000).

Desta forma, Webb (2000) propõe um método simples e segundo o próprio autor, limitado, considerando apenas a topologia da filogenia, estimando o parentesco usando o número de nós entre duas espécies em alguma árvore filogenética de referência. Essas árvores podem ser construídas a partir de filogenias publicadas com base em dados moleculares (por exemplo, APG, IV). O autor destaca duas limitações do método, a primeira relacionada ao fato das medidas obtidas serem relativas a uma filogenia particular utilizada como referência, sendo que a única forma de evitar isso é utilizando a filogenia de todas as plantas existentes. A

segunda é devido a riqueza de espécies dos clados influenciarem o nível de parentesco entre duas espécies deste mesmo clado, ao contrário das estimativas da idade do ancestral comum mais recente, esta não é uma medida independente. Cientes de suas limitações, podemos portanto, usar o número de nós (x) que separa dois *taxa* em uma filogenia como uma medida de seu parentesco, em relação a outros *taxa* de um conjunto particular de espécies (Npool). A rede de parentesco de uma comunidade em particular (N_c , que é um subconjunto do Npool) é então representada pelo número de nós (contidos no Npool), separando todas os possíveis pares de *taxa* de N_c . Assim, poderão ser obtidos valores de Distância Média de Pares (MPD, Mean Pairwise Distance) e Distância Média entre Vizinhos mais Próximos (MNTD, Mean Nearest *Taxon* Distance) (FIGURA 1.4) (WEBB, 2000; WEBB et al., 2002). Para testar a existência de agrupamento ou dispersão filogenética, o autor ainda propõe o cálculo do valor do índice de parentesco líquido (NRI, Net Relatedness Index) e do índice de táxon mais próximo (NTI, Nearest *Taxon* Index) (FIGURA 1.4), onde valores positivos de NRI e NTI indicam agrupamento filogenético, e valores negativos dispersão filogenética (TABELA 1.1) (WEBB, 2000).

Figura 1.4 – Ilustra o cálculo das métricas Distância Média de Pares e Distância Média entre Vizinhos mais Próximos (MPD e MNTD) e dos índices de parentesco líquido e do táxon mais próximo (NRI e NTI) de duas comunidades (A, B, C, D e A, B, E, F) desenhadas a partir do pool regional de espécies (A, B, C, D, E, F) para o qual é apresentada uma filogenia hipotética. *Representa os cálculos prévios para a obtenção das métricas e dos índices.



Fonte: Adaptado de Webb (2000).

Tabela 1.1 – A distribuição filogenética esperada de espécies para uma amostra em grande escala espacial considerando suas combinações com processos ecológico.

Processo ecológico dominante	Traços ecológicos filogeneticamente	
	conservados	convergentes
Filtro ambiental	Agrupado	Disperso
Exclusão competitiva	Disperso	Aleatório

Fonte: Adaptado de Webb et al. (2000).

Como dito ao início desta sessão, são muitos os índices que se propõem a descrever a DF e é consenso que quando disponíveis, os dados referentes ao tamanho dos ramos devem ser utilizados trazendo maior precisão aos resultados. Entretanto, a topologia das árvores é considerada um substituto razoável para seu cálculo (SCHWEIGER et al., 2008).

REFERÊNCIAS

- ALLEN, A. P.; BROWN, J. H.; GILLOOLY, J. F. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. **Science**, Washington, v. 297, n. 5586, p. 1545-1548, 2002.
- APG – ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of Linnean Society**, London, v. 181, n. 1, p. 1–20, 2016.
- ARAUJO, F. C. et al. Adaptive strategy of tree communities on an environmental harshness hinterland inselberg in Minas Gerais, Brazil. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 65, n. 5, p. 463-470, 2017.
- BARTHLOTT, W. et al. Phytogeography and vegetation of tropical inselbergs. In: GUILLAUMET, J.-L.; BELIN, M.; PUIG, H. (Eds.). **Phytogéographie tropicale: réalités et perspectives**. Paris: ORSTOM, 1996. p. 15-24.
- BATALHA, M. A. et al. Phylogeny, traits, environment, and space in Cerrado plant communities at Emas National Park (Brazil). **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, Madrid, v. 206, n. 11, p. 949-956, 2011.
- BREMER, H.; JENNINGS, J. Inselbergs/Inselberge. **Zeitschrift für Geomorphologie**, suppl. 31, 1978.
- BRIDLE, J. R.; GAVAZ, S.; KENNINGTON, W. J. Testing limits to adaptation along altitudinal gradients in rainforest Drosophila. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 276, p. 1507-15, 2009.
- BRUIJNZEEL, L. A. et al. Tropical montane cloud forests: state of knowledge and sustainability perspectives in a changing world. In: BRUIJNZEEL, L. A.; SCATENA, F. N.; HAMILTON, L. S. (Eds.). **Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management**. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. p. 691-740.
- BUBB, P. et al. **Cloud forest agenda**. Cambridge: UNEP-WCMC, 2004. Disponível em: <http://www.unep-wcmc.org/resouces/publications/UNEP_WCMC_bio_series/20.htm>. Acesso em: 20 fev. 2019.
- CADOTTE, M. W. et al. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. **PloS One**, San Francisco, v. 4, n. 5, p. e5695, 2009.
- CHEN, I. C. et al. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. **Science**, Washington, v. 333, n. 6045, p. 1024-1026, 2011.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, São Paulo, v. 9, n. 3, p. 93-103, 2009.

CRAWFORD, A. J.; LIPS, K. R.; BERMINGHAM, E. Epidemic disease decimates amphibian abundance, species diversity, and evolutionary history in the highlands of central Panama. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, New Jersey, v. 107, n. 31, p.13777-13782, 2010.

DAVIES, T. J.; BUCKLEY, L. B. Phylogenetic diversity as a window into the evolutionary and biogeographic histories of present-day richness gradients for mammals. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, London, v. 366, n. 1576, p. 2414-2425, 2011.

DORNELES, L. P. P.; WAECHTER, J. L. Fitossociologia do componente arbóreo na floresta turfosa do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, Rio Grande do Sul, Brasil. **Acta Botanica Brasílica**, São Paulo, v. 18, n. 1, p. 815-824, 2004.

EGOROV, E. et al. Does land-use intensification decrease plant phylogenetic diversity in local grasslands? **PloS One**, San Francisco, v. 9, n. 7, e103252, 2014.

ELTON, C. Competition and the structure of ecological communities. **Journal of Animal Ecology**, London, v. 15, n. 1, p.54-68, 1946.

FAITH, D. P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. **Biological Conservation**, Oxon, v. 61, n. 1, p. 1-10, 1992a.

FAITH, D. P. Systematics and conservation: on predicting the feature diversity of subsets of taxa. **Cladistics**, New York, v. 8, n. 1, p. 361-373, 1992b.

FAITH, D. P. Phylogenetic pattern and the quantification of organismal biodiversity. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, London, v. 345, p. 45-58, 1994.

FAITH, D. P. Conservation priorities and phylogenetic pattern. **Conservation Biology**, Melbourne, v. 10, p. 1286-1289, 1996.

FAITH, D. P. Global biodiversity assessment: integrating global and local values and human dimensions. **Global Environmental Change**, Oxon, v. 15, p. 5-8, 2005.

FAITH, D. P. Phylogenetic Diversity and Conservation. In: CARROLL, S. P.; FOX, C. W. (Eds.). **Conservation biology: evolution in action**. New York: Oxford University Press, 2008. p. 99-115.

FAITH, D. P. Biodiversity and evolutionary history: useful extensions of the PD phylogenetic diversity assessment framework. **Annals of the New York Academy of Sciences**, New York, v. 1289, p. 69-89, 2013.

FAITH, D. P.; REID, C. A. M.; HUNTER, J. Integrating phylogenetic diversity, complementarity, and endemism for conservation assessment. **Conservation Biology**, Melbourne, v. 8, n. 1, p. 255-261, 2004.

FITZSIMONS, J. A.; MICHAEL, D. R. Rocky outcrops: a hard road in the conservation of critical habitats. **Biological conservation**, Oxon, v. 211, p. 36-44, 2017.

FOREST, F. et al. Interactions, environmental sorting and chance: phylostructure of a tropical forest assembly. **Folia Geobotanica**, Prague, v. 49, n. 3, p. 443-459, 2014.

FRANÇA, G. S.; STEHMANN, J. R. Composição florística e estrutura do componente arbóreo de uma floresta altimontana no município de Camanducaia, Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, n. 1, p. 19-30, 2004.

GASTAUER, M.; MEIRA-NETO, J. A. A. Interactions, environmental sorting and chance: phylostructure of a tropical forest assembly. **Folia Geobotanica**, Prague, v. 49, n. 3, p. 443-459, 2014.

GENTRY, A. H. Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests. In: CHURCHILL, S. P. et al. (Eds.). **Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests**. 1. ed. New York: The New York Botanical Garden, 1995. p. 103-126.

GUILHERME, F. A. G. et al. Tree community structure in a Neotropical swamp forest in Southeastern Brazil. **Bioscience Journal**, Oxford, v. 29, n. 4, p. 1007-1016, 2013.

HARVEY, P. H.; PAGEL, M. D. **The comparative method in evolutionary biology**. 1. ed. New York: Oxford University Press, 1991. 248 p.

HAWKINS, B. A. Ecology's oldest pattern? **Trends in Ecology & Evolution**, London, v. 16, n. 8, p. 470, 2001.

HENDRY, A. P. et al. Evolutionary principles and their practical application. **Evolutionary Applications**, Hoboken, v. 4, n. 2, p. 159-183, 2011.

HUANG, S.; STEPHENS, P. R.; GITTLEMAN, J. L. Traits, trees and taxa: global dimensions of biodiversity in mammals. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, London, v. 279, n. 1749, p. 4997-5003, 2012.

JARVIS, A.; MULLIGAN, M. The climate of tropical montane cloud forests. **Hydrological Processes**, Aberdeen, v. 25, n. 1, p. 327-343, 2011.

JUDD, W. S. et al. **Sistemática Vegetal: Um Enfoque Filogenético**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 632 p.

KANGAS, P. Deforestation and diversity of life zones in the Brazilian Amazon: a map analysis. **Ecological Modelling**, Maryland, v. 49, n. 1, p. 267-275, 1990.

KURTZ, B. C.; GOMES J. C.; SCARANO, F. R. Structure and phytogeographic relationships of swamp forests of Southeast Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 27, n. 4, p. 647-660, 2013.

LAUDARES, S. S. A.; OLIVEIRA, A. L.; BORGES, L. A. C. Novo código florestal: o que deixa a desejar? **Periódico Eletrônico Fórum Ambiental da Alta Paulista**, Tupã, v. 9, n. 5, p. 113-125, 2013.

LEITÃO-FILHO, H. F. Aspectos taxonômicos das florestas do Estado de São Paulo. **Silvicultura em São Paulo**, São Paulo, v. 16, n. 1, p. 197-206, 1982.

- LUNA-VEGA, I. et al. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. **Plant Systematics and Evolution**, Wien, v. 228, n. 3-4, p. 229-239, 2001.
- MACE, G. M.; PURVIS, A. Evolutionary biology and practical conservation: bridging a widening gap. **Molecular Ecology**, London, v. 17, n. 1, p. 9-19, 2008.
- MAGURRAN, A. E. **Measuring biological diversity**. Oxford: Blackwell Publishing, 2004. 256 p.
- MAIER, D. S. **What's So Good About Biodiversity? A Call for Better Reasoning About Nature's Value**. New York: Springer, 2012. 568 p.
- MARQUES, M. C.; SILVA, S. M.; SALINO, A. Florística e estrutura do componente arbustivo-arbóreo de uma floresta higrófila da bacia do rio Jacaré-Pepira, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 17, n. 4, p. 495-506, 2003.
- MAY, R. M. Taxonomy as destiny. **Nature**, London, v. 347, n. 6289, p. 129-130, 1990.
- MEIRELES, L. D. et al. Variações na composição florística e na estrutura fitossociológica de uma floresta ombrófila densa alto-montana na Serra da Mantiqueira, Monte Verde, MG. **Brazilian Journal of Botany**, São Paulo, v. 31, n. 4, p. 559-574, 2008.
- METZGER, J. P.; GOLDENBERG, R.; BERNACCI, L. C. Diversidade e estrutura de mata de várzea e de mata mesófila semidecídua submontana do rio Jacaré-Pepira (SP). **Brazilian Journal of Botany**, São Paulo, v. 21, n. 3, p. 321-330, 1998.
- MORITZ, C. Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. **Systematic Biology**, Oxford, v. 51, n. 1, p. 238-254, 2002.
- OLIVEIRA, R. S. et al. The hydroclimatic and ecophysiological basis of cloud forest distributions under current and projected climates. **Annals of Botany**, Oxford, v. 113, n. 6, p. 909-920, 2014.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of Climate1. **Biotropica**, Hoboken, v. 32, n. 4b, p. 793-810, 2000.
- PAULA, M. D.; GROENEVELD, J.; HUTH, A. Tropical forest degradation and recovery in fragmented landscapes - Simulating changes in tree community, forest hydrology and carbon balance. **Global Ecology and Conservation**, v. 3, p. 664-677, 2015.
- PESSOA, S. V. A.; ARAUJO, D. S. D. Tree community dynamics in a submontane forest in southeastern Brazil: growth, recruitment, mortality and changes in species composition over a seven-year period. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 28, n. 2, p. 190-197, 2014.
- PIELOU, E. C. Review on Grassle et al. (1979). **Biometrics**, Hoboken, v. 36, p. 742-743, 1980.

- POMPEU, P. V. et al. Floristic composition and structure of an upper montane cloud forest in the Serra da Mantiqueira Mountain Range of Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 28, n. 3, p. 456-464, 2014.
- POREMBSKI, S. The invasibility of tropical granite outcrops ('inselbergs') by exotic weeds. **Journal of the Royal Society of Western Australia**, Perth, v. 83, n. 1, p. 131-137, 2000.
- POREMBSKI, S. Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. **Brazilian Journal of Botany**, São Paulo, v. 30, n. 4, p. 579-586, 2007.
- POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. **Inselbergs**: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions. Berlin; New York: Springer-Verlag, 2000a. 544 p. (Ecological Studies 146).
- POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 151, n. 1, p. 19-28, 2000b.
- POTTER, K. M.; WOODALL, C. W. Trends over time in tree and seedling phylogenetic diversity indicate regional differences in forest biodiversity change. **Ecological Applications**, Washington, v. 22, n. 1, p. 517-531, 2012.
- QIAN, H. et al. Phylogenetic structure and ecological and evolutionary determinants of species richness for angiosperm trees in forest communities in China. **Journal of biogeography**, Hoboken, v. 43, n. 3, p. 603-615, 2016.
- QIAN, H.; RICKLEFS, R. E. Out of the tropical lowlands: latitude versus elevation. **Trends in Ecology & Evolution**, London, v. 31, n. 10, p. 738-741, 2016.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2018. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>. Acesso em: 20 mar. 2019.
- REDDING, D. W.; DEWOLFF, C. U. R. T.; MOOERS, A. O. Evolutionary distinctiveness, threat status, and ecological oddity in primates. **Conservation Biology**, Melbourne, v. 24, n. 4, p. 1052-1058, 2010.
- RICOTTA, C. Through the jungle of biological diversity. **Acta Biotheoretica**, Leiden, v. 53, n. 1, p. 29-38, 2005.
- RÔÇAS, G.; BARROS, C. F.; SCARANO, F. R. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. **Trees Structure and Function**, Berlin, v. 11, n. 8, p. 469-473, 1997.
- RODRIGUES, A. S. L.; BROOKS, T. M.; GASTON, K. J. Integrating evolutionary diversity in the selection of priority areas for conservation: does it make a difference? In: PURVIS, A.; GITTLEMAN, J. L.; BROOKS, T. M. (Eds.). **Phylogeny and Conservation**. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. p. 101-199.

- ROSSATTO, D. R. Spatial patterns of species richness and phylogenetic diversity of woody plants in the neotropical savannas of Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, São Paulo, v. 37, n. 3, p. 283-292, 2014.
- SANDERS, N. J. et al. Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. **Global Ecology and Biogeography**, Oxon, v. 16, n. 5, p. 640-649, 2007.
- SARMIENTO, L. et al. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 166, n. 1, p. 145-156, 2003.
- SCARANO, F. R. et al. Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest in southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, New York, v. 13, n. 06, p. 793-803, 1997.
- SCARANO, F. R. et al. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographic distribution to ecophysiological parameters. **Botanical Journal of the Linnean Society**, Oxford, v. 136, n. 4, p. 345-364, 2001.
- SCARANO, F. R. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. **Annals of Botany**, Oxford, v. 90, n. 4, p. 517-524, 2002.
- SCARANO, F. R. Plant community structure and function in a swamp forest within the Atlantic rain forest complex: a synthesis. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 57, n. 3, p. 491-502, 2006.
- SCHEER, M. B.; MOCOCHINSKI, A. Y.; RODERJAN, C. V. Estrutura arbórea da Floresta Ombrófila Densa Altomontana de serras do Sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 25, n. 4, p. 735-750, 2011.
- SCHWEIGER, O. et al. A comparative test of phylogenetic diversity indices. **Oecologia**, v. 157, n. 3, p. 485-495, 2008.
- SECHREST, W. et al. Hotspots and the conservation of evolutionary history. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, Washington, v. 99, p. 2067-2071, 2002.
- SEINE, R.; POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. A neglected habitat of carnivorous plants: Inselbergs. **Feddes Repertorium**, Berlin, v. 106, n. 5-8, p. 555-562, 1996.
- STADTMÜLLER, T. **Cloud forests in the humid tropics: a bibliographic review**. Tokyo: The United Nations University; Turrialba: Centro Agronomico Tropical de Investigation y Ensenanza, 1987. 81 p.
- STILL, C. J. et al. Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. **Nature**, London, v. 398, n. 6728, p. 608-610, 1999.

THOMAS, G. H. Phylogenetic distributions of British birds of conservation concern. **Proceedings of the Royal Society**, London, v. 275, p. 2077-2083, 2008.

TONIATO, M. T. Z.; LEITÃO-FILHO, H. F.; RODRIGUES, R. R. Fitossociologia de um remanescente de floresta higrófila (mata de brejo) em Campinas, SP. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 21, n. 2, p. 197-210, 1998.

TUCKER, C. M. et al. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 92, n. 2, p. 698-715, 2016.

TWIDALE, C. R. **Granite landforms**. New York: Elsevier Science, 2012. 397 p.

VAN MEERBEEK, K.; HELSEN, K.; HERMY, M. Impact of land-use intensity on the conservation of functional and phylogenetic diversity in temperate semi-natural plant communities. **Biodiversity and Conservation**, Richmond, v. 23, n. 9, p. 2259-2272, 2014.

VANE-WRIGHT, R. I.; HUMPHRIES, C. J.; WILLIAMS, P. M. What to protect: systematics and the agony of choice. **Biological Conservation**, Oxon, v. 55, n. 2, p. 235-254, 1991.

VELLEND, M. et al. Measuring phylogenetic biodiversity. In: MAGURRAN, A. E.; MCGILL, B. J. (Eds.). **Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment**. Oxford: Oxford University Press, 2010. p. 194-207.

WAECHTER, J. L.; JARENKOW, J. A. Composição e estrutura do componente arbóreo nas matas turfosas do Taim, Rio Grande do Sul. **Biotemas**, Florianópolis, v. 11, n. 1, p. 45-69, 1998.

WEBB, C. O. et al. Phylogenies and community ecology. **Annual review of ecology and systematics**, Palo Alto, v. 3, n. 1, p. 475-505, 2002.

WEBB, C. O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **The American Naturalist**, Chicago, v. 156, n. 2, p. 145-155, 2000.

WEBSTER, G. L. The panorama of Neotropical Cloud Forests. In: CHURCHILL, S. P. et al. (Eds.). **Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests**. New York: The New York Botanical Garden, 1995. p. 53-77.

WHITTAKER, R. H. Direct gradient analysis: Results. In: WHITTAKER, R. H. (Ed.). **Ordination and classification of communities**. New York: Springer, 1973. p. 9-31. (Handbook of Vegetation Science).

WINTER, M.; DEVICTOR, V.; SCHWEIGER, O. Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? **Trends in Ecology & Evolution**, London, v. 28, n. 4, p. 199-204, 2013.

YESSON, C.; CULHAM, A. A phyloclimatic study of *Cyclamen*. **BMC Evolutionary Biology**, New York, v. 6, n. 1, p. 72-95, 2006.

ZACHOS, F. E.; HABEL, J. C. **Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas**. Berlin: Springer-Verlag, 2011. 546 p.

Capítulo 2 – UMA ABORDAGEM ECOLÓGICA E EVOLUTIVA DE COMUNIDADES ARBÓREAS SOB DIFERENTES CONDIÇÕES DE ESTRESSE AMBIENTAL: DO SECO AO ALAGADO

RESUMO

Os padrões de distribuição da biodiversidade e os fatores e processos ecológicos que os condicionam, representam a expressão da resposta dos organismos à combinação de fatores ambientais e bióticos interagindo no espaço e no tempo. Nosso objetivo foi testar a hipótese de que variações ambientais em curta escala são capazes de condicionar padrões ecológicos e filogenéticos em comunidades arbóreas através dos diferentes filtros ambientais gerados pelos conjuntos de condições ambientais de cada um dos ambientes estudados. Para isso, trabalhamos com um mosaico de ambientes compostos por Mata Atlântica Semidecidual, avaliando seus padrões de composição de espécies, comportamento temporal e relações filogenéticas entre os ambientes. Essa abordagem permitiu uma análise abrangente da influência do ambiente na diferenciação ecológica das comunidades. As diferenças nas condições e recursos dos ambientes estudados, formando filtros ambientais distintos, determinam elevada heterogeneidade em curta escala na composição de espécies, comportamento temporal e relações evolutivas. Dessa forma, considerando tanto fatores bióticos como abióticos e assumindo que ambos interagem de maneira dinâmica concluímos que as condições ambientais existentes estão condicionando o comportamento e distribuição das espécies.

Palavras-chave: Diversidade filogenética. Dinâmica de comunidades. Inselberg. Paludoso. Plasticidade fenotípica.

ABSTRACT

The relationship between biodiversity distribution patterns and the ecological factors and processes that condition them, are a central theme in ecology. They represent the expression of organisms' response to the combination of dispersion constraint, environmental factors (such as climate, soil and relief), and biotic factors (interactions), which interact in space and time at different levels. We aimed to test the hypothesis that short scale environmental variations are able to condition ecological and phylogenetic patterns in tree communities through different environmental filters generated by the set of environmental conditions of each of the environments studied. For this, we work with a mosaic of environments composed by Semideciduous Atlantic Forest, evaluating its patterns of species composition, temporal behavior and phylogenetic relationships between environments. This approach allowed a comprehensive analysis of the influence of the environment on the ecological differentiation of communities. The differences in the conditions and resources of the studied environments, forming distinct environmental filters, determine high heterogeneity in short scale in species composition, temporal behavior and evolutionary relations. Thus, considering both biotic and abiotic factors and assuming that they interact dynamically we conclude that the existing environmental conditions are conditioning the behavior and distribution of the species.

Keywords: Phylogenetic diversity. Communities dynamics. Inselberg. Flooded. Phenotypic plasticity. Angiosperms evolution.

1 INTRODUÇÃO

A relação entre os padrões de distribuição das espécies e os fatores e processos ecológicos que a condicionam é tema central na ecologia (CADOTTE; TUCKER, 2017; CHESSON, 2000). Esses padrões são a resposta de populações e comunidades à combinação de fatores ambientais (como clima, solo e relevo) e fatores bióticos (como interações e restrição à dispersão), que interagem no espaço e no tempo em diversas escalas (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2006; CADOTTE; TUCKER, 2017; CONRADI; TEMPERTON; KOLLMANN, 2017; HART; MARSHALL, 2013; SIEFERT et al., 2012). Ao longo do desenvolvimento da ecologia uma série de trabalhos se ocupou da influência destes fatores na distribuição da biodiversidade, analisando com diferentes focos e em diferentes escalas espaciais os processos ecológicos responsáveis pelos padrões observados (LORTIE; CALLAWAY, 2011; MACARTHUR; WILSON, 2001; POCHEVILLE, 2015). Cada um desses processos e seus possíveis desdobramentos apresentam diferentes premissas e trabalham de diferentes formas a importância relativa de cada um dos componentes mediadores (ambiente e meio biótico) para os padrões ecológicos.

Os efeitos destes componentes mediadores são, sobretudo, condicionados por variações na escala espacial (LEVIN, 1992; SIEFERT et al., 2012), com suas influências variando à medida que o nível da análise muda. Por exemplo, em escalas maiores, espera-se que os fatores associados a condições e recursos que apresentam estruturação espacial como temperatura e precipitação tendam a ser preponderantes, acompanhadas da restrição à dispersão através de barreiras à colonização pela distância espacial direta (LEVIN, 1992; SIEFERT et al., 2012). Em escalas menores, atributos ambientais variáveis em microescala como solo e relevo assumem maior importância, junto a processos estocásticos relacionados a efeitos fundadores e modificações sucessionais, considerando a tendência à ausência de restrição à dispersão (CHASE, 2014; MAREN et al., 2017; SIEFERT et al., 2012;). Desta forma, enquanto em escalas maiores os padrões ecológicos tendem a ser espacializados, em escalas menores processos aleatórios tendem a se sobressair, sendo condicionados pela presença de fatores locais estressantes que atuam no particionamento da composição em micro-habitats (BOHLMAN et al. 2008; CHASE, 2014; CONRADI; TEMPERTON; KOLLMANN, 2017; SIEFERT et al., 2012).

Entretanto, recentemente a ciência ecológica se concentrou nos efeitos de variáveis ambientais nos padrões ecológicos na forma dos chamados “filtros ambientais”, termo que busca juntar em um conceito sintético as diversas variáveis associadas a condições e recursos.

Com isso, a participação dos demais fatores mediadores tem sido simplificada, o que fez com que alguns trabalhos tenham chamado a atenção para uma necessidade de utilização mais criteriosa do termo filtro ambiental, considerando a complexa gama de padrões e processos ecológicos envolvidos (CADOTTE; TUCKER, 2017; KRAFT et al., 2015). Nesta perspectiva, assumir que espécies têm sua ocorrência e sobrevivência limitadas somente à combinação entre a presença de fatores restritivos do ambiente e ao seu grau de tolerância pode gerar interpretações equivocadas, principalmente considerando a comum ausência de controle sobre os efeitos de interações bióticas e restrições à dispersão (BAGOUSSE-PIQUET et al., 2017; CADOTTE; TUCKER, 2017; KRAFT et al., 2015).

Desta forma, a aferição da existência de filtros ambientais reais deve estar embasada em uma série de critérios e associada a perspectivas que permitam o controle e/ou o acesso à influência de outros fatores mediadores dos padrões ecológicos (BAGOUSSE-PIQUET et al., 2017; CADOTTE; TUCKER, 2017). Neste sentido, trabalhos em escalas menores podem ser promissores para a identificação de filtros ambientais, considerando o controle da restrição à dispersão, acompanhado de abordagens espaciais, temporais e evolutivas que possam oferecer um acesso amplo aos padrões e processos ecológicos (CADOTTE; TUCKER, 2017; KRAFT et al., 2015). A avaliação de padrões espaciais e de comportamentos temporais pode oferecer informações importantes sobre a ocorrência, sobrevivência e persistência de espécies e conseqüentemente sobre o sucesso e coexistência de espécies em resposta a fatores mediadores da diversidade (BUSTAMANTE et al., 2016; LEWIS et al., 2009). Já a abordagem de diversidade filogenética pode auxiliar na compreensão de como as relações filogenéticas se conectam aos processos ecológicos dentro das comunidades através da avaliação da estrutura filogenética e de sua relação com os fatores possivelmente influentes (FAITH, 1992a; MORITZ, 2002).

A Floresta Atlântica, reconhecida mundialmente como um hotspots para a conservação da biodiversidade (MYERS et al., 2000) é naturalmente heterogênea no que diz respeito às características edafo-climáticas e conseqüentemente de sua composição vegetal (SCARANO et al., 2001). A grande heterogeneidade formada pelos habitats periféricos às florestas tropicais úmidas no Domínio Atlântico (e.g. Floresta Semidecídua, Floresta Ripária, Floresta de Altitude, Floresta Rupícola e Restinga) impõe uma série de limitações ambientais às espécies capazes de impulsionar respostas adaptativas (RÔÇAS; BARROS; SCARANO, 1997; SCARANO et al., 2001). Dentre essas limitações destacam-se as altas temperaturas, inundações, secas, ventos constantes e escassez de nutrientes (SCARANO et al., 2001), que exigem uma diversidade de mecanismos ecofisiológicos e plasticidade fenotípica (RÔÇAS;

BARROS; SCARANO, 1997), peças-chave para determinar o sucesso das espécies nesses ambientes. Sendo extremamente heterogênea em escalas médias e curtas, a Floresta Atlântica oferece condições para a elucidação de questionamentos a respeito da ocorrência de filtros ambientais, considerando a expressão ecológica distinta nos seus diversos ambientes (NEVES et al., 2017; SCARANO et al., 2001).

Dentre os diversos ambientes da Floresta Atlântica estão os inselbergs, afloramentos rochosos que ocorrem predominantemente nos trópicos, cuja rocha matriz é, em sua maioria, granito-gnaiss (BARTHLOTT et al., 1996; SEINE; POREMBSKI; BARTHLOTT, 1996). São elementos antigos da paisagem (BREMER; JENNINGS, 1978 citado por POREMBSKI, 2000) e caracterizam-se por apresentar condições microclimáticas severas, como escassez de substrato e alta incidência luminosa (POREMBSKI, 2000), limitando a disponibilidade de água no ambiente. No extremo oposto, no que diz respeito à disponibilidade hídrica, estão as regiões naturalmente inundadas, que podem ser originadas devido a intensos períodos de precipitação, assim como pela exposição do lençol freático associado ao relevo, causando alagamentos em caráter permanente ou temporário (SCARANO et al., 1997). São formações naturalmente fragmentadas devido às condições necessárias para sua existência (SCARANO et al., 1997), característica que somada ao conjunto de variáveis que influenciam sua formação, resulta em grande heterogeneidade de estrutura e composição florística (GUILHERME et al., 2013; LEITÃO-FILHO, 1982; MARQUES; SILVA; SALINO, 2003; SCARANO, 2006). Em decorrência da heterogeneidade típica deste domínio, tais ambientes podem muitas vezes ser encontrados próximos, em um contexto de alterações ambientais abruptas permitindo explorar padrões e processos ecológicos.

Nosso objetivo foi compreender como variações ambientais em curta escala influenciam os processos evolutivos e ecológicos de comunidades arbóreas em áreas de extremos ambientais na Floresta Semidecidual Atlântica. Para isto verificamos se as condições ambientais são capazes de condicionar a composição florística, dinâmica e estrutura filogenética das comunidades estudadas. Nossa hipótese é que a dinâmica de comunidades nos extremos ambientais apresentará (i) maior mortalidade, alto turnover e baixa mudança líquida para número de indivíduos; (ii) alto turnover, alta perda e baixa mudança líquida em termos de área basal, devido às dificuldades de estabelecimento e crescimento impostas pelas condições ambientais. No que diz respeito à filogenia, esperamos que: (iii) comunidades florestais sob condições ambientais estressantes apresentem agrupamento filogenético, em decorrência da adaptação de poucos clados à condições ambientais específicas.

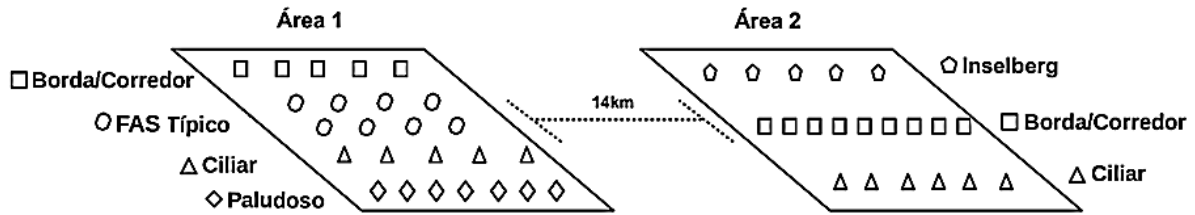
2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Descrição das áreas de estudo e coleta de dados

A vegetação amostrada pertence ao Domínio Atlântico, composta por Mata Atlântica Semidecidual sob diferentes condições de umidade (ARAUJO et al., 2017 [Inselberg]; PIRES et al., 2014; ROCHA et al., 2005 [Lago]). A área total amostrada foi de 1.8 ha subdividido em 45 parcelas permanentes de 20 x 20 m (400 m²) no município de Coqueiral, no estado de Minas Gerais, Brasil. A amostragem foi dividida em duas grandes áreas, separadas por 14 km de distância (FIGURA 2.1). O clima da região é Cwb de Köppen com verões brandos e invernos secos, as altitudes variam de 810 a 840 m nas áreas amostradas. Nas parcelas sobre a rocha da área de inselberg as ilhas de vegetação encontram-se em solo raso, com profundidades variando nas parcelas entre 18 e 74 cm (ARAUJO et al., 2017).

As parcelas foram distribuídas de forma a contemplar a maior variação ambiental presente em cada uma das áreas. Primeiramente cada parcela foi identificada pela condição ambiental predominante, sendo que nas duas áreas existem condições que se repetem e outras que são únicas (FIGURA 2.1). Dessa forma, a área chamada de “Lago” (área 1) totaliza 25 parcelas, sete paludosas, oito de Floresta Atlântica Semidecidual (FAS) típica (sem influências ambientais marcantes), cinco de mata ciliar e cinco de borda/corredor (FIGURA 2.1). Já o “Inselberg” (área 2) totaliza 20 parcelas, sendo cinco sobre rocha, seis na mata ciliar e nove em áreas de borda/corredor (FIGURA 2.1). A área 1 foi amostrada quatro vezes entre os anos de 2002 e 2016, já a área 2 tem três amostragens, entre os anos de 2006 e 2016. A cada cinco anos são contabilizados mortos, recrutados e são feitas novas medidas dos indivíduos já amostrados anteriormente. Foram incluídos na amostragem indivíduos com circunferência a altura do peito (CAP) igual ou superior a 15,7 cm. A descrição de cada uma das áreas pode ser encontrada em artigos científicos (ARAUJO et al., 2017 [Inselberg]; PIRES et al., 2014; ROCHA et al., 2005 [Lago]).

Figura 2.1 – Desenho esquemático da distribuição de parcelas por ambientes nas duas áreas amostradas em Coqueiral-MG, contendo a distância em linha reta entre ambas.



Fonte: Do autor (2019).

2.2 Análise dos dados

Inicialmente avaliamos a similaridade florística entre as unidades amostrais dos ambientes das duas áreas com o intuito de verificar se as características ambientais semelhantes entre as parcelas são mais determinantes na composição florística do que a proximidade geográfica das áreas. Para isso, primeiro realizamos uma análise de agrupamento por cluster utilizando o pacote *pvclust* (SUZUKI; SHIMODAIRA, 2015) com 999 randomizações, a partir dos dados de composição de espécies para as 45 parcelas. Em seguida, avaliamos o compartilhamento de espécies entre os grupos de parcelas a fim de evidenciar as diferenças e semelhanças em termos de composição florística. Ainda nesse contexto, avaliamos se o padrão de diferenciação de composição de espécies e de famílias presentes nas duas áreas está associado à substituição (turnover) ou ao processo de fidelidades onde cada área é um subconjunto da composição florística do pool regional de espécies (aninhamento). Para isso, particionamos o índice de dissimilaridade de Jaccard nos componentes β_{jtu} ou turnover, β_{jne} ou nestedness representando o aninhamento da composição, e finalmente β_{jac} que é a soma de β_{jtu} e β_{jne} representando o valor total da diversidade beta. O particionamento foi realizado a partir de matrizes de presença e ausência de espécies e famílias através do pacote “*betapart*” (BASELGA; ORME, 2012) usando o argumento *betapair*.

Para a avaliação do comportamento temporal das comunidades, obtivemos as taxas de mortalidade, recrutamento, turnover e mudança líquida para número de indivíduos e taxas de perda, ganho, turnover e mudança líquida em termos de área basal segundo as fórmulas apresentadas na Tabela 2.1 (KORNING; BALSLEY, 1994; PHILLIPS; GENTRY, 1994; SHEIL; BURSLEM; ALDER, 1995; SHEIL; JENNINGS; SAVILL, 2000; SHEIL; MAY, 1996) para cada parcela. As taxas foram calculadas para verificar a existência de padrões entre os grupos e se as condições ambientais são capazes de influenciá-las.

Tabela 2.1 – Fórmulas para as taxas de dinâmica temporal, onde N_0 é o número inicial de indivíduos; m é o número de indivíduos mortos; r é o número de indivíduos recrutados; N_t é o total final de indivíduos; AB_t é a área basal final; AB_0 é a área basal inicial; AB_r é a área basal dos recrutados; AB_g é a área basal adquirida; AB_m é a área basal dos indivíduos mortos; AB_l é a área basal perdida. O parâmetro utilizado para calcular as fórmulas é representado por N = número de indivíduos e AB = área basal.

FÓRMULAS DE DINÂMICA DE COMUNIDADES

$$\text{Mortalidade (M)} = (1 - ((N_0 - m)/N_0)^{1/t}) \times 100$$

$$\text{Recrutamento (R)} = (1 - (1 - r/N_t)^{1/t}) \times 100$$

$$\text{Turnover (TN}_N) = (M + R)/2$$

$$\text{Turnover (TN}_{AB}) = (P + G)/2$$

$$\text{Mudança Líquida (ML}_N) = [(N_t/N_0)^{1/t} - 1] \times 100$$

$$\text{Mudança Líquida (ML}_{AB}) = [(AB_t/AB_0)^{1/t} - 1] \times 100$$

$$\text{Ganho (G)} = (1 - [1 - (AB_r + AB_g)/AB_t]^{1/t}) \times 100$$

$$\text{Perda (P)} = (1 - [(AB_0 - (AB_m + AB_p))/AB_0]^{1/t}) \times 100$$

Fonte: Do autor (2019).

As análises filogenéticas foram conduzidas utilizando o programa PHYLOCOM 4.2 para construir e datar (função *phyloomatic* e algoritmo *bladj*) a árvore filogenética composta pelo pool regional de espécies (área 1 e 2). A mega-árvore utilizada foi a R20160415.new, (GASTAUER; MEIRA-NETO, 2017), baseada essencialmente na classificação filogenética da APG IV (Angiospermas Phylogeny Group, 2016). As samambaias presentes na amostragem foram retiradas do pool regional para o cálculo das métricas de diversidade filogenética, devido à sua baixa riqueza e forte influência nessas métricas (decorrente de longos ramos filogenéticos). Para calcular a história evolutiva das áreas foi calculada para cada parcela: a Diversidade Filogenética (PD), que representa a soma do comprimento dos ramos de todas as espécies de uma árvore (FAITH, 1992b); a Distância Média de Pares (Mean Pairwise Distance - MPD) e a Distância Média entre Vizinhos mais Próximos (Mean Nearest Taxon Distance – MNTD) (WEBB et al., 2002; WEBB, 2000). Para eliminar o efeito da riqueza foram calculadas as respectivas métricas padronizadas, *ses.PD* *ses.MPD* *ses.MNTD*. Assim, para cada parcela as métricas padronizadas foram calculadas extraindo ao acaso o mesmo número de espécies da parcela a partir da filogenia. Esse processo foi repetido 1000 vezes, calculando o PD, MPD e MNTD para cada randomização. As métricas padronizadas são resultado da diferença entre o valor observado de PD, MPD e MNTD e a média dos

valores aleatórios dividida pelo desvio padrão ao longo das aleatorizações. Os valores de *ses.PD* indicam se os grupos de parcelas analisados apresentam mais ou menos linhagens do que o esperado ao acaso, dada sua riqueza de espécies. Já os valores de *ses.MPD* e *ses.MNTD*, quando multiplicados por -1, correspondem aos índices de proximidade líquida (NRI) e de táxon mais próximo (NTI) descritos por Webb et al. (2002). Com os quais, segundo os autores, é possível verificar se a estrutura filogenética das comunidades é diferente do esperado ao acaso, onde valores positivos indicam dispersão filogenética e valores negativos, agrupamento. As medidas da estrutura filogenética foram calculadas usando o pacote *picante* (KEMBEL et al., 2010).

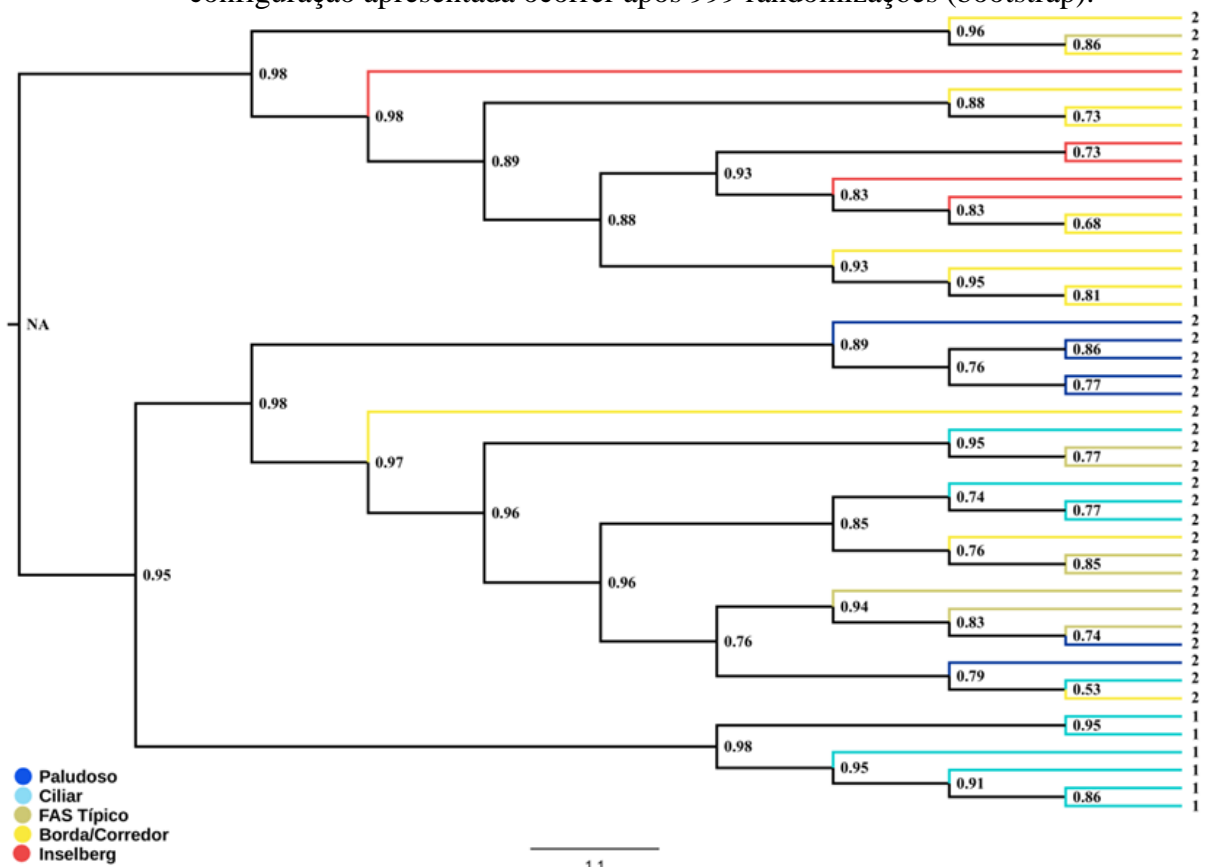
De posse das variáveis de dinâmica (taxas de mortalidade, recrutamento, turnover e mudança líquida para número de indivíduos e taxas de perda, ganho, turnover e mudança líquida em termos de área basal) e de filogenia (*PD*, *ses.PD*, *ses.MPD* e *ses.MNTD*), executamos Modelos Lineares Generalizados (GLM) de cada variável resposta em função de uma variável categórica referente ao ambiente, com o objetivo de avaliar a existência de diferenças significativas entre eles ao nível de significância de 5%. Utilizamos a família de distribuição de resíduos *gaussian* com função de ligação *identity*, atendendo os critérios de homocedasticidade e normalidade dos resíduos (teste por Shapiro-Wilk). Quando necessário, as variáveis foram transformadas para que atingissem o critério de normalidade de resíduos. O modelo obtido foi ainda comparado a um modelo nulo quanto ao AICc (small-sample-size corrected version of Akaike information criterion) com objetivo de avaliar se o resultado é mais explicativo do que o obtido ao acaso. Quando o critério de normalidade dos resíduos não foi atingido mesmo após a transformação, como no caso das taxas de turnover e mudança líquida para número de indivíduos, utilizamos o teste não paramétrico de Wilcox (ZAR, 2010) com comparações par-a-par ao nível de significância de 5%.

3 RESULTADOS

A similaridade florística entre unidades amostrais (FIGURA 2.2) foi parcialmente independente da localização geográfica das áreas, com unidades amostrais de ambas as áreas ao longo de todo o dendrograma. O padrão apontado pelo dendrograma aponta para a diferenciação florística entre dois grupos principais de parcelas, um deles composto por parcelas de ambientes mais secos, borda/corredor, FAS típico e inselberg e um segundo grupo encontram-se todas as parcelas de mata ciliar e alagadas, além de típicas e borda/corredor. Em relação ao compartilhamento de espécies (FIGURA 2.3), a mata ciliar é o ambiente com

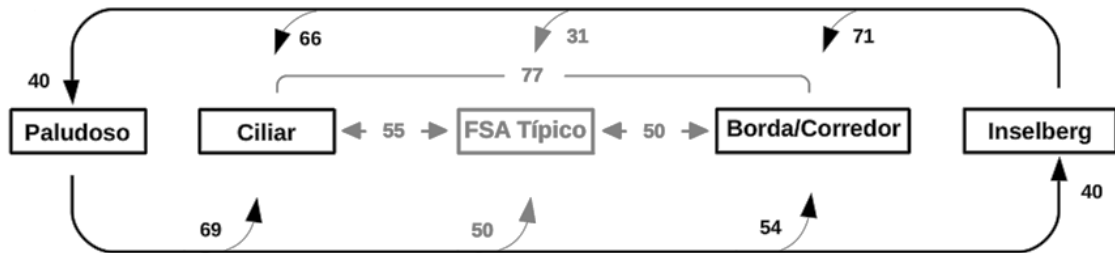
maior porcentagem de espécies únicas e maior compartilhamento de espécies com os demais (19.5% e 268), seguida por borda/corredor (18.3% e 252), paludosa (18% e 213), inselberg (7.9% 208) e FAS típico (5.3% e 187). Os ambientes que mais compartilham espécies entre si são a Mata Ciliar e borda/corredor (77), inselberg e borda/corredor (71), paludoso e ciliar (69), inselberg e ciliar (66). A Figura possibilita ainda, perceber que o compartilhamento de espécies de um extremo a outro (inselberg → paludoso/paludoso → inselberg) diminui gradualmente quando o ambiente de FAS típico é desconsiderado. Já quando consideramos o ambiente de FAS típico o compartilhamento de espécies diminui a partir dele para os extremos (inselberg e paludoso) (FIGURA 2.3). A partir dessa análise dos ambientes a existência de um gradiente ambiental determinado pela umidade fica evidente (FIGURAS 2.2 e 2.3).

Figura 2.2 – O dendrograma (clustering analises) com dados de presença e ausência de espécies para as 45 parcelas foi realizado para elucidar como as espécies estão distribuídas ao longo das variações ambientais em curta escala que ocorrem nas áreas estudadas (1 e 2). As cores indicam os tipos de ambientes onde as parcelas se encontram e o rótulo de cada nó é a probabilidade de a configuração apresentada ocorrer após 999 randomizações (bootstrap).



Fonte: Do autor (2019).

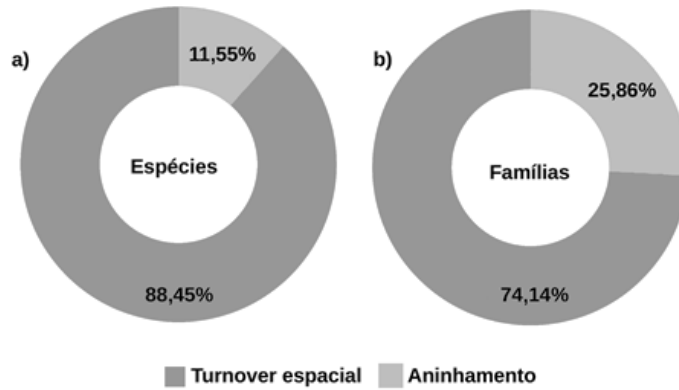
Figura 2.3 – O diagrama com a disposição do compartilhamento de espécies entre os ambientes informa como as espécies se distribuem ao longo das variações ambientais em curta escala presentes no estudo. Em preto as setas indicam o compartilhamento de espécies de um extremo a outro (paludoso → inselberg/inselberg → paludoso) que diminui gradualmente quando o ambiente de FAS típico é desconsiderado. Já quando consideramos o ambiente de FAS típico o compartilhamento de espécies aumenta a partir dele para os extremos (inselberg e paludoso).



Fonte: Do autor (2019).

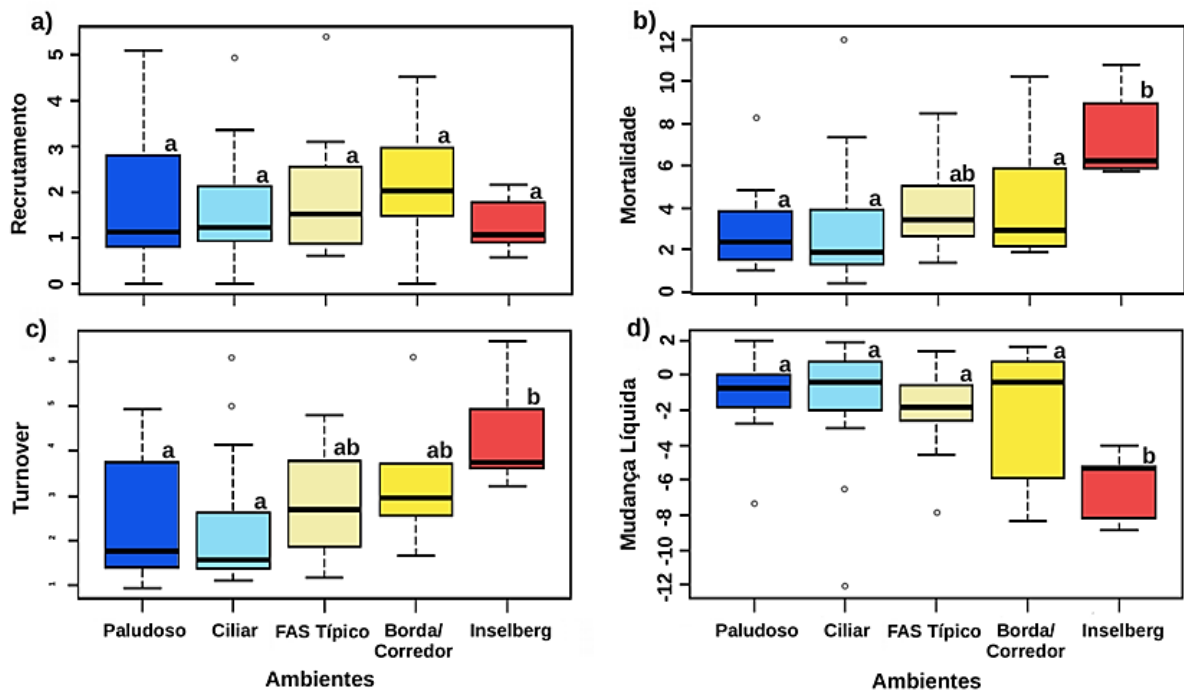
O padrão de diversidade beta entre ambientes foi marcado por predominância do turnover como processo dominante tanto para famílias (74.14%) quanto para espécies (88.45%) (FIGURA 2.4), o que segue dando suporte à existência de um gradiente ambiental. Os ambientes amostrados não foram significativamente diferentes segundo a taxa de recrutamento (FIGURA 2.5a). Entretanto, no que diz respeito à mudança líquida o inselberg é distinto dos demais, apresentando menores valores (FIGURA 2.5d). Quanto à taxa de mortalidade os ambientes paludoso, ciliar, FAS típico e borda/corredor não são estatisticamente distintos, mas todos se diferenciam do inselberg com maiores valores, que não se diferenciou apenas da FAS típica (FIGURA 2.5b). No que diz respeito ao turnover, os ambientes paludoso e ciliar são distintos do inselberg com maiores valores (FIGURA 2.5c), entretanto com o de FAS típico e borda/corredor não sendo estatisticamente distintos dos demais. Em relação às taxas de ganho, perda, turnover e mudança líquida para área basal os ambientes não se diferenciaram.

Figura 2.4 – Para compreender como variações ambientais em curta escala influenciam os processos ecológicos na comunidade arbórea da área de estudo foi realizada a análise de beta diversidade mostrando a relação entre turnover espacial e aninhamento tanto na composição de espécies (a) quanto na composição de famílias (b).



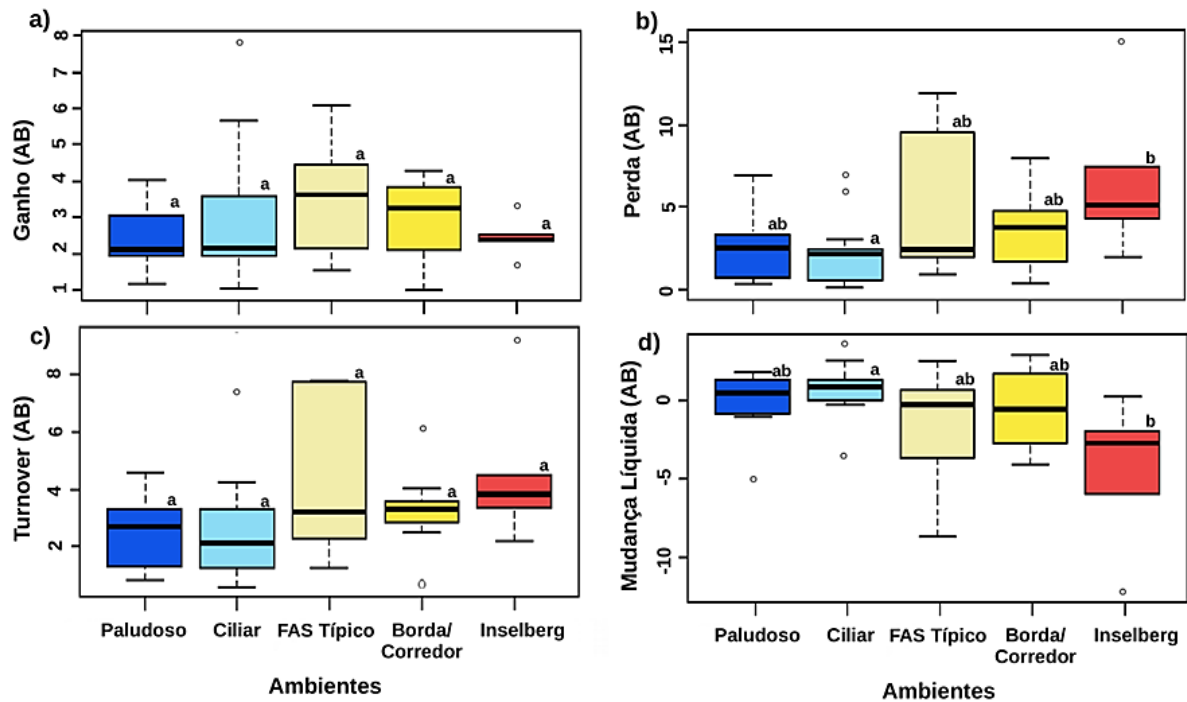
Fonte: Do autor (2019).

Figura 2.5 – A influência das variações ambientais em curta escala sobre o comportamento das comunidades arbóreas de cada um dos ambientes: paludoso, ripário, Floresta Atlântica Semidecidual típica, corredor/borda e inselberg é demonstrada a partir da variação nas taxas de recrutamento (a), Mortalidade (b), Turnover (c) e Mudança Líquida (d) para número de indivíduos.



Fonte: Do autor (2019).

Figura 2.6 – Variação nas taxas de Ganho (a), Perda (b), Turnover (c) e Mudança Líquida (d) em termos de área basal nos quatro ambientes, paludoso, ripário, FAS típico, corredor/borda e inselberg no município de Coqueiral, MG.



Fonte: Do autor (2019).

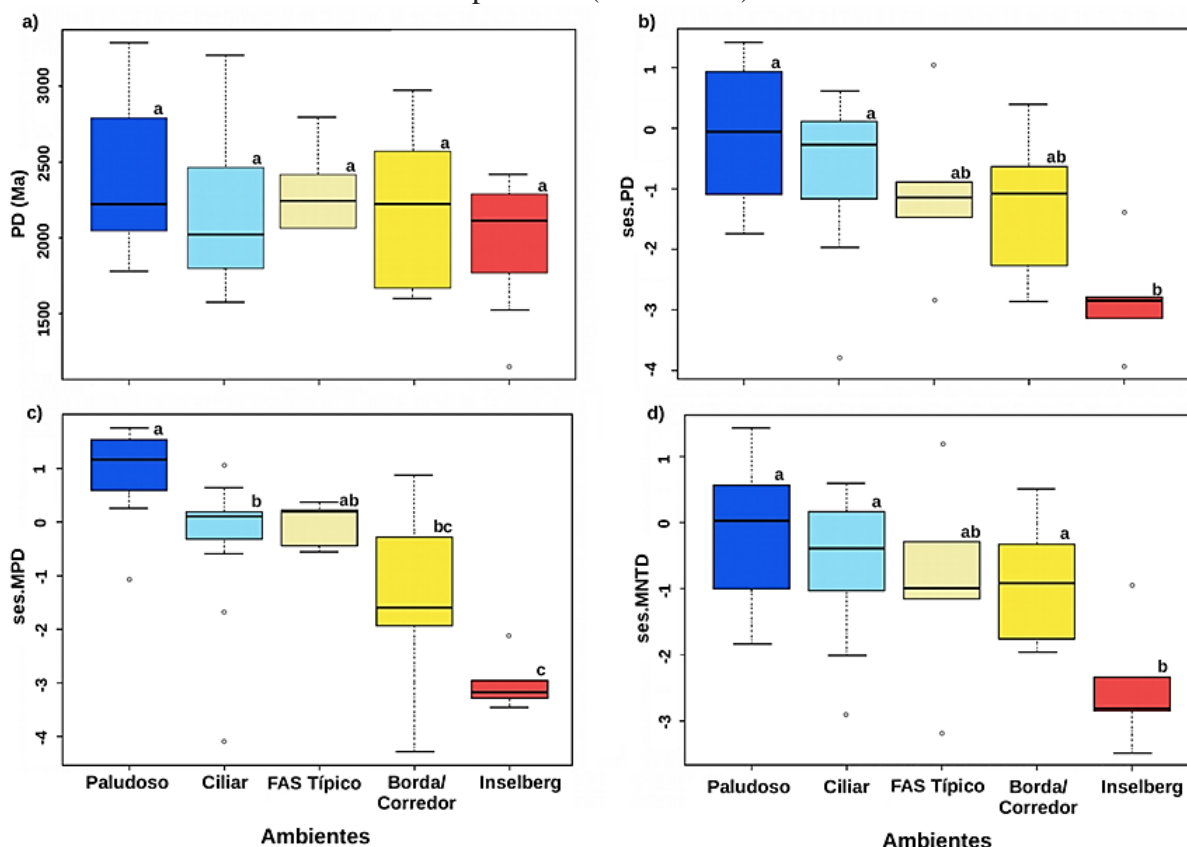
A Tabela 2.2 traz as porcentagens de Magnoliídeas se Eudicotiledôneas presentes em cada um dos ambientes. O ambiente paludoso apresenta maior porcentagem de Magnoliídeas (18,4%) e a menor porcentagem de Eudicotiledôneas (81,6%). Já no outro extremo, o Inselberg, tem a menor porcentagem de Magnoliídeas (2,7%) e a maior de Eudicotiledôneas (97,3%). Ainda na Tabela 2 encontram-se a riqueza, o número de indivíduos e a porcentagem de espécies únicas de cada ambiente. Em relação às medidas de diversidade filogenética, existe um padrão de diminuição dos valores de ses.PD, ses.MPD e ses.MNTD indo do ambiente paludoso com maiores valores até o inselberg com menores valores, existindo similaridades e distinções parciais entre os ambientes intermediários ao longo do gradiente (FIGURA 2.7).

Tabela 2.2 – A porcentagem de Magnoliídeas e Eudicotiledôneas presente em cada um dos ambientes estudados, em termos de ocorrência e não abundância, riqueza, número de indivíduos e porcentagem de espécies únicas por ambiente permite inferências sobre como as variações ambientais em curta escala influenciam as comunidades arbóreas estudadas.

	%		Riqueza	Nº de indivíduos	Espécies únicas
	Magnoliídeas	Eudicotiledôneas			
Paludoso	18,4	81,6	110	641	20 (18%)
Ciliar	11,8	88,2	153	730	30 (19,5)
FAS Típico	15,8	84,2	76	307	4 (5,3%)
Borda/Corredor	11,9	88,0	142	930	26 (18,3%)
Inselberg	2,7	97,3	113	794	9 (7,9%)

Fonte: Do autor (2019).

Figura 2.7 – Variações nas taxas de diversidade filogenética dos ambientes estudados, demonstrando como as variações em curta escala influenciam os processos evolutivos nas comunidades arbóreas estudadas. (a) resultados para a diversidade filogenética sensu stricto (PDss), (b) seu equivalente padronizado para variação na riqueza de espécies (ses.PDss), (c) e (d) mostram as medidas padronizadas de distância filogenética média entre pares (ses.MPD) e distância média do vizinho mais próximo (ses.MNTD).



Fonte: Do autor (2019).

4 DISCUSSÃO

A existência de elevada complexidade ambiental dos tipos de ambientes amostrados e suas relações com as variações bióticas analisadas aponta para a validação parcial das hipóteses propostas. Em relação a dinâmica das comunidades para número de indivíduos (i) e ao comportamento das taxas filogenéticas (ii), um dos extremos ambientais, o inselberg se comportou exatamente como o esperado, apresentando agrupamento filogenético, entretanto foi observado um comportamento oposto do ambiente paludoso. Quando a dinâmica das comunidades foi analisada pelas taxas baseadas em área basal (iii) não houve diferenciação entre os extremos e os demais ambientes. A existência das diferenças nas condições e recursos gera filtros ambientais que produzem um mosaico biológico marcado pela heterogeneidade em curta escala na composição de espécies, comportamento temporal e relações evolutivas entre comunidades de ambientes marginais da Floresta Atlântica.

Chegamos a conclusão de que o que está condicionando os padrões observados são filtros ambientais mediante análise detalhada da composição de espécies, do comportamento temporal e de suas relações evolutivas. Essa forma criteriosa adotada para fazer essa inferência segue as propostas de Cadotte e Tucker (2017) que sugerem que apesar de difícil de mensurar, ao se utilizar taxas de crescimento das espécies e medidas filogenéticas poderemos fazer inferências de como a comunidade interage com as condições ambientais as quais está submetida. Após a análise dos padrões de distribuição florística dos ambientes pudemos excluir a atuação do filtro de dispersão (CADOTTE; TUCKER, 2017) como fator expressivo na composição dos ambientes. O filtro de dispersão, segundo os autores citados acima, pode gerar padrões falsamente interpretados como resultantes de filtros ambientais. Ainda em termos da distribuição das espécies, o padrão dominante de diversidade beta tanto para espécies quanto para famílias evidencia a existência de um gradiente ambiental e florístico (BASELGA, 2010). A forma como se apresenta o compartilhamento de espécies entre os ambientes sugere que as condições de umidade experimentadas por cada um deles seja fator determinante para a existência desse gradiente ambiental (ENGELBRECHT et al., 2007). As taxas de dinâmica demonstram que os extremos ambientais analisados (inselberg e paludoso) têm comportamento oposto no que diz respeito as taxas de mortalidade, turnover e mudança líquida para número de indivíduos. A instabilidade do extremo, inselberg, refletida nas taxas de dinâmica, é capaz de aumentar a chance de propágulos de outras espécies se estabelecerem nesse ambiente devido às taxas elevadas de mortalidade, entretanto, as restrições ambientais

parecem impedir que isso ocorra. Apesar dessa dinâmica acelerada do inselberg as linhagens mais antigas não se estabelecem neste ambiente.

O inselberg apresentou agrupamento filogenético e valores baixos de $ses.PD$ e $ses.MNTD$ que podem caracterizar ambientes estressantes (CORONADO et al., 2015), corroborando a hipótese da existência da influência do filtro ambiental nos padrões encontrados. As taxas filogenéticas indicam que os diferentes ambientes apresentam padrões de distribuição das espécies distintos na filogenia, com diferença marcante novamente entre os extremos (inselberg e paludoso). Estes resultados podem ser interpretados de duas maneiras, a primeira segundo Webb (2000), onde as duas áreas estariam sendo moldadas pela ação de filtros ambientais, seja pelo excesso ou pela escassez de água. Essas limitações ambientais seriam responsáveis tanto pelo agrupamento filogenético no inselberg, resultado da adaptação de poucas linhagens às aquelas condições, bem como pela dispersão filogenética no ambiente paludoso, resultado de convergência evolutiva de traços, evidenciando que diferentes linhagens foram capazes de se estabelecer nas mesmas condições ambientais (WEBB, 2000).

Apesar das Magnoliídeas corresponderem a apenas 2% das espécies de Angiospermas atuais (APG IV) a ocorrência de espécies do grupo observada no ambiente paludoso chega a 18% (Tabela 2.2). Quando comparadas às Eudicotiledônias, as Magnoliídeas apresentam baixa eficiência hídrica decorrente de características ligadas à anatomia do xilema (PITTERMANN; WILSON; BRODRIBB, 2016) e da venação das folhas (ZWIENIECKI; BOYCE, 2014). Assim, espécies pertencentes ao grupo das Magnoliídeas apresentam um balanço hídrico favorável em ambientes úmidos, já espécies Eudicotiledôneas demonstram maior adaptabilidade a diversos ambientes, inclusive naqueles com limitações causadas por escassez de água (ZWIENIECKI; BOYCE, 2014). Portanto, quando as taxas de dinâmica, que demonstram estabilidade, são analisadas juntamente com a distribuição dos grupos no ambiente paludoso não é visualizada uma situação de estresse ambiental para as espécies estabelecidas. Uma vez que mesmo que o alagamento condicione a existência de um filtro ambiental, as espécies estabelecidas ali demonstram estar adaptadas a essas condições.

Sendo o inselberg o ambiente mais estressante segundo as análises apresentadas, poderíamos imaginar que ele abrigaria espécies endêmicas, com adaptações específicas para que possam se manter nesse ambiente de dureza ambiental (POREMBSKI, 2007). Entretanto, em nossa análise de espécies arbóreas, o ambiente apresenta reduzido número de espécies únicas quando comparado aos demais, sugerindo que a maior parte das suas espécies está apta a ocorrer em todo o espectro de condições ambientais. Esse resultado nos leva a acreditar que

para lidar com as condições de dureza ambiental impostas por esse ambiente as espécies se comportam de maneira plástica, alterando seu fenótipo com o aumento do número de perfilhos (ARAÚJO et al., 2017). Esse comportamento plástico implica em custos que poderão diminuir o fitness (AULD; AGRAWAL; RELYEA, 2009; DEWITT; SIH; WILSON, 1998), mas também em maiores chances de sobrevivência (ARAÚJO et al., 2017). Assim, nesse trade off acreditamos que o benefício envolvido para que as espécies arbóreas respondam ao ambiente alterando seu fenótipo corresponda a uma estratégia que as torne mais fortes competitivamente nessas condições extremas do que elas são em ambientes mais estáveis (ERNANDE; DIECKMANN, 2004). Consequência desse comportamento é o aumento da sua capacidade de colonizar de maneira mais ampla o espectro de condições ambientais observado, Permitindo que o fenótipo responda com mais eficiência às diferentes condições ambientais experimentadas (PIGLIUCCI, 2001).

Nossos resultados chamam a atenção para a complexidade das relações ecológicas em curta escala motivadas por variações ambientais em ambientes da Mata Atlântica. Embora relativamente homogênea em larga escala, a Mata Atlântica apresenta uma heterogeneidade biológica elevada que deve ser considerada em trabalhos que busquem avaliar a resposta dos ambientes a modificações ambientais como mudanças climáticas e intervenções antrópicas. Uma vez que ambientes como os apresentados neste trabalho tenderão a ter respostas ecológicas singulares frente a distúrbios, que devem ser consideradas no planejamento de sua conservação e em possíveis atividades de recuperação de áreas degradadas com características similares.

Considerando tanto fatores bióticos como abióticos e assumindo que ambos interagem de maneira dinâmica concluímos que as condições ambientais existentes estão condicionando o comportamento e distribuição das espécies. As diferenças nas condições e recursos dos ambientes estudados formam filtros ambientais distintos, produzindo um mosaico biológico marcado pela heterogeneidade em curta escala na composição de espécies, comportamento temporal e relações evolutivas. Quando analisados em conjunto, os resultados de florística, filogenia e dinâmica de comunidades nos permitem concluir que apenas o inselberg deve ser caracterizado como estressante para as espécies vegetais que o habitam.

REFERÊNCIAS

- APG – ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of Linnean Society**, London, v. 181, n. 1, p. 1–20, 2016.
- ARAUJO, F. C. et al. Adaptive strategy of tree communities on an environmental harshness hinterland inselberg in Minas Gerais, Brazil. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 65, n. 5, p. 463-470, 2017.
- AULD, J. R.; AGRAWAL, A. A.; RELYEA, R. A. Re-evaluating the costs and limits of adaptive phenotypic plasticity. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, London, v. 277, n. 1681, p. 503-511, 2009.
- BAGOUSSE-PINGUET, Y. L. et al. Testing the environmental filtering concept in global drylands. **Journal of Ecology**, London, v. 105, n. 4, p. 105-1069, 2017.
- BARTHLOTT, W. et al. Phytogeography and vegetation of tropical inselbergs. In: GUILLAUMET, J.-L.; BELIN, M.; PUIG, H. (Eds.). **Phytogéographie tropicale: réalités et perspectives**. Paris: ORSTOM, 1996. p. 15-24.
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, Oxon, v.19, n. 1, p. 134-143, 2010.
- BASELGA, A.; ORME, C. D. L. Betapart: an R package for the study of beta diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, London, v. 3, p. 808-812, 2012.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecology: from individuals to ecosystems**. Oxford: Blackwell Publishing, 2006. 738 p.
- BOHLMAN, S. A. et al. Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. **Journal of Vegetation Science**, Grangaerde, v. 19, n. 6, p. 863-874, 2008.
- BREMER, H.; JENNINGS, J. Inselbergs/Inselberge. **Zeitschrift für Geomorphologie**, suppl. 31, 1978.
- BUSTAMANTE, M. M. et al. Toward an integrated monitoring framework to assess the effects of tropical forest degradation and recovery on carbon stocks and biodiversity. **Global Change Biology**, Illinois, v. 22, n. 1, p. 92-109, 2016.
- CADOTTE, M. W.; TUCKER, C. M. Should environmental filtering be abandoned? **Trends in Ecology & Evolution**, London, v. 32, n. 6, p. 429-437, 2017.
- CHASE, J. M. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. **Journal of Vegetation Science**, Grangaerde, v. 25, n. 2, p. 319-322, 2014.
- CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 31, n. 1, p. 343-366, 2000.

CONRADI, T.; TEMPERTON, V. M.; KOLLMANN, J. Resource availability determines the importance of niche-based versus stochastic community assembly in grasslands. **Oikos**, Lund, v. 126, p. 1134-1141, 2017.

CORONADO, E. N. H. et al. Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities. **Diversity and Distribution**, Riverside, v. 21, n. 11, p. 1295-1307, 2015.

DEWITT, T. J.; SIH, A.; WILSON, D. S. Costs and limits of phenotypic plasticity. **Trends in Ecology & Evolution**, London, v. 13, n. 2, p. 77-81, 1998.

ENGELBRECHT, B. M. et al. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. **Nature**, London, v. 447, n. 7140, p. 80-82, 2007.

ERNANDE, B.; DIECKMANN, U. The evolution of phenotypic plasticity in spatially structured environments: implications of intraspecific competition, plasticity costs and environmental characteristics. **Journal of Evolutionary Biology**, London, v. 17, n. 3, p. 613-628, 2004.

FAITH, D. P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. **Biological Conservation**, Oxon, v. 61, n. 1, p. 1-10, 1992a.

FAITH, D. P. Systematics and conservation: on predicting the feature diversity of subsets of taxa. **Cladistics**, New York, v. 8, n. 1, p. 361-373, 1992b.

GASTAUER, M.; MEIRA-NETO, J. A. A. Interactions, environmental sorting and chance: phylostructure of a tropical forest assembly. **Folia Geobotanica**, Prague, v. 49, n. 3, p. 443-459, 2014.

GUILHERME, F. A. G. et al. Tree community structure in a Neotropical swamp forest in Southeastern Brazil. **Bioscience Journal**, Oxford, v. 29, n. 4, p. 1007-1016, 2013.

HART, S.; MARSHALL, D. J. Environmental stress, facilitation, competition, and coexistence. **Ecology**, Oxford, v. 94, n. 12, p. 2719-2731, 2013.

KEMBEL S. W. et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, Oxford, v. 26 n. 11, p. 1463-1464, 2010.

KORNING, J.; BALSLEV, H. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. **Journal of Vegetation Science**, Grangaerde, v. 5, n. 1, p. 77-86, 1994.

KRAFT, N. J. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, London, v. 29, n. 5, p. 592-599, 2015.

LEITÃO-FILHO, H. F. Aspectos taxonômicos das florestas do Estado de São Paulo. **Silvicultura em São Paulo**, São Paulo, v. 16, n. 1, p. 197-206, 1982.

LEVIN, A. S. The problem of pattern and scale in ecology, the Robert H. MacArthur award lecture. **Ecology**, Oxford, v. 73, n. 6, p. 1943-1967, 1992.

- LEWIS, S. L. et al. Changing ecology of tropical forests: evidence and drivers. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 40, n. 1, p. 529-549, 2009.
- LORTIE, C. J.; CALLAWAY, R. M. Re-analysis of meta-analysis: Support for the stress-gradient hypothesis. **Journal of Ecology**, London, v. 94, n. 1, p. 7-16, 2006.
- MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 2001. 224 p.
- MAREN, I. E. et al. Changing contributions of stochastic and deterministic processes in community assembly over a successional gradient. **Ecology**, Oxford, v. 99, p. 148-157, 2017.
- MARQUES, M. C.; SILVA, S. M.; SALINO, A. Florística e estrutura do componente arbustivo-arbóreo de uma floresta higrófila da bacia do rio Jacaré-Pepira, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 17, n. 4, p. 495-506, 2003.
- MORITZ, C. Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. **Systematic Biology**, Oxford, v. 51, n. 1, p. 238-254, 2002.
- MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, London, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.
- NEVES, D. M. et al. Dissecting a biodiversity hotspot, the importance of environmentally marginal habitats in the Atlantic Forest Domain of South America. **Diversity and Distributions**, Riverside, v. 23, n. 8, p. 898-909, 2017.
- PHILLIPS, O. L.; GENTRY, A. H. Increasing turnover through time in tropical forests. **Science**, Washington, v. 263, n. 5149, p. 954-958, 1994.
- PIGLIUCCI, M. **Phenotypic Plasticity: beyond nature and nurture**. Baltimore: The John Hopkins University Press, 2001. 328 p.
- PIRES, G. G. et al. Influência de variáveis ambientais na comunidade arbórea de inselbergs. **Cerne**, Lavras, v. 20, n. 1, p. 97-104, 2014.
- PITTERMANN, J.; WILSON, J. P.; BRODRIBB, T. J. Water Transport, the Role in Plant Diversification of. In: KLIMAN, R. M. (Ed.). **Encyclopedia of Evolutionary Biology**. Oxford: Academic Press, v. 4, 2016. p. 358-366.
- POCHEVILLE, A. The ecological niche: history and recent controversies. In: HEAMS, T. et al. (Eds.). **Handbook of evolutionary thinking in the sciences**. Dordrecht: Springer, 2015. p. 547-586.
- POREMBSKI, S. The invasibility of tropical granite outcrops ('inselbergs') by exotic weeds. **Journal of the Royal Society of Western Australia**, Perth, v. 83, n. 1, p. 131-137, 2000.
- POREMBSKI, S. Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. **Brazilian Journal of Botany**, São Paulo v. 30, n. 4, p. 579-586, 2007.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2018. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>. Acesso em: 20 mar. 2019.

RÔÇAS, G.; BARROS, C. F.; SCARANO, F. R. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. **Trees Structure and Function**, Berlin, v. 11, n. 8, p. 469-473, 1997.

ROCHA, C. T. V. et al. Comunidade arbórea de um continuum entre floresta paludosa e de encosta em Coqueiral, Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 28, n. 2, p. 203-218, 2005.

SCARANO, F. R. et al. Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest in southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, New York, v. 13, n. 06, p. 793-803, 1997.

SCARANO, F. R. et al. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographic distribution to ecophysiological parameters. **Botanical Journal of the Linnean Society**, Oxford, v. 136, n. 4, p. 345-364, 2001.

SCARANO, F. R. Plant community structure and function in a swamp forest within the Atlantic rain forest complex: a synthesis. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 57, n. 3, p. 491-502, 2006.

SEINE, R.; POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. A neglected habitat of carnivorous plants: Inselbergs. **Feddes Repertorium**, Berlin, v. 106, n. 5-8, p. 555-562, 1996.

SHEIL, D.; BURSLEM, D. F. R. P.; ALDER, D. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. **Ecology**, Oxford, v. 83, n. 2, p. 331-333, 1995.

SHEIL, D.; JENNINGS, S.; SAVILL, P. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, New York, v. 16, n. 6, p. 765-800, 2000.

SHEIL, D.; MAY, R. M. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. **Journal of Ecology**, London, v. 84, n. 1, p. 91-100, 1996.

SIEFERT, A. et al. Scale dependence of vegetation–environment relationships, a meta-analysis of multivariate data. **Journal of Vegetation Science**, Grangaerde, v. 23, n. 5, p. 942-951, 2012.

SUZUKI, R.; SHIMODAIRA, H. **Package 'pvclust'**: Hierarchical Clustering with P-Values via Multiscale Bootstrap Resampling. R package version 2.0-0. 2015. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=pvclust>>. Acesso em: 23 set. 2018.

WEBB, C. O. et al. Phylogenies and community ecology. **Annual review of ecology and systematics**, Palo Alto, v. 3, n. 1, p. 475-505, 2002.

WEBB, C. O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **The American Naturalist**, Chicago, v. 156, n. 2, p. 145-155, 2000.

ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. 5. ed. Upper Saddle River: Pearson, 2010. 960 p.

ZWIENIECKI, M. A.; BOYCE, C. K. Evolution of a unique anatomical precision in angiosperm leaf venation lifts constraints on vascular plant ecology. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 281, n. 1779, p. 20132829, 2014.

Capítulo 3 – HISTÓRIA EVOLUTIVA DE COMUNIDADES ARBÓREAS EM AFLORAMENTOS ROCHOSOS DA AMÉRICA DO SUL

RESUMO

Afloramentos rochosos são elementos que se projetam acima da superfície de terra circundante, estão associados a filtros ambientais relacionados à intensa radiação solar, baixa disponibilidade hídrica e de nutrientes e escassez de substrato. Objetivamos verificar se essas condições ambientais impostas pelos ambientes rochosos agem de forma determinante na composição das linhagens que os habitam independentemente da localização geográfica. Neste estudo foram utilizadas 106 áreas distribuídas ao longo da América do Sul nos Domínios: Amazônico, Atlântico, do Cerrado e da Caatinga. Dentro desse banco de dados há grande variação altitudinal (de 89 a 2278m) onde estão distribuídas Florestas Rupícolas semidecíduais e ombrófilas além de Inselbegs decíduais, semidecíduais e ombrófilos. Realizamos análises de diversidade filogenética, diversidade beta filogenética e verificamos as relações das métricas obtidas com variáveis ambientais de precipitação, temperatura e altitude. Quando as linhagens basais são o foco da análise a altitude é determinante para a distribuição das áreas, mas quando os clados mais recentes são considerados o que determina o seu posicionamento é a deciduidade das folhas, característica intimamente relacionada às condições climáticas e microclimáticas. A retenção de características ecológicas relacionadas a nichos ao longo do tempo nos afloramentos rochosos analisados indica conservadorismo de nicho filogenético, uma vez que independentemente da localização geográfica, áreas com características de dureza ambiental semelhantes são filogeneticamente próximas.

Palavras-chave: Inselberg. Filobeta-diversidade. Filtro Ambiental. Florestas Rupícolas. Conservadorismo de Nicho.

ABSTRACT

Rocky outcrops are elements that protrude above the surrounding ground surface, they are associated with environmental filters related to intense solar radiation, low water availability and nutrients and substrate shortage. Our objective is to verify if these environmental conditions imposed by rocky environments, act in a determinant way in the composition of the lineages that inhabit them independently of the geographic location. For this study were selected 106 areas distributed throughout South America in the Biomes: Amazon, Atlantic and Seasonally Dry Tropical Forests. Within this database there is great altitudinal variation (from 89 to 2278m), where semideciduous and evergreen Rupicolous Forests as well as deciduous, semideciduous and evergreen Inselbegs are distributed. We performed analyzes of phylogenetic diversity, phylogenetic beta diversity and verified the relationships of the metrics obtained with environmental variables of precipitation, temperature and altitude. When basal lineages are the focus, the altitude is determinant for the distribution of the areas, but when the most recent clades are considered what determines their positioning is the deciduousness of the leaves, characteristic closely related to the climatic and microclimatic conditions. The retention of ecological features related to niches over time in the rocky outcrops analyzed indicates phylogenetic niche conservatism, since regardless of geographic location, areas with similar environmental hardness characteristics are phylogenetically close.

Keywords: Inselberg. Phylobeta-diversity. Environmental Filter. Rupicolous forest. Niche Conservatism.

1 INTRODUÇÃO

Afloramentos rochosos se caracterizam por se projetarem acima da superfície de terra circundante (FITZSIMONS; MICHAEL, 2017). Encontrados em todos os continentes e na maioria das zonas climáticas e tipos de vegetação (TWIDALE, 2012), são íngremes e isolados espacialmente, muitas vezes relativamente pouco perturbados (FITZSIMONS; MICHAEL, 2017). Estão sujeitos a fortes filtros ambientais como intensa radiação solar, baixa disponibilidade hídrica e de nutrientes além da escassez de substrato (ARAUJO et al., 2017; POREMBSKI, 2007; SCARANO et al., 2001; SCARANO, 2002). Quando são de grande magnitude e em forma de ilha os afloramentos rochosos recebem a denominação de inselbergs (TWIDALE, 2012).

Quando tratamos de ambientes associados a características de dureza ambiental é preciso atentar-se para a forma como tratamos as relações entre tais condições e as espécies que os habitam. Há uma gama de espécies que não só toleram ambientes extremos mas que são competitivamente superiores nesses ambientes. Desta forma, há autores que defendem que o estresse ambiental é uma característica que depende das espécies e que, portanto, não deve ser atribuída a um habitat (WILSON; LEE, 2000). Seja em escalas pequenas ou grandes, os afloramentos rochosos são capazes de influenciar os padrões da vegetação associada a eles, porque constituem um tipo particular de ambiente que ocorre de maneira isolada (POREMBSKI; BARTHLOTT, 2000) e também devido à sua influência nas condições microclimáticas e/ou de drenagem (CARLUCCI et al., 2015).

Fatores bióticos e abióticos, associados são os principais motivadores para que a distribuição das espécies não seja uniforme no espaço (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2006; CADOTTE; TUCKER, 2017; CONRADI; TEMPERTON; KOLLMANN, 2017; HART; MARSHALL, 2013; SIEFERT et al., 2012). A compreensão dos padrões de distribuição das espécies é essencial para que se possa inferir sobre o comportamento das comunidades (CADOTTE; TUCKER, 2017; CHESSON, 2000). Quando escalas espaciais amplas são analisadas, espera-se que os fatores associados a condições ambientais e recursos com estruturação espacial como temperatura e precipitação tendem a ser determinantes, acompanhados da restrição à dispersão devido à distância espacial (LEVIN, 1992; SIEFERT et al., 2012). As formas usuais de se avaliar temporalmente como a vegetação se comporta mediante tais fatores eram por meio da dinâmica de comunidades (MAGURRAN et al., 2010) bem como por trabalhos de fitogeografia (BERTONCELLO et al., 2011) e palinologia

(HABERLE; MASLIN, 1999; HAFFER; PRANCE, 2002), entretanto ainda se enfrentavam barreiras para compreender evolutivamente esses processos.

Recentemente o uso da abordagem filogenética em ecologia de comunidades tem se intensificado, ajudando a compreender a origem e história evolutiva de espécies dentro de comunidades, bem como suas relações com o ambiente. A ferramenta da diversidade filogenética permite explorar teorias sobre a influência de fatores históricos e ecológicos na estruturação das comunidades (LOSOS, 1996; WEBB et al., 2002), onde padrões de agrupamento filogenético indicam forte influência de fatores abióticos, resultando em conservadorismo de nicho e o padrão inverso, de dispersão, indica interações competitivas entre as espécies (WEBB et al. 2002). Ao se agregar a diversidade beta filogenética (filobetadiversidade) aos esforços, pôde-se identificar como as relações filogenéticas mudam no espaço da mesma forma que a diversidade beta mede como a composição das espécies se comporta no espaço (GRAHAM; FINE, 2008), uma vez que a filobetadiversidade é a diversidade beta com uma dimensão temporal. Ao se analisar mudanças na diversidade filogenética em diferentes comunidades, pode-se avançar de forma fundamental na compreensão de como fatores ecológicos e evolutivos interagem e influenciam padrões atuais de diversidade em amplas escalas espaciais (GRAHAM; FINE, 2008). Desta forma, a abordagem evolutiva permite, avaliar como a estrutura da comunidade e os traços associados das espécies mudam em função de gradientes espaciais e ambientais (CHAVE; CHUST; THE BAUD, 2007). Quando somados a diversidade filogenética beta e os gradientes ambientais podem revelar que mudanças nas condições abióticas alteram não só a composição de espécies, bem como dão base para inferências sobre as linhagens representadas (JIN; CADOTTE; FORTIN, 2015), levantando assim discussões sobre os processos ecológicos, históricos e evolutivos que estruturam as comunidades (CHAVE; CHUST; THE BAUD, 2007; HARDY; SENTERRE, 2007). Ainda neste sentido, o conservadorismo de nicho filogenético (DONOGHUE, 2008; WIENS, 2004) vem sendo utilizado para explicar os padrões biogeográficos modernos e gradientes de diversidade global com base na estrutura filogenética (WIENS et al., 2010). Essa abordagem abre portas para outras aplicações, dentre elas a biologia da conservação (PETERSON; SOBERÓN; SÁNCHEZ-CORDERO, 1999).

O objetivo neste trabalho foi verificar se as condições ambientais impostas por ambientes rochosos, como a escassez de substrato e a alta insolação, são suficientemente fortes para determinar as linhagens que os habitam independentemente da localização geográfica. Parte-se da hipótese de que a história evolutiva e de colonização de ambientes rochosos semelhantes é a mesma, independentemente de sua posição geográfica, uma vez que

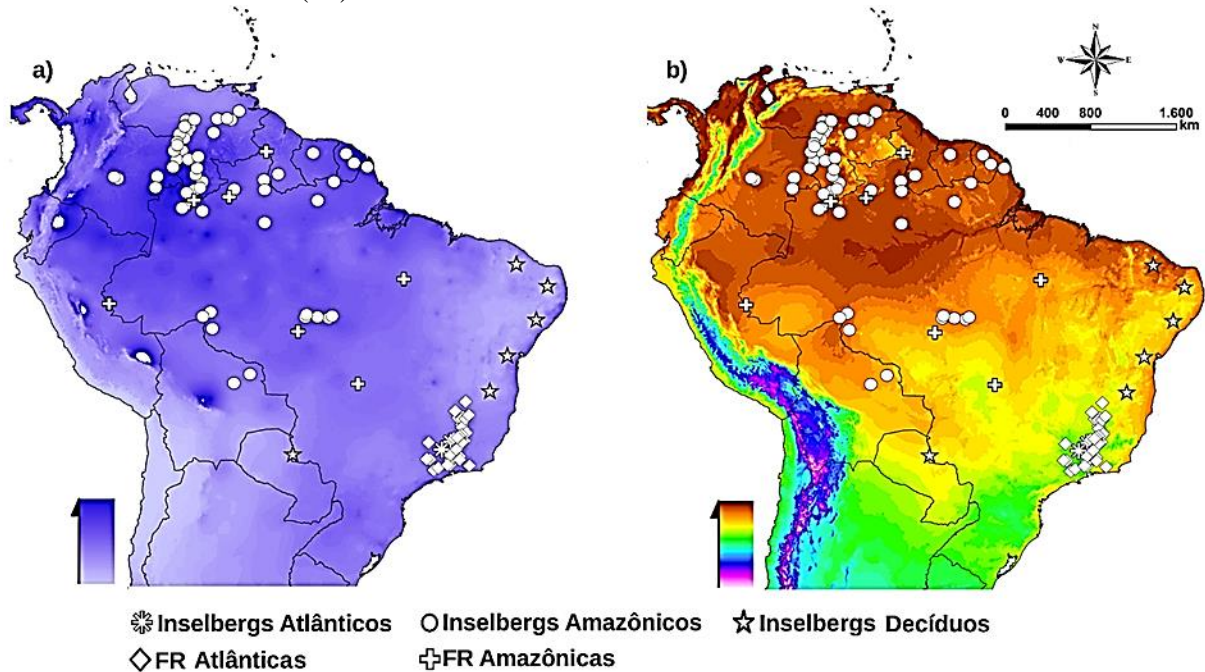
a especificidade das condições ambientais experimentadas devido à presença da rocha se sobrepõe às características climáticas de cada região.

2 MATERIAL E MÉTODOS

Os dados florísticos utilizados foram extraídos da base de dados NeoTropTree (NTT) (OLIVEIRA-FILHO, 2017), com exceção de apenas duas áreas (localizadas nos municípios de Coqueiral e Cláudio) correspondentes a levantamentos realizados no Laboratório de Ecologia Florestal da Universidade Federal de Lavras. As áreas/sítios classificadas como Inselbergs e/ou florestas rupícolas no NTT foram extraídas e posteriormente foi realizada a busca por literatura para as localidades selecionadas. No NTT as florísticas disponibilizadas são compostas por espécies com mais de 3m de altura não apoiantes, compiladas para locais georeferenciados. O NTT conta com listas de espécies desde o sul da Flórida (EUA) e México até a Patagônia e atualmente possui 7485 áreas, 20.642 espécies de plantas lenhosas e 920.129 registros de ocorrências. Cada área no NTT é definida por um único tipo de vegetação contido em um raio de 5 km. Foram selecionadas 106 áreas distribuídas ao longo da América do Sul nos Domínios: Amazônico (incluindo os países Brasil, Bolívia, Colômbia, Guiana, Guiana Francesa, Suriname e Venezuela), Atlântico (Brasil) do Cerrado e da Caatinga (Brasil e Paraguai) (FIGURA 3.1). Todas essas áreas são classificadas como ambientes rochosos no NTT, apresentando de 10 a 100% de rocha exposta em sua composição. Dentro do banco de dados selecionado encontram-se Inselbergs Deciduais (6 áreas) (únicas áreas que apresentam influência de salinidade), Semideciduais (24) e Ombrófilos (34) bem como as Florestas Rupícolas (FR) Semideciduais (5) e Ombrófilas (37). Nós consideramos florestas rupícolas, ambientes com rochas afloradas ou fragmentadas (OLIVEIRA-FILHO, 2015) e inselbergs aqueles afloramentos de maior magnitude, associados a um formato de ilha (TWIDALE, 2012).

Para verificar as relações entre a composição de espécies e variáveis ambientais foram utilizados para cada área os valores de latitude e longitude, Altitude (m) e as variáveis climáticas Precipitação anual (mm), Precipitação da estação úmida (mm), Precipitação da estação seca (mm), Temperatura média anual (°C), Temperatura máxima (°C) e Temperatura mínima (°C), obtidas no WorldClim (HIJMANS et al., 2005).

Figura 3.1 – Distribuição das 106 áreas de afloramentos rochosos (inselbergs e florestas rupícolas - FR) distribuídas nos Domínios Amazônico, Atlântico, do Cerrado e da Caatinga na América do Sul com suas respectivas classificações (símbolos). Em (a) o mapa representa a precipitação anual (mm) e em (b) a temperatura mínima (°C).



Fonte: Do autor (2019).

Avaliamos a similaridade florística entre as 106 áreas amostradas através de uma análise de agrupamento por cluster hierárquico utilizando o pacote *pvclust* (SUZUKI; SHIMODAIRA, 2015) com 999 randomizações, a partir dos dados de presença e ausência de espécies.

As análises filogenéticas foram conduzidas utilizando o programa PHYLOCOM 4.2 para construir e datar (função *phylomatic* e algoritmo *bladj*) a árvore filogenética composta pelo pool regional de espécies (área 1 e 2). A megárvore utilizada foi a R20160415.new, (GASTAUER; MEIRA-NETO, 2017), baseada essencialmente na classificação filogenética da APG IV (ANGIOSPERMAS PHYLOGENY GROUP, 2016). Apenas as espécies de angiospermas foram incluídas nas análises. Para calcular a história evolutiva das áreas, foi calculada para cada área: a Diversidade Filogenética (PD), que representa a soma do comprimento dos ramos de todas as espécies de uma árvore (FAITH, 1992); a Distância Média de Pares (Mean Pairwise Distance - MPD) e a Distância Média entre Vizinhos mais Próximos (Mean Nearest Taxon Distance – MNTD) (WEBB, 2000; WEBB et al., 2002). Para eliminar o efeito da riqueza, foram calculadas as respectivas métricas padronizadas: $ses.PD$, $ses.MPD$ e $ses.MNTD$. Assim, para cada área as métricas padronizadas foram calculadas

extraindo ao acaso o mesmo número de espécies da área a partir da filogenia. Esse processo foi repetido 1000 vezes, calculando o PD, MPD e MNTD para cada randomização. As métricas padronizadas foram resultado da diferença entre o valor observado de PD, MPD e MNTD e a média dos valores aleatórios dividida pelo desvio padrão ao longo das aleatorizações. Os valores de *ses.PD* indicam se os grupos de áreas analisados apresentam mais ou menos linhagens do que o esperado ao acaso, dada sua riqueza de espécies. Já os valores de *ses.MPD* e *ses.MNTD*, quando multiplicados por -1, correspondem aos índices de proximidade líquida (NRI) e de táxon mais próximo (NTI) descritos por Webb et al. (2002), com os quais, segundo os autores, é possível verificar se a estrutura filogenética das comunidades é diferente do esperado ao acaso, onde valores positivos indicam dispersão filogenética e valores negativos, agrupamento. As medidas da estrutura filogenética foram calculadas usando o pacote *picante* (KEMBEL et al., 2010).

Em seguida executamos Modelos Lineares Generalizados (GLM) com as métricas *ses.PD*, *ses.MPD*, *ses.MNTD* e com a Riqueza de espécies, com o objetivo de avaliar a existência de diferenças significativas entre os tipos de vegetação/ambiente, ao nível de significância de 5%. Utilizamos a família de distribuição de resíduos gaussian com função de ligação *identity*, atendendo os critérios de homocedasticidade e normalidade dos resíduos (teste por Shapiro-Wilk). O modelo obtido foi comparado a um modelo nulo quanto ao AICc (small-sample-size corrected version of Akaike information criterion) com objetivo de avaliar se o resultado é mais explicativo do que o obtido ao acaso.

A partir das variáveis resposta *ses.PD*, *ses.MPD*, *ses.MNTD* e riqueza de espécies, e das variáveis explanatórias Altitude (m), Precipitação anual (mm), Precipitação da estação úmida (mm), Precipitação da estação seca (mm), Temperatura média anual (°C), Temperatura máxima (°C) e Temperatura mínima (°C), procedemos à análise de correlação através do método dos modelos mínimos quadrados generalizados (Generalized least squares - GLS). O método foi escolhido considerando a existência de estruturação espacial dos resíduos para os modelos globais de todas as variáveis resposta. Para avaliar as influências das variáveis explanatórias sobre cada uma das variáveis resposta, inicialmente avaliamos as correlações entre variáveis explanatórias do modelo global para formar submodelos globais com variáveis não redundantes e assim evitar viés por multicolinearidade (DORMANN et al., 2012). Asseguramos ainda que todos os fatores de inflação da variância (FIVs) foram inferiores a cinco para cada variável explicativa (QUINN; KEOUGH, 2002) e para comparar modelos utilizamos o critério de informação de Akaike (AIC). Para essas análises foram utilizados os

pacotes *vegan* (OKSANEN et al., 2016), *car* (FOX et al., 2014) e *nlme* (PINHEIRO et al., 2016).

Também foram calculadas as análises de diversidade filogenética beta, COMDIST, análoga à métrica MPD e COMDISTNT, análogo ao MNTD. No COMDIST foram calculadas as distâncias entre as comunidades usando a distância média entre todos os pares de indivíduos, dando maior peso para nós basais, possibilitando inferências sobre a história biogeográfica das comunidades analisadas. Já no COMDISTNT é dado maior peso para os nós terminais para o cálculo da distância entre as comunidades (WEBB; ACKERLY; KEMBEL, 2008). Essa ferramenta contabiliza a distância filogenética (comprimento dos ramos) entre amostras de organismos individuais entre locais, medindo mudanças na diversidade filogenética entre comunidades (GRAHAM; FINE, 2008). Ambas as funções retornam uma matriz simétrica de localizações versus locais com suas distâncias filogenéticas pareadas e permitem inferências a respeito do impacto que linhagens ancestrais podem ter nas atuais distribuições ecológicas das espécies (JIN; CADOTTE; FORTIN, 2015). Utilizamos o pacote *picante* (KEMBEL et al., 2010) para a construção dessas análises. Essas e as demais análises foram realizadas no programa R v. 3.5.1 (2018).

3 RESULTADOS

A porcentagem de Eudicotiledôneas e Magnoliídeas (TABELA 3.1) sugere um padrão determinado por um gradiente de umidade e de altitude. Os maiores valores de Eudicotiledôneas referem-se às áreas mais secas, de inselberg decidual, semidecidual e ombrófilo, com diminuição gradual no sentido das áreas mais úmidas. Já as Magnoliídeas apresentam comportamento inverso, sendo mais abundantes nas áreas mais úmidas, de floresta rupícola semidecidual e ombrófila, e diminuindo sua porcentagem nas áreas mais secas. A média altitudinal dos Inselbergs é inferior à 400m (TABELA 3.1) e a das florestas rupícolas superior à 1200m, seguindo o mesmo sentido do aumento de umidade indicado anteriormente para a porcentagem de Eudicotiledôneas e Magnoliídeas.

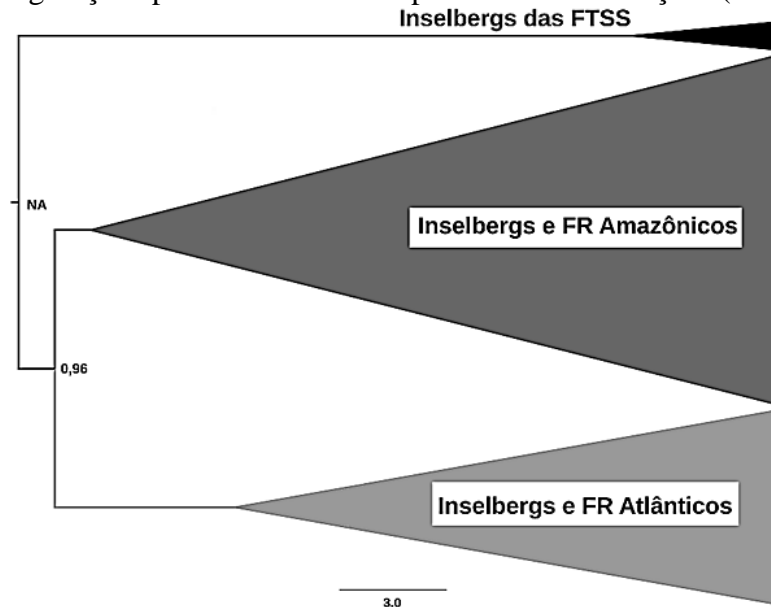
Na análise florística dos ambientes são formados três grupos, um composto por inselbergs deciduais e os outros dois claramente divididos pela posição geográfica que ocupam, sendo um deles formado pelas áreas tanto de inselbergs quanto de florestas rupícolas amazônicas e outro pelas florestas rupícolas e inselbergs do Sudeste Brasileiro (FIGURA 3.2).

Tabela 3.1 – Porcentagens de Magnoliídeas e Eudicotiledôneas arbóreas e a média altitudinal (assim como seus valores mínimo e máximo) presentes nos inselbergs e nas florestas rupícolas de 106 áreas amostradas na América do Sul.

	% (mín-máx)		
	Eudicotiledôneas	Magnoliídeas	Altitude média (m)
Inselberg	96,6	3,4	371
Decidual	98,9 (96,3-100)	1,1 (0-2,6)	416 (89-731)
Semidecidual	97,3 (92,9-98,6)	2,7 (1,4-4,6)	349 (96-850)
Ombrófilo	95,9 (90-98,7)	4,1 (0-7,8)	378(110-1030)
Floresta Rupícola	88,6	11,4	1245
Semidecidual	92,3 (80,5-96,4)	7,7 (3,6-15,6)	771 (405-1154)
Ombrófila	88,2 (81,7-96,43)	11,8 (3,57-17,3)	1309 (350-2278)

Fonte: Do autor (2019).

Figura 3.2 – O dendrograma (clustering analyses) com dados de presença e ausência de espécies arbóreas para 106 áreas amostradas na América do Sul, compostas por inselbergs deciduais, semideciduais e ombrófilos e florestas rupícolas (RF) semideciduais e ombrófilas. O rótulo de cada nó é a probabilidade da configuração apresentada ocorrer após 999 randomizações (bootstrap).

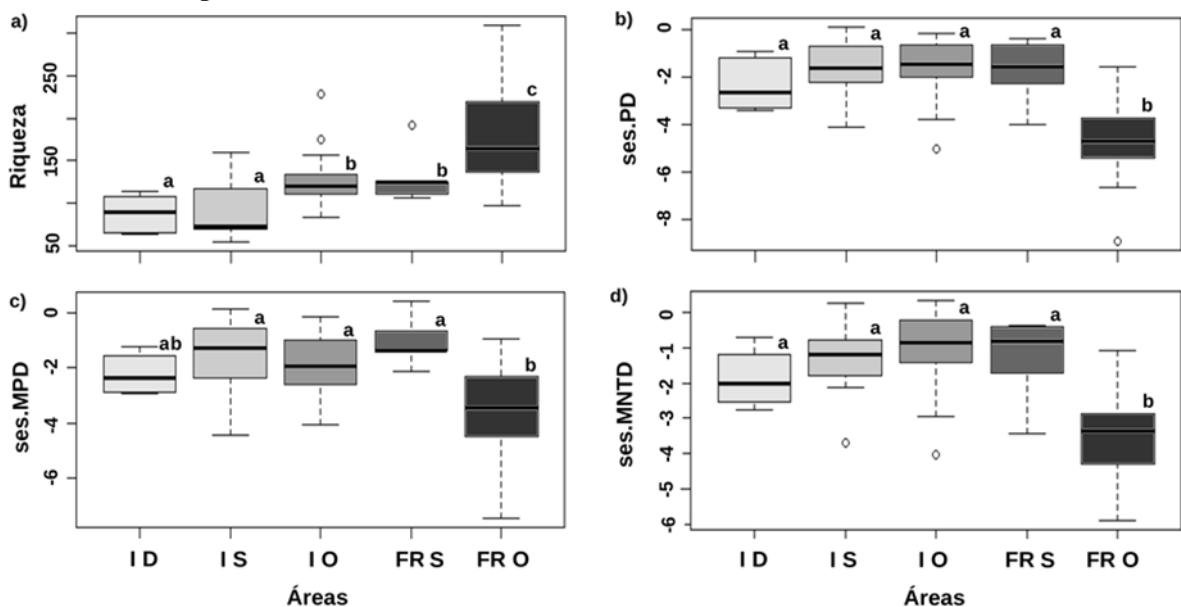


Fonte: Do autor (2019).

Observa-se o gradual aumento da riqueza de espécies (FIGURA 3.3a) em direção às áreas mais úmidas e também mais elevadas, sendo que inselbergs deciduais e semideciduais não diferem estatisticamente, bem como inselberg ombrófilo e floresta rupícola semidecidual, já as florestas rupícolas ombrófilas são diferentes de todos os outros ambientes. Os valores

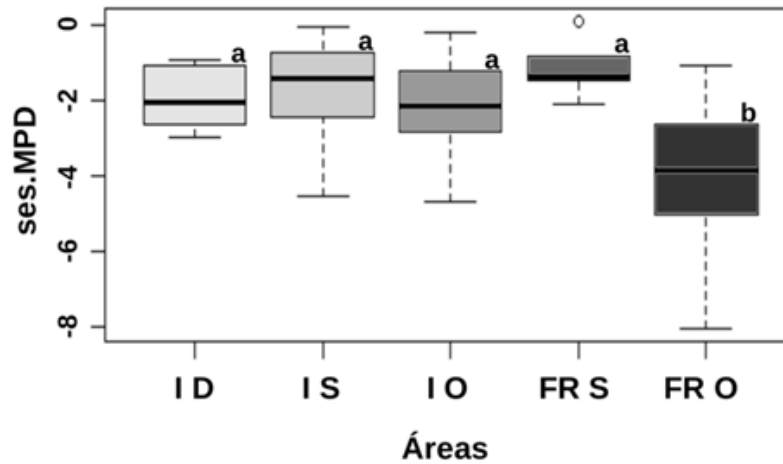
negativos das métricas padronizadas *ses.MPD* e *ses.MNTD* (FIGURAS 3.3c, d) por ambientes, indica que todas as áreas apresentam agrupamento filogenético (Webb, 2000). No geral, os valores das medidas de diversidade filogenética, para inselbergs deciduais, semideciduais, ombrófilos e florestas rupícolas semideciduais não diferem entre si (FIGURAS 3.3b, c, d). Apenas as florestas rupícolas ombrófilas se distinguem das demais no *ses.PD* e *ses.MNTD* (FIGURAS 3.3b, d). Na métrica *ses.MPD* essas áreas são diferentes dos inselbergs semideciduais e ombrófilos, bem como das florestas rupícolas semideciduais, mas iguais aos inselbergs deciduais. O fato dos extremos (florestas rupícolas ombrófila e inselberg decidual), terem obtido valores iguais estatisticamente para essa métrica está relacionado a área Uiramutã (incluída dentro das florestas rupícolas ombrófilas), que se destaca pela grande quantidade de Eudicotiledoneas (FIGURA 3.4), como pode ser observado na mesma análise realizada sem essa área, onde as florestas rupícolas ombrófilas foram estatisticamente distintas das demais, inclusive dos inselbergs deciduais. Existe uma tendência de diminuição dos valores de *ses.PD*, *ses.MPD* e *ses.MNTD* em direção às áreas de florestas rupícolas ombrófila.

Figura 3.3 – Variações nas taxas de diversidade filogenética dos ambientes rochosos analisados, (a) resultados para a Riqueza de espécies (b) diversidade filogenética *sensu stricto* padronizada para variação na riqueza de espécies (*ses.PDss*), (c) e (d) mostram as medidas padronizadas de Distância Média de Pares (*ses.MPD*) e Distância Média entre Vizinhos mais Próximos (*ses.MNTD*). As siglas correspondem à: ID – Inselberg Decidual, IS – Inselberg Semidecidual, IO – Inselberg Ombrófilo, FRS – Floresta Rupícola Semidecidual e FRO – Floresta Rupícola Ombrófila.



Fonte: Do autor (2019).

Figura 3.4 – Resultado da variação da métrica de diversidade filogenética ses.MPD entre os ambientes rochosos analisados quando uma das áreas da Floresta Rupícola ombrófila, com número elevado de Eudicotiledoneas (Uiramutã) é retirada da análise. As siglas correspondem à: ID – Inselberg Decidual, IS – Inselberg Semidecidual, IO – Inselberg Ombrófilo, FRS – Floresta Rupícola Semidecidual e FRO – Floresta Rupícola Ombrófila.



Fonte: Do autor (2019).

A altitude aparece positivamente correlacionada com a riqueza de espécies, sendo, portanto, os ambientes mais elevados aqueles com maior número de espécies (TABELA 3.2). Já com as métricas padronizadas o sentido dessa relação é negativo, indicando que quanto maior a altitude maior a tendência de agrupamento filogenético. Nos modelos criados para verificar a existência de relação entre a riqueza com as demais variáveis ambientais não houve correlação com as variáveis de Precipitação e a Temperatura mínima foi a variável com maior poder de explicação, seguida da Altitude no segundo melhor modelo. A Temperatura mínima foi negativamente correlacionada com a riqueza e está diretamente relacionada com o aumento da altitude, uma vez que quanto maior a elevação menor a temperatura mínima. Já nos melhores modelos correlacionando as métricas padronizadas de filogenia com as variáveis ambientais, em todos eles estiveram presentes as variáveis de Precipitação, seja Precipitação anual ou Precipitação da estação úmida. A variável de Altitude aparece como parte de dois melhores modelos, para ses.PD e ses.MNTD.

Tabela 3.2 – Valores do critério de informação Delta Akaike (AIC) para diferentes modelos com o objetivo de explicar a variação na riqueza de espécies e nas métricas de diversidade filogenética da vegetação arórea de ambientes rochosos (Inselbergs e Florestas Rupícolas na América do Sul).

Modelos	Riqueza	ses.PD	ses.MPD	ses.MNTD
Altitude	-11,53 ¹	-8,52 ¹	-17,64 ¹	-8,26 ¹
Precipitação	-	-86,29 ^{2,3}	-14,28 ²	-24,57 ²
Temperatura	0 ²	-32,83 ^{4,5}	-23,28 ^{3,4}	-23,95 ^{3,4}
Global	-	0 ^{1,2}	0 ^{2,3}	0 ^{1,2,5}
		Alt ¹ /PrecÚm ⁻² /	Alt ¹ /PrecAn ⁻² /	Alt ¹ /PrecAn ⁺² /
Variáveis	Alt ⁺¹ /TempMí ⁻²	PrecSe ⁺³ /TempAn ⁺⁴ /	TempAn ⁺³ /TempMí ⁻⁴	TempAn ⁺³ /TempMí ⁺⁴ /
		TempMí ⁺⁵		PrecÚm ⁻⁵

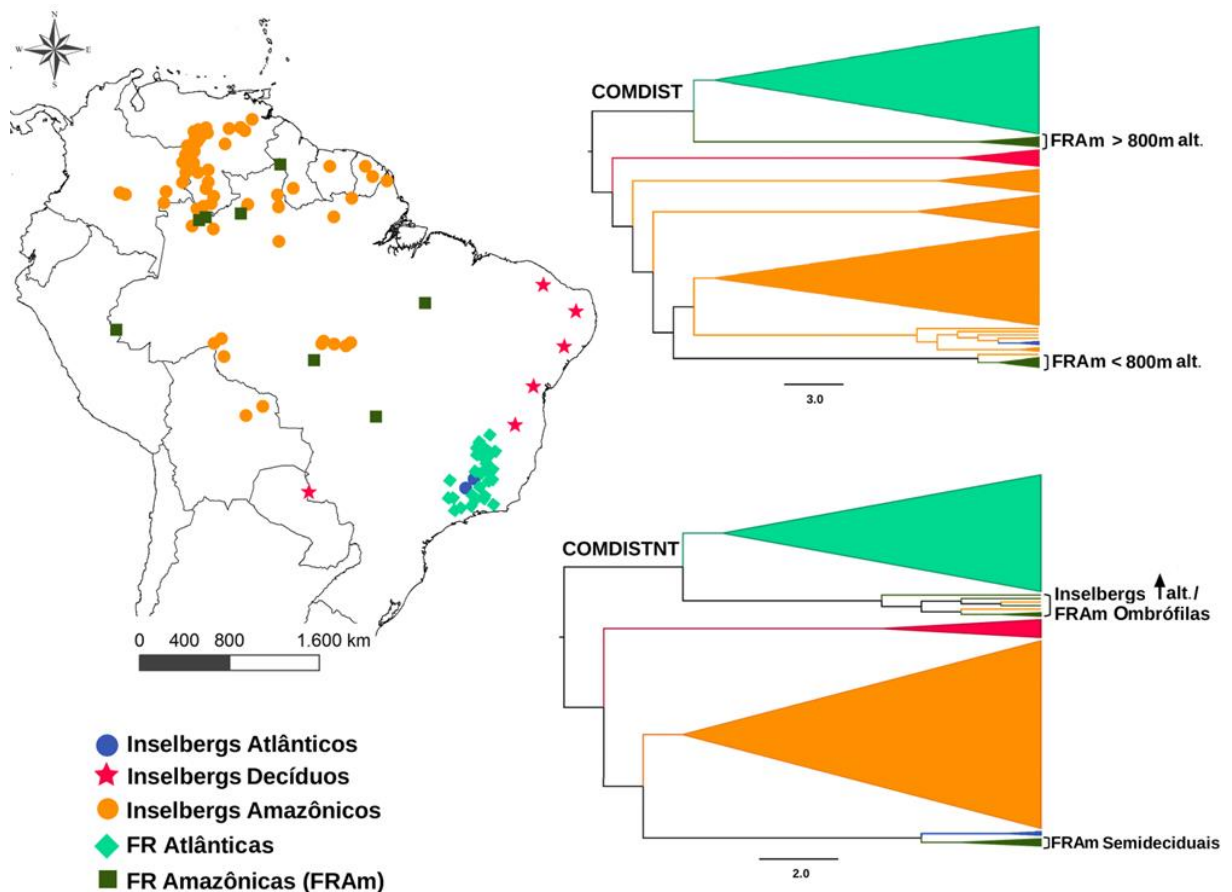
Todos os valores delta AIC são escalonados em relação ao melhor modelo para cada métrica. Em frente a cada valor de AIC são indicadas as variáveis ambientais incluídas no modelo identificadas por números. O sentido das relações está indicado com os sinais + e - junto aos números que correspondentes a cada variável. Alt - Altitude, PrecAn - Precipitação anual, PrecUm - Precipitação da estação úmida, PrecSe - Precipitação da estação seca, TempAn - Temperatura média anual, TempMi - Temperatura mínima.

Fonte: Do autor (2019).

As análises de filobeta-diversidade (FIGURA 3.5) mostram a formação de dois grandes grupos que se mantêm tanto no COMDIST quanto no COMDISTNT, um deles com a predominância de áreas de Inselberg, independentemente da posição geográfica e outro com as florestas rupícolas (FR) do sudeste. Merece destaque nessas análises (FIGURA 3.5) a coesão do grupo formado pelos Inselbergs Deciduais, que se mantêm em ambas as análises dentro do grande grupo dos Inselbergs mas agrupados entre si. A principal diferença entre as duas análises está no comportamento das FR Amazônicas e de dois Inselbergs, os de maior altitude (Cerro Aratitiope com 1030m e Cerro Caditumini com 961m). O grupo formado apenas por FR é também o grupo com as maiores médias altitudinais no COMDIST, que considera as linhagens mais basais. A divisão das FR Amazônicas se dá também de acordo com a altitude dessas áreas, sendo que aquelas acima de 800m de altitude se agrupam às FR do Sudeste Brasileiro e as demais, com altitude inferior a esse valor, se posicionam no grupo composto majoritariamente por Inselbergs independente da latitude. O modelo global selecionado para a métrica ses.MPD, na qual essa análise de diversidade filogenética beta é baseada, foi o que incluiu as variáveis de Precipitação anual e Temperatura mínima, sendo a Temperatura mínima diretamente relacionada com a Altitude, onde quanto maior a altitude menor a Temperatura mínima.

No COMDISTNT (FIGURA 3.5), que dá maior peso às espécies mais recentes na filogenia, a divisão é determinada pela deciduidade dessas FR, aquelas que são Ombrófilas ficam posicionadas no grupo das FR do sudeste, já as semidecíduas no grupo dos Inselbergs. A altitude aparece como fator importante nessa análise somente devido ao posicionamento de dois insebergs, os de maior altitude (961 e 1030m localizados na Venezuela), que migraram para o grupo formado majoritariamente por FR e que também tem as maiores médias altitudinais. O melhor modelo para o ses.MNTD incluiu as variáveis Precipitação da estação úmida e Altitude, dando suporte para o comportamento dessas áreas. A variável de precipitação, por outro lado parece ser responsável pelo posicionamento das FR Ombrófilas Amazônicas junto das FR do Sudeste Brasileiro, uma vez que ambas apresentam valores próximos para essa variável. Já as FR Semidecíduas Amazônicas terem se agrupado aos Inselbergs parece também ter relação com a altitude dessas áreas, que estão entre as menores de todas as FR analisadas (405, 410, 817m) e, portanto, mais próximas das médias altitudinais dos Inselbergs.

Figura 3.5 – Mapa de classificação das áreas rochosas amostradas distribuídas na América do Sul juntamente com os clusters das análises de diversidade filogenética beta, COMDIST e COMDISTNT.



Fonte: Do autor (2019).

4 DISCUSSÃO

A hipótese de que a história evolutiva e de colonização de ambientes fortemente influenciados pela presença de rocha é semelhante, independentemente da posição geográfica, foi corroborada. As áreas analisadas estão distribuídas em Domínios Fitogeográficos distintos, distantes entre si e de acordo com a composição florística analisada a posição geográfica tem forte influência no compartilhamento de espécies com exceção das áreas de inselbergs decíduos. Entretanto, para a filogenia a estruturação espacial demonstra ser menos importante do que a especificidade das condições ambientais experimentadas em inselbergs e florestas rupícolas devido à presença da rocha. As condições de dureza ambiental impostas pela presença desse elemento influencia as comunidades vegetais pela alta insolação (POREMBSKI, 2000) e consequente menor umidade bem como pela quantidade reduzida de substrato (ARAUJO et al., 2017) e, portanto, rápido escoamento da água das chuvas. Essas limitações culminaram em um padrão filogenético agregado onde há a ocorrência de linhagens próximas na composição florística das áreas (WEBB, 2000), padrão que também pode ser utilizado para caracterizar ambientes estressantes (CORONADO et al., 2015).

Apesar do agrupamento filogenético, ter sido o padrão dominante para todas as áreas, há uma tendência das áreas mais elevadas serem mais agrupadas (LI et al., 2014; QIAN et al., 2013; QIAN; HAO; ZHANG, 2014). Observou-se também que quanto menos umidade disponível maior a presença de famílias de linhagens mais derivadas na filogenia (Eudicotiledôneas), com aumento gradual de grupos mais basais (Magnoliídeas) à medida que há o aumento da altitude e umidade para o grupo de áreas analisado. A umidade do ambiente é capaz de influenciar a composição de espécies, uma vez que as linhagens basais apresentam menor eficiência hídrica quando comparadas às Eudicotiledôneas (PITTERMANN; WILSON; BRODRIBB, 2016; ZWIENIECKI; BOYCE, 2014) e, portanto, são menos resistentes a condições de maior radiação, temperatura e menor umidade. Esse fator também pode ser atribuído à coesão dos inselbergs decíduos nas análises, uma vez que apresentam um estresse hídrico sazonal mais elevado do que as demais formações analisadas (MURPHY; LUGO, 1986; REICH; BORCHERT, 1984) e também pela característica edáfica de presença de salinidade.

A umidade também varia de acordo com a altitude, variável ambiental que sintetiza uma série de outras variáveis, dentre elas a temperatura mínima, que tende a diminuir com o aumento da elevação (QIAN et al., 2016; SANDERS et al., 2007) e a própria umidade, que aumenta devido à interceptação de nuvens (chuva oculta) e menores perdas por

evapotranspiração (BRUIJNZEEL et al., 2010; JARVIS; MULLIGAN, 2011). É, portanto, determinante na distribuição das espécies (ALLEN; BROWN; GILLOOLY, 2002), a tendência de diminuição da riqueza com o aumento da altitude devido principalmente às menores temperaturas (QIAN et al., 2016; QIAN; RICKLEFS, 2016). Entretanto, o padrão oposto ao esperado para o comportamento da riqueza de espécies neste estudo está relacionado à característica rochosa dos ambientes, que acreditamos ser um fator mais limitante para a ocorrência das espécies do que a própria altitude. Como não se trata de um gradiente puramente altitudinal mas também de exposição à rocha, onde os inselbergs são mais afetados dos que as florestas rupícolas, com temperaturas mais elevadas (característica microclimática) e outras limitações relacionadas com a presença marcante desse elemento (ARAUJO et al., 2017; POREMBSKI, 2000). Nas florestas o aumento da altitude é capaz de mudar condições microclimáticas e amenizar o estresse fisiológico causado pela presença da rocha, já nos inselbergs, as limitações são somadas, uma vez que se encontram em baixas altitudes. Isso fica ainda mais evidente a partir do posicionamento de duas áreas de inselberg amazônicos, situados na Venezuela, junto às florestas rupícolas do Sudeste Brasileiro no COMDISTNT devido à elevada altitude dessas duas áreas que tornou possível a interceptação de nuvens e conseqüentemente a diminuição da temperatura mínima e aumento de umidade (BRUIJNZEEL et al., 2010; JARVIS; MULLIGAN, 2011).

Apesar de existirem limitações de dispersão para as espécies nas comunidades analisadas (florística), as áreas de inselbergs contam uma história de colonização semelhante, bem como as das florestas rupícolas, independentemente da posição geográfica. Isso se deve ao conservadorismo de nicho filogenético, onde requisitos ambientais são relativamente conservados dentro da filogenia (GRAHAM; FINE, 2008). Embora os processos espaciais em geral afetem a rotatividade entre as comunidades, sua influência nesse caso é muito mais fraca do que as mudanças abióticas (JIN; CADOTTE; FORTIN, 2015). As análises de diversidade filogenética beta permitem inferir sobre a atual variação espacial na composição das comunidades e os mecanismos evolutivos que influenciaram essa variação, como a especiação e a evolução das características (GRAHAM; FINE, 2008). Quando se pensa na história evolutiva contada pelos resultados apresentados, é importante ressaltar que as formações montanhosas analisadas nesse estudo são resultantes de eventos de orogênese antiga (Pré-Cambriano) e estáveis ao longo do tempo (HARRINGTON, 1962). A estabilidade desses elementos na paisagem, somada a maiores elevações (principalmente nas florestas rupícolas) pode ter permitido que fossem refúgios para as espécies vegetais durante os eventos de aquecimento e resfriamento do planeta (BARBOSA; FERNANDES; SANCHEZ-AZOFEIFA,

2015; HAFFER; PRANCE, 2002). A presença de espécies dos gêneros *Weinmannia* L., *Drimys* J.R.Forst. & G.Forst., *Citronella* D.Don e *Cryptocarya* R.Br., Magnoliídeas e Eudicotiledôneas, ocorrendo somente acima de 1000m de altitude em florestas rupícolas ombrófilas embasa essa afirmação (BERTONCELLO et al., 2011; OLIVEIRA-FILHO; FONTES 2000; REZENDE et al., 2018; ZULOAGA; MORRONE; BELTRANO, 2008). Nesse sentido, a relação entre as maiores altitudes e a presença de linhagens basais pode ser visualizada no comportamento das florestas rupícolas amazônicas nas análises de diversidade filogenética beta. Quando as linhagens basais são o foco da análise a altitude é determinante para sua distribuição. Mas quando os clados mais recentes são considerados o que determina o posicionamento das mesmas áreas é a deciduidade das folhas, característica intimamente relacionada a condições climáticas e microclimáticas (GUAN et al., 2015) que também podem ser afetadas pela altitude (BRUIJNZEEL et al., 2010; JARVIS; MULLIGAN, 2011). Porém, diferente do relevo, o clima sofre grandes variações cíclicas devido aos processos de aquecimento e resfriamento do planeta (HAFFER; PRANCE, 2002) o que faz com que sua relação com os processos atuais na filogenia seja mais explícita.

Unindo os fatores apresentados, altitude (estável) e clima (mutável), chega-se à teoria dos refúgios que ajuda a compreender os padrões de riqueza de espécies observados e do aumento de grupos basais com o aumento da elevação. A retenção de características ecológicas relacionadas a nichos ao longo do tempo nos afloramentos rochosos analisados indica conservadorismo de nicho filogenético, uma vez que independentemente da localização geográfica, áreas com características de dureza ambiental semelhantes são filogeneticamente próximas. Compreendendo os processos encobertos pelo tempo e que remetem aos padrões atuais de diversidade, não estaremos somente assistindo às mudanças acontecerem. A partir de agora poderemos nos adiantar indicando áreas prioritárias para conservação, antes improváveis, de acordo com a compreensão de um passado cíclico.

REFERÊNCIAS

- ALLEN, A. P.; BROWN, J. H.; GILLOOLY, J. F. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. **Science**, Washington, v. 297, n. 5586, p. 1545-1548, 2002.
- APG – ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of Linnean Society**, London, v. 181, n. 1, p. 1-20, 2016.
- ARAÚJO, F. C. et al. Adaptive strategy of tree communities on an environmental harshness hinterland inselberg in Minas Gerais, Brazil. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 65, n. 5, p. 463-470, 2017.
- BARBOSA, N. P. U.; FERNANDES, G. W.; SANCHEZ-AZOFEIFA, A. A relict species restricted to a quartzitic mountain in tropical America: an example of microrefugium? **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 29, n. 3, p. 299-309, 2015.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecology: from individuals to ecosystems**. Oxford: Blackwell Publishing, 2006. 738 p.
- BERTONCELLO, R. et al. A phytogeographic analysis of cloud forests and other forest subtypes amidst the Atlantic forests in south and southeast Brazil. **Biodiversity and Conservation**, Richmond, v. 20, n. 14, p. 3413-3433, 2011.
- BRUIJNBZEEL, L. A. et al. Tropical montane cloud forests: state of knowledge and sustainability perspectives in a changing world. In: BRUIJNBZEEL, L. A.; SCATENA, F. N.; HAMILTON, L. S. (Eds). **Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management**. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. p. 691-740.
- CADOTTE, M. W.; TUCKER, C. M. Should environmental filtering be abandoned? **Trends in Ecology & Evolution**, London, v. 32, n. 6, p. 429-437, 2017.
- CARLUCCI, M. B. et al. Taxonomic and functional diversity of woody plant communities on opposing slopes of inselbergs in southern Brazil. **Plant Ecology Diversity**, Edinburgh, v. 8, p. 187-197, 2015.
- CHAVE, J.; CHUST, G.; THEBAUD, C. The importance of phylogenetic structure in biodiversity studies. In: STORCH, D.; MARQUET, P.; BROWN, J. H. (Eds.). **Scaling Biodiversity**. Santa Fé: Institute Editions, 2007. p. 151-167.
- CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 31, n. 1, p. 343-366, 2000.
- CONRADI, T.; TEMPERTON, V. M.; KOLLMANN, J. Resource availability determines the importance of niche-based versus stochastic community assembly in grasslands. **Oikos**, Lund, v. 126, p. 1134-1141, 2017.
- CORONADO, E. N. H. et al. Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities. **Diversity and Distribution**. Riverside, v. 21, n. 11, p. 1295-1307, 2015.

DONOGHUE, M. J. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, Washington, v. 105, p. 11549-11555, 2008.

DORMANN, C. F. et al. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. **Ecography**, Lund, v. 36, n. 1, p. 27-46, 2012.

FAITH, D. P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. **Biological Conservation**, Oxon, v. 61, n. 1, p. 1-10, 1992.

FITZSIMONS, J. A.; MICHAEL, D. R. Rocky outcrops: a hard road in the conservation of critical habitats. **Biological conservation**, Oxon, v. 211, p. 36-44, 2017.

FOX, J. et al. **Package “car”**. R package version 2.1-2, companion to applied regression. 2014. Disponível em: <<http://CRAN.R-project.org/package=car>>. Acesso em: 20 abr. 2018.

GASTAUER, M.; MEIRA-NETO, J. A. A. Interactions, environmental sorting and chance: phylostructure of a tropical forest assembly. **Folia Geobotanica**, Prague, v. 49, n. 3, p. 443-459, 2014.

GRAHAM, C. H.; FINE, P. V. A. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 11, p. 1265-1277, 2008.

GUAN, K. et al. Photosynthetic seasonality of global tropical forests constrained by hydroclimate. **Nature Geoscience**, Hamburg, v. 8, n. 1, p. 284-289, 2015.

HABERLE, S. G.; MASLIN, M. A. Late Quaternary vegetation and climate change in the Amazon basin based on a 50,000 year pollen record from the Amazon fan. ODP site 932. **Quaternary Research**, Cambridge, v. 51, n. 1, p. 27-38, 1999.

HAFFER, J.; PRANCE, G. T. Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: on the refuge theory of biotic differentiation. **Amazoniana**, v. 16, n. 3, p. 579-607, 2001.

HARDY, O. J.; SENTERRE, B. Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. **Journal of Ecology**, London, v. 95, n. 1, p. 493-506, 2007.

HARRINGTON, H. J. Paleogeographic development of South America. **AAPG Bulletin**, New York, v. 46, n. 10, p. 1773-1814, 1962.

HART, S.; MARSHALL, D. J. Environmental stress, facilitation, competition, and coexistence. **Ecology**, Oxford, v. 94, n. 12, p. 2719-2731, 2013.

HIJMANS, R. J. et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, Hoboken, v. 25, n. 15, p. 1965-1978, 2005.

JARVIS, A.; MULLIGAN, M. The climate of tropical montane cloud forests. **Hydrological Processes**, Aberdeen, v. 25, n. 1, p. 327-343, 2011.

JIN, L. S.; CADOTTE, M. W.; FORTIN, M. J. Phylogenetic turnover patterns consistent with niche conservatism in montane plant species. **Journal of Ecology**, London, v. 103, n. 3, p. 742-749, 2015.

KEMBEL S. W. et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, Oxford, v. 26, n. 11, p. 1463-1464, 2010.

LEVIN, A. S. The problem of pattern and scale in ecology, the Robert H. MacArthur award lecture. **Ecology**, Oxford, v. 73, n. 6, p. 1943-1967, 1992.

LI, X. H. et al. Phylogenetic clustering and overdispersion for alpine plants along elevational gradient in the Hengduan Mountains Region, southwest China. **Journal of Systematics and Evolution**, Beijing, v. 52, n. 3, p. 280-288, 2014.

LOSOS, J. B. Phylogenetic perspectives on community ecology. **Ecology**, Oxford, v. 77, n. 1, p. 1344-1354, 1996.

MAGURRAN, A. E. et al. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. **Trends in Ecology & Evolution**, London, v. 25, n. 10, p. 574-582, 2010.

MURPHY, P. G.; LUGO, A. E. Ecology of tropical dry forest. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto v. 17, n. 1, p. 67-88, 1986.

OKSANEN, J. et al. **Vegan**: community ecology package. R package version 2.0–3. 2016. Disponível em: <<http://www.CRAN.R-project.org/packa ge=vegan>>. Acesso em: 23 nov. 2018.

OLIVEIRA-FILHO, A. T. Um sistema de classificação fisionômico-ecológico da vegetação neotropical: segunda aproximação. In: EISENLOHR, P. V. et al. (Eds.). **Fitossociologia no Brasil**: métodos e estudos de casos. Viçosa: UFV, 2015. p. 452-473.

OLIVEIRA-FILHO, A. T. **NeoTropTree, Flora arbórea da Região Neotropical**: Um banco de dados envolvendo biogeografia, diversidade e conservação. 2017. Disponível em: <<http://www.neotropre e.info>>. Acesso em: 23 set. 2018.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of Climate1. **Biotropica**, Hoboken, v. 32, n. 4b, p. 793-810, 2000.

PETERSON, A. T.; SOBERÓN, J.; SÁNCHEZ-CORDERO, V. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. **Science**, Washington, v. 285, n. 5431, p. 1265-1267, 1999.

PINHEIRO, J. et al. **nlme**: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-128. 2016. Disponível em: <<http://www.CRAN.R-proje ct.org/packa ge=nlme>>. Acesso em: 25 out. 2018.

PITTERMANN, J.; WILSON, J. P.; BRODRIBB, T. J. Water Transport, the Role in Plant Diversification of. In: KLIMAN, R. M. (Ed.). **Encyclopedia of Evolutionary Biology**. Oxford: Academic Press, v. 4, 2016. p. 358-366.

- POREMBSKI, S. The invasibility of tropical granite outcrops ('inselbergs') by exotic weeds. **Journal of the Royal Society of Western Australia**, Perth, v. 83, n. 1, p. 131-137, 2000.
- POREMBSKI, S. Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. **Brazilian Journal of Botany**, São Paulo v. 30, n. 4, p. 579-586, 2007.
- POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. **Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions**. Berlin; New York: Springer-Verlag, 2000. 544 p. (Ecological Studies 146).
- QIAN, H. et al. Latitudinal gradients in phylogenetic relatedness of angiosperm trees in North America. **Global Ecology and Biogeography**, Oxon, v. 22, p. 1183-1191, 2013.
- QIAN, H. et al. Phylogenetic structure and ecological and evolutionary determinants of species richness for angiosperm trees in forest communities in China. **Journal of Biogeography**, Hoboken, v. 43, n. 3, p. 603-615, 2016.
- QIAN, H.; HAO, Z.; ZHANG, J. Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. **Journal of Plant Ecology**, Oxford, v. 7, n. 2, p. 154-165, 2014.
- QIAN, H.; RICKLEFS, R. E. Out of the tropical lowlands: latitude versus elevation. **Trends in Ecology & Evolution**, London, v. 31, n. 10, p. 738-741, 2016.
- QUINN, G. P.; KEOUGH, M. J. **Experimental design and data analysis for biologists**. Cambridge: Cambridge University Press, 2002. 537 p.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2018. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>. Acesso em: 20 mar. 2019.
- REICH, P. B.; BORCHERT, R. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**, London, v. 72, n. 1, p. 61-74, 1984.
- REZENDE, V. L. et al. Patterns of tree species variation across southern South America are shaped by environmental factors and historical processes. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, Zurich, v. 34, p. 10-16, 2018.
- SANDERS, N. J. et al. Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. **Global Ecology and Biogeography**, Oxon, v. 16, n. 5, p. 640-649, 2007.
- SCARANO, F. R. et al. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographic distribution to ecophysiological parameters. **Botanical Journal of the Linnean Society**, Oxford, v. 136, n. 4, p. 345-364, 2001.
- SCARANO, F. R. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. **Annals of Botany**, Oxford, v. 90, n. 4, p. 517-524, 2002.

- SIEFERT, A. et al. Scale dependence of vegetation–environment relationships, a meta-analysis of multivariate data. **Journal of Vegetation Science**, Grangaerde, v. 23, n. 5, p. 942-951, 2012.
- SUZUKI, R.; SHIMODAIRA, H. **Package 'pvclust'**: Hierarchical Clustering with P-Values via Multiscale Bootstrap Resampling. R package version 2.0-0. 2015. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=pvclust>>. Acesso em: 23 set. 2018.
- TWIDALE, C. R. **Granite landforms**. New York: Elsevier Science, 2012. 397 p.
- WEBB, C. O. et al. Phylogenies and community ecology. **Annual review of ecology and systematics**, Palo Alto, v. 3, n. 1, p. 475-505, 2002.
- WEBB, C. O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **The American Naturalist**, Chicago, v. 156, n. 2, p. 145-155, 2000.
- WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; KEMBEL, S. W. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. **Bioinformatics**, Oxford, v. 24, p. 2098-2100, 2008.
- WIENS, J. J. et al. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. **Ecology letters**, Hoboken, v. 13, n. 10, p. 1310-1324, 2010.
- WIENS, J. J. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. **Evolution**, New York, v. 58, n. 1, p. 193-197, 2004.
- WILSON, J. B.; LEE, W. G. C-S-R triangle theory: community-level predictions, tests, evaluation of criticisms, and relation to other theories. **Oikos**, Lund, v. 91, n. 1, p. 77-96, 2000.
- ZULOAGA, F. O.; MORRONE, O.; BELTRANO, M. J. **Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur**: Argentina, southern Brazil, Chile, Paraguay y Uruguay. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2008. 3348 p. (Monographs in Systematic Botany 107).
- ZWIENIECKI, M. A.; BOYCE, C. K. Evolution of a unique anatomical precision in angiosperm leaf venation lifts constraints on vascular plant ecology. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 281, n. 1779, p. 20132829, 2014.

APÊNDICE A – Material suplementar

Tabela A – Localização, altitude e decidualidade de cada uma das áreas utilizadas na amostragem. FR é floresta rupícola e I corresponde a inselberg. (continua)

Área	lat	long	Localização	Tipo	Decidualidade	Altitude (m)
Pico das Agulhas Negras	22.408056	44.651389	RJ - Brasil	FR	Ombrófila	2204
Caldas, Pedra Branca	21.9789	46.36972	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1763
Capanema	-20.17	43.64583	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1208
Capitão do Mato	-20.1378	43.913	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1152
Cerro Aratitiope	2.19083	65.50694	Venezuela	I	Ombrófila	1030
Cerro Cabruta	7.6589	66.2567	Venezuela	I	Semidecidual	157
Cerro Ceditumini	4.92278	67.21389	Venezuela	I	Ombrófila	961
Cerro Carabiro	7.6694	64.249167	Venezuela	I	Semidecidual	309
Cerro Cuchivero	7.54583	66.866389	Venezuela	I	Semidecidual	375
Cerro El Bongo	7.1256	66.94861	Venezuela	I	Semidecidual	221
Cerro Majagüillal	6.9494	66.562	Venezuela	I	Semidecidual	273
Cerro Pan de Azúcar	7.5872	66.178056	Venezuela	I	Semidecidual	126
Cerro Pelado	-15.32	62.8472	Bolívia	I	Semidecidual	333
Cerro Pelão	-14.53917	61.498056	Bolívia	I	Semidecidual	398
Cerro San Borja	6.03056	67.385278	Venezuela	I	Semidecidual	131
Cerro Surapire	6.46972	64.571389	Venezuela	I	Ombrófila	576
Cerro Toribio	7.5975	63.085278	Venezuela	I	Semidecidual	494
Cerro Ucata	4.14194	67.6525	Venezuela	I	Ombrófila	151
Cerros de Mavicure	3.463	67.96083	Colômbia	I	Ombrófila	146
Cerros Minas	2.663	69.294167	Colômbia	I	Ombrófila	569
Cerros Vichada	4.89389	67.8894	Colômbia	I	Ombrófila	117
Cláudio	-20.4189	44.629167	MG - Brasil	I	Semidecidual	850
Conceição do Mato Dentro	-18.9289	43.686389	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1295
Conselheiro Mata	-18.31972	43.9961	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1020
Coqueiral	-21.084	45.35	MG - Brasil	I	Semidecidual	830
Dedo de Deus	-22.5025	43.044167	RJ - Brasil	FR	Ombrófila	1248
Diamantina	-18.2575	43.596945	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1116
Gongo Soco	-19.951	43.61361	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1332
Gouveia Datas	-18.4375	43.695	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1267
Guarantã do Norte	-9.670278	54.8678	MT - Brasil	I	Semidecidual	421
Ibitipoca	-21.69083	43.880278	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1537
Itacambira	-16.9389	43.36389	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1125
Itamonte	-22.36528	44.8089	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1785
Serra do Cipó, Juquinha	-19.26139	43.5467	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1291

Tabela A – Localização, altitude e deciduidade de cada uma das áreas utilizadas na amostragem. FR é floresta rupícola e I corresponde a inselberg. (continua)

Área	lat	long	Localização	Tipo	Deciduidade	Altitude (m)
Serra do Cipó, Lapinha	-19.16056	43.651389	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1113
Lindosa	2.473	72.62861	Colômbia	I	Ombrófila	303
Los Castillitos	4.1475	66.6978	Venezuela	I	Ombrófila	124
Los Dorados	2.610278	72.91694	Colômbia	I	Ombrófila	303
Los Pijiguaos	6.55694	66.78972	Venezuela	I	Semidecidual	503
Mariana	-20.36083	43.4567	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1260
Milagres	-12.8694	39.832	BA - Brasil	I	Decidual	455
Mont-Chauve	3.82083	52.75583	Guiana	I	Ombrófila	274
Monte Karupina	3.48972	51.63056	AP - Brasil	I	Ombrófila	321
Monte Verde	-22.87972	46.031	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1701
Morraria do Abonari	-1.370278	60.271389	AM - Brasil	I	Ombrófila	301
Morro dos Seis Lagos	66.675	0.281389	AM - Brasil	FR	Ombrófila	350
Pão de Açúcar	-9.745	37.3972	AL - Brasil	I	Decidual	89
Pão de Açúcar MS	-21.44472	57.8925	MS - Brasil	I	Decidual	459
Paranaíta	-9.59389	56.83083	MT - Brasil	I	Semidecidual	354
Parque do Cristalino	-9.561389	55.832	MT - Brasil	I	Semidecidual	356
Pedra Azul	-15.954	41.30083	MG - Brasil	I	Decidual	731
Pedra do Baú	-22.68361	45.654	SP - Brasil	FR	Ombrófila	1781
Pedra Lavada	-6.804167	36.44972	PB - Brasil	I	Decidual	539
Pedral do Erepecuru	0.57361	55.80056	PA - Brasil	I	Ombrófila	350
Pedral do Mapinguari	-9.1594	64.82278	RO - Brasil	I	Ombrófila	336
Pico do Itabirucu	-19.64389	43.3078	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1133
Pico do Itambé	-18.43194	43.3625	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1335
Pico do Papagaio	-22.04194	44.650278	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1978
Pico do Rondon	1.535278	62.83056	AM - Brasil	I	Ombrófila	558
Piedra Araucaua	1.49972	66.13861	Venezuela	I	Ombrófila	443
Piedra de Curimacare	2.808056	66.0725	Venezuela	I	Ombrófila	202
Piedra del Cocuy	1.235278	66.81861	Venezuela	I	Ombrófila	212
Piedra Pavón	5.98194	67.0345	Venezuela	I	Ombrófila	285
Poços de Caldas	-21.92806	46.6172	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1274
Puerto Páez	6.348056	67.4267	Venezuela	I	Semidecidual	132
Quixadá	-4.9183	39.07194	CE - Brasil	I	Decidual	226
Raudal de Atures	5.6361	67.6278	Venezuela	I	Semidecidual	96
Alto Rio Asisa	4.3761	65.85083	Venezuela	I	Ombrófila	367
Alto Rio Siapa	1.6767	65.69972	Venezuela	I	Ombrófila	307
Rios de Piedra	8.34278	62.411389	Venezuela	I	Semidecidual	133

Tabela A – Localização, altitude e deciddude de cada uma das áreas utilizadas na amostragem. FR é floresta rupícola e I corresponde a inselberg. (conclusão)

Área	lat	long	Localização	Tipo	Deciddude	Altitude (m)
Serra da Babilonia	-20.4978	46.47083	MG - Brasil	FR	Semidecidual	1061
Serra da Lua	2.3561	60.331945	RR - Brasil	I	Ombrófila	929
Serra da Muralha	-9.5378	65.454	RN - Brasil	I	Semidecidual	226
Serra da Pedra Grande	-20.12306	44.353	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1296
Serra da Piedade	-19.8156	43.678	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1381
Serra das Andorinhas	48.53861	6.265278	PA - Brasil	FR	Semidecidual	419
Serra de Anauá	1.505278	60.2589	RR - Brasil	I	Ombrófila	551
Serra de Apiacás	-10.81972	57.43278	MT - Brasil	FR	Semidecidual	405
Serra de Carrancas	-21.595	44.65167	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1435
Serra de Guajará-Mirim	-10.57472	64.6589	RN - Brasil	I	Ombrófila	339
Serra de Jacamim	-0.35194	65.49945	AM - Brasil	I	Ombrófila	311
Serra de Ouro Branco	-20.5061	43.650278	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1305
Serra de Sao Jose	-21.067	44.14278	MG - Brasil	FR	Semidecidual	1154
Serra do Ambrosio	-18.1025	43.103	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1209
Serra do Aracá	63.238056	0.87472	AM - Brasil	FR	Ombrófila	1117
Serra do Cabral	-17.76083	44.2278	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1087
Serra do Cachimbo	-9.48056	54.58194	PA - Brasil	I	Semidecidual	558
Serra do Curral	-19.93583	43.8972	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1020
Serra do Divisor	73.3256	8.413056	AC - Brasil	FR	Ombrófila	418
Serra do Grilo	1.70416	69.43389	Colômbia	I	Ombrófila	344
Serra do Rola-Moça	-20.06639	44.0378	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1207
Serra do Roncador	-15.3789	52.39472	MT - Brasil	FR	Semidecidual	817
Serra Fina	-22.42806	44.876389	MG - Brasil	FR	Ombrófila	2278
Serra Negra	-21.96472	43.864167	MG - Brasil	FR	Ombrófila	1589
Serra Onori	66.201	0.5861	AM - Brasil	FR	Ombrófila	967
Sete Quedas	-9.3683	56.74861	MT - Brasil	I	Semidecidual	350
Shea Rock	2.8494	59.13056	Guiana	I	Ombrófila	193
Sierra de Baraguan	6.9878	66.99583	Venezuela	I	Semidecidual	414
Tobogan de la Selva	5.390278	67.61694	Venezuela	I	Ombrófila	110
Trinité	4.620278	53.40472	Guiana	I	Ombrófila	406
Tumucumaque	2.2025	54.4367	AP - Brasil	I	Ombrófila	419
Uanari	-0.09278	67.20972	AM - Brasil	I	Ombrófila	584
Uiramutã	60.0989	4.8194	RR - Brasil	FR	Ombrófila	866
Vergareña	7.719167	63.431389	Venezuela	I	Semidecidual	326
Voltzberg	4.6775	56.1822	Suriname	I	Ombrófila	160
Yekuana	3.381389	65.95	Venezuela	I	Ombrófila	275