

ÉCIO SOUZA DINIZ

**COMPETIÇÃO, FILTROS AMBIENTAIS E DIVERSIDADE FILOGENÉTICA
EM FLORESTAS ATLÂNTICAS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de Doctor Scientiae.

VIÇOSA
MINAS GERAIS– BRASIL
2017

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

D585c
2017 Diniz, Écio Souza, 1987-
 Competição, filtros ambientais e diversidade filogenética
 em Florestas Atlânticas / Écio Souza Diniz. – Viçosa, MG, 2017.
 xiii, 150f. ; 29 cm.

Orientador: João Augusto Alves Meira Neto.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.
Inclui bibliografia.

1. Florestas. 2. Análise cladística. 3. Competição (Biologia).
4. Mortalidade. I. Universidade Federal de Viçosa.
Departamento de Biologia Vegetal. Programa de Pós-graduação
em Botânica. II. Título.

CDD 22 ed. 634.9

ÉCIO SOUZA DINIZ

**COMPETIÇÃO, FILTROS AMBIENTAIS E DIVERSIDADE FILOGENÉTICA
EM FLORESTAS ATLÂNTICAS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 22 de fevereiro de 2017.



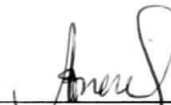
Markus Gastauer
(Coorientador)



Marcelo Leandro Bueno



Vanessa Pontara



Andreza Viana Neri



João Augusto Alves Meira Neto
(Orientador)

Dedico,

A toda confluência de boas energias que me agraciaram até aqui.
A todas as grandes pessoas que contribuíram para a ascensão da Ecologia como uma
ciência para ajudar a compreender o mundo natural que nos cerca.
A minha família, meu eterno exemplo de amor, persistência e fonte de motivação.

“É preciso ter o caos e a frenesi dentro de si para que possas dar a luz a uma estrela dançante”

(Friedrich Nietzsche)

“Você é fruto de uma subsequente cadeia de reação de seus pensamentos e percepções acerca da existência. Assim, serás esse ou aquele indivíduo conforme lida com suas escolhas e seus karmas”

(Buda)

“A existência é transitória e tudo se esvai, porém, não fuja nem mesmo das coisas que lhe desagradam, pois estarias negando existir enquanto vivo”

(Écio Souza Diniz)

AGRADECIMENTOS

A mãe-natureza pela infinita e extasiante inspiração de sua beleza, além de todos os bens que ela nos fornece para podermos existir.

Aos meus pais Maraisa Diniz e Silvio Diniz e meu irmão Enio pelo amor, apoio constante e incondicional e exemplos de educação, caráter e honestidade.

Aos meus avós maternos Maria Diniz e José Geraldo (ambos em memória) pelo carinho e ensinamentos de vida que sempre carregarei comigo.

Aos meus avós paternos Maria Cleusa e José Diniz pela atenção e auxílio na vida estudantil. Ao avô, especialmente agradeço pela inspiração que me deu para buscar a dedicação aos estudos.

Ao pessoal da república Capim Limão (Daniel, Marcelo, Victor e Marcos Júnio) pelo companheirismo e amizade.

Aos amigos que acabei descobrindo em Viçosa: Marcos Júnio, Daniel, Davidson, Stephanie, Dayana Galvão, Marcos Castro, Ricardo e Rosana Pimenta.

A toda a equipe Paiva JJ de Jiu-Jitsu de Viçosa pelo companheirismo na busca de disciplina e equilíbrio do corpo e da mente.

Ao grupo GEBB de estudos budistas da UFV que me proporcionou fundamentais momentos de calma e reflexão.

A ArcelorMittal e a Suzano pelo financiamento da coleta de dados nas áreas de estudo ao longo dos anos e as agências brasileiras CAPES e FAPEMIG e a agência europeia Marie-Curie Actions pelas bolsas concedidas durante o Doutorado.

A todos os colegas do LEEP, destacando: Alaísma, Alice, Alex, Aloírta, Anaís, Carla, Carol, Daniela Schmitz, Daniele Parma, Daniel Arruda, Evandro, Fábio Matos, Fernando Fernandez, Fernando Lacerda, Flávia Ferrari, Glaucia Gustavo Heringer, Helder, Hugo, Izabela, Júnia, Larissa, Lucas Cardinelli, Luís Benevides, Luiz Magnago, Marcelo, Miguel, Nayara, Nina, Pedro Vila, Prímula e Ronaldo.

Ao técnico do LEEP, Celso Antônio, pelos cafezinhos, solicitude e boa prosa nas horas vagas e ao Ângelo, secretário da Botânica, sempre pronto a ajudar.

Aos colegas e professores de outros setores da Botânica e programas de pós-graduação da UFV, destacando: Alvaro Miranda, André da Paz, Ivanilson, Daniel Silva, Lucia Vargas, Fernanda Lobão, professor Pedro Schwartsburd e professora Aristeia Azevedo.

Aos colegas que me acolheram em minha chegada em Viçosa: Marcos Schiavo, Laísa Castro e Sara Fernandes.

Ao orientador, professor João A.A. Meira-Neto pela orientação, incentivo e credibilidade em meu trabalho.

Aos coorientadores Markus Gastauer e Jan Thiele pelo fundamental suporte prestado durante a confecção da tese.

À professora Andreza Neri pela boa vontade e cordialidade que sempre me prestou.

Aos amigos Geraldo Gomes e José Márcio por quase duas décadas de genuína amizade e a amiga Larissa Ferreira pela força nos últimos dois anos do doutorado.

À Elizabeth Wheeldon por nossa amizade que permanece firme mesmo após seu retorno para a chuvosa Inglaterra.

A todos os parceiros com os quais tive o prazer de trabalhar durante minha estadia na Alemanha. Na Universidade de Münster agradeço primeiramente ao professor Tillmann Buttschardt, aos colegas André Große-Stoltenberg, Jeannine (em memória), Jan Lehmann, Jan Thiele, Cornelia, Claudia Meyer, Florian, Katharina e Witold. Na Universidade de Bayreuth primeiramente agradeço a professora Christiane Werner, aos colegas Angelika Kübert, David, Christine Hellmann e minha parceira de apartamento Yasmin.

A todos os mestres que tive em minha profissão, especialmente o professor Fernando Frieiro, que foi quem me abriu a mente para o desejo de seguir trabalhando com Ecologia no longínquo primeiro período de graduação.

Aos colegas da Metal-Münster Stammtisch, com os quais tive bons momentos e fiz boas amizades em Münster.

A Christine Vagedes e sua família pelo carinho que me atribuíram durante o tempo em que estivemos juntos na Alemanha.

Ao parceiro de longa data Álvaro Soares, o qual também me apoiou durante nosso concomitante período na Alemanha.

Ao Heavy metal e ao Rock and Roll, estilos que me transcendem o simples aspecto sonoro e visual, me auxiliando no bom humor e energia.

Por fim, a todos que de alguma forma, mínima que seja, contribuíram para que eu pudesse alcançar e vencer este doutorado. A minha vitória tem a participação de cada um de vocês!

BIOGRAFIA

Écio Souza Diniz nasceu em 25 de agosto de 1987 no município sul de mineiro de Lavras. Cresceu parte da infância no sítio de sua família no município vizinho de Luminárias, tendo através dessa gratificante origem rural tido seu primeiro contato direto e intenso com a natureza e toda a beleza das plantas.

No decorrer de seu desenvolvimento como indivíduo adquiriu apreso por desenhar e pintar, literatura e filosofia, mas foi aos 12 anos de idade que descobriu o que viria ser uma de suas grandes paixões: a música (Clássica, Rock e Heavy metal), passando futuramente a escrever como crítico para revistas e sites especializados.

Contudo, no primeiro período do curso de graduação em Ciências Biológicas no ano de 2006 que descobriu através da disciplina Ecologia de Ecossistemas a sua paixão pela Ecologia vegetal, a qual o motivou seguir nessa linha de trabalho. Uma maior especialização nessa área veio com a conclusão do Mestrado em Engenharia Florestal pela Universidade Federal de Lavras em 2013, mesmo ano em que ingressou no Doutorado em Botânica na Universidade Federal de Viçosa, no qual focou em pesquisas que envolveram ecologia funcional e evolução de florestas tropicais.

Ele espera poder gerar conhecimento de qualidade e útil ao seu país e ao mundo, sempre se lembrando de manter a humildade diante da impermanência da existência, tal como o próprio mar inconstante da ciência.

SUMÁRIO

RESUMO	x
ABSTRACT	xii
INTRODUÇÃO GERAL	1
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	4
REFERENCIAL TEÓRICO	10
Tipologias vegetacionais dentro da Floresta Atlântica	10
Florestas Estacionais Semidecíduas	10
Florestas de Galeria	11
Florestas Ombrófilas Densas	12
Competição Vegetal	13
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	16
CAPÍTULO I: INFLUÊNCIA DE EVENTOS DINÂMICOS NA ESTRUTURA FILOGENÉTICA DE FLORESTAS ATLÂNTICAS	21
RESUMO	21
ABSTRACT	23
1 INTRODUÇÃO	25
2 MATERIAL E MÉTODOS	28
2.1 Áreas de Estudo	28
2.2 Levantamento das comunidades arbóreas	32
2.2.1 Análise de dinâmica das comunidades arbóreas	32
2.2.2 Estrutura filogenética das comunidades	33
2.3 Distância Filogenética	35
2.3.1 Sinal Filogenético	36
2.4 Análises Estatísticas	38
2.4.1 Taxas de dinâmica e filogenia	38
2.4.2 Riqueza de espécies e filogenia	39
2.4.3 Quantificação de pares de espécies	40
2.4.4. Relação entre mortalidade e recrutamento	40
3 RESULTADOS	41
4 DISCUSSÃO	46

5 CONCLUSÃO	51
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	52
MATERIAL SUPLEMENTAR	62

CAPÍTULO II: FATORES AMBIENTAIS COMO MODELADORES DA ESTRUTURA FILOGENÉTICA E RIQUEZA DE ESPÉCIES EM FLORESTAS NEOTROPICAIS BRASILEIRAS	65
---	----

RESUMO	65
---------------------	----

ABSTRACT	67
-----------------------	----

1 INTRODUÇÃO	69
---------------------------	----

2 MATERIAL E MÉTODOS	72
-----------------------------------	----

2.1 Áreas de Estudo	72
---------------------------	----

2.2 Levantamento das comunidades arbóreas	73
---	----

2.3 NMDS e Análise de similaridade (ANOSIM)	74
---	----

2.4 Filobetadiversidade	74
-------------------------------	----

2.5 Obtenção e interpolação dos dados ambientais	75
--	----

2.6 Estrutura filogenética das comunidades	76
--	----

2.7 Comparações (ambiente, filogenia e riqueza) dentro e entre tipologias	78
---	----

2.8 Sinal Filogenético	78
------------------------------	----

2.9 Relações variáveis ambientais e filogenia	79
---	----

2.9.1 Pré-processamento dos dados	79
---	----

2.9.2 Seleção e construção dos melhores modelos	80
---	----

3 RESULTADOS	82
---------------------------	----

4 DISCUSSÃO	91
--------------------------	----

5 CONCLUSÃO	96
--------------------------	----

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	97
---	----

MATERIAL SUPLEMENTAR	107
-----------------------------------	-----

CAPÍTULO III: A COMPETIÇÃO E SEUS EFEITOS FUNCIONAIS E FILOGENÉTICOS NA FLORESTA ATLÂNTICA BRASILEIRA	108
--	-----

RESUMO	108
---------------------	-----

ABSTRACT	110
-----------------------	-----

1 INTRODUÇÃO	111
---------------------------	-----

2 MATERIAL E MÉTODOS	113
2.1 Áreas de Estudo.....	113
2.2 Levantamento das comunidades arbóreas.....	114
2.2.1 Mortalidade e recrutamento no estrato arbóreo.....	115
2.2.2 Filobeta-diversidade.....	116
2.2.3 Sinal Filogenético.....	117
2.3 Análises estatísticas dos dados.....	117
2.3.1 Relações de densidade e tamanho.....	117
2.3.2 Pré-processamento dos dados.....	117
2.3.3 Seleção e construção dos melhores modelos.....	119
3 RESULTADOS	121
4 DISCUSSÃO	133
5 CONCLUSÃO	137
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	137
MATERIAL SUPLEMENTAR	145
CONSIDERAÇÕES GERAIS	150

RESUMO

DINIZ, Écio Souza, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2017. **Competição, filtros ambientais e diversidade filogenética em Florestas Atlânticas.** Orientador: João Augusto Alves Meira Neto. Coorientadores: Markus Gastauer e Jan Thiele.

Há ainda muitas indagações sobre os principais fatores que determinam a dinâmica e estrutura filogenética de comunidades florestais distribuídas por distintas tipologias de Floresta Atlântica, assim como também há uma escassez de estudos acerca de interações competitivas nessas florestas. Assim, este estudo foi calcado em três objetivos centrais, seguindo distintas abordagens metodológicas: a) investigar a influencia de eventos dinâmicos (mortalidade e recrutamento, ambos baseados em abundancia e biomassa) na estrutura filogenética de comunidades arbóreas da Floresta Atlântica, assim como investigar o grau de parentesco entre árvores mortas e recrutadas com as sobreviventes de diferentes classes de tamanho (diâmetro); b) avaliar a distância filogenética entre três tipologias de Floresta Atlântica, distribuídas nos Estados de Minas Gerais e litoral da Bahia, e investigar a influência de fatores ambientais (clima, altitude e distância do oceano) nas suas diversidades e estruturas filogenéticas e riqueza de espécies e c) avaliar possíveis interações competitivas em diferentes tipologias de Florestas Atlânticas, relacionando densidade (medida como abundância por subparcela) e tamanho (altura e diâmetro máximos por subparcela) e medindo o grau de parentesco entre árvores mais vigorosas (maior altura e diâmetro) e as demais (sobreviventes, mortas e recrutadas). Para atender aos objetivos propostos, nós amostramos por meio de subparcelas de 10 x 10 m nove florestas distribuídas pelos Estados da Bahia e Minas Gerais (sete florestas de 0.5 hectares cada uma, uma de 0.49 hectares de uma de 0.70 hectares), sendo provenientes de: Floresta de Galeria, Floresta Ombrófila e Floresta Semidecídua. Relativo ao primeiro objetivo, nossos resultados evidenciaram concomitante atuação de filtros ambientais ou eventos aleatórios e interações negativas como a competição, visto o aumento do agrupamento filogenético com a taxa de recrutamento e aumento da sobredispersão filogenética com a taxa de mortalidade, respectivamente, na montagem das comunidades florestais estudadas. Contudo, uma maior importância foi sugerida para a competição como principal interação negativa atuante, principalmente devido ao parentesco próximo entre as árvores mortas e as sobreviventes maiores que 30 cm e o maior percentual de árvores mortas observado dentre as menores que 10 cm. O segundo objetivo nos levou a resultados que indicaram um distinto gradiente ambiental (clima, altitude e distância do oceano) compreendido

entre a Floresta de Galeria e Floresta Ombrófila, tendo a Floresta Semidecídua como intermediária. Estes três gradientes ambientais distintos possivelmente influenciam no parentesco distante (alto turnover filogenético) entre essas tipologias. As características ambientais particulares de cada tipologia certamente influenciaram os padrões encontrados para o conjunto total, dentre eles: a sobredispersão filogenética nos clados mais basais (MPD) com aumento da temperatura do mês mais quente e do agrupamento filogenético nesses clados com aumento da altitude e aumento da sobredispersão nos clados mais recentes (NTI) com a distância do oceano. Por fim, embasado no terceiro objetivo, nossos resultados evidenciaram fortes relações negativas entre a densidade e recrutamento em todas as tipologias, indicadas por mais altas taxas de recrutamento em parcelas com densidade mais baixa. Os traços altura máxima e diâmetro máximo apresentaram sinal filogenético, indicando seus conservantismos em linhagens evolutivas e houve baixo turnover filogenético entre as árvores mais vigorosas e as mortas.

ABSTRACT

DINIZ, Écio Souza, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2017. **Competition, environmental filtering and phylogenetic diversity in Atlantic Forests.** Advisor: João Augusto Alves Meira Neto. Co-advisors: Markus Gastauer and Jan Thiele.

There are still many questions about the main factors ruling the dynamics and phylogenetic structure of forest communities distributed along distinct vegetation types of Atlantic Forests, as well as a scarcity of studies investigating negative interaction among plants in these forests. Thus, this study was based on three central aims following different methodological approaches: a) to investigate the influence of dynamic events (mortality and recruitment, both shown in terms of abundance and biomass) on the phylogenetic structure of tree communities in the Atlantic Forest and also to figure out the relatedness among dead trees to the surviving ones from different size classes (diameter); b) to evaluate the phylogenetic distance among three vegetation types of Atlantic Forest distributed through Bahia and Minas Gerais States and to investigate the influence of environmental factors (climate, altitude and ocean distance) in their phylogenetic diversity and structure and species richness; c) to evaluate possible competitive interactions in different types of Atlantic Forests relating density (measured as abundance per subplot) and size (maximum diameter and height per subplot) and measuring the relatedness degree among the larger trees (bigger diameter and height) and the other ones (survival, dead and recruits). To achieve these aims, we sampled subplots of 10 per 10 meters in nine forests distributed along Bahia and Minas Gerais States (seven forests of 0.5 hectares each one, one of 0.49 hectares and one of 0.70 hectares) which are from: Gallery Forest, Rain Forest and Semideciduous Forest. In relation to the first aim our findings indicated simultaneous acting of environmental filters or random events and negative interactions such as competition on the assembly of the studied communities, once it was observed phylogenetic clustering increasing with recruitment rate and phylogenetic overdispersion increase with mortality rate, respectively. Nevertheless, it was suggested a higher importance to competition as main negative interaction acting as a ruler, mainly due to the close relatedness between dead trees and the survivors larger than 30 cm in diameter and the highest percentage of dead trees observed among those trees larger than 10 cm. The second aim conducted to results that indicated a distinct environmental gradient (climate, altitude and ocean distance) between Gallery and Rain Forests with the Semideciduous Forest in between

representing an intermediate. These three distinct environmental gradients possibly influence in the distant relatedness (low phylogenetic turnover) among the vegetation types. The specific environmental conditions of each vegetation type certainly influenced in the patterns found for the whole subset, among them: increasing phylogenetic overdispersion in the basal clades (MPD) with temperature of the warmest month and increasing of phylogenetic clustering in these clades as the altitude was higher and overdispersion increase in the more recent clades (NTI) with increase of ocean distance. Finally, based on the third aim our findings suggested a strong negative relationship among density and recruitment in all of the three vegetation types, which were indicated by higher recruitment rates in subplots with lower density. The traits maximum diameter and maximum height showed phylogenetic signal indicating their conservatism in evolutionary lineages and there was a lower phylogenetic turnover among the larger trees and the dead ones.

INTRODUÇÃO GERAL

As Florestas Tropicais são ecossistemas altamente dinâmicos, visto que possuem uma ampla gama de fatores que determinam a coexistência entre suas espécies, levando a alterações na composição e diversidade florestal ao longo do tempo (WRIGHT, 2002). Os principais fatores que determinam a montagem de comunidades vegetais em grande escala espaço-temporal são os fatores históricos, biogeográficos e eventos evolutivos (p.ex. especiação) (CAVENDER-BARES et al., 2009; RICKLEFS, 1987). Num contexto contemporâneo os fatores mais influentes são os abióticos como a heterogeneidade ambiental (TILMAN; PACALA, 1993), que aumenta com a escala espacial e inclui diferenças expressadas na topografia, regime hídrico e clima (BARRY, 2008; GUARIGUATA; KATTÁN, 2002; HAWKINS et al., 2003; LETCHER et al., 2015; MCCAIN; GRYTNES, 2010; PHILLIPS, 1996; TOLEDO et al., 2011; WELDEN; SLAUSON, 1986), e os fatores bióticos como interações positivas como a facilitação (VALIENTE-BANUET; VERDÚ, 2007) interações negativas como a competição e outras dependentes de densidade como a herbivoria e patógenos (BECERRA, 2007; BREWER, 2011; CONNELL, 1971; GRACE; TILMAN, 1990; JANZEN, 1970; KUNSTLER et al., 2012; NOVOTNY et al., 2002).

Os fatores estocásticos também influenciam, porém, não deterministicamente, a montagem e evolução das comunidades de plantas (HUBBELL, 2001a) e os principais reconhecidamente são limitação de dispersão (HUBBELL, 2001a; WRIGHT, 2002), dinâmica temporal de nicho (KELLY et al., 2008) e deriva ecológica (CHAVE, 2009). No entanto, os fatores determinísticos e aleatórios operam de forma sobreposta na montagem das comunidades, se alternando em grau de importância ao longo do espaço geográfico e do tempo (CAVENDER-BARES et al., 2009).

Visto a multiplicidade de fatores com distintos graus de importância na montagem de comunidades é importante a busca por uma melhor compreensão acerca da dinâmica estrutural e da estrutura filogenética de diferentes tipologias vegetacionais, principalmente em Florestas Tropicais que são um conjunto de mosaicos vegetacionais heterogêneos com distintas idades de formação (GUARIGUATA; KATTÁN, 2002), muitas vezes localizados dentro de poucos hectares de uma determinada localidade (WRIGHT, 2002). A Floresta Atlântica Brasileira é um bom exemplo de Floresta Tropical que abriga uma grande diversidade de espécies (FORZZA et al., 2014),

distribuídas em diferentes tipologias com distintas condições ambientais (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; STEHMANN et al., 2009).

Dentre as principais diferenças ambientais entre tipologias de Floresta Atlântica podemos ressaltar regime hídrico e sazonalidade climática. No caso das Florestas Ombrófilas de Terras Baixas, popularmente conhecidas como Florestas de Tabuleiro por crescerem sobre os Tabuleiros Costeiros plioleustocênicos do Grupo Barreiras (p.ex. aquelas situadas no extremo sul da Bahia) há uma alta precipitação média anual (entre 500 mm e 1500 mm), sem período seco pronunciado e com alta disponibilidade hídrica constante ao longo do ano (IBGE, 2012). Já as Florestas de Galeria são um corredor florístico do domínio do Cerrado no seu sentido noroeste-sudoeste, o qual estabelece ligações florísticas entre as Florestas Ombrófilas Amazônicas e Atlânticas. Além disso, as Matas de Galeria apresentam normalmente alta umidade solo (OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 1995). Por fim, as Florestas Semidecíduas Submontanas ocorrem frequentemente nas encostas interioranas de várias serras (p.ex: a vertente mineira da Serra da Mantiqueira) (IBGE, 2012) e possuem intensa sazonalidade à medida que adentram mais ao continente sul-americano em sua porção brasileira, com períodos secos mais acentuados (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000).

As diferenças em precipitação interferem de maneiras diversas na estruturação de comunidades vegetais (COMITA; ENGELBRECHT, 2009; SCHWINNING et al., 2004; SCHWINNING; KELLY, 2013). Em florestas com mais alta precipitação ou que sofrem inundações como as Florestas de Galeria, a saturação hídrica esporádica e subsequente redução de fertilidade devido à redistribuição de serrapilheira e nutrientes e a remoção de camadas de solos podem restringir o desenvolvimento de espécies arbóreas (GIEHL; JARENKOW, 2015; BUDKE; JARENKOW; OLIVEIRA-FILHO, 2007), atuando como um filtro ambiental, selecionando as espécies com traços funcionais adaptados a tal condição. Contudo, uma alta disponibilidade hídrica constante (p.ex: Florestas Ombrófilas litorâneas) também pode ser limitante, pois pode favorecer o aumento da captação de recursos de forma mais equitativa entre os indivíduos, levando ao incremento da biomassa comunitária e consequente limitação desses recursos, sobreposição de nichos no uso de recursos e exclusão competitiva (BREWER, 2011; GOLDBERG; NOVOPLANSKY, 1997; URIARTE et al., 2010).

Além disso, florestas cujas pressões antrópicas foram controladas e hoje são áreas protegidas fornecem condições para o avanço da sucessão florestal, permitindo o acúmulo de biomassa, principalmente a partir do crescimento em abundância e tamanho de indivíduos de espécies dominantes (CHAZDON, 2008, 2014; MUSCARELLA et al.,

2016; OLDEMAN, 1990). Esse aumento em biomassa leva ao aumento da importância de interações negativas como a competição (LETCHER, 2010), uma vez que as árvores maiores reduzem os recursos disponíveis e tendem a excluir as árvores menores (SWAINE; LIEBERMAN; PUTZ, 1987), causando um desbaste no componente arbóreo (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; OLDEMAN, 1990; WESTOBY, 1984), ao qual apenas sobrevivem árvores de espécies mais resistentes a distúrbios como aqueles causados por mortalidade de grandes árvores (BREWER, 2011; LETCHER, 2010).

A competição é um processo que pode ser considerado subjacente aos eventos de mortalidade e recrutamento e sua atuação na montagem de comunidades ocorre (GRACE; TILMAN, 1990; THORPE et al., 2011) na escala de vizinhança (BENNETT et al., 2013; CAVENDER-BARES et al., 2009) e quando a intensidade da atuação de filtros ambientais é menor (MUSCARELLA et al., 2016). O recrutamento de indivíduos, favorecido pela disponibilização de recursos causada pela mortalidade arbórea (URIARTE et al., 2005), pode ser benéfico nos estágios iniciais, mas com o avanço sucessional as interações competitivas tendem a se fortalecer entre parte desses indivíduos, os quais competem por recursos como espaço para melhor obtenção de nutrientes do solo e luz (LETCHER, 2010; LETCHER; CHAZDON, 2009).

Segundo os princípios que constituem a base da filogenia de comunidades se os traços ligados à habilidade competitiva como a altura máxima e densidade de madeira (KUNSTLER et al., 2016) são conservados em linhagens evolutivas de espécies filogeneticamente próximas (WEBB et al., 2002), a similaridade ecológica entre elas seria grande e levaria à sobreposição de seus nichos que resulta em exclusões competitivas (GAUSE, 1934), resultando na montagem de uma comunidade composta de espécies de espécies mais distantemente aparentadas do que o esperado ao acaso, sendo este padrão denominado sobredispersão filogenética (WEBB, 2000; WEBB et al., 2002). Entretanto, a sobredispersão filogenética também poderia ser resultante de interação positiva como a facilitação (VALIENTE-BANUET; VERDÚ, 2007), filtragem ambiental sobre traços convergentes ecologicamente importantes (CAVENDER-BARES et al., 2009) e atuação de processos dependentes de densidade como a herbivoria e patógenos compartilhados entre espécies próximas (NOVOTNY et al., 2002; PETERS, 2003).

O outro cenário num contexto de conservantismo de caracteres funcionais ocorre quando espécies próximas filogeneticamente são submetidas à pressão de filtros impostos pelas condições do ambiente, os quais selecionam apenas as espécies

funcionalmente similares e adaptadas a esses filtros (KRAFT; ACKERLY, 2010; WEBB et al., 2002), implicando na estruturação de uma comunidade com espécies mais proximamente aparentadas (WEBB et al., 2002) e similares do que o esperado ao acaso (BLOMBERG; GARLAND; IVES, 2003). Todavia, esse agrupamento filogenético reduz a diversidade filogenética e funcional local (CAVENDER-BARES et al., 2004; KRAFT et al., 2007; KRAFT; ACKERLY, 2010; SANTOS et al., 2010). Há ainda casos mais específicos e até então pouco relatados da própria competição constituir um filtro biótico que leva ao agrupamento filogenético (GODOY; KRAFT; LEVINE, 2014), visto que ela seleciona apenas aqueles indivíduos de melhor habilidade competitiva, e competição difusa entre diversos indivíduos distintos de diversas espécies próximas ou distantes em parentesco (BENNETT et al., 2013; WILSON; KEDDY, 1986), a qual teria força de atuação insuficiente para deixar sua assinatura na estrutura filogenética de uma comunidade (KELLY; BOWLER, 2005).

O monitoramento no longo prazo de comunidades florestais, assim como a medição de traços funcionais que caracterizam adaptações aos filtros ambientais (LEBRIJA-TREJOS et al., 2015; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013; SCHWINNING; KELLY, 2013; WESTOBY et al., 2002) e a habilidade competitiva (FOX; VASSEUR, 2008; KUNSTLER et al., 2016; WRIGHT et al., 2010), é num cenário atual de rápidas mudanças globais nos ecossistemas de suma importância para alcançar uma maior compreensão da história evolutiva, processos ecológicos contemporâneos, funcionamento e relações filogenéticas e ecológicas entre espécies dentro dessas comunidades (CAVENDER-BARES et al., 2009; GRAHAM; FINE, 2008; RÜGER et al., 2012; WIENS; DONOGHUE, 2004; WIENS; GRAHAM, 2005; WRIGHT et al., 2010). Nos Neotrópicos a demanda por mais estudos focados em investigar a filogenia e ecologia funcional de suas florestas se torna ainda mais urgente, visto a incipiência de pesquisas deste porte, principalmente, no contexto de interações negativas (p.ex: CANETTI et al., 2016; COOMES; GRUBB, 1998).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BARRY, R. G. **Mountain wheater and climate**. 3. ed. New York: cA, 2008.

BECERRA, J. X. The impact of herbivore–plant coevolution on plant community structure. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 18, p. 7483–7488, 2007.

- BENNETT, J. A. et al. Increased competition does not lead to increased phylogenetic overdispersion in a native grassland. **Ecology Letters**, v. 16, n. 9, p. 1168–1176, 2013.
- BLOMBERG, S. P.; GARLAND, T.; IVES, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717–745, 2003.
- BREWER, J. S. Disturbance-mediated competition between perennial plants along a resource supply gradient. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 5, p. 1219–1228, 2011.
- BUDKE, J. C.; JARENKOW, J. A.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. Relationships between tree component structure, topography and soils of a riverside forest, Rio Botucarai, Southern Brazil. *Plant Ecology*, v. 189:, p. 187–200., 2007.
- CANETTI, A. et al. Retrospective analysis of competition in a forest remnant: A case study of *Podocarpus lambertii* in the Araucaria Forest. **Dendrochronologia**, v. 40, p. 43–49, 2016.
- CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, n. 7, p. 693–715, 2009.
- CAVENDER- BARES, J. et al. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. **The American Naturalist**, v. 163, n. 6, p. 823–843, 2004.
- CHAVE, J. Competition, Neutrality, and Community Organization. In: LEVIN, S. A. (Ed.). . **The Princeton guide to ecology**. Princeton: Princeton University Press, 2009. p. 264–273.
- CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: CARSON, W. P.; SCHNITZER, S. A. (Eds.). . **Tropical forest community ecology**. Oxford: Blackwell Scientific, 2008. p. 384–408.
- CHAZDON, R. L. **Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation**. Chicago: University of Chicago Press, 2014.
- COMITA, L. S.; ENGELBRECHT, B. M. J. Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. **Ecology**, v. 90, n. 10, p. 2755–2765, 2009.
- CONNELL, J. H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: DEN BOER, P. J.; GRADWELL, G. (Eds.). . Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1971. p. 298–312.
- COOMES, D. A.; GRUBB, P. J. Responses of Juvenile Trees to above- and Belowground Competition in Nutrient-Starved Amazonian Rain Forest. **Ecology**, v. 79, n. 3, p. 768–782, 1998.
- FORZZA, R. C. et al. **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 1 jan. 2016.
- FOX, J. W.; VASSEUR, D. A. Character convergence under competition for nutritionally essential resources. **The American naturalist**, v. 172, n. 5, p. 667–680, 2008.
- GAUSE, F. **The Struggle for Existence**. Baltimore: Williams and Wilkins, 1934. v. 7

- GIEHL, E. L. H.; JARENKOW, J. A. Disturbance and stress gradients result in distinct taxonomic, functional and phylogenetic diversity patterns in a subtropical riparian tree community. **Journal of Vegetation Science**, v. 26, n. 5, p. 889–901, 2015.
- GODOY, O.; KRAFT, N. J. B.; LEVINE, J. M. Phylogenetic relatedness and the determinants of competitive outcomes. **Ecology Letters**, v. 17, n. 7, p. 836–844, 2014.
- GOLDBERG, D.; NOVOPLANSKY, A. On the Relative Importance of Competition in Unproductive Environments. **Journal of Ecology**, v. 85, n. 4, p. 409–418, 1997.
- GRACE, J. B.; TILMAN, D. **Perspectives on Plant Competition**. [s.l.] Academic Press, Inc., 1990.
- GRAHAM, C. H.; FINE, P. V. A. Phylogenetic beta diversity: Linking ecological and evolutionary processes across space in time. **Ecology Letters**, v. 11, n. 12, p. 1265–1277, 2008.
- GUARIGUATA, M. R.; KATTÁN, G. **Ecología y conservación de bosques neotropicales**. San José: Libro Universitario Regional, 2002.
- GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, n. 1–3, p. 185–206, 2001.
- HAWKINS, B. A. et al. Energy, Water, and Broad-Scale Geographic Patterns of Species Richness. **Ecology**, v. 84, n. 2, p. 3105–3117, 2003.
- HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 2001.
- IBGE. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Rio de Janeiro: IBGE, 2012.
- JANZEN, D. H. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. **The American Naturalist**, v. 104, n. 940, p. 501–528, 1970.
- KELLY, C. K.; BOWLER, M. G. A New Application of Storage Dynamics : Differential Sensitivity , Diffuse Competition , and Temporal Niches. **Ecology**, v. 86, n. 4, p. 1012–1022, 2005.
- KELLY, D. W. W. et al. Phylogeny, niches, and relative abundance in natural communities. **Ecology**, v. 89, n. 4, p. 962–970, 2008.
- KRAFT, N. J. B. et al. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. **American Naturalist**, v. 170, n. 2, p. 271–283, 2007.
- KRAFT, N. J. B. J. B.; ACKERLY, D. D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. **Ecological Monographs**, v. 80, n. 3, p. 401–422, 2010.
- KUNSTLER, G. et al. Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: Implications for forest community assembly. **Ecology Letters**, v. 15, n. 8, p. 831–840, 2012.
- KUNSTLER, G. et al. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 1–15, 2016.

- LEBRIJA-TREJOS, A. E. et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. v. 91, n. 2, p. 386–398, 2015.
- LETCHER, S. G. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession. **Proceedings of the Royal Society / Biological Sciences**, v. 277, n. 1678, p. 97–104, 2010.
- LETCHER, S. G. et al. Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: A test case with 14 Neotropical forest sites. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 5, p. 1276–1290, 2015.
- LETCHER, S. G.; CHAZDON, R. L. Rapid recovery of biomass, species richness and species composition in a forest chronosequence in Northeastern Costa Rica. **Biotropica**, v. 41, n. 5, p. 608–617, 2009.
- MCCAIN, C. M.; GRYTNES, J.-A. Elevational Gradients in Species Richness. **Encyclopedia of Life Sciences**, p. 1–10., 2010.
- MUSCARELLA, R. et al. Functional convergence and phylogenetic divergence during secondary succession of subtropical wet forests in Puerto Rico. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 2, p. 283–294, 2016.
- NOVOTNY, V. et al. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. **Nature**, v. 416, p. 841–844, 2002.
- OLDEMAN, R. A. A. **Forests: elements of silvology**. [s.l.] Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1990.
- OLIVEIRA-FILHO, A.; FONTES, M. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. **Biotropica**, v. 32, n. 2, p. 793–810, 2000.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 34, p. 167–234, 2013.
- PETERS, H. A. Neighbour-regulated mortality: The influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. **Ecology Letters**, v. 6, n. 8, p. 757–765, 2003.
- PHILLIPS, O. L. L. Long-term environmental change in tropical forests: increasing tree turnover. **Environmental Conservation**, v. 23, n. 3, p. 235–248, 1996.
- RICKLEFS, R. E. Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. **Science**, v. 235, n. 4785, p. 167–171, 1987.
- RODRIGUES, R. R.; SHEPHERD, G. J. Fatores condicionantes da vegetação ciliar. In: RODRIGUES, R. R.; LEITÃO-FILHO, H. F. (Eds.). **Matas ciliares: Conservação e recuperação**. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, 2000. p. 101–107.
- RÜGER, N. et al. Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. **Ecology**, v. 93, n. 12, p. 2626–2636, 2012.
- SANTOS, B. A. et al. Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented Brazilian Atlantic forest. **PLoS ONE**, v. 5, n. 9, p. 1–7, 2010.

- SCHWINNING, S. et al. Thresholds, memory, and seasonality: Understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. **Oecologia**, v. 141, n. 2, p. 191–193, 2004.
- SCHWINNING, S.; KELLY, C. K. Plant competition, temporal niches and implications for productivity and adaptability to climate change in water-limited environments. **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 886–897, 2013.
- STEHMANN, J. R. et al. **Plantas da Floresta Atlântica**. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2009.
- SWAINE, M. D.; LIEBERMAN, D.; PUTZ, F. E. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. **Journal of Tropical Ecology**, v. 3, n. 4, p. 359–366, 1987.
- THORPE, A. S. et al. Interactions among plants and evolution. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 3, p. 729–740, 2011.
- TILMAN, D.; PACALA, S. The maintenance of species richness in plant communities. In: **Species diversity in ecological communities**. Chicago: University of Chicago Press, 1993. p. 13–25.
- TOLEDO, M. et al. Climate is a stronger driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 1, p. 254–264, 2011.
- URIARTE, M. et al. Neighborhood effects on sapling growth and survival in a neotropical forest and the ecological equivalence hypothesis. In: BURSLEM, D.; PINARD, M.; HARTLEY, S. (Eds.). **Biotic Interactions in the Tropics**. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. p. 89–106.
- URIARTE, M. et al. Trait similarity, shared ancestry and the structure of neighbourhood interactions in a subtropical wet forest: Implications for community assembly. **Ecology Letters**, v. 13, n. 12, p. 1503–1514, 2010.
- VALIENTE-BANUET, A.; VERDÚ, M. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. **Ecology Letters**, v. 10, n. 11, p. 1029–1036, 2007.
- WEBB, C. O. Exploring phylogenetic structure of Ecological Communities : an example for Rain Forest Trees. **The American Naturalist**, v. 156, n. 2, p. 145–155, 2000.
- WEBB, C. O. et al. Phylogenies and Community Ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 475–505, 2002.
- WELDEN, C. W.; SLAUSON, W. L. The Intensity of Competition Versus its Importance: An Overlooked Distinction and Some Implications. **The Quarterly Review of Biology**, v. 61, n. 1, p. 23–44, 1986.
- WESTOBY, M. **The self-thinning rule**, 1984. (Nota técnica).
- WESTOBY, M. et al. PLANT ECOLOGICAL STRATEGIES: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 125–159, 2002.
- WIENS, J. J.; DONOGHUE, M. J. Historical biogeography, ecology and species richness. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 19, n. 12, p. 639–644, 2004.
- WIENS, J. J.; GRAHAM, C. H. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology,

and Conservation Biology. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 36, n. 1, p. 519–539, 2005.

WILSON, S. D.; KEDDY, P. A. Measuring diffuse competition along an environmental gradient: Results from a shoreline plant community. **The American Naturalist**, v. 127, n. 6, p. 862–869, 1986.

WRIGHT, S. J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia**, v. 130, n. 1, p. 1–14, 2002.

WRIGHT, S. J. et al. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. **Ecology**, v. 91, n. 12, p. 3664–3674, 2010.

REFERENCIAL TEÓRICO

Tipologias vegetacionais dentro da Floresta Atlântica

A Floresta Atlântica é um ecossistema de ampla área de distribuição, ocorrendo ao longo de quase toda a costa leste brasileira e adentra ao interior do país (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000). Sua biodiversidade está entre as mais altas do mundo, abrigando diversas plantas endêmicas (RIBEIRO et al., 2009), mas também está entre as ecorregiões mais ameaçadas com relação a perda de espécies (MITTERMEIER et al., 2004). O nível de endemismo contido em sua flora, estimada em torno de 15.000 espécies de plantas vasculares, abrange cerca de 48% do seu total (STEHMANN et al., 2009).

A grande diversidade vegetal abrigada nos domínios da Floresta Atlântica ocorre sobre ambientes altamente heterogêneos distribuídos ao longo do espaço físico. Essa heterogeneidade é, principalmente, reflexo das variações no regime hídrico, sazonalidade climática, altitude e fertilidade do solo (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; SCUDELLER MARTINS; SHEPHERD, 2001; MURRAY-SMITH et al., 2009), as quais determinam formação de gradientes ambientais que condicionam a formação de suas distintas tipologias vegetacionais como, por exemplo, as Florestas Semidecíduas e Ombrófilas Densas (VELOSO; RANGEL FILHO; LIMA, 1991). Além disso, a Floresta Atlântica ainda compartilha flora de outros domínios como o Cerrado e Floresta Amazônica, o que ocorre nas Matas de Galeria (OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 1995).

Florestas Estacionais Semidecíduas

As Florestas Estacionais Semidecíduas compreendem uma grande distribuição no território brasileiro, sendo ligadas à bacia do Rio Paraná na região sul, Estado do Paraná, mas principalmente na região sudeste nos Estados de São Paulo, Rio de Janeiro, Espírito Santo e Minas Gerais (IBGE, 2012; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000). São caracterizadas por um clima cada vez mais sazonal à medida que adentram o continente sul-americano (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000), sendo compostas por duas estações bem definidas, uma característica de clima tropical com acentuado verão chuvoso e a outra de subtropical com inverno seco e baixa precipitação (IBGE, 2012) e sua precipitação total anual ocorre em torno de 1500 a 2000 mm (OLIVEIRA-FILHO;

FONTES, 2000). Suas árvores perdem entre 30 a 60% das folhas na estação seca e fria (OLIVEIRA FILHO, 2009).

Em amplo senso, tais florestas possuem dominância de espécies pertencentes a gêneros como Parapiptadenia, Peltophrum, Cariniana, Lecythis, Tabebuia e Astronium (IBGE, 2012). Há ainda um subtipo de floresta semidecídua que ocorre principalmente na região sudeste na face interior da Serra da Mantiqueira e dos Órgãos, abarcando os Estados de São Paulo, Rio de Janeiro e Minas Gerais (IBGE, 2012) e são encontradas entre 300 e 700 m de altitude, sendo denominadas como Submontanas (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000). De uma forma geral, as florestas semidecíduas têm sofrido intensas intervenções antrópicas em detrimento principalmente da expansão agrícola, reduzindo-as a pequenos fragmentos cujas suas estruturas e composições florísticas são por vezes drasticamente alteradas (MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE, 2003).

Florestas de Galeria

As florestas de galeria, popularmente referidas como “Matas de Galeria”, seguem os cursos d’água (VAN DEN BERG; OLIVEIRA-FILHO, 2000), sendo dependentes de alta umidade do solo e funcionam como um corredor vegetacional no sentido noroeste-sudoeste do domínio do Cerrado que promove ligações florísticas entre as Florestas Ombrófilas Amazônicas e Atlânticas (OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 1995; RIZZINI, 1997). Assim, há muitas espécies generalistas de habitat nas Matas de Galeria, como também há um alto grau de endemismo, mostrando aquelas distribuídas na porção centro-sul do domínio do Cerrado com altas afinidades florísticas com as Florestas Semidecíduas Montanas do Sudeste brasileiro (OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 1995). Algumas das espécies comuns em Florestas de Galeria são: Aniba heringeri, Calophyllum brasiliensis, Calyptranthes concinna, Cedrela odorata, Ficus obtusiuscula, Protium spruceanum, Tabebuia umbellata e Magnolia ovata (TORRES; MATTHES; RODRIGUES, 1994).

Do ponto de vista florístico, nas Matas de Galeria podem ser observadas semelhanças com as florestas paludosas encontradas nos Estados de Minas Gerais e São Paulo (SILVA et al., 2007). Há dois tipos de floresta de galeria: a) inundáveis: predominância de poucas espécies dominantes adaptadas às condições de estresse (GUARINO; WALTER, 2005) promovidas por inundações periódicas causadas pelas variações dos cursos d’água (RODRIGUES; SHEPHERD, 2000). Assim, sua riqueza é aumentada principalmente por espécies raras (GUARINO; WALTER, 2005); b) não

inundáveis: são situadas sobre solos bem drenados e possuem menor dominância e maior equabilidade de indivíduos dentro das espécies, ocasionando maior riqueza e diversidade (GUARINO; WALTER, 2005).

Embora, as Florestas de Galeria sejam de grande importância devido aos seus serviços ecossistêmicos tais como a proteção de recursos hídricos (p.ex. nascentes), proteção contra erosão do solo e favorecimento do fluxo gênico de fauna e flora, por serem tipicamente restritas a pequenas áreas sofrem intensamente diversos distúrbios antrópicos que influenciam em sua perda de diversidade funcional (p.ex. extração de palmito e árvores, construção de canal e de aterros e expansão urbana (TEIXEIRA et al., 2008).

Florestas Ombrófilas Densas

As Florestas Ombrófilas Densas são uma tipologia vegetacional influenciadas pela cadeia litorânea, ocorrente sobre escarpas da cordilheira atlântica ou próximas ao oceano. Assim, elas recebem grandes massas úmidas de ar advindas do oceano, obtendo alta pluviosidade contínua no decorrer do ano (IBGE, 2012). Sua precipitação anual total varia entre 2.000 e 3.600 mm (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000) e é submetida a um clima tropical de elevada temperatura com média aproximada de 25° C (IBGE, 2012). Dentro da área de distribuição dessas florestas há um subtipo, de grande extensão de distribuição do nordeste para o sudeste do Brasil, denominado Florestas Ombrófilas Densas de Terras Baixas (IBGE, 2012), popularmente conhecidas como “Florestas de Tabuleiro” devido ao fato de se desenvolverem sobre Tabuleiros Costeiros pliopleistocênicos do Grupo Barreiras (IBGE, 2012). Além disso, as Florestas de Tabuleiro são a tipologia ombrófila predominante no Nordeste do Brasil (RIZZINI, 1997), sendo mais concentradas no sul da Bahia (IBGE, 2012).

Dentre as principais famílias botânicas das Florestas de Tabuleiro estão: Anacardiaceae, Bignoniaceae, Calophyllaceae, Euphorbiaceae e Moraceae (VELOSO; RANGEL FILHO; LIMA, 1991). Os gêneros mais representativos são: Calophyllum, Ficus, Alchornea, Handroanthus e Tapirira (IBGE, 2012). Num contexto geral as Florestas Ombrófilas Densas possuem afinidades florísticas com a Floresta Amazônica e a parte norte do Bioma Caatinga (MARQUES; SWAINE; LIEBSCH, 2011), mas suas particularidades giram em torno do grande número de espécies endêmicas que elas comportam (TABARELLI; MANTOVANI, 1999; THOMAS et al., 1998).

Competição vegetal

A competição é de suma importância no funcionamento das comunidades vegetais, pois ao causar exclusões de espécies e extinções, ela influi diretamente na diversidade de espécies (GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009). De acordo com Cavender-Bares et al. (2009), dentre os processos que influenciam na diversidade e organização de espécies sobre variadas escalas espaço-temporais, a competição é um processo que atua fortemente na escala de vizinhança, somando-se a atuação de filtros ambientais. Todavia, ainda há muitas indagações sobre o funcionamento da competição como habilidade individual e processo ecossistêmico (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007; BENNETT et al., 2013; GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009), e muitos ecólogos tem procurado por evidências de sua atuação em padrões de coocorrência de espécies (BENNETT et al., 2013; BURNS; STRAUSS, 2012; GRACE; TILMAN, 1990; HUBBELL et al., 2001; KEDDY, 2001; KELLY; BOWLER, 2005; WILSON; KEDDY, 1986)

Por definição, a competição representa um desempenho decrescido, ou seja, redução na fecundidade, crescimento e sobrevivência para um ou mais indivíduos de uma espécie (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007; GRACE; TILMAN, 1990) em detrimento do uso compartilhado de um recurso que tem suprimento limitado (GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009), e tende a ser monopolizado por um menor grupo de espécies (GRIME, 2002). As várias estratégias competitivas das espécies vegetais foram discutidas ardorosamente perante diversas abordagens teóricas, dentre as quais se destaca a divergência nos pontos de vista de David Tilman e John Grime.

Segundo (TILMAN, 1988) os atributos vegetais competitivos são vantajosos apenas em certas condições e ambientes. Plantas que sombreiam vizinhos são competidores superiores por luz, em ambientes férteis de alta produtividade. Em solos inférteis seria superior o competidor por nitrogênio, o qual o reduz abaixo de um nível que possa limitar a existência e persistência de competidores diretos. Já para Grime (GRIME, 1998, 2002, 2006) a habilidade competitiva é relevante apenas em ambientes de alta produtividade, sendo que nos ambientes de baixa produtividade, os atributos competitivos dariam lugar aos que conferem tolerância ao estresse (p.ex: folhas de vida longa). Adicionalmente, Brewer (2011) também postula que há espécies que são melhores competidoras por serem mais resistentes a distúrbios em ambientes de baixa disponibilidade de recursos, como também há espécies que resilientes a estresse causado por distúrbio (p.ex: espécie com indivíduos que têm melhor desempenho fotossintético

em solo que se tornou menos fértil após inunda  o numa floresta), que s o competidoras superiores em condi  es de maior disponibilidade de recursos.

  medida que as  rvores crescem, a competi  o por recurso e espa o para explorar esse recurso tende a aumentar (BELCHER; KEDDY; TWOLAN-STRUTT, 1995; CHAZDON, 2008; GRACE; TILMAN, 1990; KEDDY, 2001). Alguns autores acreditam que a competi  o pode ser assim trica (p.ex: COMITA et al., 2010; VAN BREUGEL et al., 2012; WEINER, 1990), quando ela   por luz (BERNTSON; WAYNE, 2000; POORTER, 2001; SWAINE; LIEBERMAN; PUTZ, 1987), ou pode ser sim trica para nutrientes do solo (BERNTSON; WAYNE, 2000; SCHWINNING; KELLY, 2013; VOLKOV et al., 2005). No entanto, essa descri  o n o   t o simples, pois a aloca  o para ambos os tipos pode ser assim trica (TILMAN, 2004). Al m disso, pode haver trade-offs entre a aloca  o desses recursos, fazendo com que uma maior aloca  o para um deles seja mais vantajosa dependentemente do ambiente (TILMAN, 2004).

Os atributos que conferem vantagens competitivas  s esp cies vegetais s o provenientes de seus tra os funcionais (p.ex: celulares, fisiol gicos e morfol gicos) (P REZ-HARGUINDEGUY et al., 2013; WESTOBY et al., 2002), os quais podem responder tanto a fatores abi ticos quanto  s intera  es interespec ficas, mediando a sua coexist ncia (LUSK et al., 2008). Os tra os funcionais relativos ao tamanho como altura e di metro (KUNSTLER et al., 2016; P REZ-HARGUINDEGUY et al., 2013) s o cruciais no processo competitivo, pois fornecem vantagem de crescimento para algumas esp cies sobre outras (WESTOBY et al., 2002; TIMAN, 1988).

A vantagem (p.ex: maior di metro) concebida a uma esp cie, em especial inicialmente, permitindo que ela exclua competitivamente outras esp cies, pode ser denominada como vigor competitivo. Esse vigor competitivo pode ser considerado uma medida do fitness de uma esp cie, pois ele representa o sucesso da esp cie em acumular recursos limitados e aloca-los em sua reprodu  o e crescimento, possibilitando que ela se torne dominante na  rea em que ocorre. De fato, durante os est gios iniciais de crescimento, aqueles indiv duos que se tornam altos mais rapidamente suprimem as taxas de crescimento dos outros (TILMAN, 1988). Gaudet e Keddy (1988) encontraram que a biomassa (expressa, por exemplo, em altura) exclusivamente poderia explicar 63% da varia  o em habilidade competitiva entre esp cies, sendo que caracter sticas intr secas ao dossel explicavam parte consider vel da varia  o restante.

Diversos m todos t m sido propostos para analisar a competi  o, especialmente em vegeta  o n o tropical, em experimentos e ambientes naturais como um processo

(BENNETT et al., 2013; CAHILL et al., 2008; COATES; LILLES; ASTRUP, 2013; VAN BREUGEL et al., 2012), como a habilidade competitiva individual (BARBERIS; TANNER, 2005; COOMES; GRUBB, 1998) e através da verificação de quais traços funcionais são mais importantes para competição (BURNS; STRAUSS, 2012; KUNSTLER et al., 2016; MAYFIELD; LEVINE, 2010). Os métodos mais usuais ao longo da história envolvem a abundância e distribuição espacial de espécies (ZHANG, 2011), tendo como exemplo mais comum a análise do vizinho mais próximo, no qual se mede a distância entre plantas e sua influência na competição, partindo do conhecimento que a vizinhança influencia crucialmente a coexistência (HUBBELL et al., 2001; KEDDY, 2001; VAN BREUGEL et al., 2012; LONG et al., 2013). Todavia, tal método é mais passível de aplicação em florestas de regiões temperadas (p.ex: COATES; LILLES; ASTRUP, 2013), monoculturas e vegetações mais abertas (SHACKLETON, 2002), pois o adensamento entre indivíduos é menor e isso facilita para obter melhor referência da separação e distância entre eles (DAMGAARD et al., 2011).

Com os avanços nos estudos de comunidades, hoje robustas análises filogenéticas e funcionais têm permitido analisar com maior acurácia e confiabilidade a magnitude da atuação da competição em processos ecológicos e evolutivos (BURNS; STRAUSS, 2012; CHAVE, 2009; KELLY; BOWLER, 2005; KUNSTLER et al., 2016; NAVAS; VIOLLE, 2009; SCHWINNING; KELLY, 2013). Assim, uma vez que os traços funcionais são conservados em linhagens evolutivas (WEBB et al., 2002), as espécies mais próximas em parentesco competem mais fortemente do que as mais distantes (CAHILL et al., 2008). Sob essas premissas, a competição pode levar a uma sobredispersão filogenética, tornando a comunidade composta por espécies com o grau de parentesco mais distante (WEBB et al., 2002). Contudo, essa hipótese de competição-parentesco ainda não é absolutamente concreta, e tem sido contradita em alguns trabalhos (CAHILL et al., 2008; BENNETT et al., 2013), visto que outros fatores como a facilitação (VALIENTE-BANUET; VERDÚ, 2007) e herbivoria (CAVENDER-BARES et al., 2009; WEBB; GILBERT; DONOGUE, 2006) também podem causar tal sobredispersão filogenética, além do fato que em casos mais específicos a competição pode atuar como um filtro biótico que leva a agrupamento filogenético (GODOY; KRAFT; LEVINE, 2014; MAYFIELD; LEVINE, 2010).

Assim, a competição deve ser primeiramente analisada por métodos mais diretos, mas não apenas baseados em ocorrência, abundância e distribuição de espécies, sendo a filogenia uma ótima ferramenta que possibilita corroborar os resultados

encontrados. Para tal, é necessário entender a intensidade (impacto absoluto da competição) e a importância da competição (seu impacto relativo em relação a outros fatores que determinam sucesso das plantas) (WELDEN; SLAUSON, 1986; FRECKLETON et al., 2009; KIKVIDZE et al., 2011; CARLYLE et al.; 2010).

A compreensão de eventos competitivos entre espécies vegetais proporciona aplicação prática das informações obtidas, podendo ser aplicadas para planos de manejo e conservação. Um exemplo é aplicação do conhecimento sobre as interações competitivas é o uso espécies de alto potencial competitivo para combater espécies exóticas invasoras (MITCHELL et al., 2006), e o uso de espécies que possam ser mais resilientes ou resistentes a distúrbios em ambientes baixa produtividade (BREWER, 2011).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BARBERIS, I. M.; TANNER, E. V. J. Gaps and root trenching increase tree seedling growth in panamanian semi-evergreen forest. **Ecology**, v. 86, n. 3, p. 667–674, 2005.

BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed Editora, 2007.

BELCHER, J. W.; KEDDY, P. A.; TWOLAN-STRUTT, L. Root and Shoot Competition Intensity Along a Soil Depth Gradient. **Journal of Ecology**, v. 83, n. 4, p. 673–682, 1995.

BENNETT, J. A. et al. Increased competition does not lead to increased phylogenetic overdispersion in a native grassland. **Ecology Letters**, v. 16, n. 9, p. 1168–1176, 2013.

BERNTSON, G. M.; WAYNE, P. M. Characterizing the size dependence of resource acquisition within crowded plant populations. **Ecology**, v. 81, n. 4, p. 1072–1085, 2000.

BREWER, J. S. Disturbance-mediated competition between perennial plants along a resource supply gradient. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 5, p. 1219–1228, 2011.

BURNS, J. H.; STRAUSS, S. Y. Effects of competition on phylogenetic signal and phenotypic plasticity in plant functional traits. **Ecology**, v. 93, n. 8, p. 126–137, 2012.

CAHILL, J. F. et al. Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 10, n. 1, p. 41–50, 2008.

CARLYLE, C.N.; FRASER, L.H.; TURKINGTON, R. Using three pairs of competitive indices to test for changes in plant competition under different resource and disturbance levels. **Journal of Vegetation Science**, v.21, p. 1025–1034, 2010.

CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, n. 7, p. 693–715, 2009.

- CHAVE, J. Competition, Neutrality, and Community Organization. In: LEVIN, S. A. (Ed.). . **The Princeton guide to ecology**. Princeton: Princeton University Press, 2009. p. 264–273.
- CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: CARSON, W. P.; SCHNITZER, S. A. (Eds.). . **Tropical forest community ecology**. Oxford: Blackwell Scientific, 2008. p. 384–408.
- COATES, D. K.; LILLES, E. B.; ASTRUP, R. Competitive interactions across a soil fertility gradient in a multispecies forest. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 3, p. 806–818, 2013.
- COMITA, L. S. et al. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a Tropical Tree Community. **Science**, v. 329, n. 5989, p. 330–332, 2010.
- COOMES, D. A.; GRUBB, P. J. Responses of Juvenile Trees to above- and Belowground Competition in Nutrient-Starved Amazonian Rain Forest. **Ecology**, v. 79, n. 3, p. 768–782, 1998.
- DAMGAARD, C.; MERLIN, A.; MESLÉARD, F. The demography of space occupancy: measuring plant colonization and survival probabilities using repeated pin-point measurements. **Methods in Ecology and Evolution**, v.2, p. 110–115, 2011.
- FRECKLETON, R.P.; WATKINSON, A.R.; REES, M. Measuring the importance of competition in plant communities. **Journal of Ecology**, v. 7, p. 379–384, 2009.
- GAUDET, C. L.; KEDDY, P. A. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. **Nature**, v. 334, p. 242–243, 1988.
- GODOY, O.; KRAFT, N. J. B.; LEVINE, J. M. Phylogenetic relatedness and the determinants of competitive outcomes. **Ecology Letters**, v. 17, n. 7, p. 836–844, 2014.
- GRACE, J. B.; TILMAN, D. **Perspectives on Plant Competition**. [s.l.] Academic Press, Inc., 1990.
- GRIME, J. P. The C-S-R model of primary plant strategies: origins, implications, and tests. In: GOTTLIEB, L. D.; JAIN, S. K. (Eds.). . **Plant evolutionary Biology**. [s.l.] Springer Netherlands Copyright Holder, 1998. p. 371–393.
- GRIME, J. P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, p. 255–260, 2006.
- GUARINO, E. S. G.; WALTER, B. M. T. Fitossociologia de dois trechos inundáveis de Matas de Galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 3, p. 431–442, set. 2005.
- GUREVITCH, J.; SCHEINER, S. M.; FOX, G. A. **Ecologia Vegetal , Artmed**. Porto Alegre: Artmed, 2009.
- HUBBELL, S. P. et al. Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. **Ecological Research**, v. 16, p. 859–875, 2001.
- IBGE. Manual Técnico da Vegetação Brasileira. Rio de Janeiro: IBGE, 2012.
- KEDDY, P. A. **Competition**. 2. ed. [s.l.] Springer Netherlands, 2001.

- KELLY, C. K.; BOWLER, M. G. A New Application of Storage Dynamics : Differential Sensitivity , Diffuse Competition , and Temporal Niches. **Ecology**, v. 86, n. 4, p. 1012–1022, 2005.
- KIKVIDZE, Z.; SUZUKI, M.; BROOKER, R. Importance versus intensity of ecological effects: why context matters. **Trends Ecology and Evolution**, v. 26, p. 383–388, 2011.
- KUNSTLER, G. et al. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 1–15, 2016.
- LUSK, C. H. et al. Why are evergreen leaves so contrary about shade? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 23, n. 6, p. 299–303, 2008.
- MAYFIELD, M. M.; LEVINE, J. M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. **Ecology Letters**, v. 13, n. 9, p. 1085–1093, 2010.
- MARQUES, M. C. M.; SWAINE, M. D.; LIEBSCH, D. Diversity distribution and floristic differentiation of the coastal lowland vegetation: Implications for the conservation of the Brazilian Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, n. 1, p. 153–168, 2011.
- MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE. **Fragmentação de ecossistemas: causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente/Secretaria de Biodiversidade e florestas, 2003.
- MITTERMEIER, R. A. et al. **Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions**. Mexico City: CEMEX Books on Nature Series., 2004.
- MURRAY-SMITH, C. et al. Plant diversity hotspots in the Atlantic coastal forests of Brazil. **Conservation Biology**, v. 23, n. 1, p. 151–163, 2009.
- NAVAS, M.-L.; VIOLLE, C. Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? **Community Ecology**, v. 10, n. 1, p. 131–137, 2009.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 52, n. 2, p. 141–194, 1995.
- OLIVEIRA-FILHO, A.; FONTES, M. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. **Biotropica**, v. 32, n. 2, p. 793–810, 2000.
- OLIVEIRA FILHO, A. T. Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina Tropical e Subtropical: Proposta de um novo sistema-prático e flexível-ou uma injeção a mais de caos? **Rodriguésia**, v. 60, n. 2, p. 237–258, 2009.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 34, p. 167–234, 2013.
- POORTER, L. Light dependent changes in biomass allocation and their importance for

- growth of rain forest tree species. **Functional Ecology**, v. 15, n. 1, p. 113–123, 2001.
- RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141–1153, 2009.
- RIZZINI, C. T. **Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos**. São Paulo: Âmbito Cultural Edições, 1997.
- RODRIGUES, R. R.; SHEPHERD, G. J. Fatores condicionantes da vegetação ciliar. In: RODRIGUES, R. R.; LEITÃO-FILHO, H. F. (Eds.). **Matas ciliares: Conservação e recuperação**. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, 2000. p. 101–107.
- SCHWINNING, S.; KELLY, C. K. Plant competition, temporal niches and implications for productivity and adaptability to climate change in water-limited environments. **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 886–897, 2013.
- SCUDELLER, V. V; MARTINS, F. R.; SHEPHERD, G. J. Distribution and Abundance of Arboreal Species in the Atlantic Ombrophilous Dense Forest in Southeastern Brazil. **Plant Ecology**, v. 152, n. 2, p. 185–199, 2009.
- SHACKLETON, C. Nearest-neighbour analysis and the prevalence of woody plant competition in South African savannas. **Plant Ecology**, v.158, p. 65–76, 2002.
- SILVA, A. C. et al. Comparação florística de florestas inundáveis das regiões Sudeste e Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 2, p. 257–269, 2007.
- STEHMANN, J. R. et al. **Plantas da Floresta Atlântica**. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2009.
- SWAINE, M. D.; LIEBERMAN, D.; PUTZ, F. E. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. **Journal of Tropical Ecology**, v. 3, n. 4, p. 359–366, 1987.
- TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. A riqueza de espécies arbóreas na floresta atlântica de encosta no estado de São Paulo (Brasil). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 22, n. 2, p. 217–223, 1999.
- TEIXEIRA, A. P. et al. Tree species composition and environmental relationships in a Neotropical swamp forest in Southeastern Brazil. **Wetlands Ecology and Management**, v. 16, n. 6, p. 451–461, 2008.
- THOMAS, W. et al. Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 7, n. 3, p. 311–322, 1998.
- TILMAN, D. **Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities**. Princeton: Princeton University Press, 1988.
- TILMAN, D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 101, n. 30, p. 10854–10861, 2004.
- TORRES, R. B.; MATTHES, L. A. F.; RODRIGUES, R. R. Florística e estrutura do componente arbóreo de mata de brejo em Campinas, SP. **Revista Brasileira de**

Botânica, v. 17, p. 189–194, 1994.

VALIENTE-BANUET, A.; VERDÚ, M. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. **Ecology Letters**, v. 10, n. 11, p. 1029–1036, 2007.

VAN BREUGEL, M. et al. The relative importance of above- versus belowground competition for tree growth during early succession of a tropical moist forest. **Plant Ecology**, v. 213, n. 1, p. 25–34, 2012.

VAN DEN BERG, E.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. Composição florística e estrutura fitossociológica de uma floresta ripária em Itutinga, MG, e comparação com outras áreas. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 23, n. 3, p. 231–253, 2000.

VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991

VOLKOV, I. et al. Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests. **Nature**, v. 438, n. December, p. 658–661, 2005.

WEBB, C. O. et al. Phylogenies and Community Ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 475–505, 2002.

WEBB, C. O.; GILBERT, G. S.; DONOGUE, M. J. Phylodiversity-dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest. **Ecology**, v. 87, n. 6, p. 123–131, 2006.

WEINER, J. Asymmetric competition in plant populations. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 5, n. 11, p. 360–364, 1990.

WELDEN, C.W.; SLAUSON, W.L. The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications. **Quarterly Review of Biology**, v. 61, p. 23–44, 1986.

WESTOBY, M. et al. PLANT ECOLOGICAL STRATEGIES: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 125–159, 2002.

WILSON, S. D.; KEDDY, P. A. Measuring diffuse competition along an environmental gradient: Results from a shoreline plant community. **The American Naturalist**, v. 127, n. 6, p. 862–869, 1986.

ZHANG, W.J. Constructing ecological interaction networks by correlation analysis: hints from community sampling. **Network Biology**, Hong Kong, v.2, n.1, p. 81-98, 2011

CAPÍTULO I

INFLUÊNCIA DE EVENTOS DINÂMICOS NA ESTRUTURA FILOGENÉTICA DE FLORESTAS ATLÂNTICAS

RESUMO

A montagem e dinâmica das comunidades florestais é governada por uma ampla gama de fatores que atuam concomitantemente, dentre eles eventos biogeográficos e evolutivos, filtragem ambiental, interações positivas e negativas e fatores neutros como limitação de dispersão e dinâmica temporal de nicho. Visto que ainda há poucos estudos no Brasil que investigam os principais fatores que atuam nas regras de montagem, e consequentemente na dinâmica, de florestas do Bioma Mata Atlântica, o presente estudo teve como objetivo investigar a influencia de eventos dinâmicos como mortalidade e recrutamento, ambos baseados em abundancia e biomassa, na estrutura filogenética de comunidades arbóreas desse bioma, assim como investigar o grau de parentesco entre árvores mortas e recrutadas com as sobreviventes de diferentes classes de tamanho. Para tal, nós utilizamos dados de dinâmica de inventários com intervalo de quatro anos entre eles para nove comunidades florestais distribuídas em três tipologias vegetacionais: Florestas Semidecíduas, Florestas de Galeria Florestas Ombrófilas Densas. Nós relacionamos as taxas de mortalidade, recrutamento, perda e ganho de área basal (proxy para biomassa) com as métricas filogenéticas MNTD (Distância média do táxon mais próximo), NTI (Índice do táxon mais próximo) e sesPD (Tamanho efetivo padrão negativo da diversidade filogenética). Nós calculamos a distância filogenética média par a par e fizemos transformações do tamanho efetivo padrão dessa distância para verificar o parentesco entre os mortos e recrutadas com os sobreviventes de diferentes classes de tamanho (pool total com todos os diâmetros; apenas maiores que 10 cm e apenas maiores que 30 cm). Nós encontramos que a sobredispersão aumentou com a mortalidade e o agrupamento aumentou com o recrutamento e perda de área basal, sugerindo respectivamente uma atuação simultânea de interações negativas e eventos aleatórios ou filtros ambientais na montagem das comunidades deste estudo. Contudo, uma maior importância para interações negativas foi sugerida pelo conservantismo indicado pelo sinal filogenético para a altura máxima e diâmetro máximo, associado à baixa distância filogenética, sugerindo parentesco próximo, entre as árvores mortas e as sobreviventes do pool total, mas principalmente, das maiores que 30 cm. A importância de interações competitivas também é sugerida por dominância das árvores maiores que

30 cm, as quais apresentaram maior percentual de espécies que apresentaram ambos os indivíduos mortos e recrutados no período de quatro anos de estudo, diferentemente das árvores maiores que 10 cm (com inclusão de indivíduos menores que 30 cm) que apresentou maior percentual de árvores mortas. Além disso, a riqueza de espécies demonstrou aumento com a redução da mortalidade. O agrupamento filogenético aumentou com a taxa de recrutamento, sugerindo efeito de filtragem ambiental ou eventos aleatórios sobre árvores recrutadas. A diversidade filogenética também aumentou com a taxa de recrutamento, sugerindo um cenário de pouca limitação de dispersão para recrutadas de espécies distintas e talvez uma fuga a competição por estabelecimento dos indivíduos próximos a vizinhos heteroespecíficos. Em suma, nossos resultados sugerem a competição como mais provável interação negativa e importante agente na montagem das comunidades deste estudo, seguida secundariamente pela atuação de filtros ambientais ou eventos aleatórios.

ABSTRACT

The assembly and dynamics of forest communities are driven by a wide range of factors that act simultaneously such as the biogeographic and evolutionary ones, environmental filtering, positive and negative interactions and neutral factors such as dispersal limitation and temporal dynamics of niche. Since there are still few studies in Brazil investigating the main drivers acting on the assembly rules and, consequently, on the dynamics of forests of the Atlantic Forest Biome, the present study aimed to investigate the influence of dynamic events such as mortality and recruitment (both based on abundance and biomass) on the phylogenetic structure of tree communities of this Biome. It has been investigated the degree of relatedness of the dead and recruited trees to the surviving trees of different diameter classes. For that, it was used a dataset of dynamics from censuses realized in four years intervals in between to the nine sampled forest communities distributed through three vegetation types: Gallery Forest, Rain Forest and Semideciduous Forest. It was related dynamic rates (mortality, recruitment, gain and loss of basal area – a proxy to biomass) to the phylogenetic parameters MNTD (Mean nearest taxon distance), NTI (Nearest taxon index) and sesPD (Negative effective standardized size of phylogenetic diversity). It has been pairwise calculated the mean phylogenetic distance and done transformations of the standardized size effect of this distance to figure out the relatedness between dead and recruited trees and the surviving trees of different size classes (whole pool containing trees of all diameter sizes; larger than 10 cm and larger than 30 cm). It was found an increasing in phylogenetic overdispersion with mortality and a clustering increasing as recruitment and loss of basal area were higher suggesting, respectively, simultaneous role of negative interactions and environmental filters or stochastic events on the assembly of the studied communities. However, negative interactions like competition were indicated to be more important as suggest the phylogenetic signal (indication of conservatism) found to maximum diameter and maximum height associated to the lower phylogenetic distance (close relatedness) among dead trees and the surviving ones from the whole pool, but mainly the close relatedness to the surviving larger than 30 cm. The importance of competitive interactions is also suggested for the dominance of trees larger than 30 cm, which presented higher percent of species that presented both dead and recruited trees over the period of four years in between the conducted censuses. Differently, the trees larger than 10 cm (included also individuals smaller than 30 cm) exhibited the higher percent of dead trees. Moreover, the species richness increased as

mortality decreased. The phylogenetic clustering increased with the recruitment rate suggesting environmental filtering effect or random events on recruited trees. The phylogenetic diversity also increased with recruitment rate suggesting a scenario of low dispersal limitation to recruits of distinct species and perhaps a scape of competition by doing to establish of related individuals close to heterospecific neighbors. In summary, these findings suggest competition as the most probable negative interaction and an important driver on the assembly of communities studied followed by a secondary role of environmental filters or random events.

1 INTRODUÇÃO

As florestas tropicais são ecossistemas ecológica e dinamicamente complexos, cujas montagens de suas comunidades são governadas por uma ampla gama de fatores que operam de forma sobreposta no espaço e no tempo (GUARIGUATA; KATTÁN, 2002; SILVA; BATALHA, 2009; WRIGHT, 2002). Esses fatores, comuns na montagem de comunidades vegetais, vão desde aqueles que ocorrem em grandes escalas espaço-temporais, tais como os biogeográficos e evolutivos (CAVENDER-BARES et al., 2009; RICKLEFS, 1987; WIENS; DONOGHUE, 2004), até fatores abióticos como clima e condições físicas do ambiente (GUARIGUATA; KATTÁN, 2002; PHILLIPS et al., 2004; PHILLIPS, 1996; TILMAN; PACALA, 1993) e bióticos como interações positivas como a facilitação (VALIENTE-BANUET; VERDÚ, 2007) e negativas como a competição (CONNELL, 1971; HOWE; SMALLWOOD, 1982; JANZEN, 1970; NOVOTNY et al., 2002; WEBB; GILBERT; DONOGUE, 2006; WELDEN; SLAUSON, 1986). Há ainda a influência dos fatores neutros (HUBBELL, 2001a) tais como dinâmica temporal de nicho (KELLY et al., 2008), deriva ecológica (CHAVE, 2009; HUBBELL, 2001a) e limitações de dispersão (VAMOSI et al., 2009; WRIGHT, 2002) e histórico de perturbações antrópicas (ASHTON, 1992; GUARIGUATA; KATTÁN, 2002; WRIGHT, 2002; CHAZDON, 2008a). Diante de toda essa complexidade ecológica nas florestas tropicais é importante a compreensão dos principais fatores estruturantes de suas comunidades.

Os filtros ambientais como diferenças em precipitação e sazonalidade climática (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; STEHMANN et al., 2009) e a limitação de dispersão são reconhecidos como responsáveis por boa parte da variação florística observada nas Florestas Atlânticas Brasileiras (BERGAMIN; MÜLLER; MELLO, 2012; DUARTE et al., 2014; DUARTE; PRIETO; PILLAR, 2012; GASTAUER et al., 2015; GIEHL; JARENKOW, 2015; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; SCHWEIZER et al., 2015). Por outro lado, apesar da importância de interações como a competição na montagem de comunidades de florestas tropicais (LETCHER et al., 2012) e de que 50% ou mais de suas espécies estejam distribuídas dentro de pares ou grupos congêneros (KELLY et al., 2001), o que aumenta a chance de interação entre espécies próximas, há escassa informação acerca do papel de interações como a competição na montagem de comunidades de Florestas Neotropicais como na Floresta Atlântica.

A competição ocorre quando um ou mais indivíduos são excluídos competitivamente devido ao decréscimo na taxa de crescimento causado por uma maior captura de recursos limitadamente disponíveis por outro indivíduo próximo (GRACE; TILMAN, 1990; KEDDY, 2001). Assim, a competição é um processo subjacente aos eventos de mortalidade e recrutamento (SCHWINNING; KELLY, 2013) que atua na montagem de comunidades vegetais na escala de vizinhança (CAVENDER-BARES et al., 2009; CAHILL et al., 2008; COATES; LILLES; ASTRUP, 2013; GRACE; TILMAN, 1990; KELLY; BOWLER, 2005; WILSON; KEDDY, 1986; BENNETT et al., 2013; FANGLIANG; LEGENDRE; LAFRANKIE, 1997) e quando há menor importância da atuação de filtros ambientais (MUSCARELLA et al., 2016), causando exclusões e extinções e, conseqüentemente, reestruturando composições e diversidades taxonômica e filogenética das comunidades (BELCHER; KEDDY; TWOLAN-STRUTT, 1995; BURNS; STRAUSS, 2012; GOLDBERG; NOVOPLANSKY, 1997; GRACE; TILMAN, 1990; MAYFIELD; LEVINE, 2010).

Dentre os principais atributos funcionais que determinam a habilidade e sucesso competitivo das árvores em comunidades florestais, a altura (KUNSTLER et al., 2016) e o diâmetro (OLDEMAN, 1990; POORTER, 2001; ALVES; SANTOS, 2002) são de grande importância, principalmente à medida que a sucessão florestal avança, caracterizando o acúmulo de biomassa de árvores dominantes (FARRIOR et al., 2016; BELCHER; KEDDY; TWOLAN-STRUTT, 1995; CHAZDON, 2008a, 2014; GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009), as quais sombreiam as árvores menores (OLDEMAN, 1990; SWAINE; LIEBERMAN; PUTZ, 1987) num contexto, principalmente, de competição por luz (BERNTSON; WAYNE, 2000; WEINER, 1990).

De acordo com o conceito de similaridade limitante (DARWIN, 1859), as espécies que são ecologicamente equivalentes e tem seus traços funcionais relativos à habilidade competitiva (KUNSTLER et al., 2016; MAYFIELD; LEVINE, 2010) conservados em linhagens evolutivas (GAUSE, 1934; WEBB, 2000) tendem a sobrepor seus nichos efetivos (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007; PARMENTIER; HARDY, 2009), resultando em exclusão competitiva (GAUSE, 1934; KEDDY, 2001). Contudo, a competição também é influenciada por ambientes heterogêneos com condições favoráveis ou desfavoráveis (COATES; LILLES; ASTRUP, 2013; COMITA; ENGELBRECHT, 2009; GASTAUER; MEIRA-NETO, 2014; GIEHL; JARENKOW, 2015; GRIME, 2006; SCHWINNING et al., 2004; TILMAN, 1988), sendo essa heterogeneidade comum nas florestas tropicais (GUARIGUATA; KATTÁN, 2002).

A heterogeneidade ambiental engloba diferenças espaciais entre as comunidades e seus conjuntos de espécies (FORTIN; DALE, 2005; LEGENDRE; FORTIN, 1989). Contudo, à medida que aumenta a escala espacial, mais heterogeneidade ambiental é englobada (BATALHA et al., 2011; CAVENDER-BARES et al., 2009), ressaltando os efeitos da filtragem ambiental se os traços funcionais das espécies são conservados em linhagens evolutivas (KRAFT; ACKERLY, 2010; WEBB et al., 2002) e tornando a comunidade mais agrupada filogeneticamente, uma vez que a árvore filogenética da metacomunidade também aumenta com a escala e engloba essa heterogeneidade (CAVENDER-BARES et al., 2009; GASTAUER et al., 2015).

Todavia, os efeitos dos filtros advindos da heterogeneidade ambiental também podem atuar em interações competitivas, selecionando espécies com melhor habilidade para persistirem perante eventos de distúrbio ou espécies mais resilientes perante períodos de estresse (BREWER, 2011). Dessa forma, em florestas conservadas as alterações ambientais ocorrentes com a abertura de clareiras causada pela mortalidade natural de árvores dominantes em tamanho formam um filtro (LETCHER, 2010), permitindo a sobrevivência apenas dos indivíduos de espécies persistentes a essas alterações (BREWER, 2011; SCHWINNING; KELLY, 2013; WRIGHT et al., 2010).

As análises filogenéticas são uma importante ferramenta em estudos ecológicos ao utilizar dados acerca da filogenia das espécies de uma metacomunidade, fornecendo um maior suporte na predição acerca de quais fatores (p.ex: interações negativas ou filtragem ambiental) são mais importantes na montagem da comunidade numa determinada escala espaço-temporal. Dessa forma, se as espécies possuem seus traços conservados em linhagens evolutivas e são parentes próximos, dois padrões podem ocorrer (WEBB et al., 2002): agrupamento filogenético, se a atuação de filtros ambientais é mais forte na estruturação comunitária (KRAFT; ACKERLY, 2010), ou sobredispersão, se as interações negativas (p.ex. competição, herbivoria especializada e doenças) são mais importantes. Entretanto, a sobredispersão também pode ocorrer em caso de interações positivas como a facilitação, ocorrente entre espécies distantemente aparentadas (VALIENTE-BANUET; VERDÚ, 2007) ou como resultado filtragem ambiental sobre espécies com evolução convergente de traços também (CAVENDER-BARES et al., 2009), embora tal filtragem também possa gerar um padrão filogenético aleatório (KRAFT; ACKERLY, 2010).

Importantes estudos têm sido publicados acerca da estrutura filogenética de comunidades arbóreas em Florestas Tropicais Brasileiras (p.ex. GASTAUER; MEIRANETO, 2014; GASTAUER et al., 2015; GIEHL; JARENKOW, 2015; SCHWEIZER et

al., 2015; DUARTE et al., 2014; SANTOS et al., 2010) e o presente se propõe contribuir para a ampliação desse conhecimento através da investigação da influência de eventos dinâmicos (p.ex: mortalidade, recrutamento, perda e ganho de biomassa) na estrutura filogenética dessas comunidades e do grau de parentesco entre árvores mortas e recrutas com as sobreviventes de diferentes classes de tamanho.

Portanto, a pergunta central do estudo é: os eventos dinâmicos são estocásticos ou exercem efeitos determinísticos na estrutura filogenética das comunidades estudadas? A partir desta pergunta pautamos as seguintes hipóteses: a) A dinâmica mostra alterações filogenéticas nas comunidades causadas pela mortalidade, recrutamento e variação de área basal; b) a sobredispersão filogenética aumenta com a mortalidade, enquanto o agrupamento aumenta com o recrutamento; c) as árvores mortas e as sobreviventes de maior tamanho e as recrutas e as sobreviventes maiores são proximamente aparentadas.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Áreas de Estudo

O estudo foi conduzido em três florestas classificadas como Florestas Estacionais Semidecíduais Submontanas, em três Florestas Ombrófilas de Terras Baixas (Florestas de Tabuleiro) e em três Florestas Semidecíduais Aluviais (Mata de Galeria) (IBGE, 2012; VELOSO; RANGEL FILHO; LIMA, 1991). A localização das áreas de estudo pode ser visualizada no mapa da Figura 1 e Tabela 1 e as Bacias hidrográficas às quais elas pertencem se encontram na Tabela 1.

Todas as florestas selecionadas para este estudo estão protegidas há mais de 30 anos. Os critérios para a seleção das áreas foram: ausência de distúrbio quando as subparcelas para amostragem e monitoramento foram instaladas nas áreas, ser distante de borda e possuir um histórico contínuo de dinâmica sem perturbação. Além disso, foram priorizadas as áreas que, mesmo não sendo amostradas num mesmo ano, foram inventariadas na mesma época do ano (neste caso entre Junho a Agosto).

O clima das áreas é classificado de acordo com o sistema de Köppen (Tabela 1), sendo o Af o clima tropical chuvoso das Florestas Ombrófilas Densas de Terras Baixas; Aw tropical úmido com estação seca e inverno brando das Florestas de Galeria; Cwb subtropical moderado úmido, marcado por presença de chuvas no verão (de Outubro à Março) e ausência de chuvas no inverno (de Abril à Setembro) das Florestas

Semidecíduas; Cwa com verões quentes e chuvosos e invernos moderadamente frios e secos (RAMOS; SANTOS; FORTES, 2009) das Florestas de Galeria. Os valores médios de precipitação e temperatura descritos na Tabela 1 foram obtidos através do software World Clim versão 1.4.

A descrição dos solos das áreas foi baseada no Mapa de Solos do Brasil (SANTOS et al., 2011, 2013). Assim, na área da Reserva do Córrego Fundo predomina o Latossolo Vermelho Distrófico. Na região do Vale do Rio Doce, relativo às áreas do município de Dionísio (Florestas do Mumbaça, Lagoa do Capim e Santa Cruz) os solos dominantes são Latossolos Vermelho-Amarelos e Cambissolos Hápicos, sendo ambos ácidos e de baixa fertilidade natural. Já a região de Carbonita possui tipicamente solos que variam de coloração bruno-amarelada a vermelha-escuro, pertencendo às classes dos Latossolos, Cambissolos, Plintossolos e Neossolos. As Florestas Ombrófilas Densas de Terras Baixas nos tabuleiros costeiros da Bahia possuem solos que variam entre Argissolos Amarelos e Vermelhos Distróficos.

Tabela 1: Áreas e tipologias de estudo nos Estados da Bahia e Minas Gerais.

Área de estudo e localização	Tipo Veg.	Coord. Geográficas	Censos (anos)	Bacia Hidrográfica	Parc. Nº	Clima	Prec. (mm)	Temp. (C°)
Mata do Mumbaça, Dionísio-MG	FSS	19°48'S e 42°31'W	2006/2010	Rio Doce	70	Cwb	1.133	23.4
Reserva Santa Cruz, Dionísio-MG	FSS	23°74,7'98"S e 18°07'78"W	2008/2012	Rio Doce	50	Cwb	1.134	23.5
Reserva Lagoa do Capim, Dionísio-MG	FSS	19°52'10"S e 42°34'50"W	2007/2011	Rio Doce	50	Cwb	1.130	23.3
Reserva Córrego Fundo, Quartel Geral-MG	FG	19°20'33"S e 45°27'04.6"W	2006/2010	Alto Rio São Francisco	49	Aw	1.375	22.7
Mata do Ticó, Carbonita-MG	FG	17°43'23"S e 43°17'14"W	2007/2011	Rio Jequitinhonha	50	Cwa	1.151	21.1
APP Santa Bárbara, Carbonita-MG	FG	17°36'50"S e 43°08'48"W	2006/2010	Rio Jequitinhonha	50	Cwa	1.094	21
15A, Mucuri-BA	FOD	18°04'47"S e 39°54'57"W	2007/2011	Rio Mucuri	50	Af	1.142	24.4
Reserva da Fazenda Palhau, Prado-BA	FOD	17°15'41"S e 39°29'43"W	2005/2009	Rio Jucuruçu do Sul	50	Af	1.049	24.6
Reserva Sombra da Tarde, Alcobaça-BA	FOD	17°23'24"S e 39°26'31"W	2006/2010	Rio Itanhetinga	50	Af	1.047	24.4

Tipo Veg.: tipologia florestal a qual determinada área de estudo pertence; Coord. Geográficas: coordenadas geográficas nas quais se localização as áreas de estudo; Censos (anos): anos em que foram conduzidos os inventários (censos) de cada área de estudo, constituindo a base de dados para estudo da dinâmica; Parcelas Dim. (m²): dimensões das subparcelas em metros quadrados; Parc. Nº: quantidade de subparcelas alocadas; CAP (cm): critério mínimo de inclusão de indivíduos originalmente adotado para todas as áreas; Clima: clima típico das áreas de estudo; Prec. (mm): precipitação média anual; Temp. (C°): temperatura média anual; FOD: Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas; FG: Floresta de Galeria; FSS: Floresta Semidecidual Submontana. Em todas as áreas foram amostrados os indivíduos arbóreos iguais ou maiores que 10 cm de diâmetro ocorrentes em subparcelas de 10 x 10 m; Prec. (mm) e Temp. (C°) foram extraídas do software World Clim 1.4 e a classificação climática baseada no Sistema de Köppen. O.b.s: todas as áreas são amostradas em 0,5 hectare, exceto Mumbaça (0,7 hectare) e Córrego Fundo (0,49 hectare).

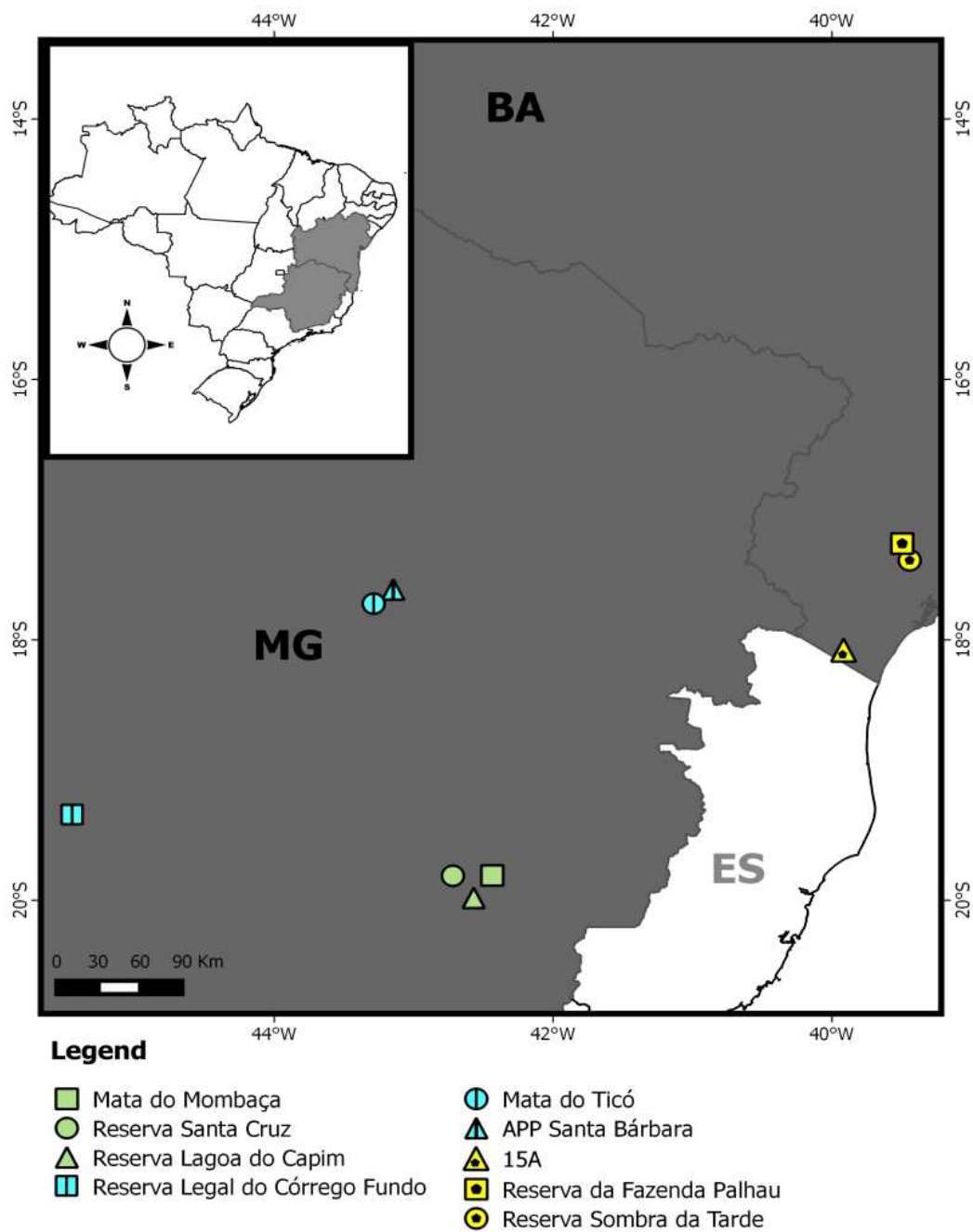


Figura 1: Distribuição e localização das áreas de estudo em seus Estados e no Brasil. Os símbolos em verde indicam Floresta Semidecidual Submontana (FSS); em azul indicam Floresta de Galeria (FG) e em amarelo indica Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas (FOD).

2.2 Levantamento das comunidades arbóreas

Todas as áreas de estudo foram amostradas através do método de parcelas (MUELLER-DOMBOIS; ELLENBERG, 1974; NEWTON, 2007) e cada floresta representa um bloco composto de subparcelas de 10 x 10 m (Tabela 1 do Capítulo I). Como mostrado na Tabela 1 do Capítulo I, as áreas tiveram as medições feitas em indivíduos arbóreos com CAP (circunferência a altura do peito) a 1,30 m do solo maior ou igual a 10 cm (equivalente 3,18 cm em diâmetro).

A classificação ao nível de famílias foi baseada no Angiosperm Phylogeny Group III (BREMER et al., 2009). Verificamos as grafias corretas e sinonímias através do site TNRS (Taxonomic Name Resolution Service; tnrs.iplantcollaborative.org/) (BOYLE et al., 2013) que as confere em bancos de dados online e nós utilizamos o banco online do Tropicos.

2.2.1 Análise de dinâmica das comunidades arbóreas

Para avaliar a dinâmica do componente arbóreo de cada floresta em abundância e área basal (proxy de biomassa) foram calculadas por subparcelas as taxas médias anuais de mortalidade (M) e recrutamento (R) de indivíduos, assim como perda (P) e ganho (G) de área basal. As taxas foram calculadas de acordo com as fórmulas de Sheil, Burslem e Alder (1995), Sheil, Jennings e Savill (2000) e Sheil e May (1996):

$$\text{Eq.1: } M = \{1 - [N_0 - N_m / N_0]^{1/t}\} \times 100,$$

$$\text{Eq.2: } R = [1 - (1 - r / N_t)^{1/t}] \times 100,$$

$$\text{Eq.3: } P = \{1 - [AB_0 - (AB_m + AB_d) / AB_0]^{1/t}\} \times 100,$$

$$\text{Eq.4: } G = \{1 - [1 - (AB_r + AB_g) / AB_t]^{1/t}\} \times 100,$$

Onde, t é o intervalo de tempo entre os inventários; N_0 o número inicial de indivíduos arbóreos e N_t o número final; m é o número de mortos e r de recrutas; AB_0 área basal inicial e AB_t final; AB_m corresponde à área basal das árvores mortas; AB_r corresponde à área basal dos recrutas; AB_d é decremento em área basal (por quebra ou

perda parcial do tronco); e AB_g corresponde ao incremento em área basal das árvores sobreviventes.

O monitoramento para o estudo da dinâmica de cada uma das florestas citadas compreende um intervalo de quatro anos em suas dinâmicas (Tabela 1). Mesmo que os anos em que as florestas em estudo foram inventariadas difiram (Tabela 1), os intervalos de diferença observados são aceitáveis visto que uma menor confiabilidade em taxas de dinâmica, especialmente mortalidade e recrutamento, é significativamente pronunciada em períodos que excedem 10 anos, levando aos seus decréscimos (LEWIS et al., 2004).

2.2.2 Estrutura filogenética das comunidades

Para analisar a estrutura e diversidade filogenética do bloco amostral de cada comunidade, as espécies do pool total de espécies (conjunto de espécies de cada comunidade, precedidas pelos nomes de suas famílias e gêneros, encontradas nas parcelas de cada área) (KEMBEL; HUBBELL, 2006; WEBB; ACKERLY; KEMBEL, 2008) foram inseridas na super árvore filogenética R20120829mod.new (GASTAUER; MEIRA-NETO, 2016) baseada no APG III (BREMER et al., 2009). Esta inserção foi feita via função *phylomatic* do pacote *Phylocom 4.2* (WEBB; DONOGHUE, 2005).

A calibração da árvore foi conduzida através do pacote *Phylocom 4.2*, permitindo calcular a distância filogenética entre as espécies. Tal calibração foi feita com uso do algoritmo *bladj* em combinação com um arquivo *ages* baseado na datação molecular de registros fósseis de Bell et al. (2010), conforme o proposto por Gastauer e Meira-Neto (2016). Como a árvore construída por *bladj* é ultramétrica, a extensão dos ramos corresponde a uma escala de tempo, mostrando mudanças evolutivas ou o tempo decorrido entre eventos de cladogênese (WEBB; ACKERLY; KEMBEL, 2008).

Após a montagem e calibração da árvore filogenética foi calculada através do *Phylocom 4.2* o MNTD (Mean nearest taxon distance), que é a média de distância entre os táxons mais próximos de cada subparcela (WEBB, 2000; WEBB et al., 2002). Nós utilizamos o MNTD devido ao nosso interesse em investigar os efeitos da história evolutiva mais recente (espécies no topo da árvore filogenética) nos eventos dinâmicos das florestas em estudo. Além disso, duas comunidades localizadas numa mesma tipologia vegetacional são esperadas variar mais em relação à ocorrência de nós mais recentes (MNTD) do que nos nós mais basais (MPD = Mean pairwise distance) (DUARTE et al., 2014).

Também foi calculado o índice NTI (Nearest taxon index) a partir da média e desvio padrão de MNTD de todas as comunidades randomizadas, além de ser considerada uma estatística mais robusta para detectar os efeitos de interações como a competição entre espécies mais próximas filogeneticamente (KRAFT et al., 2007). MNTD e NTI foram também calculados englobando o peso da abundância de espécies no cálculo. No cálculo de NTI foi aplicado através do Phylocom 4.2 um modelo nulo sem restrições, que mantém a riqueza de espécies de cada comunidade, mas randomiza suas identidades (KEMBEL; HUBBELL, 2006), fazendo com que todas as espécies das áreas de estudo tenham igual probabilidade de serem incluídas nas comunidades aleatorizadas (WEBB; ACKERLY; KEMBEL, 2011). Quando o MNTD observado é menor do que o esperado ao acaso indica agrupamento filogenético. Mas quando MNTD observado é maior do que o esperado ao acaso indica sobredispersão filogenética (WEBB et al., 2002). Os valores positivos do índice NTI indicam agrupamento filogenético e valores negativos indicam sobredispersão filogenética (WEBB, 2000).

Foi também calculado o tamanho efetivo padrão da diversidade filogenética sesPD (Standard effect size of phylogenetic diversity) no software R, versão 3.3.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016) através do pacote “Picante” (KEMBEL, 2008; KEMBEL et al., 2010). Visto que a diversidade filogenética (PD) é correlacionada com a riqueza de espécies (SWENSON, 2014), o sesPD separa essas variáveis comparando os valores observados de PD com aqueles de comunidades de igual riqueza de espécies criadas por modelos nulos que aleatoriamente sorteiam espécies do pool de espécies. Dessa forma, nas comunidades com maior PD do que o esperado possuem valores positivos de sesPD e aquelas com menor do que o esperado possuem valores negativos (SWENSON, 2014).

Para obter os valores de todas as métricas filogenéticas mencionadas entre inventários como uma medida de dinâmica deles para as áreas de estudo foram obtidos os seus deltas (valores do segundo inventário menos os valores do primeiro inventário). Os deltas foram então utilizados para testar as relações filogenéticas (deltaMNTD, deltaNTI e deltasPD) com as taxas de dinâmica (mortalidade, recrutamento, perda e ganho de área basal).

2.3 Distância filogenética

Foram definidos três pools de espécies: a) pool total (mortos e recrutados com todos os sobreviventes amostrados em todas as florestas do estudo); b) pool ≥ 10 cm (mortos e recrutados com apenas os sobreviventes maiores que 10 cm de diâmetro) e c) pool ≥ 30 cm (mortos e recrutados com apenas os sobreviventes maiores que 30 cm de diâmetro). Mantivemos os mesmos mortos e recrutados em todos os três pools para verificar a distância filogenética deles com as árvores sobreviventes de diferentes classes de tamanho. A metacomunidade considerada para calcular essas distâncias filogenéticas foi baseada na árvore filogenética contendo as 604 espécies de amostragem empreendida através das nove florestas de estudo.

O parâmetro de distância filogenética utilizado foi betaMNTD (FINE; KEMBEL, 2011), no qual quanto maior seu valor para um par de espécies (p.ex. mortos e sobreviventes) maior é a distância filogenética entre essas espécies (GASTAUER et al., 2015). A métrica betaNTI foi calculada como o tamanho efetivo padrão negativo (negative standardized effect size) de betaMNTD (WEBB et al., 2002) através do modelo nulo sem restrições (KEMBEL; HUBBELL, 2006), conduzindo-se 100 randomizações para cada um dos três pools (total, > 10 cm e > 30 cm) nas quais as identidades das espécies foram embaralhadas dentro dos censos conduzidos nas florestas de estudo (WEBB et al., 2011). Os valores positivos de betaNTI indicam agrupamento filogenético, enquanto os valores negativos indicam sobredispersão filogenética. Os cálculos de betaMNTD e betaNTI foram conduzidos através da função “COMDISTNT” do pacote Phylocom 4.2 (WEBB; ACKERLY; KEMBEL, 2008) e os valores observados e randomizados através do software R, versão 3.3.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016).

A significância da distância filogenética (agrupada ou sobredispersa) para betaNTI entre mortos e sobreviventes e recrutados e sobreviventes para os três pools de espécies (total, >10 cm e > 30 cm) foi testada contra zero através do Wilcoxon Signed-Rank Test (com alfa de decisão $p < 0,05$) através do pacote “stats” (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016). A média de betaMNTD entre mortos e sobreviventes foi comparada a média de betaMNTD entre recrutados e sobreviventes nos três pools através do teste de Mann-Whitney também no pacote “stats” no software R, versão 3.3.0.

2.3.1 Sinal Filogenético

Para testar o sinal filogenético como indicativo de conservantismo ao longo de linhagens evolutivas para os traços funcionais altura e diâmetro máximos nós utilizamos três métodos: função “aotf” do Phylocom 4.2, K de Blomberg e Lambda de Pagel. Nós utilizamos uma árvore filogenética construída a partir de um pool de 593 espécies para as quais os valores dos traços foram disponíveis, representando 98% do nosso total de espécies (604) distribuídas nas três tipologias vegetacionais deste estudo. Primeiramente, nós construímos um arquivo “sample” contendo os valores de altura máxima e diâmetro máximo de todos os indivíduos (sobreviventes, mortos e recrutas) por subparcelas de cada área de estudo e posteriormente calculamos os valores máximos de ambos os traços para cada uma das 593 espécies.

O teste do sinal filogenético pelo pacote Phylocom 4.2 (WEBB; ACKERLY; KEMBEL, 2008) foi conduzido através da função “aotf”, que compara a categoria (rank) da variância média observada do traço sob análise por meio de todos os nós de uma distribuição randômica proveniente de 10.000 aleatorizações dos valores de traços através da filogenia (WEBB; ACKERLY; KEMBEL, 2008). A significância do conservantismo de traços é testada por meio da randomização dos valores dos traços em torno do topo da árvore filogenética. Assim, foi analisada a variância dos contrastes independentes, sendo empregadas 10.000 aleatorizações e se a variação observada desses contrastes (VarContr no output do Phylocom) for menor que 2,5% das aleatorizações, isto indicaria conservantismo de traço, mostrado por presença significativa de sinal filogenético.

O K de Blomberg é uma medida de sinal filogenético que é obtida através da quantificação da variância observada de um traço comparada à esperada por um Movimento Browniano de Evolução (Brownian Motion Evolution), sendo K uma razão de dois erros quadrados médios (MSEs - mean squared error) (BLOMBERG; GARLAND; IVES, 2003). De acordo com este, K= 0 representa ausência de sinal filogenético; K=1 significa que o sinal filogenético de um traço não difere do esperado por um Movimento Browniano de Evolução, evidenciando que os traços podem ter mudado em pequenas quantidades aleatoriamente e a uma taxa constante através do tempo (BLOMBERG; GARLAND; IVES, 2003); K<1 mostra que parentes próximos se assemelham um ao outro menos do que esperado por um Movimento Browniano de Evolução. Já K>1 implica que os parentes próximos são mais similares do que o

esperado por um Movimento Browniano de Evolução (BLOMBERG; GARLAND; IVES, 2003).

O teste para o K de Blomberg foi conduzido no pacote “picante” através da função “phylosignal” (KEMBEL, 2008; KEMBEL et al., 2010). Para calcular a significância estatística de K nós utilizamos 10.000 aleatorizações, sendo a significância do sinal filogenético baseada na variância dos contrastes independentes relativos à randomização de embaralhamento do topo da árvore filogenética (tip shuffling randomization) implementado pela função “phylosignal”. Assim, a significância dos p-valores é calculada por meio da comparação da variância dos contrastes independentes padronizados para os valores de ponta com as variâncias randomizadas (KEMBEL et al., 2010).

O Lambda (λ) de Pagel é proveniente de uma transformação que maximiza a verossimilhança dos dados de um Movimento Browniano de Evolução (FRECKLETON; HARVEY; PAGEL, 2002; PAGEL, 1999). Essa maximização da verossimilhança permite encontrar valores de λ que melhor explicam a variação de traços entre as espécies no topo da filogenia (FRECKLETON; HARVEY; PAGEL, 2002; PAGEL, 1999). Assim, podemos considerar tal método adequado para medir relações interespecíficas (p.ex: competição) entre espécies mais próximas numa historia evolutiva mais recente. Com relação aos valores, $\lambda=0$ significa ausência de sinal filogenético; se $\lambda=1$ é congruente com o Movimento Browniano de Evolução baseado no comprimento dos ramos representados pela variância-covariância em mudança nos traços; valores λ entre 0 e 1 indicam menos sinal filogenético do que o esperado ao acaso (Modelo Browniano), ou seja, que as espécies são menos similares do que o esperado pelo Movimento Browniano; $\lambda>1$ representam mais sinal filogenético do que o esperado pelo Movimento Browniano (FRECKLETON; HARVEY; PAGEL, 2002).

O teste de sinal filogenético através de λ foi feito através da função “phylogig” do pacote “phytools” (REVELL, 2012). A significância do sinal descrita por um p-valor é baseada num teste de razão da verossimilhança (ratio likelihood test) para comparar um modelo com o valor de máxima-verossimilhança observado de λ com um modelo com um λ fixo de zero (sem sinal filogenético) ou unidade ($\lambda =1$; o esperado por um Modelo Browniano de Evolução) (FRECKLETON; HARVEY; PAGEL, 2002). Foram utilizadas 10.000 aleatorizações neste método.

2.4 Análises Estatísticas

2.4.1 Taxas de dinâmica e filogenia

As análises para testar as relações entre as taxas de dinâmica e as métricas filogenéticas foram conduzidas seguindo os seguintes passos:

1º) teste de normalidade por avaliação preliminar de resíduos através de LM (Linear models) e do teste Shapiro-Wilk no software R, versão 3.3.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016).

2º) teste de correlação das variáveis preditivas por meio da correlação de Pearson (HINKLE; WIERSMA; JURIS, 2003; LEGENDRE; LEGENDRE, 2012) para verificar quais delas poderiam entrar num mesmo modelo e evitar problemas de multicolinearidade (DORMANN et al., 2013; GOTELLI; ELLISON, 2011). O teste foi feito com o pacote “PerformanceAnalytics” (PETERSON; CARL, 2014) no software R, versão 3.3.0.

3º) teste de linearidade através dos testes Kolmogorov-Smirnov e Cramér-Von Mises (CvM) a nível alfa $p < 0,05$ (LIN; WEI; YING, 2002). Estes testes verificam se a relação entre a variável dependente e as preditivas é linear, considerando um nível alfa de corte de $p < 0,05$. Caso algum desses testes aponte valor abaixo do alfa estabelecido para a relação entre alguma das taxas de dinâmica (preditivas) e a métrica filogenética em questão, transformações (p.ex. log, raiz quadrada) e adequações dos dados são feitas para o ajuste do modelo à função linear (LIN; WEI; YING, 2002). Os dois testes foram realizados com o uso do pacote “gof” (HOLST, 2014) no software R, versão 3.3.0.

4º) teste de autocorrelação espacial nos modelos de acordo com o proposto por Legendre e Fortin (1989), Borcard, Gillet e Legendre (2011) e Legendre e Legendre (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012) através do teste de autocorrelação espacial I de Moran (*Moran's I*), conduzido através dos pacotes “lctools” (KALOGIROU, 2015) e “ncf” (BJORNSTAD, 2016) no software R, versão 3.3.0 ao nível alfa $p < 0,05$ para significativa autocorrelação. Primeiramente foram convertidas as coordenadas geográficas (latitude-S e longitude-W) para coordenadas UTM através do site RCN (Yellowstone Research Coordination Network: <http://www.rcn.montana.edu/resources/resources/converter.aspx>).

Após a obtenção das coordenadas UTM rodamos um modelo linear (LM) e este modelo foi inserido na sintaxe do I de Moran no software R, versão 3.3.0 para testar a autocorrelação. A decisão do modelo de regressão adequado de acordo com presença ou

ausência de significativa autocorrelação nos dados (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012) seguiu a proposta de Dormann et al. (2007). Assim, quando os dados são autocorrelacionados a função “corExp” do pacote “nlme” (PINHEIRO et al., 2016) é adicionada na sintaxe do modelo final, corrigindo tal viés e fornecendo valor de p não enviesado (BORCARD; GILLET; LEGENDRE, 2011; PINHEIRO; BATES, 2000).

5°) modelo final: os modelos a partir dos quais os resultados são aqui apresentados não apresentaram autocorrelação espacial significativa de acordo com o I de Moran. Nós utilizamos o LME (Linear mixed effects = Efeitos lineares mistos) a partir do pacote “nlme” (PINHEIRO et al., 2016) para as regressões que testaram as relações entre as taxas de dinâmica e as métricas deltaMNTD e deltaNTI (pesadas e não pesadas quanto a abundância) e deltasesPD, visando aumentar a segurança das análises, visto ele ser um modelo misto eficiente para tratar dados oriundos de pseudoréplicas e garantir adicionalmente p-valores não enviesados (BORCARD; GILLET; LEGENDRE, 2011; PINHEIRO; BATES, 2000). Além disso, o LME comparado a outros modelos testados apresentou o melhor ajuste dos resíduos ao modelo.

A significância das relações encontradas foi obtida empregando-se no modelo uma ANOVA tipo II (com alfa de decisão $p < 0,05$) conduzida através do pacote “car” (FOX; WEISBERG, 2010) no software R, versão 3.3.0, que é preferível porque nela cada efeito é ajustado para todos os outros termos, exceto termos que contém o efeito sendo testado, ordenando todos com igual probabilidade de se tornarem significantes (LANGSRUD, 2003). Os gráficos das regressões foram construídos com o pacote “lattice” (SARKAR, 2008).

2.4.2 Riqueza de espécies e filogenia

Nós também testamos a influência das taxas de dinâmica no delta de riqueza de espécies do pool total (604 espécies). A análise foi feita através de GLMM (Generalized Linear Mixed Models = Modelos lineares generalizados mistos) através do pacote “lme4” (BATES et al., 2015). Foi utilizada ANOVA tipo II (com alfa de decisão $p < 0,05$; LANGSRUD, 2002) através do pacote “car” (FOX; WEISBERG, 2010) no software R, versão 3.3.0 e o gráfico da regressão foi construído com o pacote “lattice” (SARKAR, 2008).

2.4.3 Quantificação de pares de espécies

Ao acessar diretamente três pools de espécies (pool total, >10 cm e > 30 cm) nós verificamos quantas espécies apresentaram concomitantemente ambos indivíduos mortos e recrutados durante os quatro anos nas florestas de estudo. Similarmente aos procedimentos anteriores adotados para a análise de distância filogenética, os mortos e recrutados foram os mesmos para os três pools, ou seja, os mesmos em identidade e quantidade do pool total. Foram então definidas quantitativamente (em número total e porcentagem) para estes pools as seguintes categorias: M: número total de espécies mortas; R = número total de espécies recrutadas; MR = número total de espécies com mortos e recrutadas no período de quatro anos; Sob = número total de espécies sobreviventes no período de quatro anos; SM = número total de espécies com sobreviventes e mortos; SR = número total de espécies com sobreviventes e recrutadas.

O principal objetivo desta análise foi verificar a porcentagem que MR representou com relação ao pool total (604 espécies). Assim, partimos do pressuposto que se MR representa uma alta porcentagem do pool total, isso indica interações negativas, sendo assim a mortalidade um filtro que recruta indivíduos das mesmas espécies. Por outro lado, se SR é significativamente maior que SM indica que a filtragem pode ser oriunda de outra fonte e ocorre selecionando espécies mais distantemente aparentadas.

Foi aplicado um teste de partição do Qui-quadrado (com alfa de decisão $p < 0,05$) para verificar se SM e SR diferem entre os três pools, identificando em caso de diferença significativa entre quais pools ela ocorre. Adicionalmente foi testado par a par diferenças entre todas as combinações de todas as categorias (M, MR, R, SM, Sob e SR) através de Teste de Poisson com o pacote “exactci” (FAY, 2010) no software R versão 3.3.1. (com alfa de decisão $p < 0,05$).

2.4.4. Relação entre mortalidade e recrutamento

Esta análise teve por objetivo verificar se os eventos de mortalidade e recrutamento influenciam significativamente um ao outro ou ocorrem independentemente. Para isso, foram utilizadas as taxas de mortalidade e recrutamento transformadas pela raiz quadrada do Arcoseno para atingir os requisitos de distribuição normal necessários para a realização de LM (Linear Models = Modelos lineares) no software R, versão 3.3.0.

3 RESULTADOS

Avaliada num período de quatro anos, foi evidenciado na dinâmica da estrutura filogenética entre os táxons das florestas estudadas que a mortalidade aumenta significativamente a distância filogenética (sobredispersão) representada por deltaMNTD entre espécies mais próximas em parentesco (Figura 2), uma vez que o MNTD representa divisões evolutivas mais recentes, constituintes do topo da árvore filogenética. Por outro lado, o deltaMNTD é reduzido significativamente (agrupamento) por recrutamento e perda de área basal (agrupamento).

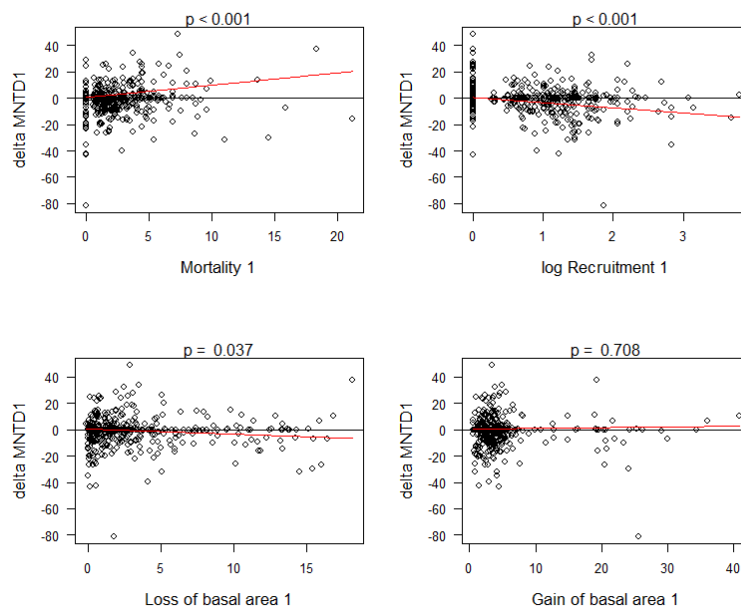


Figura 2: Dinâmica filogenética durante quatro anos em Florestas Atlânticas nos Estados de Minas Gerais e Bahia, representada pela relação entre o delta Distância média do táxon mais próximo (deltaMNTD) e as taxas anuais de mortalidade, recrutamento e perda e ganho de área basal. Regressão obtida por LME.

A dinâmica filogenética representada pelo índice deltaNTI (Figura 3) mostrou que as relações com recrutamento (significativa) e perda de área basal (marginalmente significativa) corroboram os padrões observados para deltaMNTD. A estrutura filogenética representada pelo peso da abundância das espécies mostrou resultado similar aos encontrados entre táxons para deltaMNTD e parcialmente semelhantes para deltaNTI, corroborando o aumento do agrupamento filogenético com a perda de área basal (Tabela S1 do MATERIAL SUPLEMENTAR).

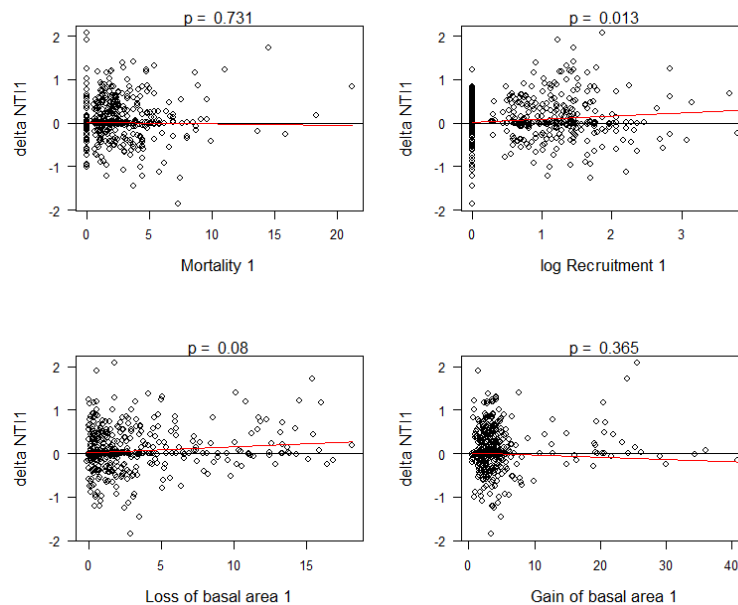


Figura 3: Dinâmica filogenética durante quatro anos em Florestas Atlânticas Brasileiras, nos Estados de Minas Gerais e Bahia, representada pela relação entre o delta do Índice do táxon mais próximo (deltasNTI) e as taxas anuais de mortalidade, recrutamento e perda e ganho de área basal. Regressão obtida por LME.

As análises em diferentes categorias de diâmetro mostraram que a distância filogenética média, representada aqui por betaMNTD, é significativamente maior do que o esperado ao acaso entre todas as árvores sobreviventes e mortas do que entre as sobreviventes e as recrutadas na categoria “All cm” que incluiu árvores de todos os tamanhos (Tabela 2). Contudo, não houve diferença significativa na distância filogenética entre sobreviventes maiores que 10 e 30 cm e os mortos e recrutadas (Tabela 2). O betaNTI demonstrou significativa baixa distância filogenética entre os pares constituídos pelos mortos e todos os sobreviventes e recrutadas e todos sobreviventes e dos mortos e recrutadas com apenas os sobreviventes maiores que 30 cm, respectivamente. Em contrapartida, a mesma relação não foi significativa entre os mortos e recrutadas com os sobreviventes maiores que 10 cm (Tabela 2).

Em nosso teste para o conservantismo de traços ao longo da história evolutiva, encontramos sinal filogenético significativo para altura máxima e diâmetro máximo nos resultados obtidos pelo K de Blomberg e λ de Pagel para ambas as análises com 1.000 e 10.000 randomizações (Tabela 3). Segundo os princípios metodológicos de cada método, visto que ambos os traços obtiveram valores de K menores que um e maiores que zero e o p-valor foi significativo, isto indica que as espécies próximas são menos similares que o esperado pelo Movimento Browniano. Assim, há sugestão de mais

convergência que o esperado ao acaso, porém, os traços são mais conservados que o esperado por um Movimento Browniano de Evolução visto os seus significantes p-valores (Tabela 3). A mesma interpretação se aplica para os resultados gerados por λ . A presença de alguns grupos funcionais que indicaram conservantismo para a altura e diâmetro máximos ao longo do pool total (593 espécies) pode ser observada ao longo da árvore filogenética construída a partir do referido pool (Figuras S1 e S2, MATERIAL SUPLEMENTAR).

Tabela 2: Distância filogenética entre árvores sobreviventes, mortas e recrutas distribuídas em categorias diamétricas em Florestas Atlânticas Brasileiras, nos Estados de Minas Gerais e Bahia.

	All cm		>10 cm		>30 cm	
	P(U)		P(U)		P(U)	
betaMNTD (m x s)	72.728	0.042	157.863	0.338	215.237	0.726
betaMNTD (r x s)	58.569		166.256		216.846	
	P(V)		P(V)		P(V)	
betaNTI (m x s)	0.550	<0.0001	0.280	0.122	0.122	0.016
betaNTI (r x s)	0.856	<0.0001	0.108	0.373	0.023	0.005

betaMNTD = beta Distância média do táxon mais próximo; betaNTI = beta Índice do táxon mais próximo; m x s = mortos e sobreviventes; r x s = recrutas e sobreviventes; All cm = todos indivíduos sobreviventes medidos previamente a partir do critério de inclusão ≥ 3.18 centímetros de diâmetro; >10 cm = apenas indivíduos >10 centímetros; >30 cm = apenas indivíduos >30 centímetros; P(U) = nível de significância à 0.05 para o teste de Mann-Whitney; P(V) = nível de significância à 0.05 para o Wilcoxon Signed Rank Test, indicando se os valores de betaNTI diferem significativamente de zero.

Tabela 3: Sinal filogenético testado para os traços funcionais altura máxima e diâmetro máximo a partir de um pool total de 593 espécies distribuídas em três tipologias vegetacionais de Florestas Atlânticas Brasileiras, nos Estados de Minas Gerais e Bahia. Valores de $p < 0.05$ indicam traços mais conservados que o esperado ao acaso.

	10.000 rand.					
Hmax	2.857	0.222	0.215	0.003	0.998	<0.0001
Dmax	9.39	0.376	0.223	0.0001	0.999	<0.0001

Nós também encontramos que 89 espécies sobreviventes (14.7% do pool total de espécies (604); 25.8% do pool das maiores que 10 cm e 91% do pool das maiores que 30 cm) apresentaram concomitantemente indivíduos mortos e recrutas no período de quatro anos das florestas de estudo (Tabela S2; MATERIAL SUPLEMENTAR). Além disso, nos três pools de espécies houve mais espécies sobreviventes que concomitantemente também apresentaram árvores mortas do que sobreviventes que também recrutaram (Tabela S2; MATERIAL SUPLEMENTAR). Mas, não houve

diferença significativa entre os três pools de espécies quanto ao número de espécies sobreviventes que apresentaram árvores mortas e recrutadas ($X^2=0.379$, $p=0.827$), respectivamente, no período de quatro anos. Contudo, o percentual de espécies com árvores mortas, recrutadas e ambas (37.8%, 48.2% e 91%, respectivamente) no pool das maiores que 30 cm foi mais alto do que o encontrado para este mesmo cálculo no pool total (Tabela S2; MATERIAL SUPLEMENTAR). Também é interessante destacar o mais alto percentual de espécies com árvores mortas do pool das maiores que 10 cm em relação ao total de espécies e o já mencionado alto percentual (91%) de espécies que apresentaram no período ambos mortos e recrutadas do pool das maiores que 30 cm em relação ao total de espécies. Ou seja, 91% das espécies maiores que 30 que apresentaram ambos mortos e recrutadas concomitantemente no período de estudo.

Foi observado que a taxa anual de recrutamento não influencia significativamente a taxa anual de mortalidade, mostrando uma atuação independente de ambos os eventos de recrutamento e mortalidade (Figura 4). No entanto, a mortalidade influenciou significativamente o aumento do delta da riqueza de espécies (Figura 5).

A diversidade filogenética (Figura 6) (deltasesPD) demonstrou relação negativa significativa com recrutamento, visto que valores positivos de sesPD representam maior distância filogenética. Portanto, o aumento nas taxas de recrutamento ocasiona um aumento na diversidade filogenética composta por espécies distantemente relacionadas.

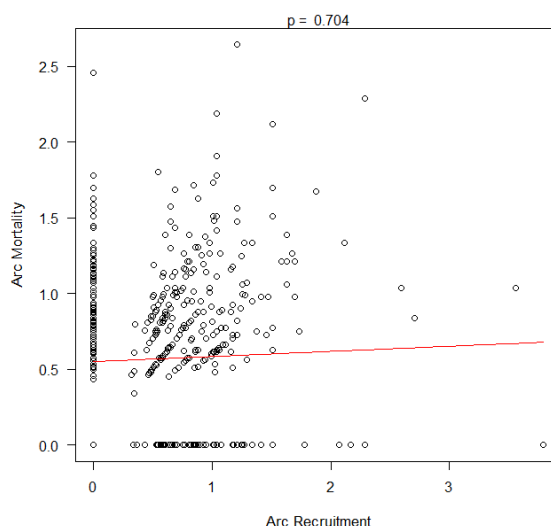


Figura 4: Relação entre mortalidade e recrutamento em Florestas Atlânticas Brasileiras. Regressão obtida por LM. Os valores das taxas são transformações de seus valores brutos a partir do arco-seno da raiz quadrada.

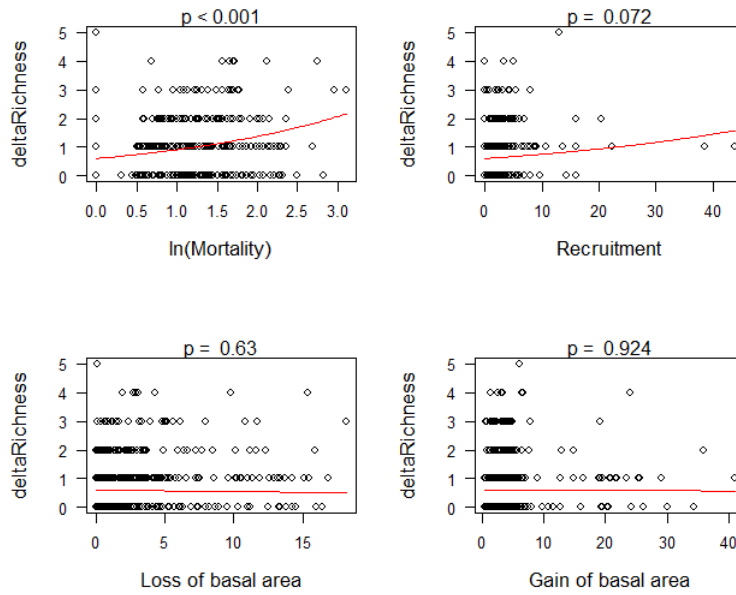


Figura 5: Relação entre o delta da riqueza de espécies e taxas de dinâmica em quatro anos de Florestas Tropicais Brasileiras. Regressão obtida por GLMM.

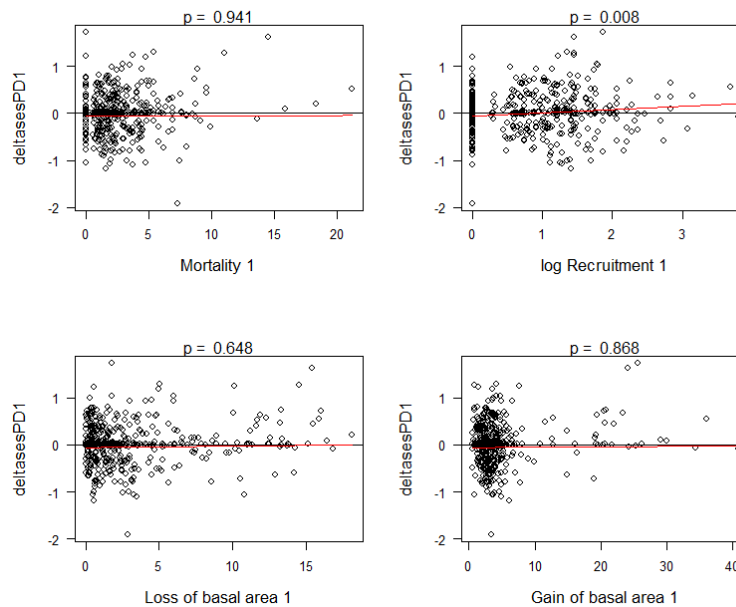


Figura 6: Dinâmica filogenética em quatro anos de Florestas Tropicais Brasileiras, representada pela relação entre o delta da diversidade filogenética (deltasPD) e as taxas anuais de mortalidade, recrutamento e perda e ganho de área basal. Regressão obtida por LME.

4 DISCUSSÃO

A dinâmica de quatro anos das Florestas Atlânticas estudadas sugere a atuação concomitante de filtros ambientais (p.ex: estresse hídrico) ou eventos aleatórios e interações negativas (p.ex: competição) na montagem de suas comunidades. Os resultados sugerem interações negativas, como a exclusão competitiva e efeitos dependentes de densidade (p.ex: herbivoria, patógenos), onde a mortalidade causa aumento da sobredispersão entre as plantas mais proximamente aparentadas das subparcelas (deltaMNTD). Contudo, onde o recrutamento é mais alto, a distância filogenética diminui entre as plantas mais aparentadas das subparcelas, o que sugere filtragem ambiental, selecionando espécies mais adaptadas a filtros abióticos como sombreamento e estresse hídrico, ou este agrupamento pode ser devido a um preenchimento aleatório da comunidade com recrutas. Assim, visto que a mortalidade aumentou a sobredispersão da comunidade, esse preenchimento aleatório reduz tal sobredispersão, aumentando o agrupamento.

Não obstante, nossos resultados sugerem uma maior importância de interações negativas na estruturação dessas comunidades dentro do período de quatro anos das florestas analisadas. Primeiramente, o que nos leva a esta interpretação é que quanto maior a mortalidade maior a distância filogenética entre as árvores das subparcelas (Figura 2), sendo isto corroborado pela baixa distância filogenética entre as árvores sobreviventes e mortas no pool total e entre as sobreviventes maiores que 30 cm de diâmetro (DAP) e as mortas, mas com baixa distância filogenética média não significativa para as maiores que 10 cm (Tabela 2).

A significância do agrupamento filogenético entre árvores sobreviventes grandes com mais de 30 cm de DAP e árvores mortas é um resultado que sugere a competição como interação negativa mais provável num contexto de conservantismo de nicho para características relacionadas ao vigor competitivo, como é o caso da altura máxima (KUNSTLER et al., 2016), mas também do diâmetro das árvores (HUBBELL et al., 2001b; O'BRIEN et al., 1995). Neste contexto de conservantismo de nicho, implicando que árvores sobreviventes e mortas próximas filogeneticamente sejam ecológica e funcionalmente similares (WEBB et al., 2002), o esperado seria uma sobreposição de nichos que levaria à exclusão competitiva (GAUSE, 1934; WEBB et al., 2002). Assim, o sinal filogenético significativo (em ambos K de Blomberg e o λ de Pagel) como indicativo de conservantismo encontrado para os nossos traços de altura máxima e diâmetro máximo (Tabela 3) do pool total (593 espécies de todos os tamanhos em

diâmetro, incluindo as sobreviventes, mortas e recrutas) reforça o nosso pressuposto dessa maior importância da competição na estruturação das florestas deste estudo.

Contudo, visto que pool total é constituído por espécies de tipologias distintas e separadas espacialmente, a competição poderia ser oriunda de diferentes cenários. O cenário mais provável é que as florestas tropicais, como as do presente estudo, são constituídas por espécies dominantes e de crescimento mais lento que geralmente são melhor competidoras (CONDIT et al., 2002; FARRIOR et al., 2016; GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; LETCHER; CHAZDON, 2009; OLDEMAN, 1990), aumentando neste caso a importância do grau de parentesco na determinação das interações competitivas (THORPE et al., 2011).

Além disso, o sinal filogenético observado para altura e diâmetro máximos somado ao agrupamento entre as árvores > 30 cm e as mortas mostrado por betaNTI (Tabela 2) sugere predominância da competição entre árvores melhores competidoras e árvores mais aparentadas excluídas competitivamente. Isto é congruente com importantes estudos em florestas tropicais que constataram competição mais forte entre espécies mais próximas do que distantes filogeneticamente (KELLY et al., 2010, 2008; WEBB; GILBERT; DONOGUE, 2006). Todavia, visto outros traços funcionais de grande importância na habilidade competitiva como área foliar específica (SLA - Specific leaf area) e densidade da madeira (Woody density) (KUNSTLER et al., 2016) não foram testados neste estudo, os padrões filogenéticos poderiam ser diferentes.

O outro possível cenário seria relativo à competição difusa (KELLY; BOWLER, 2005; THORPE et al., 2011; WILSON; KEDDY, 1986) se consideramos que Florestas Tropicais abrigam grandes números de espécies com equivalência ecológica, as quais podem desenvolver independentemente habilidades para tolerar este tipo de competição (HUBBELL; FOSTER, 1986). A partir deste pressuposto, ao incluirmos tipos distintos de Florestas Atlânticas, o efeito da dominância no pool total de espécies seria diluído entre essas tipologias (THORPE et al., 2011), possibilitando a competição ocorrer entre muitos indivíduos distintos de múltiplas espécies tanto próximas quanto distantemente aparentadas (BENNETT et al., 2013; THORPE et al., 2011). No entanto, a competição difusa ainda tem recebido poucos estudos e suporte empírico, sendo considerada até então de fraca atuação na estruturação de comunidades vegetais e com difícil predição acerca dela deixar alguma assinatura filogenética (BENNETT et al., 2013; KELLY; BOWLER, 2005).

Um exemplo que pode reforçar o efeito de dominância em tamanho sobre árvores menores advém do fato que 91 % das espécies do pool das árvores maiores que

30 cm apresentaram concomitantemente árvores mortas e recrutadas no período de estudo, enquanto o pool das árvores maiores que 10 cm, o qual incluiu também muitas árvores menores (< 10 cm), mostrou o maior percentual (62.2%) de espécies com árvores mortas comparado aos outros pools. Este cenário é comum na dinâmica florestal, visto que normalmente à medida que a sucessão avança algumas poucas espécies com grandes indivíduos dominam a área disponível (CHAZDON, 2008a; CONDIT et al., 2002; FARRIOR et al., 2016; GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009; LETCHER, 2010; LETCHER; CHAZDON, 2009; MUSCARELLA et al., 2016; OLDEMAN, 1990; WESTOBY et al., 1984), subjungando indivíduos menores e menos competitivos aos ambientes mais sombreados, os quais permanecem com tamanho reduzido (FARRIOR et al., 2016; LETCHER et al., 2012; SWAINE; LIEBERMAN; PUTZ, 1987). Essa hierarquia de tamanho é típica num contexto de competição assimétrica por luz, que geralmente é mais intensa do que a competição abaixo do solo e possui maior impacto na estrutura comunitária (BENNETT et al., 2013; HAUTIER; NIKLAUS; HECTOR, 2009; LAMB; KEMBEL; CAHILL, 2009).

Os indivíduos como aqueles menores que 10 cm de diâmetro estão mais suscetíveis a efeitos dependentes da densidade, são menos competitivos e mais sensíveis a distúrbios (CLARK; CLARK, 1991; HUBBELL et al., 2001b; LIEBERMAN et al., 1985; SWAINE; LIEBERMAN; PUTZ, 1987). Assim, o distúrbio causado pela mortalidade de grandes árvores próximas filogeneticamente como as maiores que 30 cm de diâmetro do presente estudo cria um filtro (LETCHER, 2010) ao ocasionar a morte de diversos outros indivíduos, coespecíficos ou não. Portanto, a filtragem ambiental promovida pelos efeitos das alterações ambientais oriundas de distúrbios como a abertura de clareira tende a favorecer no longo prazo as espécies mais resistentes, caracterizadas por ciclos de vida mais longo e lento e maior acúmulo de biomassa (BREWER, 2011; CLARK; CLARK, 1991), como as espécies maiores que 30 cm.

Se fizermos uma ligação entre as relações da mortalidade, perda de área basal e recrutamento com o deltaMNTD (Figura 2), os nossos resultados sugerem que com a mortalidade de grandes árvores e consequente perda de biomassa, há uma liberação de recursos que poderia favorecer espécies próximas contidas no pool total adaptadas às condições ambientais distintas com, por exemplo, aquelas encontradas em clareiras. Estudos de ecologia filogenética em clareiras (p.ex: JIN; QIAN; YU, 2015) nessas florestas poderiam elucidar se há agrupamento filogenético nas comunidades em clareiras e quais caracteres estariam relacionados a um eventual conservantismo de

nicho em clareiras como também pode ocorrer em bordas de fragmentos (MATOS et al., 2016; veja também ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2012; SANTOS et al., 2010).

Nossos resultados mostraram aumento do recrutamento causando maior agrupamento filogenético. Isso pode ser efeito de filtros ambientais ou eventos aleatórios com aumento da escala espacial sobre as árvores recruta presentes no nosso pool total de espécies. Em sua faixa de distribuição as Florestas Atlânticas ocorrem sobre distintos gradientes ambientais (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000) e como o aumento da escala espacial engloba mais heterogeneidade ambiental (CONDIT et al., 2002; DUARTE et al., 2014; DUARTE; PRIETO; PILLAR, 2012; GASTAUER et al., 2015), espécies próximas com requerimentos ambientais compartilhados são selecionadas através de pontos distintos desses gradientes (CAVENDER-BARES et al., 2009). Dessa forma, quanto maior a metacomunidade utilizada numa análise mais heterogeneidade é englobada, aumentando conseqüentemente o agrupamento filogenético (SWENSON et al., 2006, 2007; VAMOSI et al., 2009). Visto que nossa amostragem que constituiu o pool total advém de florestas pertencentes a distintas tipologias e separadas espacialmente, uma heterogeneidade ambiental entre as florestas pode ter sido englobada em nossas análises, resultando no aumento do agrupamento filogenético.

Por outro lado, a intensificação de forças aleatórias com o aumento da escala espacial também (CAVENDER-BARES et al., 2009; HUBBELL, 2001a) pode atuar sobre o recrutamento de indivíduos que preenchem os nichos liberados (TILMAN, 2004) pela mortalidade arbórea, reduzindo desta forma a sobredispersão e aumentando o agrupamento filogenético. Embora, este pressuposto remete a uma importância mais geral da estocasticidade (p.ex: TILMAN, 2004), alguns estudos discutem e demonstram a aleatoriedade como principal força propulsora da colonização inicial por indivíduos (recrutamento neste caso) nas comunidades (p.ex: CHAI et al., 2016; ULRICH et al., 2016).

Contudo, nossos resultados evidenciaram que o aumento do recrutamento também levou a aumento da diversidade filogenética composta por espécies distantemente relacionadas (Figura 6). Este resultado talvez possa ser entendido pelo fato que apenas 14.7% das espécies em relação ao pool total apresentaram ambos mortos e recruta (Tabela S2, MATERIAL SUPLEMENTAR), implicando num número maior de recruta de espécies distintas presentes na metacomunidade (neste caso, constituída pelas espécies das nove áreas de estudo), congruentemente a um cenário de baixa limitação de dispersão para o recrutamento arbóreo (HUBBELL, 2001a; veja

também: PARMENTIER; HARDY, 2009; VAMOSI et al., 2009; WRIGHT, 2002). Outras possíveis causas podem explicar esse aumento de diversidade, inclusive efeitos dependentes de densidade como observado numa floresta tropical em Borneo em que Webb, Gilberb e Donogue (2006) observaram maior sobrevivência de plântulas em locais com maior diversidade filogenética. Ou seja, quando espécies coexistentes são mais distantes, elas são menos submetidas a interações negativas e conseqüentemente influem fracamente na sobrevivência das plântulas (WEBB; GILBERT; DONOGUE, 2006).

A observada ausência de relação significativa entre as taxas anuais de mortalidade e recrutamento (Figura 4) pode ser considerada congruente com os distintos padrões filogenéticos encontrados (sobredispersão e agrupamento). O aumento no delta de riqueza de espécies ocasionado pelo incremento na mortalidade (Figura 5) associado à baixa distância filogenética entre arvores mortas e sobreviventes indica um cenário de maior mortalidade coespecífica do que heteroespecífica (COMITA et al., 2010; HARMS et al., 2000). O aumento na mortalidade coespecífica fornece espaço para a entrada de indivíduos de mais espécies (URIARTE et al., 2005) do que dos indivíduos mortos, diminuindo os efeitos de dominância por poucas espécies (HARMS et al., 2000). No entanto, à medida que a riqueza de espécies aumenta diante da redução da dominância, as interações negativas entre plantas voltam a se intensificar e tornam-se mais complexas e importantes nos processos de montagem das comunidades (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; LETCHER, 2010; LETCHER; CHAZDON, 2009).

Neste estudo nós fizemos a primeira tentativa de analisar e explicar a influencia de eventos dinâmicos (mortalidade, recrutamento, perda e ganho de biomassa) na estrutura filogenética de Florestas Tropicais, como também tentar verificar as relações filogenéticas dos mortos e recruta com os sobreviventes de diferentes tamanhos em diâmetro. Contudo, estamos cientes que para extrapolar nossos resultados gerais para padrões na Floresta Atlântica é necessário o emprego de um esforço amostral consideravelmente maior juntamente com a obtenção de mais informações ambientais das áreas de estudo (p.ex. solos, relevo e topografia) e outros traços funcionais (característicos de adaptações a filtros ambientais e habilidade competitiva).

Também devemos ter em mente que interpretações e afirmações acerca de processos ecológicos complexos e de difícil mensuração como a competição devem ser cautelosas, visto a multiplicidade de fatores (p.ex: parentesco, heterogeneidade ambiental, plasticidade de traços de habilidade competitiva e conservantismo de traços e

nichos) que podem levar indivíduos a competirem, permitindo que a competição deixe sua assinatura filogenética. Uma observação mais pontual da competição em seus efeitos e respostas nos indivíduos, como também sua influência nas relações filogenéticas, poderia ser atingida ao avaliar taxas de crescimento e relações alométricas de indivíduos de espécies alvos quando próximos de vizinhos coespecíficos e heteroespecíficos, não limitando investigar competição apenas por inferência a partir de dados de ocorrência de espécies (KRAFT et al., 2007).

5 CONCLUSÃO

Nossos resultados sugeriram que os filtros ambientais ou eventos aleatórios e, principalmente, as interações negativas como a competição são os mais importantes fatores atuantes na montagem das comunidades de nossas áreas de estudo. A sugestiva maior importância de competição num contexto de conservantismo dos traços altura máxima e diâmetro máximo foi indicada pelo aumento da sobredispersão filogenética com a taxa de mortalidade no pool total, associada ao parentesco mais próximo entre árvores mortas e sobreviventes do pool total e, principalmente, entre árvores mortas e as árvores maiores que 30 cm de DAP. Além disso, efeitos de dominância de tamanho que são típicos causadores de desbastes em florestas tropicais conservadas foram sugeridos em nossas observações, sendo que as árvores maiores que 30 cm mostraram o maior percentual de espécies com concomitante ocorrência de mortos e recrutas, enquanto as maiores que 10 cm o maior percentual de árvores mortas.

O incremento com agrupamento filogenético com a taxa de recrutamento, por outro lado, sugeriu ser resultado de filtragem ambiental sobre espécies funcionalmente similares ou do preenchimento aleatório da comunidade por recrutas, reduzindo a sobredispersão filogenética. No entanto, o aumento da diversidade filogenética composta por espécies distantemente aparentadas com o incremento do recrutamento sugeriu um cenário de pouca limitação de dispersão para os recrutas de espécies distintas presentes na metacomunidade, o que também pode ser reflexo de uma estratégia de fuga de interações competitivas através do estabelecimento próximo a indivíduos heteroespecíficos.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVES, L. F.; SANTOS, F. A. M. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, southeast Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, n. 2, p. 245–260, 2002.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 3, p. 702–711, 2012.
- ASHTON, P. S. Species Richness in Plant Communities. In: **Conservation Biology**. Boston, MA: Springer US, 1992. p. 3–22.
- 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**, v. 206, n. 11, p. 949–956, 2011.
- BATES, D. et al. Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. **Journal of Statistical Software**, v. 67, n. 1, p. 51, 2015.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed Editora, 2007.
- BELCHER, J. W.; KEDDY, P. A.; TWOLAN-STRUTT, L. Root and Shoot Competition Intensity Along a Soil Depth Gradient. **Journal of Ecology**, v. 83, n. 4, p. 673–682, 1995.
- BELL, C. D.; SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S. The age and diversification of the angiosperms re-revisited. **American journal of botany**, v. 97, n. 8, p. 1296–1303, 2010.
- BENNETT, J. A. et al. Increased competition does not lead to increased phylogenetic overdispersion in a native grassland. **Ecology Letters**, v. 16, n. 9, p. 1168–1176, 2013.
- BERGAMIN, R.; MÜLLER, S.; MELLO, R. Indicator species and floristic patterns in different forest formations in southern Atlantic rainforests of Brazil. **Community Ecology**, v. 13, n. 2, p. 162–170, 2012.
- BERNTSON, G. M.; WAYNE, P. M. Characterizing the size dependence of resource acquisition within crowded plant populations. **Ecology**, v. 81, n. 4, p. 1072–1085, 2000.
- BJORNSTAD, O. N. **ncf: Spatial Nonparametric Covariance Functions**, 2016.
- BLOMBERG, S. P.; GARLAND, T.; IVES, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717–745, 2003.
- BORCARD, D.; GILLET, F.; LEGENDRE, P. Numerical Ecology with R. In: **Numerical Ecology with R**. New York: Springer, 2011. p. 1–7.
- BOYLE, B. et al. The taxonomic name resolution service: an online tool for automated standardization of plant names. **BMC Bioinformatics**, v. 14, n. 1, p. 16, 2013.

- BREMER, B. et al. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 2009.
- BREWER, J. S. Disturbance-mediated competition between perennial plants along a resource supply gradient. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 5, p. 1219–1228, 2011.
- BURNS, J. H.; STRAUSS, S. Y. Effects of competition on phylogenetic signal and phenotypic plasticity in plant functional traits. **Ecology**, v. 93, n. 8, p. 126–137, 2012.
- CAHILL, J. F. et al. Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 10, n. 1, p. 41–50, 2008.
- CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, n. 7, p. 693–715, 2009.
- CHAI, Y. et al. Patterns of taxonomic, phylogenetic diversity during a long-term succession of forest on the Loess Plateau, China: insights into assembly process. **Scientific Reports**, v. 6, n. October 2015, p. 27087, 2016.
- CHAVE, J. Competition, Neutrality, and Community Organization. In: LEVIN, S. A. (Ed.). . **The Princeton guide to ecology**. Princeton: Princeton University Press, 2009. p. 264–273.
- CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: CARSON, W. P.; SCHNITZER, S. A. (Eds.). . **Tropical forest community ecology**. Oxford: Blackwell Scientific, 2008a. p. 384–408.
- CHAZDON, R. L. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. **science**, v. 320, n. 5882, p. 1458–1460, 2008b.
- CHAZDON, R. L. **Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation**. Chicago: University of Chicago Press, 2014.
- CLARK, D. A. D. B.; CLARK, D. A. D. B. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in Tropical Rain Forest. **Journal of Ecology**, v. 79, n. 2, p. 447–457, jun. 1991.
- COATES, D. K.; LILLES, E. B.; ASTRUP, R. Competitive interactions across a soil fertility gradient in a multispecies forest. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 3, p. 806–818, 2013.
- COMITA, L. S. et al. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a Tropical Tree Community. **Science**, v. 329, n. 5989, p. 330–332, 2010.
- COMITA, L. S.; ENGELBRECHT, B. M. J. Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. **Ecology**, v. 90, n. 10, p. 2755–2765, 2009.
- CONDIT, R. et al. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. **Science**, v. 295, n. 5555, p.

666–669, 2002.

CONNELL, J. H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: DEN BOER, P. J.; ; GRADWELL, G. (Eds.). . Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1971. p. 298–312.

DARWIN, C. **On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life**. London: John Murray, 1859.

DORMANN, C. F. et al. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: A review. **Ecography**, v. 30, n. 5, p. 609–628, 2007.

DORMANN, C. F. et al. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. **Ecography**, v. 36, n. 1, p. 027–046, 2013.

DUARTE, L. D. S. et al. Phylobetadiversity among forest types in the Brazilian Atlantic Forest complex. **PLoS ONE**, v. 9, n. 8, p. 1–10, 2014.

DUARTE, L. D. S.; PRIETO, P. V.; PILLAR, V. D. Assessing spatial and environmental drivers of phylogenetic structure in Brazilian Araucaria forests. **Ecography**, v. 35, n. 10, p. 952–960, 2012.

FANGLIANG, H.; LEGENDRE, P.; LAFRANKIE, J. V. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. **Journal of Vegetation Science**, v. 8, n. 1, p. 105–114, 1997.

FARRIOR, C. E. et al. Dominance of the suppressed: Power-law size structure in tropical forests. **Science**, v. 351, n. 6269, p. 2014–2016, 2016.

FAY, M. P. Two-sided Exact Tests and Matching Confidence Intervals for Discrete Data. **The R Journal**, v. 2, n. 1, p. 53–58, 2010.

FINE, P. V. A.; KEMBEL, S. W. Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. **Ecography**, v. 34, n. 4, p. 552–565, 2011.

FORTIN, M. J.; DALE, M. R. T. **Spatial analysis : a guide for ecologists**. 2. ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.

FOX, J.; WEISBERG, S. **An R companion to applied regression**. Thousand Oaks: Sage, 2010.

FRECKLETON, R. P.; HARVEY, P. H.; PAGEL, M. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. **The American Naturalist**, v. 160, n. 6, p. 712–726, 2002.

GASTAUER, M. et al. The hypothesis of sympatric speciation as the dominant generator of endemism in a global hotspot of biodiversity. **Ecology and Evolution**, v. 5, n. 22, p. 5272–5283, 2015.

- GASTAUER, M.; MEIRA-NETO, J. A. A. Interactions, Environmental Sorting and Chance: Phylostructure of a Tropical Forest Assembly. **Folia Geobotanica**, v. 49, p. 443–459, 2014.
- GASTAUER, M.; MEIRA-NETO, J. A. A. An enhanced calibration of a recently released megatree for the analysis of phylogenetic diversity. **Brazilian Journal of Biology**, v. 76, n. 3, p. 619–628, set. 2016.
- GAUSE, F. **The Struggle for Existence**. Baltimore: Williams and Wilkins, 1934. v. 7
- GIEHL, E. L. H.; JARENKOW, J. A. Disturbance and stress gradients result in distinct taxonomic, functional and phylogenetic diversity patterns in a subtropical riparian tree community. **Journal of Vegetation Science**, v. 26, n. 5, p. 889–901, 2015.
- GOLDBERG, D.; NOVOPLANSKY, A. On the Relative Importance of Competition in Unproductive Environments. **Journal of Ecology**, v. 85, n. 4, p. 409–418, 1997.
- GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. **Princípios de estatística em ecologia**. Porto Alegre: Artmed, 2011.
- GRACE, J. B.; TILMAN, D. **Perspectives on Plant Competition**. [s.l.] Academic Press, Inc., 1990.
- GRIME, J. P. **Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties**. 2. ed. New York: Wiley-Blackwell, 2006.
- GUARIGUATA, M. R.; KATTÁN, G. **Ecología y conservación de bosques neotropicales**. San José: Libro Universitario Regional, 2002.
- GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, n. 1–3, p. 185–206, 2001.
- GUREVITCH, J.; SCHEINER, S. M.; FOX, G. A. **Ecologia Vegetal**, Artmed. Porto Alegre: Artmed, 2009.
- HARMS, K. E. et al. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. **Nature**, v. 404, n. 6777, p. 493–495, 2000.
- HAUTIER, Y.; NIKLAUS, P. A.; HECTOR, A. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. **Science**, v. 324, n. 5927, p. 636–8, 2009.
- HIJMANS, R. J. et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 25, n. 15, p. 1965–1978, 2005.
- HINKLE, D. E.; WIERSMA, W.; JURIS, S. G. **Applied statistics for the behavioral sciences**. London: Houghton Mifflin, 2003.
- HOLST, K. K. **gof: Model-diagnostics based on cumulative residuals**, 2014.
- HOWE, H. E.; SMALLWOOD, J. Ecology of Seed Dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, n. 1982, p. 201–228, 1982.

HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 2001a.

HUBBELL, S. P. et al. Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. **Ecological Research**, v. 16, p. 859–875, 2001b.

HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. S. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: DIAMOND, J.; CASE, T. J. (Eds.). **Community Ecology**. New York: Harper and Row, 1986. p. 314–329.

IBGE. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Rio de Janeiro: IBGE, 2012.

JANZEN, D. H. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. **The American Naturalist**, v. 104, n. 940, p. 501–528, 1970.

JIN, Y.; QIAN, H.; YU, M. Phylogenetic Structure of Tree Species across Different Life Stages from Seedlings to Canopy Trees in a Subtropical Evergreen Broad-Leaved Forest. **PloS one**, v. 10, n. 6, p. e0131162, 2015.

KALOGIROU, S. . **lctools: Local Correlation, Spatial Inequalities, Geographically Weighted Regression and Other Tools**, 2015.

KEDDY, P. A. **Competition**. 2. ed. [s.l.] Springer Netherlands, 2001.

KELLY, C. K. et al. Investigations in commonness and rarity: A comparative analysis of co-occurring, congeneric Mexican trees. **Ecology Letters**, v. 4, p. 618–627, 2001.

KELLY, C. K. et al. Fractional abundance and the ecology of community structure. n. August 2016, p. 10, 2010.

KELLY, C. K.; BOWLER, M. G. A New Application of Storage Dynamics : Differential Sensitivity , Diffuse Competition , and Temporal Niches. **Ecology**, v. 86, n. 4, p. 1012–1022, 2005.

KELLY, D. W. W. et al. Phylogeny, niches, and relative abundance in natural communities. **Ecology**, v. 89, n. 4, p. 962–970, 2008.

KEMBEL, S. W. **Picante: phylocom integration, community analyses, nullmodels, traits and evolution in R**, 2008.

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

KEMBEL, S. W.; HUBBELL, S. P. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 86–99, 2006.

KRAFT, N. J. B. et al. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. **American Naturalist**, v. 170, n. 2, p. 271–283, 2007.

KRAFT, N. J. B. J. B.; ACKERLY, D. D. Functional trait and phylogenetic tests of

- community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. **Ecological Monographs**, v. 80, n. 3, p. 401–422, 2010.
- KUNSTLER, G. et al. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 1–15, 2016.
- LAMB, E. G.; KEMBEL, S. W.; CAHILL, J. F. Shoot, but not root, competition reduces community diversity in experimental mesocosms. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 1, p. 155–163, 2009.
- LANGSRUD, Ø. ANOVA for unbalanced data: Use Type II instead of Type III sums of squares. **Statistics and Computing**, v. 13, n. 2, p. 163–167, 2003.
- LEGENDRE, P.; FORTIN, M. J. Spatial pattern and ecological analysis. **Vegetatio**, v. 80, n. 2, p. 107–138, 1989.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. 3. ed. Amsterdam: Elsevier Science, 2012.
- LETCHER, S. G. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession. **Proceedings of the Royal Society / Biological Sciences**, v. 277, n. 1678, p. 97–104, 2010.
- LETCHER, S. G. et al. Phylogenetic community structure during succession: Evidence from three Neotropical forest sites. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 14, n. 2, p. 79–87, 2012.
- LETCHER, S. G.; CHAZDON, R. L. Rapid recovery of biomass, species richness and species composition in a forest chronosequence in Northeastern Costa Rica. **Biotropica**, v. 41, n. 5, p. 608–617, 2009.
- LEWIS, S. L. et al. Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: Calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. **Journal of Ecology**, v. 92, n. 6, p. 929–944, 2004.
- LIEBERMAN, D. et al. Mortality Patterns and Stand Turnover Rates in a Wet Tropical Forest in Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 73, n. 3, p. 915–924, 1985.
- LIN, D. Y.; WEI, L. J.; YING, Z. Model-checking techniques based on cumulative residuals. **Biometrics**, v. 58, n. 1, p. 1–12, 2002.
- MATOS, F. A. R. et al. Effects of landscape configuration and composition on phylogenetic diversity of trees in a highly fragmented tropical forest. **Journal of Ecology**, 2016.
- MAYFIELD, M. M.; LEVINE, J. M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. **Ecology Letters**, v. 13, n. 9, p. 1085–1093, 2010.
- MUELLER-DOMBOIS, D.; ELLENBERG, H. **Aims and methods in vegetation ecology**. New York: John Wiley & Sons, 1974.

- MUSCARELLA, R. et al. Functional convergence and phylogenetic divergence during secondary succession of subtropical wet forests in Puerto Rico. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 2, p. 283–294, 2016.
- NEW, M.; HULME, M.; JONES, P. Representing twentieth-century space-time climate variability. Part II: Development of 1901–96 monthly grids of terrestrial surface climate. **Journal of Climate**, v. 13, n. 13, p. 2217–2238, 2000.
- NEWTON, A. C. **Forest ecology and conservation: a handbook of techniques**. Oxford: Oxford University Press, 2007.
- NOVOTNY, V. et al. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. **Nature**, v. 416, p. 841–844, 2002.
- O'BRIEN, S. T. et al. Diameter, Height, Crown, and Age Relationship in Eight Neotropical Tree Species. **Ecology**, v. 76, n. 6, p. 1926–1939, 1995.
- OLDEMAN, R. A. A. **Forests: elements of silvology**. [s.l.] Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1990.
- OLIVEIRA-FILHO, A.; FONTES, M. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. **Biotropica**, v. 32, n. 2, p. 793–810, 2000.
- PAGEL, M. Inferring the historical patterns of biological evolution. **Nature**, v. 401, n. 6756, p. 877–884, 1999.
- PARMENTIER, I.; HARDY, O. J. The impact of ecological differentiation and dispersal limitation on species turnover and phylogenetic structure of inselberg's plant communities. **Ecography**, v. 32, n. 4, p. 613–622, 2009.
- PETERSON, B. G.; CARL, P. **PerformanceAnalytics: Econometric tools for performance and risk analysis**, 2014.
- PETERSON, C. J.; SQUIERS, E. R. Competition and Succession in an Aspen-White-Pine Forest. **Journal of Ecology**, v. 83, n. 3, p. 449–457, 1995.
- PHILLIPS, O. L. et al. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B**, v. 359, p. 381–407, 2004.
- PHILLIPS, O. L. L. Long-term environmental change in tropical forests: increasing tree turnover. **Environmental Conservation**, v. 23, n. 3, p. 235–248, 1996.
- PINHEIRO, J. et al. **nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models**, 2016.
- PINHEIRO, J.; BATES, D. **Mixed-Effects Models in S and S-PLUS**. New York: Springer, 2000.
- POORTER, L. Light dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. **Functional Ecology**, v. 15, n. 1, p. 113–123, 2001.

- RAMOS, A. M.; SANTOS, L. A. R.; FORTES, L. T. G. (EDS.). **Normais climatológicas do Brasil : 1961-1990**. Brasília: INMET, 2009.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. **A Language and Environment for Statistical Computing**. Vienna. R Foundation for Statistical Computing, , 2016.
- REVELL, L. J. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 2, p. 217–223, 2012.
- RICKLEFS, R. E. Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. **Science**, v. 235, n. 4785, p. 167–171, 1987.
- SANTOS, B. A. et al. Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented brazilian atlantic forest. **PLoS ONE**, v. 5, n. 9, p. 1–7, 2010.
- SANTOS, H. et al. **O novo mapa de solos do Brasil-legenda atualizada**. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2011.
- SANTOS, H. G. et al. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 3. ed. Brasília: Embrapa Solos, 2013.
- SARKAR, D. **Lattice: Multivariate Data Visualization with R**. New York: Springer, 2008.
- SCHWEIZER, D. et al. Phylogenetic patterns of Atlantic forest restoration communities are mainly driven by stochastic, dispersal related factors. **Forest Ecology and Management**, v. 354, p. 300–308, 2015.
- SCHWINNING, S. et al. Thresholds, memory, and seasonality: Understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. **Oecologia**, v. 141, n. 2, p. 191–193, 2004.
- SCHWINNING, S.; KELLY, C. K. Plant competition, temporal niches and implications for productivity and adaptability to climate change in water-limited environments. **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 886–897, 2013.
- SHEIL, D.; BURSLEM, D. R. P.; ALDER, D. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. **The Journal of Ecology**, 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**, v. 16, n. 6, p. 785–800, 2000.
- SHEIL, D.; MAY, R. M. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. **Journal of Ecology**, v. 84, p. 91–100, 1996.
- SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Co-occurrence of tree species at fine spatial scale in a woodland cerrado, southeastern Brazil. **Plant Ecology**, v. 200, n. 2, p. 277–286, 2009.
- STEHMANN, J. R. et al. **Plantas da Floresta Atlântica**. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2009.
- SWAINE, M. D.; LIEBERMAN, D.; PUTZ, F. E. The dynamics of tree populations in

- tropical forest: a review. **Journal of Tropical Ecology**, v. 3, n. 4, p. 359–366, 1987.
- SWENSON, N. G. et al. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. **Ecology**, v. 87, n. 10, p. 2418–2424, 2006.
- SWENSON, N. G. et al. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in Tropical Forest Communities. **Ecology**, v. 88, n. 7, p. 1770–1780, 2007.
- SWENSON, N. G. **Functional and Phylogenetic Ecology in R**. New York: Springer, 2014.
- THORPE, A. S. et al. Interactions among plants and evolution. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 3, p. 729–740, 2011.
- TILMAN, D. **Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities**. Princeton: Princeton University Press, 1988.
- TILMAN, D.; PACALA, S. The maintenance of species richness in plant communities. In: **Species diversity in ecological communities**. Chicago: University of Chicago Press, 1993. p. 13–25.
- TILMAN, D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 101, n. 30, p. 10854–10861, 2004.
- URIARTE, M. et al. Neighborhood effects on sapling growth and survival in a neotropical forest and the ecological equivalence hypothesis. In: BURSLEM, D.; PINARD, M.; HARTLEY, S. (Eds.). **Biotic Interactions in the Tropics**. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. p. 89–106.
- ULRICH, W. et al. Species interactions and random dispersal rather than habitat filtering drive community assembly during early plant succession. **Oikos**, v. 125, n. 5, p. 698–707, 2016.
- VALIENTE-BANUET, A.; VERDÚ, M. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. **Ecology Letters**, v. 10, n. 11, p. 1029–1036, 2007.
- VAMOSI, S. M. et al. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. **Molecular Ecology**, v. 18, n. 4, p. 572–592, 2009.
- VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991.
- WEBB, C. O. Exploring phylogenetic structure of Ecological Communities : an example for Rain Forest Trees. **The American Naturalist**, v. 156, n. 2, p. 145–155, 2000.
- WEBB, C. O. et al. Phylogenies and Community Ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 475–505, 2002.
- WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; KEMBEL, S. **Software for the analysis of**

phylogenetic community structure and character evolution (with phylomatic and ecovolve), version 4.2, user's manual., 2011. Disponível em:
<http://phylodiversity.net/phylocom/phylocom_manual.pdf>

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; KEMBEL, S. W. Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. **Bioinformatics**, v. 24, n. 18, p. 2098–2100, 2008.

WEBB, C. O.; DONOGHUE, M. J. Phylomatic: Tree assembly for applied phylogenetics. **Molecular Ecology Notes**, v. 5, n. 1, p. 181–183, 2005.

WEBB, C. O.; GILBERT, G. S.; DONOGUE, M. J. Phylodiversity-dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest. **Ecology**, v. 87, n. 6, p. 123–131, 2006.

WEINER, J. Asymmetric competition in plant populations. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 5, n. 11, p. 360–364, 1990.

WELDEN, C. W.; SLAUSON, W. L. The Intensity of Competition Versus its Importance: An Overlooked Distinction and Some Implications. **The Quarterly Review of Biology**, v. 61, n. 1, p. 23–44, 1986.

WESTOBY, M. The self-thinning rule. **Advances in Ecological Research**, v. 14, p. 167–225, 1984.

WIENS, J. J.; DONOGHUE, M. J. Historical biogeography, ecology and species richness. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 19, n. 12, p. 639–644, 2004.

WILSON, S. D.; KEDDY, P. A. Measuring diffuse competition along an environmental gradient: Results from a shoreline plant community. **The American Naturalist**, v. 127, n. 6, p. 862–869, 1986.

WRIGHT, S. J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia**, v. 130, n. 1, p. 1–14, 2002.

WRIGHT, S. J. et al. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. **Ecology**, v. 91, n. 12, p. 3664–3674, 2010.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1: Dinâmica filogenética pesada pela abundância das espécies em Florestas Tropicais Brasileiras. Coef. = coeficiente angular da regressão; p = significância da regressão calculada por uma ANOVA Tipo II através de LME (Linear Mixed Effects).

	Mortalidade		Recrutamento		Perda		Ganho	
	Coef.	p	Coef.	p	Coef.	p	Coef.	p
dMNTD	1.14	<0.001	-3.81	<0.001	-0.57	0.002	0.24	0.08
dNTI	0.01	0.10	-0.00	0.430	0.11	0.015	-0.00	0.04

As métricas filogenéticas precedidas de 'd' representam os deltas de MNTD (Mean nearest taxon distance) e NTI (Nearest taxon index).

Tabela S2: Número de espécies sobreviventes, mortas, recrutadas e o seus percentuais em relação aos três pools de espécies (total, > 10 cm e >30 cm).

Spp. Status	N	% Ger. Pool	% 10 Pool	% 30 Pool
M	214	35.43	62.2	37.85
R	168	27.81	48.83	48.21
MR	89	14.73	25.87	91.01
Sob	551	91.22	56.95	13.41
SM	200	33.11	44.18	61.72
SR	153	25.33	33.72	40.74
Sob10	344	56.86	–	–
Sob30	81	13.39	–	–
SM10	152	25.16	–	–
SM30	50	8.27	–	–
SR10	116	19.2	–	–
SR30	33	13.57	–	–

Spp.Status = classificação mortas, recrutadas e sobreviventes e suas combinações; N = número de espécies; % Ger. Pool = pool geral de espécies (604); % 10 Pool = pool das maiores que 10 cm (444); % 30 Pool = pool das maiores que 30 cm (319); M = mortas; R = recrutadas; MR = com mortas e recrutadas; Sob = sobreviventes; SM = com sobreviventes e mortas; SR = com sobreviventes

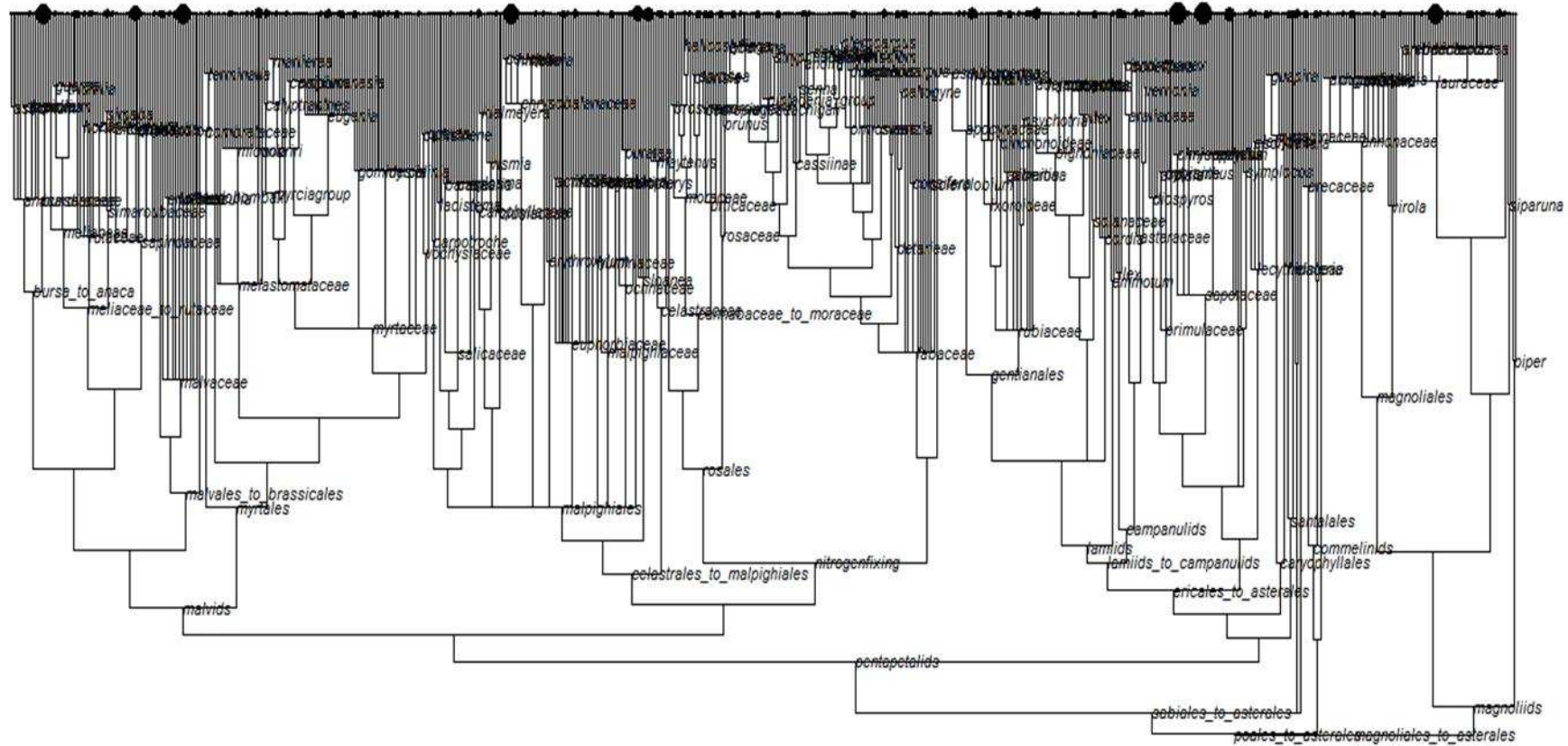


Figura S1: Distribuição dos valores (indicados pelos círculos pretos) do traço altura máxima ao longo da árvore filogenética (593 espécies) utilizada para o teste de sinal filogenético. Os círculos pretos maiores indicam presença de sinal filogenético significativo.

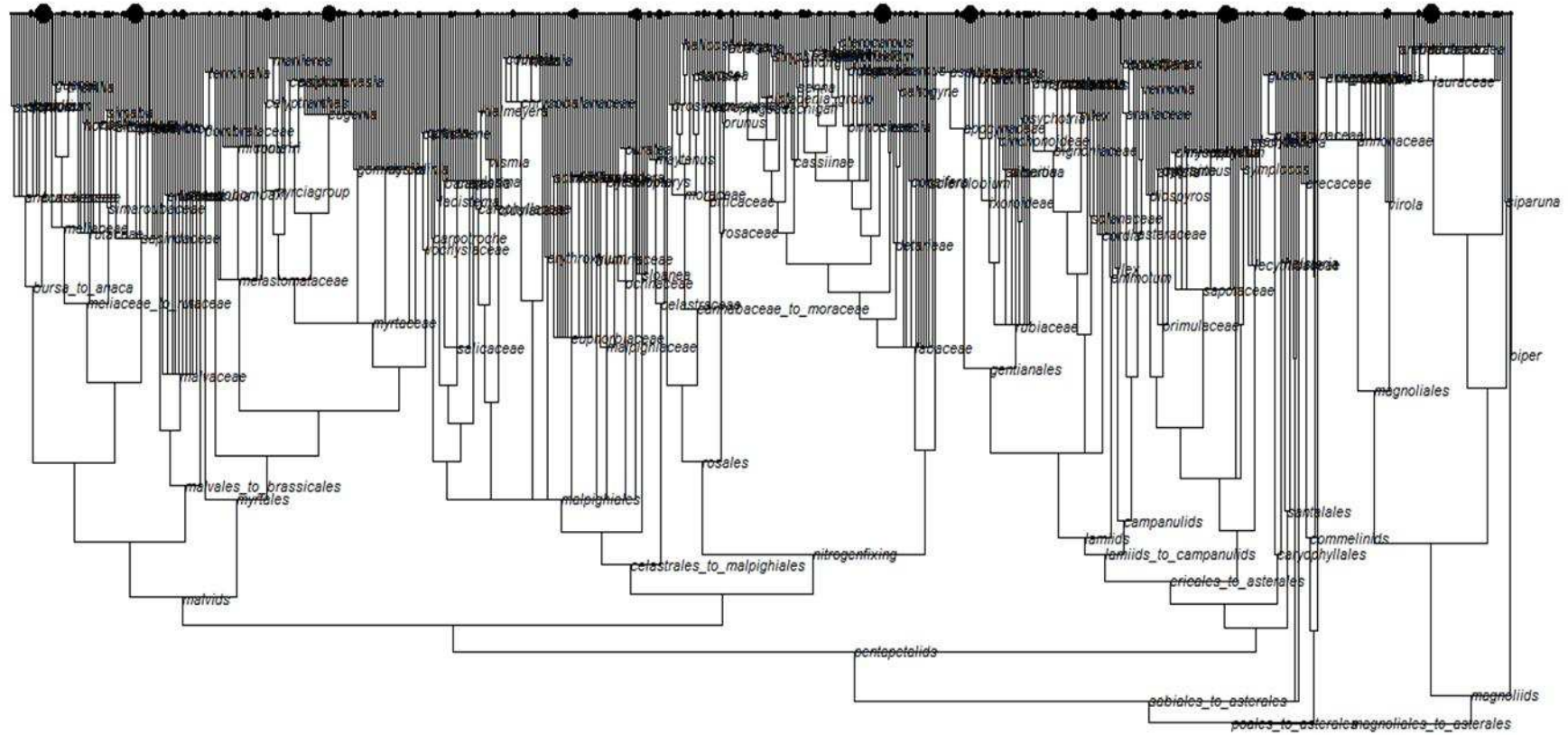


Figura S2: Distribuição dos valores (indicados pelos círculos pretos) do traço diâmetro máximo ao longo da árvore filogenética (593 espécies) utilizada para o teste de sinal filogenético. Os círculos pretos maiores indicam presença de sinal filogenético significativa.

CAPÍTULO II
FATORES AMBIENTAIS COMO MODELADORES DA ESTRUTURA
FILOGENÉTICA E RIQUEZA DE ESPÉCIES EM FLORESTAS ATLÂNTICAS
BRASILEIRAS

RESUMO

A Floresta Atlântica Brasileira é um dos maiores Biomas da América-Latina, possuindo alta heterogeneidade ambiental evidenciadas no clima, altitude e distância do oceano que reflete sobre a distribuição, filogenia e riqueza de suas espécies, formando distintas tipologias vegetacionais. Os efeitos da filtragem podem levar respectivamente ao agrupamento ou sobredispersão filogenética se os traços funcionais das espécies são conservados ou convergentes nas linhagens evolutivas. Assim, o objetivo do presente estudo foi avaliar a filobetadiversidade entre três tipologias de Floresta Atlântica (Floresta Ombrófila Densa, Floresta de Galeria e Floresta Semidecídua Submontana), distribuídas nos Estados de Minas Gerais e litoral da Bahia, e investigar a influência de fatores ambientais nas suas diversidades e estruturas filogenéticas e riqueza de espécies. Para tal, nós utilizamos nove áreas distribuídas em cada uma das tipologias mencionadas acima e verificamos a distância filogenética entre elas por meio de análise de filobetadiversidade. Analisamos as suas diversidades e estruturas filogenéticas por meio das métricas MPD (Distância média aos pares), MNTD (Distância média do táxon mais próximo), NRI (Índice de parentesco líquido), NTI (Índice do táxon mais próximo) e sesPD (tamanho efetivo padrão negativo da diversidade filogenética). A filobetadiversidade entre as tipologias de estudo foi análise a partir dos cálculos das métricas betaNRI e betaNTI. Nós obtivemos as seguintes variáveis para cada área de estudo através do software World Clim 1.4: altitude, médias anuais de temperatura e precipitação, temperatura do mês mais quente e precipitação do mês mais úmido. A distância do oceano foi calculada em linha reta em quilômetros através do Google Earth. Os traços funcionais altura máxima e diâmetro máximo foram testados quanto ao conservantismo através de testes de sinal filogenético. Nós encontramos que todas as tipologias apresentaram alto turnover filogenético entre si, o que possivelmente resulta de alguns aspectos distintos de suas estruturas filogenéticas e dos seus distintos gradientes ambientais, evidenciados por maior altitude e distância do oceano, menor temperatura e maior precipitação anual para a Floresta de Galeria, mais alta temperatura e menor precipitação anual, altitude e distância do oceano para a Floresta Ombrófila e

um gradiente intermediário para a Floresta Semidecídua Submontana. A Floresta de Galeria teve maior tendência ao agrupamento em direção aos nós basais (MPD) em relação às outras tipologias e maior sobredispersão em relação aos nós terminais (NTI) da árvore filogenética, o inverso disso para a Floresta Semidecídua Submontana e a maior diversidade filogenética composta por espécies próximas em parentesco para a Floresta Ombrófila. Todas as três tipologias apresentaram sinal filogenético dos traços altura e diâmetro máximos. A riqueza de espécies no conjunto total com todas as tipologias inclusas diminuiu com o aumento da altitude, da temperatura e da precipitação. Houve aumento da sobredispersão filogenética para os clados basais (MPD) com a temperatura do mês mais quente e aumento do agrupamento com a altitude para esses clados. Os clados mais recentes (NTI) aumentaram em sobredispersão com a distância do oceano e também houve aumento da diversidade filogenética (sesPD) composta por espécies filogeneticamente distantes com o aumento da altitude e da distância do oceano. Em conclusão a este estudo, nós sugerimos a heterogeneidade como um importante agente na montagem das comunidades distribuídas em diferentes gradientes nas tipologias estudadas.

ABSTRACT

The Brazilian Atlantic Forest is one of the biggest Biomes of Latin-America and has high environmental heterogeneity showed in climate variations, altitude and ocean distance, which act over their distribution, phylogeny and species richness creating distinct vegetation types. The effects of filtering can lead to phylogenetic clustering or overdispersion whether the species functional traits are conserved or convergent within the evolutionary lineages. Thus, the aim of this study was to evaluate the phylobetadiversity between three vegetation types of Atlantic Forest (Gallery Forest, Rain Forest and Semideciduous Forest) distributed through Bahia (in the coast) and Minas Gerais States and to investigate the influence of environmental factors in their phylogenetic diversity and structure and species richness. For that it was sampled nine sites distributed through the vegetation types mentioned above and verified the phylogenetic distance among them by phylobetadiversity analysis. It has been analyzed their phylogenetic diversity and structure by using the metrics MPD (Mean pairwise distance), MNTD (Mean nearest taxon distance), NRI (Net relatedness index), NTI (Nearest taxon index) and sesPD (negative effective standardized size of phylogenetic diversity). The phylobetadiversity among the studied vegetation types was analyzed by calculating the metrics betaNRI and betaNTI. We obtained the following variables to each study site by downloading them from the World Clim 1.4 software: altitude, annual average of precipitation and temperature, temperature of the warmest month and precipitation of the wettest month. The ocean distance was calculated in straight line in kilometers through Google Earth. The functional traits maximum diameter and maximum height were tested in respect to their conservatism by testing the phylogenetic signal. It has been found from the results that all vegetation types have had high phylogenetic turnover between each other what possibly is a result of their distinct phylogenetic structure and environmental gradients, which ones we observed among the types showed by occurrence of higher altitude and ocean distance, lower temperature and higher annual precipitation in the Gallery Forest. Such as it was found a higher temperature and lower annual precipitation, altitude and ocean distance in the Rain Forest and an intermediated gradient in the Semideciduous Forest. Gallery Forest showed the major tendency to clustering toward to basal nodes (MPD) compared to others vegetation types and higher overdispersion toward to the terminal nodes (NTI) of the phylogenetic tree and the opposite of such patterns happened in the Semideciuous Forest. The highest phylogenetic diversity regarding closely related species was found

in the Rain Forest. All of the three vegetation types showed phylogenetic signal to maximum diameter and maximum. The species richness in the whole sample with all vegetation included decreased as increased altitude, precipitation and temperature. Basal nodes (MPD) were more phylogenetic overdispersed with temperature of warmest month increasing and more clustered as altitude was higher. More recent clades (NTI) increased phylogenetic overdispersion with ocean distance and also happened phylogenetic diversity (sesPD) increasing constituted for distantly related species with higher altitude and ocean distance. In conclusion to this study, we suggest environmental heterogeneity as an important driver on the communities assembly within the studied vegetation types acting in different points of the observed environmental gradient among the types.

1 INTRODUÇÃO

A grande heterogeneidade ambiental distribuída ao longo da Floresta Atlântica é um das principais forças estruturadoras de suas distintas tipologias florestais (veja mais detalhes sobre as tipologias na Tabela 1, da sessão “Áreas de Estudo” no Material e Métodos do CAPÍTULO I), elencando principalmente a influência de fatores ambientais como o clima e fatores como a limitação de dispersão de espécies (BERGAMIN; MÜLLER; MELLO, 2012; DUARTE; PRIETO; PILLAR, 2012; GASTAUER et al., 2015; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000), relevo e altitude (IBGE, 2012; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; STEHMANN et al., 2009), propriedades do solo como fertilidade e disponibilidade de água (AB’SABER, 2003; GIEHL; JARENKOW, 2015) e a influencia do aumento da distância do oceano na sazonalidade climática (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000). Todos esses fatores condicionam a formação de reconhecidas tipologias de Floresta Atlântica: Florestas Densas, Mistas e Estacionais Semidecíduas e Decíduas (IBGE, 2012).

Dentre os fatores ambientais mencionados, o primeiro a se considerar é o clima, visto que ele influencia a formação e qualidade dos solos e, conseqüentemente, no estabelecimento, distribuição e riqueza de espécies (ALLABY; GARRATT, 2006; GUARIGUATA; KATTÁN, 2002). Dessa forma, o aumento na precipitação, refletindo numa maior disponibilidade hídrica, proporciona um incremento na biomassa vegetal (MURPHY; LUGO, 1986), que sofre decremento em condições de alta temperatura e seca (LOLA DA COSTA et al., 2010). Contudo, com o aumento da altitude, a intensidade do vento e a precipitação tendem a aumentar e a temperatura a reduzir (BARRY, 2008), limitando esse tipo de ambiente apenas às espécies adaptadas a essas condições (HAWKINS et al., 2003; SCHWINNING; KELLY, 2013). A distância do oceano também influencia na precipitação através da condução de massas de ar responsáveis pela distribuição das chuvas e ocorrência de clima mais seco (se mais distante do litoral) ou mais úmido (se mais próximo do litoral) (BARRY, 2008; MCCAIN; GRYTNES, 2010; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000).

A disponibilidade hídrica é bastante variável em muitas Florestas Tropicais (DAWS et al., 2002; GIEHL; JARENKOW, 2015; GUIMARÃES et al., 2008; MARQUES; SWAINE; LIEBSCH, 2011), como no caso das Florestas Atlânticas, tornando-se mais ou menos sazonal dependendo da região (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000). Os ambientes mais limitados hidricamente promovem ampla variação nas adaptações funcionais das plantas a essa condição (BALTZER et al., 2007;

ENGELBRECHT et al., 2007; TOLEDO et al., 2011). Já a saturação hídrica influencia no aumento de interações competitivas (COMITA et al., 2010), uma que vez muitas plantas capturam água e nutrientes do solo mais eficientemente, aumentando a biomassa vegetal local (GOLDBERG; NOVOPLANSKY, 1997), reduzindo assim subsequentemente os recursos disponíveis (BREWER, 2011).

O crescimento em altura e diâmetro é influenciado tanto pela limitação quanto pela saturação hídrica, sendo que num caso de saturação as árvores investiriam, por exemplo, no aumento da folhagem e da condutância foliar como uma forma de captura mais rápida de água, permitindo que uma árvore mantenha sua vantagem em altura em relação às outras (COMITA; ENGELBRECHT, 2009; SCHWINNING; KELLY, 2013; WESTOBY et al., 2002). Mas quando o ambiente está limitado hidricamente, a estratégia competitiva muda para menor investimento em raízes de menor diâmetro de espessura e maior investimento em espessura da casca e diâmetro do tronco, objetivando maior armazenamento d'água (LEBRIJA-TREJOS et al., 2015; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013; SCHWINNING; KELLY, 2013). Além disso, estas estratégias adaptativas à limitação e saturação hídrica influenciam na relação alométrica (FARRIOR et al., 2016; HUBBELL et al., 2001) entre altura e diâmetro, visto que uma árvore tende a investir no crescimento em altura concomitante com o seu incremento em diâmetro (OLDEMAN, 1989; POORTER, 2001).

A filogenia de comunidades é uma abordagem que tem se mostrado de grande importância para o entendimento dos padrões ecológicos em comunidades vegetais, principalmente aqueles observados no presente, pois estabelece uma ligação mais clara entre as condições ambientais e as adaptações das espécies a essas condições, como também relações entre espécies mediadas pelo ambiente (CAVENDER-BARES et al., 2009). Esta abordagem se baseia no estabelecimento de uma ligação do parentesco entre espécies de plantas com a influência de fatores como as condições ambientais e as interações positivas e negativas (GODOY; KRAFT; LEVINE, 2014; KRAFT et al., 2007; URIARTE et al., 2010; VALIENTE-BANUET; VERDÚ, 2007; WEBB et al., 2002).

Segundos os princípios da filogenia de comunidades, se os traços funcionais das espécies são conservados dentro das linhagens evolutivas (WEBB et al., 2002) e a atuação de interações negativas (p.ex: competição, patógenos e herbivoria) (CAVENDER-BARES et al., 2009; CONNELL, 1971; JANZEN, 1970; NOVOTNY et al., 2002; WEBB et al., 2002; WELDEN; SLAUSON, 1986) é mais importante do que a filtragem ambiental, a comunidade seria filogeneticamente mais sobredispersa do que o

esperado ao acaso (WEBB et al., 2002). Mas se no contexto de conservantismo de traços a filtragem ambiental é mais importante, então a comunidade deveria ser filogeneticamente mais agrupada (WEBB et al., 2002).

As espécies próximas em parentesco com traços funcionais conservados tendem a ser ecologicamente similares (DARWIN, 1859; GAUSE, 1934; WEBB, 2000), o que faz com que sobreponham seus nichos na utilização de recursos comuns (p.ex: água), causando exclusões competitivas (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007; GAUSE, 1934). Contrariamente, há a possibilidade de sobredispersão filogenética gerada por competição difusa, a qual pode ocorrer entre indivíduos de múltiplas espécies distantemente aparentadas (BENNETT et al., 2013; THORPE et al., 2011; WILSON; KEDDY, 1986). Todavia, a competição difusa é de difícil observação, tem pouco suporte empírico e tem sido considerada fraca para deixar uma assinatura filogenética (BENNETT et al., 2013; KELLY; BOWLER, 2005).

A força seletiva dos filtros ambientais se torna mais importante na montagem das comunidades à medida que aumenta a escala espacial, visto que uma maior heterogeneidade ambiental é englobada, selecionando espécies similares funcionalmente com traços conservados dentro de cada posição do gradiente ambiental (CAVENDER-BARES et al., 2009; KRAFT; ACKERLY, 2010; WEBB et al., 2002). A árvore filogenética da metacomunidade, conseqüentemente, também engloba os efeitos do aumento da escala espacial, tornando a comunidade mais agrupada filogeneticamente (CAVENDER-BARES et al., 2009). Quanto maior é a escala espacial maior é também a possibilidade de englobar clados e linhagens distantes, aumentando assim o agrupamento resultante da filtragem ambiental ou processos neutros sobre espécies com evolução convergente (CAVENDER-BARES et al., 2009; FINE; KEMBEL, 2011; SWENSON et al., 2006, 2007).

As medidas filobeta-diversidade são importantes ferramentas para comparar tipologias vegetacionais com distintas histórias evolutivas, condições ambientais e composição florística (GRAHAM; FINE, 2008; PARMENTIER; HARDY, 2009). Então, se considerarmos a influencia na vegetação de fatores como mudanças climáticas globais num passado distante (MORLEY, 2000), isso resultaria numa divergência evolutiva nos nós basais da árvore filogenética (MPD e betaMPD), enquanto mudanças evolutivas e processos ecológicos mais recentes são refletidos em táxons mais próximos em parentesco no topo da árvore filogenética (MNTD e betaMNTD) (FINE; KEMBEL, 2011; WEBB et al., 2002). Dessa forma, duas comunidades localizadas numa mesma

tipologia vegetal tendem a variar mais em relação a nós mais recentes (DUARTE et al., 2014).

Assim, este estudo teve como objetivo: avaliar a filobeta-diversidade entre três tipologias de Floresta Atlântica (Floresta Ombrófila Densa, Floresta de Galeria e Floresta Semidecídua Submontana), distribuídas nos Estados de Minas Gerais e litoral da Bahia, e investigar a influência de fatores ambientais (clima, altitude e distância do oceano) nas suas estruturas filogenéticas e riqueza de espécies. Para tal, foram pautadas as seguintes hipóteses: 1º) Florestas no interior do Brasil (Semidecíduas e de Galeria) apresentam menor riqueza e maior agrupamento filogenético, se os traços funcionais das espécies são conservados, partindo do pressuposto que suas condições de maior sazonalidade climática e altitudes mais elevadas sejam filtros significativamente mais fortes do que nas florestas litorâneas (Ombrófilas); 2º) As florestas litorâneas tendem a mostrar maior sobredispersão filogenética, supondo que sua mais constante disponibilidade hídrica ao longo do ano é um recurso melhor distribuído a todas as plantas, o que gera crescimento mais equitativo e que promove repelência filogenética por interações negativas dependentes de densidade ou competitivas.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Áreas de Estudo

O estudo foi conduzido em três florestas classificadas como Florestas Estacionais Semidecíduas Submontanas, em três Florestas Ombrófilas de Terras Baixas (Florestas de Tabuleiro) e em três Florestas Semidecíduas Aluviais (Mata de Galeria) (IBGE, 2012; VELOSO; RANGEL FILHO; LIMA, 1991). A localização das áreas de estudo pode ser visualizada no mapa da Figura 1 e Tabela 1 e as Bacias hidrográficas às quais elas pertencem também na Tabela 1 da sessão “Áreas de Estudo” no Material e Métodos do Capítulo I.

Todas as florestas selecionadas para este estudo estão protegidas há mais de 30 anos. Os critérios para a seleção das áreas foram: ausência de distúrbio quando as subparcelas para amostragem e monitoramento foram instaladas nas áreas, ser distante de borda e possuir um histórico contínuo de dinâmica sem perturbação. Além disso, foram priorizadas as áreas que, mesmo não sendo amostradas num mesmo ano, foram inventariadas na mesma época do ano (neste caso entre Junho a Agosto).

O clima das áreas é classificado de acordo com o sistema de Köppen (Tabela 1 da sessão “Áreas de Estudo” no Material e Métodos do Capítulo I), sendo o Af o clima tropical chuvoso das Florestas Ombrófilas Densas de Terras Baixas; Aw tropical úmido com estação seca e inverno brando das Florestas de Galeria; Cwb subtropical moderado úmido, marcado por presença de chuvas no verão (de Outubro à Março) e ausência de chuvas no inverno (de Abril à Setembro) das Florestas Semidecíduas; Cwa com verões quentes e chuvosos e invernos moderadamente frios e secos (RAMOS; SANTOS; FORTES, 2009) das Florestas de Galeria. Os valores médios de precipitação e temperatura descritos na Tabela 1 do Capítulo I foram obtidos através do software World Clim versão 1.4.

A descrição dos solos das áreas foi baseada no Mapa de Solos do Brasil (SANTOS et al., 2011, 2013). Assim, na área da Reserva do Córrego Fundo predomina o Latossolo Vermelho Distrófico. Na região do Vale do Rio Doce, relativo às áreas do município de Dionísio (Florestas do Mumbaça, Lagoa do Capim e Santa Cruz) os solos dominantes são Latossolos Vermelho-Amarelos e Cambissolos Háplicos, sendo ambos ácidos e de baixa fertilidade natural. Já a região de Carbonita possui tipicamente solos que variam de coloração bruno-amarelada a vermelha-escuro, pertencendo às classes dos Latossolos, Cambissolos, Plintossolos e Neossolos. As Florestas Ombrófilas Densas de Terras Baixas nos tabuleiros costeiros da Bahia possuem solos que variam entre Argissolos Amarelos e Vermelhos Distróficos.

2.2 Levantamento das comunidades arbóreas

Todas as áreas de estudo foram amostradas através do método de parcelas (MUELLER-DOMBOIS; ELLENBERG, 1974; NEWTON, 2007) e cada floresta representa um bloco composto de subparcelas de 10 x 10 m (Tabela 1). Como mostrado na Tabela 1 da sessão “Áreas de Estudo” no Material e Métodos do Capítulo I, as áreas tiveram as medições feitas em indivíduos arbóreos com CAP (circunferência a altura do peito) a 1,30 m do solo maior ou igual a 10 cm (equivalente 3,18 cm em diâmetro).

A classificação ao nível de famílias foi baseada no Angiosperm Phylogeny Group III (BREMER et al., 2009). Verificamos as grafias corretas e sinônimas através do site TNRS (Taxonomic Name Resolution Service; tnrs.iplantcollaborative.org/) (BOYLE et al., 2013) que as confere em bancos de dados online e nós utilizamos o banco online do Tropicos.

2.3 NMDS e Análise de similaridade (ANOSIM)

Para verificar se havia similaridade florística entre as tipologias nós utilizamos uma análise NMDS (Escalonamento Multidimensional Não Métrico), pesada pela abundância das espécies por subparcelas, no software R, versão 3.3.1 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016), seguida pela ANOSIM (Análise de Similaridade) com distância de Bray-Curtis, na qual verificamos par-a-par a similaridade entre as tipologias pelos valores da estatística R e os p-valores. A ANOSIM foi conduzida no software Past, fornecendo resultados advindos de 9.999 aleatorizações. Os eixos 1 e 2 da NMDS também foram testados quanto a diferença entre tipologias pelo teste Kruskal-Wallis, seguido do teste Dunn no software R versão 3.3.1, com o uso dos pacotes “stats” (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016) e “dunn.test” (DINNO, 2016), respectivamente. Em nossa primeira análise para NMDS encontramos um outlier que distribuiu as tipologias em agregações separadas e ficou a parte delas no gráfico. Então verificamos os scores dos dois primeiros eixos e encontramos que outlier foi relativo à subparcela 21 da área 15A (Floresta Ombrófila) que inclui as espécies *Annona furfuracea* A. St.-Hil., *Casearia javitensis* (Turcz.) L.O. Williams, *Parkia pendula* (Willd.) Benth. ex Walp. e *Vismia latifolia* (Poir.) Reich. in Martius. Assim, nós retiramos o outlier e rodamos novamente NMDS e ANOSIM, utilizando os resultados dessa segunda rodada de análises para inserir nos resultados.

2.4 Filobeta-diversidade

As tipologias de Floresta Atlântica deste estudo foram testadas quanto ao turnover filogenético entre elas por meio de comparações par a par da distância filogenética (FINE; KEMBEL, 2011). Nós utilizamos através do pacote Phylocom 4.2 (WEBB; ACKERLY; KEMBEL, 2008) as funções COMDIST para obtenção de betaNRI e COMDISTNT para calcular betaNTI, relacionados aos clados basais (raiz da árvore filogenética) e clados oriundos de historia evolutiva recente (topo da árvore filogenética) (WEBB et al., 2002), respectivamente. Assim, o grau de similaridade ou dissimilaridade filogenética entre as tipologias avaliados por betaNRI e betaNTI teve sua significância testada considerando-se menores -1.96 (alto turnover filogenético) ou maiores que 1.96 (baixo turnover filogenético). Os cálculos de betaNRI e betaNTI foram ponderados de duas formas: i) não pesado pela abundância (presença e ausência das espécies) e ii) pesado pela abundância. O objetivo ao conduzir este cálculo baseado

em duas ponderações distintas foi verificar se um determinado padrão encontrado (p.ex: alto turnover) é consistente mesmo quando diferentes pesos são adicionados no cálculo ou se esses pesos exercem algum influencia significativa nesse padrão.

2.5 Obtenção e interpolação dos dados ambientais

Como dados ambientais nós utilizamos dados climáticos e físicos (altitude e distância do oceano). Para obtenção dos dados climáticos e altitude foi utilizada a modelagem por interpolação do WorldClim 1.4 para o tempo presente, baseada no método de interpolação de 30 arc sec (~ 1 km de distância). O método de interpolação “Neighbour station” com 30 arc sec é de alta resolução espacial e robusto poder de predição matemática para o clima atual das áreas de estudo (p.ex. últimos 15 anos), visto que ele se baseia em dados temporais de pelo menos 30 anos (1960-1990) (HIJMANS et al., 2005; NEW; HULME; JONES, 2000). Além disso, para regiões tropicais como a brasileira, a interpolação pôde ser feita em boa parte para o período 1950-2000 (NEW; HULME; JONES, 1999).

Os dados climáticos foram extraídos para as coordenadas das áreas de estudo a partir da ferramenta “Spatial Analytics” através da função ArcMap do pacote ArcGis 10.1 Os dados obtidos através do WorldClim então foram: Altitude = altitude das áreas de estudo em metros; BIO1 = Temperatura média anual; BIO12 = Precipitação anual; BIO5 = Temperatura máxima do mês mais quente; BIO13 = Precipitação do mês mais úmido, tendo sido renomeados neste estudo como Tmean (BIO1), Panual (BIO12), Tmax (BIO5) e Pmum (BIO 13). A distância do oceano foi calculada em linha reta como a distância mais próxima de cada área para o oceano em quilômetros, objetivando verificar se tal variável influencia na filogenia e riqueza de espécies.

As quatro variáveis bioclimáticas (BIO1, BIO5, BIO12 e BIO13) dentre as disponibilizadas pelo WorldClim e altitude e distância do oceano foram selecionadas pelas seguintes razões: 1) variáveis bioclimáticas podem fornecer uma útil aproximação primária para o entendimento do impacto potencial do clima sobre a distribuição de espécies (PEARSON; DAWSON, 2003); 2) diante do fato que nossas áreas de estudo estão distribuídas em porções mais interioranas e litorâneas do território brasileiro (Tabela 1 e Figura 1 do Capítulo I), e essa porções apresentam condições climáticas tipicamente distintas (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000), nós pressupomos que variáveis que representem mais pontualmente diferenças em precipitação (p.ex: média anual e do mês mais úmido) e temperatura (p.ex: média anual e mês mais quente)

poderiam nos oferecer melhor clareza no teste de suas influências na filogenia e riqueza de espécies. Além disso, temperatura do mês mais quente (BIO5) e precipitação do mês mais úmido (BIO13) representam os extremos de dois principais eixos de variação climática que são relevantes para as plantas e podem ser de mais fácil interpretação (BLONDER et al., 2015); 3) O uso da variável altitude nas análises se deve ao fato dela influenciar fortemente na ocorrência e distribuição de espécies em escala local (PEARSON; DAWSON, 2003) e a distância do oceano porque influi no clima (MORLEY, 2000; BARRY, 2008), sendo ambas as variáveis também tipicamente distintas entre as porções interioranas e litorâneas; 4) ausência de multicolinearidade entre as variáveis utilizadas nos modelos globais submetidos à seleção por Akaike dos melhores modelos de regressão nos testes de relação da filogenia e riqueza de espécies com variáveis climáticas (veja neste capítulo a Tabela S1 do Material Suplementar e sessão “2.9.2 - Seleção e construção dos melhores modelos” do Material e Métodos).

2.6 Estrutura filogenética das comunidades

Para analisar a estrutura e diversidade filogenética do bloco de cada comunidade (área de estudo), as espécies do pool total de espécies (conjunto de espécies de cada comunidade, precedidas pelos nomes de suas famílias e gêneros, encontradas nas subparcelas de cada área) (KEMBEL; HUBBELL, 2006; WEBB; ACKERLY; KEMBEL, 2008) foram inseridas na super árvore filogenética R20120829mod.new (GASTAUER; MEIRA-NETO, 2016) baseado no APG III (BREMER et al., 2009). Esta inserção foi feita via função *phylomatic* do software *Phylocom* 4.2 (WEBB; DONOGHUE, 2005).

Através do *Phylocom* 4.2 fizemos uma calibração da árvore que permite calcular a distância filogenética entre as espécies. Tal calibração foi feita com uso do algoritmo *bladj* em combinação com um arquivo *ages*, que é baseado na datação molecular de registros fósseis de Bell et al. (BELL; SOLTIS; SOLTIS, 2010), conforme o proposto por Gastauer e Meira-Neto (2016). Como a árvore construída por *bladj* é ultramétrica, a extensão dos ramos corresponde a uma escala de tempo, mostrando mudanças evolutivas ou o tempo decorrido entre eventos de cladogênese (WEBB; ACKERLY; KEMBEL, 2008).

Após a montagem e calibração da árvore filogenética foram calculados através do *Phylocom* 4.2 o MPD (Mean Pairwise distance) e o MNTD (Mean nearest taxon distance), que são a média de distância entre todos os pares de espécies coocorrentes em

cada subparcela e distância média entre os táxons mais próximos para todas as espécies de cada subparcela (WEBB, 2000; WEBB et al., 2002), respectivamente. Nós utilizamos estes dois parâmetros devido ao nosso interesse em investigar relações entre as variáveis ambientais e filogenéticas baseadas nas espécies pertencentes à clados basais de nossa árvore filogenética como um todo (MPD) e as espécies pertencentes à clados do topo da árvore filogenética oriundos de eventos evolutivos recentes (MNTD) (WEBB et al., 2002) com as variáveis ambientais. Também foram calculados os índices NRI (Net relatedness index) e o NTI (Nearest taxon index) a partir da média e desvio padrão de MPD e MNTD, respectivamente, de todas as 10.000 comunidades randomizadas (KRAFT et al., 2007).

Ao calcular os valores de NRI e NTI foi aplicado através do Phylocom 4.2 um modelo nulo sem restrições, que mantém a riqueza de espécies de cada comunidade, mas randomiza suas identidades (KEMBEL; HUBBELL, 2006), fazendo com que todas as espécies ocorrentes nas subparcelas das áreas de estudo tenham igual probabilidade de serem incluídas nas comunidades randomizadas (WEBB; ACKERLY; KEMBEL, 2011). Quando o MPD ou MNTD observado é menor do que o esperado ao acaso indica agrupamento filogenético. Mas quando MPD ou MNTD observado é maior do que o esperado ao acaso indica sobredispersão filogenética (WEBB et al., 2002). Os valores positivos de NRI e NTI indicam agrupamento, visto que as espécies em cada comunidade são mais agrupadas filogeneticamente do que o esperado ao acaso. Já os valores negativos destes índices indicam sobredispersão filogenética, pois as espécies são menos aparentadas do que o esperado por acaso (WEBB, 2000).

A diversidade filogenética (PD) foi calculada através do sesPD (Standard effect size of phylogenetic diversity) no software R, versão 3.3.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016) com o pacote “Picante” (KEMBEL, 2008; KEMBEL et al., 2010). Diante do fato de que o PD é correlacionado com a riqueza de espécies (SWENSON, 2014), o sesPD separa estas duas variáveis comparando os valores observados de PD com aqueles de comunidades de igual riqueza de espécies criadas por modelos nulos que aleatoriamente sorteiam espécies do pool de espécies. Dessa forma, nas comunidades com maior PD do que o esperado possuem valores positivos de sesPD e aquelas com menor do que o esperado possuem valores negativos (SWENSON, 2014).

2.7 Comparações (ambiente, filogenia e riqueza) dentro e entre tipologias

Foi aplicado o teste de Kruskal-Wallis para verificar se haviam diferenças significativas nos parâmetros de diversidade e estrutura filogenética e variáveis ambientais entre as tipologias, seguido a posteriori pelo teste Dunn para verificar entre quais tipologias houve diferenças. Estes testes foram conduzidos no software R versão 3.3.1, com o uso dos pacotes “stats” (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016) e “dunn.test” (DINNO, 2016), respectivamente.

Para testar se houve variação significativa de todos os parâmetros filogenéticos e ambientais dentro de cada tipologia vegetacional e dentro do conjunto total (todas as tipologias juntas), nós aplicamos testes contra zero para uma amostra através do Wilcoxon Rank Signed Test e Teste t– para uma amostra relativos a distribuições não-normal e normal, respectivamente no software R versão 3.3.1. O teste Wilcoxon Rank Sum Test (ou teste U de Mann-Whitney) foi aplicado adicionalmente para comparar par a par as métricas filogenéticas entre tipologias, objetivando verificar se encontramos significâncias não captadas nas comparações das médias pelo Kruskal-Wallis e teste Dunn. A comparação da riqueza total de espécies por tipologia vegetacional foi feita através do Teste de Poisson com o pacote “exactci” (FAY, 2010) no software R versão 3.3.1.

2.8 Sinal Filogenético

Para testar o sinal filogenético dos traços altura máxima e diâmetro máximo como indicativo de conservantismo nas linhagens evolutivas dentro de cada tipologia de Floresta Atlântica do presente estudo nós utilizamos três métodos: função “aotf” do Phylocom 4.2, K de Blomberg e Lambda de Pagel. Diante do fato que não tínhamos disponíveis os valores de traços para algumas espécies de cada tipologia, nós conduzimos os testes de sinal filogenético a partir de um pool de 168 espécies para a Floresta de Galeria (66,4 % de seu pool total de 253 espécies), 359 para a Floresta Ombrófila (87,3 % de seu pool total de 411 espécies) e 223 para a Floresta Semidecídua Submontana (75,3 % de seu pool total de 296 espécies). Primeiramente, nós construímos um arquivo “sample”, contendo os valores de altura e diâmetro máximo dos indivíduos por subparcelas de cada área de estudo e posteriormente calculamos a partir daí os valores máximos de ambos os traços para cada espécie dentro de cada tipologia. Os detalhes interpretativos e metodológicos dos três métodos utilizados para

testar o sinal filogenético estão na sessão “Sinal Filogenético” do Material e Métodos do Capítulo I.

2.9 Relações variáveis ambientais e filogenia

2.9.1 Pré-processamento dos dados

As análises para testar as relações entre as variáveis ambientais e as métricas filogenéticas foram conduzidas seguindo os seguintes passos:

1º) teste de normalidade por avaliação preliminar de resíduos através de LM (Linear models) e do teste Shapiro-Wilk no software R, versão 3.3.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016).

2º) teste de correlação das variáveis preditivas por meio da correlação de Pearson (HINKLE; WIERSMA; JURIS, 2003; LEGENDRE; LEGENDRE, 2012) para verificar quais variáveis preditivas (variáveis ambientais e riqueza de espécies) poderiam ser utilizadas no mesmo modelo (Tabela S1, MATERIAL SUPLEMENTAR; fim do texto), evitando problemas de multicolinearidade (DORMANN et al., 2013; GOTELLI; ELLISON, 2011). O teste foi feito com o pacote “PerformanceAnalytics” (PETERSON; CARL, 2014) no software R, versão 3.3.0.

3º) teste de linearidade através dos testes Kolmogorov-Smirnov e Cramér-Von Mises (CvM) a nível alfa $p < 0,05$ (LIN; WEI; YING, 2002). Estes testes verificam se a relação entre a variável dependente e as preditivas é linear. Caso algum desses testes aponte valor abaixo do alfa estabelecido para a relação entre alguma das variáveis ambientais (preditivos) e a métrica filogenética em questão, transformações (p.ex. log, raiz quadrada) e adequações dos dados para o ajuste do modelo à função linear são feitas (BORCARD; GILLET; LEGENDRE, 2011; CRAWLEY, 2012; GOTELLI; ELLISON, 2011; LIN; WEI; YING, 2002). Os dois testes foram realizados com o uso do pacote “gof” (HOLST, 2014) no software R, versão 3.3.0.

4º) teste de autocorrelação espacial das variáveis utilizadas para os melhores modelos selecionados por Akaike (Akaike information criterion) foram conduzidos de acordo com o proposto por Legendre e Fortin (LEGENDRE; FORTIN, 1989), Borcard, Gillet e Legendre (2011) e Legendre e Legendre (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012) através do teste de autocorrelação espacial I de Moran (*Moran's I*), conduzido através dos pacotes “lctools” (KALOGIROU, 2015) e “ncf” (BJORNSTAD, 2016). O nível alfa assumido para significância de autocorrelação espacial foi $p < 0,05$. Primeiramente

foram convertidas as coordenadas geográficas (latitude-S e longitude-W) para coordenadas UTM através do site RCN (Yellowstone Research Coordination Network) (<http://www.rcn.montana.edu/resources/converter.aspx>).

Após isso rodamos um modelo linear (LM) para os modelos a serem testados para as hipóteses deste estudo, o qual foi inserido na sintaxe do I de Moran no software R, versão 3.3.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016). A decisão do modelo de regressão adequado perante presença significativa de autocorrelação de dados (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012) seguiu a abordagem definida por Dormann et al. (2007). Assim, quando os dados são autocorrelacionados a função “corExp” do pacote “nlme” (PINHEIRO et al., 2016) é adicionada na sintaxe do modelo final, corrigindo tal viés e fornecendo valor de p não enviesado (BORCARD; GILLET; LEGENDRE, 2011; PINHEIRO; BATES, 2000).

5°) modelo final: visto que não encontramos autocorrelação espacial significativa nos melhores modelos selecionados por Akaike, conforme verificado por um LM com a sintaxe para o I de Moran (vide item 4° acima), nós utilizamos GLM (Generalized linear model = Modelo linear generalizado) para regressões simples (p.ex: altitude (preditiva) versus riqueza de espécies (dependente)) e GLMM (Generalized Linear Mixed Models = Modelos Lineares generalizados mistos) para regressões múltiplas (vide detalhes na próxima subseção, 2.3.3.2).

2.9.2 Seleção e construção dos melhores modelos

Devido a restrição de multicolinearidade entre algumas variáveis preditivas (Tabela S1, MATERIAL SUPLEMENTAR) foram construídos dois tipos de modelos globais para seleção do melhor modelo por Akaike (Akaike Information Criterion of the Second Order (AICc) = Critério de informação Akaike da segunda ordem), relacionando as variáveis climáticas (preditivas) e os parâmetros filogenéticos (Tabela 5; 1° modelo global incluiu como preditivas: temperatura média anual, precipitação anual, riqueza de espécies e tipologia; 2° modelo global: temperatura máxima do mês mais quente, precipitação do mês mais úmido, riqueza de espécies e tipologia). As seleções por Akaike foram concebidas através pacote “MuMIn” (BARTON, 2016) no software R, versão 3.3.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016).

Consideramos como o melhor modelo aquele com menor valor de AICc e delta menor que dois, o qual garante que tal modelo se ajuste com alta precisão aos dados,

recebendo total suporte empírico (BURNHAM; ANDERSON, 2002). A categoria “type” foi também incluída entre as preditivas nos modelos para verificar se as tipologias de Floresta Atlântica neste estudo influenciam os parâmetros filogenéticos e riqueza de espécies. Visto que as variáveis altitude e distância do oceano apresentaram alta correlação com as demais variáveis preditivas (Tabela S1, MATERIAL SUPLEMENTAR) foram construídos modelos separados de regressão simples para testar a relação delas com as variáveis dependentes (filogenia e riqueza de espécies).

Os melhores modelos selecionados por Akaike (Tabela 5) a partir dos dois modelos globais foram construídos com GLMM a partir do pacote “lme4” (BATES et al., 2015), o qual mostrou o melhor ajuste e distribuição de resíduos dentre os métodos de regressão testados. Contudo, as relações significativas extraídas desses melhores modelos e mostradas em gráficos de dispersão nos resultados foram concebidas a partir de GLM, uma vez que este método apresentou melhor ajuste dos resíduos ao modelo e maior estabilidade do que GLMM. O GLMM apresentou nesses casos elevada proporção de autovalores, ocasionando falhas de convergência nos seus algoritmos, um problema que pode ser comum em aplicações biológicas quando há um considerável número de fatores no modelo, mas o tamanho amostral não é suficiente para tal quantidade de fatores (THIELE; MARKUSSEN, 2012). Entretanto, não nos foi possível resolver essas falhas com os ajustes descritos na literatura estatística (BOLKER et al., 2009; CHENG et al., 2010).

Apesar das falhas em GLMM, diante da constatação da ausência de autocorrelação espacial nos modelos exibidos graficamente nos resultados, o GLM pode ser aplicado invés do GLMM, visto que sua restrição neste quesito ocorre apenas quando há agrupamentos de grandes resíduos do mesmo sinal, indicando que a autocorrelação não foi completamente resolvida (DORMANN et al., 2007). Pelo mesmo motivo foi aplicado GLM para testar as relações das preditivas altitude e distância do oceano com a riqueza de espécies e com todos os parâmetros filogenéticos.

Como nos melhores modelos selecionados a partir dos dois modelos globais (Tabela 5) a riqueza de espécies influenciou significativamente a redução de MNTD, devido ao fato destas variáveis serem altamente correlacionadas (WEBB et al., 2002), nós utilizamos o tamanho efetivo padrão (standard size effect – ses) de MNTD, o qual corrige o efeito da riqueza (KEMBEL et al., 2010), para testar se esta relação se mantém mesmo após tal correção. Adicionalmente, aplicamos o teste de Correlação de Spearman no software R versão 3.3.1 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016) para

verificar o grau de correlação entre MNTD sem tamanho efetivo padrão e a riqueza de espécies.

A significância das relações encontradas com os modelos de regressão foi obtida com o uso de ANOVA tipo II (com alfa de decisão $p < 0,05$) do pacote “car” (FOX; WEISBERG, 2010) no software R, versão 3.3.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016), visto que nela cada efeito é ajustado para todos os outros termos, exceto aqueles com o efeito sendo testado, ordenando todos com igual probabilidade de se tornarem significantes (LANGSRUD, 2003). Os gráficos das regressões foram construídos com o pacote “lattice” (SARKAR, 2008).

3 RESULTADOS

Os escores do eixo 1 da NMDS resultaram em significativa separação florística da Floresta Semidecídua Submontana para Floresta de Galeria e a Floresta Ombrófila (Figura 1; teste Dunn a posteriori ($p < 0.05$) ao Kruskal-Wallis ($H=10,71$, $p=0.004$)). Mas o eixo 2 não apresentou diferença significativa em nenhuma das comparações par a par dos escores de cada tipologia (Kruskal-Wallis ($H=0,313$, $p=0.850$)). O “stress” de 0.209 para tal NMDS nos mostra que a configuração da análise e os resultados fornecidos são confiáveis e robustos. O resultado da ANOSIM (Análise de similaridade) confirmou exatamente as mesmas diferenças encontradas na NMDS (Tabela 1). Contrariamente, todas as tipologias foram florísticamente distintas em direção as terminais da árvore filogenética, visto o turnover filogenético significativamente entre todos os pares de tipologias para bNTI (PA) não pesado e betaNTI (N) pesado pela abundância entre Floresta Ombrófila e Galeria (Tabela 2). Entretanto, nenhuma par de tipologias diferiu do esperado ao acaso para ambos os cálculos de betaNRI (Tabela 2), relativo a árvore filogenética como um todo.

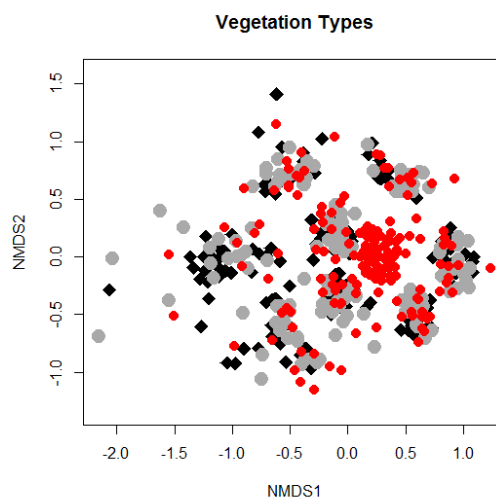


Figura 1: NMDS pesada pela abundância das espécies por subparcelas das tipologias vegetacionais de Florestas Atlânticas Brasileiras nos Estados da Bahia e Minas Gerais. Os símbolos pretos, cinza e vermelho são Florestas Ombrófila, Galeria e Semidecídua Submontana, respectivamente.

Tabela 1: ANOSIM (Análise de Similaridade) entre tipologias vegetacionais de Florestas Atlânticas Brasileiras em Minas Gerais e Bahia. Os valores correspondem à comparação par a par pela estatística R. A diferença entre a Floresta Semidecídua Submontana e as outras duas tipologias foi significativa ($p = 0.0001$). Mas não houve diferença significativa entre Floresta de Galeria e Floresta Ombrófila ($p = 0.161$). R Global da análise = 0.058.

	0 OMB	GAL	SEMI
OMB	0	0.004	0.099
GAL	0.004	0	0.068
SEMI	0.099	0.068	0

OMB = Floresta Ombrófila; GAL = Floresta de Galeria; SEMI = Floresta Semidecídua Submontana

Tabela 2: Filobeta-diversidade entre Florestas Atlânticas nos Estados da Bahia e Minas Gerais.

	bNRI (N)	bNRI (PA)	bNTI (N)	bNTI (PA)
OMB X GAL	-0.46	-0.54	-3.64	-10.21
OMB X SEMI	-0.05	-0.17	-1.76	-5.72
SEMI X GAL	0.10	0.03	-0.29	-2.15

OMB = Floresta Ombrófila; GAL = Floresta de Galeria; SEMI = Floresta Semidecídua Submontana; bNRI e bNTI beta Índice de parentesco líquido) e beta Índice do táxon mais próximo, respectivamente. As letras N e PA que aparecem entre parêntesis significam respectivamente que os parâmetros foram calculados baseados no peso da abundância e na presença ou ausência dos táxons. A significância estatística dos valores é considerada quando são menores que -1.96 (alto turnover filogenético) ou maiores que 1.96 (baixo turnover filogenético).

Todas as variáveis climáticas e físicas (altitude e distância do oceano) diferiram significativamente dentro e entre as tipologias florestais (Tabela 3), apresentando significativas tendências opostas em variáveis climáticas e físicas entre a Floresta de Galeria e a Ombrófila, que formaram distintos gradientes ambientais, tendo a Floresta Semidecídua Submontana como um gradiente intermediário entre elas (Tabela 3). A tipologia Floresta de Galeria destacou-se das demais por suas menores médias para temperatura anual e do mês mais quente (Tabela 3) e maior média para precipitação anual, distância do oceano e altitude.

A riqueza total de espécies diferiu significativamente entre todas as tipologias (Tabela 4). Dentre os parâmetros filogenéticos (Tabela 4), MPD foi significativamente diferente entre Florestas Ombrófila e Floresta de Galeria e entre Floresta Semidecídua Submontana e Floresta de Galeria, sendo o MPD menor para Floresta de Galeria; NTI diferiu significativamente entre Semidecídua Submontana e Floresta de Galeria, sendo menor na Floresta de Galeria, enquanto a Semidecídua mostrou maior NTI em relação às demais (Tabela 4) indicando tendência ao agrupamento filogenético.

O menor valor observado para MPD na Floresta de Galeria comparado às demais tipologias indica tendência ao agrupamento de suas espécies por toda extensão da árvore filogenética relativa aos clados mais antigos, visto seu menor tempo evolutivo na formação destes clados. Todas as tipologias apresentaram NTI significativamente diferente de zero (Tabela 4), mas na Floresta de Galeria mostrou sobredispersão filogenética de suas espécies. Além disso, em comparação par a par, o NRI (diferentemente do resultado por Kruskal-Wallis, Tabela 4) da Floresta de Galeria é menor comparado a Floresta Semidecídua ($U=14378,00$, $p=0,03$) e Floresta Ombrófila ($U=12691,00$, $p=0,04$) e o NTI menor comparado à Floresta Semidecídua ($U=9999$, $p=0,001$), salientando tal sobredispersão. O NRI também foi significativamente diferente de zero em todas as tipologias (Tabela 4). O maior MPD na Floresta Semidecídua comparado à Floresta de Galeria (Tabela 4) evidenciou sua tendência à sobredispersão, congruente com seu menor NRI ($U=14378,00$, $p=0,03$).

A diversidade filogenética (sesPD) apenas não diferiu significativamente entre Florestas Ombrófila e Semidecídua (Tabela 4). Além disso, os valores de sesPD que indicaram maior sobredispersão filogenética foram em Florestas de Galeria e os valores de sesPD que indicaram maior agrupamento filogenético foram em Florestas Ombrófilas (Tabela 4). As Florestas Semidecíduas Submontanas mostraram o segundo maior agrupamento em sesPD, se colocando numa posição intermediária entre as outras duas tipologias (Tabela 4).

Tabela 3: Médias dos parâmetros climáticos e físicos de tipologias vegetacionais de Florestas Atlânticas Brasileiras em Minas Gerais e Bahia.

	OMB	GAL	SEMI	H
Tmean ¹	24.6 ^a	21.5 ^c	23.4 ^b	423.96*
Tmax ¹	30.8 ^b	29.7 ^c	32.1 ^a	372.86*
Panual ¹	1.079 ^c	1.205 ^a	1.132 ^b	122.45*
Pmum ¹	24.4 ^a	21.5 ^c	23.4 ^b	423.96*
Dist.oc ¹	30 ^c	437.9 ^a	251.7 ^b	420.84*
Altit. ¹	50.3 ^c	807.18 ^a	283.9 ^b	420.84*

H = Teste Kruskal-Wallis. Valores de cada categoria seguidos por letras distintas nas categorias seguintes mostram que houve diferença significativa nas variáveis entre as tipologias vegetacionais pelo teste Dunn (a posteriori). * p<0.0001; ¹ significativamente diferente de zero pelo Wilcoxon Rank Signed Test quando cada variável foi testada separadamente para cada tipologia e para o conjunto total com todas as tipologias; OMB = Floresta Ombrófila; GAL = Floresta de Galeria; SEMI = Floresta Semidecídua Submontana; Altit. = altitude das áreas de estudo em metros; Dist.oc = distância do oceano das áreas de estudo em quilômetros; Tmean = Temperatura média anual; Panual = Precipitação anual; Tmax = Temperatura máxima do mês mais quente; Pmum = Precipitação do mês mais úmido.

Tabela 4: Médias dos parâmetros filogenéticos e riquezas de espécies por subparcelas de tipologias vegetacionais de Florestas Atlânticas Brasileiras em Minas Gerais e Bahia.

	Ombrófila ^{v s}	Galeria ^{v s}	Semidecídua ^{v t ss}	H	p
MPD	224.09 ^a (9.22)	223.12 ^b (5.89)	224.95 ^a (7.53)	8.39	0.01
MNTD	144.54 ^{ns} (32.06)	142.31 ^{ns} (24.65)	139.28 ^{ns} (29.29)	5.58	0.06
NRI	-0.44 ^{ns} (1.05)	-0.30 ^{ns} (0.79)	-0.48 ^{ns} (0.93)	2.17	0.33
NTI	0.01 ^a (1.01)	-0.12 ^a (0.88)	0.27 ^b (1.13)	10.92	0.04
sesPD	-0.27 ^a (0.98)	0.18 ^b (0.77)	-0.12 ^a (1.04)	19.28	<0.0001
Riqueza	411 ^a (7.70)	253 ^c (6.27)	296 ^b (3.98)	-	-

OMB = Floresta Ombrófila; GAL = Floresta de Galeria; SEMI = Floresta Semidecídua Submontana; MPD (Distância média aos pares), MNTD (Distância média do táxon mais próximo), NRI (Índice de parentesco líquido), NTI (Índice do taxon mais próximo), sesPD (tamanho efetivo padrão da diversidade filogenética) e Riqueza (Riqueza de espécies). MPD e MNTD são representados em milhões de anos. H = Teste Kruskal-Wallis. Valores de cada categoria seguidos por letras distintas nas categorias seguintes indicam diferença significativa nas variáveis entre as tipologias vegetacionais pelo teste Dunn (a posteriori), enquanto valores das categorias seguidos por ^{ns} indicam ausência de diferença. ^v e ^t representam NRI e NTI significativamente diferentes de zero pelo Wilcoxon Rank Signed Test e Teste t – Uma amostra, respectivamente; ^s e ^{ss} representam sesPD significativamente diferente de zero pelo Wilcoxon Rank Signed Test e Teste t – Uma amostra, respectivamente. A riqueza total de espécies entre tipologias foi comparada par a par pelo Teste de Poisson. Os valores entre parêntesis representam os desvios padrões.

Nas análises das relações entre os parâmetros filogenéticos e os climáticos e físicos (altitude e distância do oceano) os melhores modelos construídos a partir da seleção dos dois modelos globais (Tabela 5) mostraram que a riqueza de espécies diminui com o aumento da temperatura do mês mais quente (Figura 2), com o aumento da precipitação (Figura 3) e com a elevação da altitude (Figura 4). O MPD mostrou tendência no aumento da sobredispersão filogenética com o aumento da temperatura do mês mais quente (Figura 5). Contudo, o MPD reduziu significativamente com o aumento da altitude, tendendo ao agrupamento filogenético (Figura 6).

Tabela 5: Melhores modelos obtidos por Akaike (AICc) para as relações das variáveis climáticas e físicas (altitude e distância do oceano) sobre com os parâmetros filogenéticos e a riqueza de espécies para Florestas Atlânticas Brasileiras.

1º modelo	Interc.	Tmean	Panual	Riq.	type	df	AICc	Weight
MPD	189.2	1.426			+	5	3245.8	0.137
NRI	1.600	-0.070		-0.024		4	1257.2	0.283
MNTD	-316.40	29.440	-0.130	-2.917	+	7	4464.3	0.908
NTI	19.070	-0.942	0.003		+	6	1338.9	0.664
sesPD	0.065	-0.086	0.001	-0.012		5	1277.9	0.351
Riqueza	3.807		-0.000	-	+	4	3167.2	0.401

2º modelo	Interc.	Pmum	Tmax	Riq.	type	df	AICc	Weight
MPD	195.9		0.911			3	3242.0	0.308
NRI	3.258		-0.105	-0.026		4	1254.7	0.480
MNTD	-739.50	-0.947	34.580	-2.862	+	7	4232.6	1
NTI	33.100	0.028	-1.208		+	6	1341.0	0.711
sesPD	-0.730	0.004		-0.013		4	1278.9	0.270
Riqueza	12.190	0.004	-0.327	-	+	5	3156.9	0.700

Variáveis dependentes: MPD (Distância média aos pares), MNTD (Distância média do táxon mais próximo), NRI (Índice de parentesco líquido), NTI (Índice táxon mais próximo), sesPD (tamanho efetivo padrão da diversidade filogenética) e Richness (Riqueza de espécies). Variáveis preditivas: Riqueza = riqueza de espécies; Altit. = altitude das áreas de estudo em metros; Dist.oc = distância do oceano das áreas de estudo em quilômetros; Tmean = Temperatura média anual; Panual = Precipitação anual; Tmax = Temperatura máxima do mês mais quente; Pmum = Precipitação do mês mais úmido; type = tipologias vegetacionais; df = degrees of freedom (graus de liberdade); Interc. = intercepto. Os valores em negrito são para destacar as variáveis preditivas que se relacionaram significativamente às dependentes. A relação significativa entre Riqueza e MNTD encontrada na seleção dos dois tipos de modelo (1º e 2º) de Akaike foi adicionalmente testada utilizando-se sesMNTD (tamanho efetivo padrão negativo de MNTD), visto que o MNTD sem esta correção é altamente correlacionado com Riqueza (detalhes no Material e Métodos e Resultados).

Nos dois modelos de Akaike para MNTD (1º e 2º; Tabela 5), esta variável foi negativamente influenciada pela riqueza de espécies, tendo sido observada entre estas variáveis uma alta correlação negativa ($r = -0.65$, $p < 0.0001$). Diante disso, nós testamos novamente esta relação utilizando o sesMNTD e não encontramos relação significativa dele com a riqueza de espécies (GLM-gaussian: $F=0.06$, $p=0.938$). O NTI diminuiu com a distância do oceano (Figura 7), tendendo ao agrupamento filogenético. A diversidade filogenética medida como sesPD aumentou significativamente com a altitude e distância do oceano (Figuras 8 e 9, respectivamente), indicando nestes casos o aumento desta diversidade relativa à espécies mais distantes filogeneticamente.

O teste do sinal filogenético conduzido por três diferentes métodos evidenciou que os traços funcionais altura máxima e diâmetro máximo em cada tipologia florestal apresentaram sinal significativo em pelo menos um dos métodos utilizados (Tabela 6), indicando conservantismo destes traços em linhagens evolutivas. O conservantismo de ambos os traços se mostrou maior na Floresta Ombrófila, visto que eles apenas não

apresentaram sinal filogenético pelo teste feito com Phylocom. Assim, esta tipologia mostrou maior frequência de resultados que mostram conservantismo através dos três métodos. Adicionalmente, observamos que os dois traços possuem significativa correlação positiva nas três tipologias (Tabela 7). Entretanto, ao comparar os valores médios dos dois traços entre as tipologias (Tabela 7), encontramos que a altura máxima é maior na Floresta Semidecídua Submontana ($H=9.24$, $p=0.009$, $Dunn = p<0.05$) e o diâmetro máximo não diferiu entre as tipologias ($H=4.64$, $p=0.09$).

Tabela 6: Teste do sinal filogenético para os traços altura máxima e diâmetro máximo em cada uma das três tipologias de Floresta Atlântica do presente estudo. Estes traços foram testados através de três métodos: função “aotf” do pacote Phylocom 4.2, K de Blomberg e λ de Pagel.

		10.000 rand.					
		Phylocom		K de Blomberg		λ de Pagel	
		VarContr	p	K	p	lambda	p
GAL	Hmax	3.075	0.472	0.355	0.247	1.0007	<0.0001
	Dmax	4.783	0.034	0.363	0.003	0.996	<0.0001
OMB	Hmax	2.604	0.296	0.253	0.002	1.00007	<0.0001
	Dmax	10.075	0.366	0.244	0.002	0.999	<0.0001
SEMI	Hmax	3.741	0.227	0.240	0.150	1.0001	<0.0001
	Dmax	6.712	0.004	0.254	0.004	1.0002	<0.0001

OMB = Floresta Ombrófila; GAL = Floresta de Galeria; SEMI = Floresta Semidecídua Submontana; 10.000 rand. = indica que foram utilizadas 10.000 aleatorizações em todos os testes feitos com os três métodos; p em cada método indica a significância do sinal filogenético, sendo que valores não diferentes de zero indicam que não há sinal diferente do esperado ao acaso.

Tabela 7: Comparação dos valores médios dos traços altura máxima e diâmetro máximo entre as três tipologias de Floresta Atlântica do presente estudo.

	GAL	SEMI	OMB
Médias			
Hmax	14.62 ^a	16.16 ^b	14.05 ^a
Dapmax	18.42 ^{ns}	20.55 ^{ns}	19 ^{ns}
Spearman (r)			
	0.86*	0.87*	0.86*

OMB = Floresta Ombrófila; GAL = Floresta de Galeria; SEMI = Floresta Semidecídua Submontana; Valores de cada categoria seguidos por letras distintas nas outras categorias indicam diferença significativa e por n.s que não houve diferença significativa; * = $p<0.0001$ para correlação de Spearman.

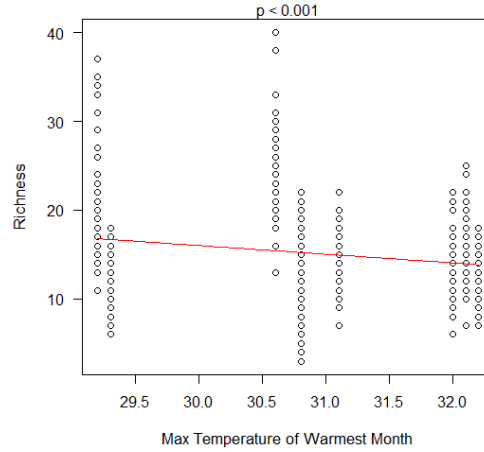


Figura 2: Relação entre riqueza de espécies e temperatura máxima do mês mais quente para Florestas Atlânticas Brasileiras. GLM-quasipoisson: $p = 0.0001$.

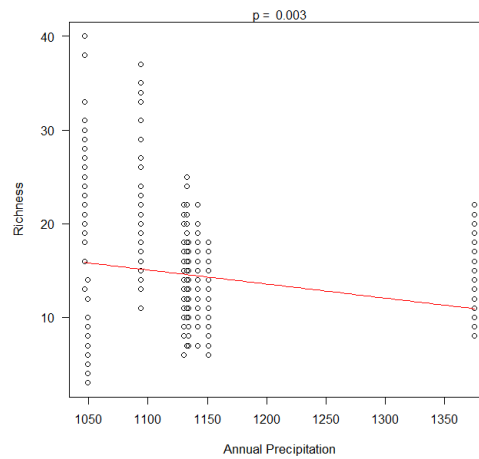


Figura 3: Relação entre riqueza de espécies e precipitação anual para Florestas Atlânticas Brasileiras. GLM-quasipoisson: $p = 0.003$.

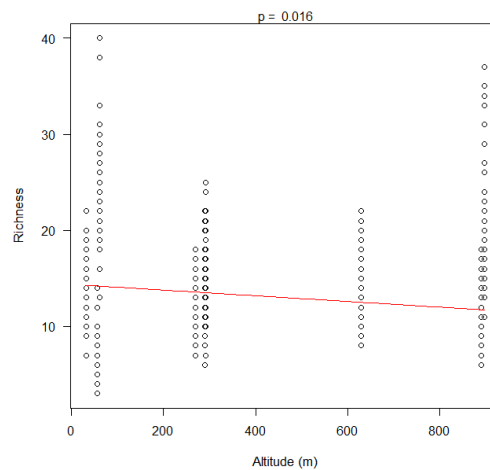


Figura 4: Relação entre riqueza de espécies e altitude para Florestas Atlânticas Brasileiras. GLM-poisson: $p = 0.01$.

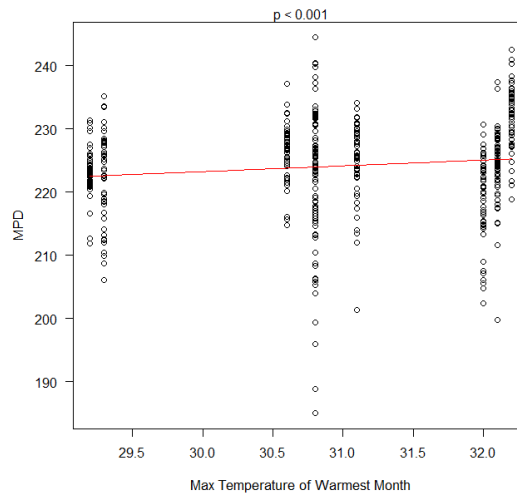


Figura 5: Relação entre MPD (Distância média aos pares) e temperatura máxima do mês mais quente para Florestas Atlânticas Brasileiras. GLM-gaussian: $p = 0.0005$. O.b.s: MPD foi submetido à transformação Box Cox para melhor ajuste dos resíduos ao modelo.

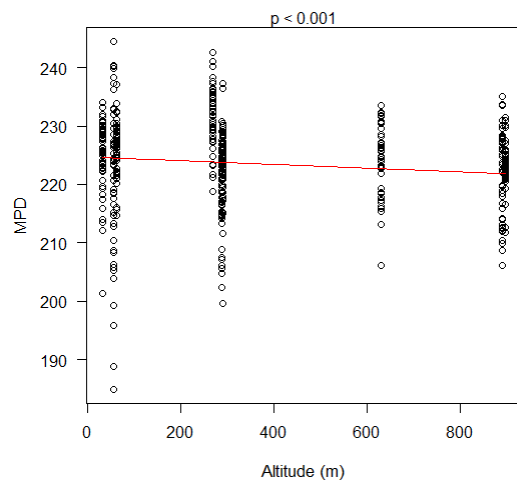


Figura 6: Relação entre MPD (Distância média aos pares) e altitude para Florestas Atlânticas Brasileiras. GLM-gaussian: $p = 0.0005$. O.b.s: MPD foi submetido à transformação Box Cox para melhor ajuste dos resíduos ao modelo.

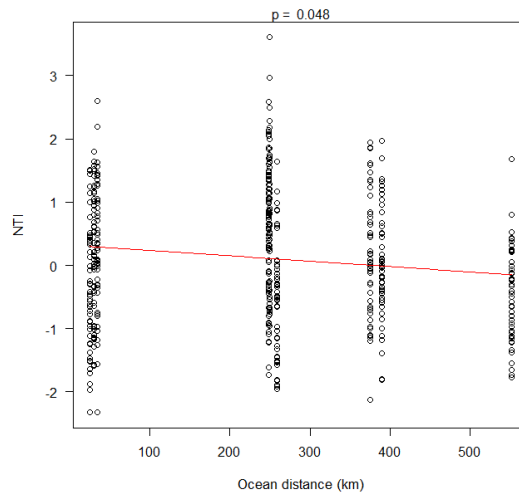


Figura 7: Relação entre NTI (Índice táxon mais próximo) e Distância do Oceano para Florestas Atlânticas Brasileiras. GLM-gaussian: $p = 0.04$.

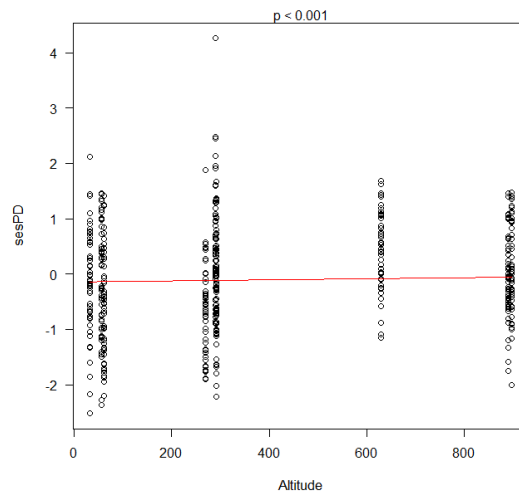


Figura 8: Relação entre sesPD (tamanho efetivo padrão da diversidade filogenética) e Altitude para Florestas Atlânticas Brasileiras. GLM-gaussian: $p = 0.0001$.

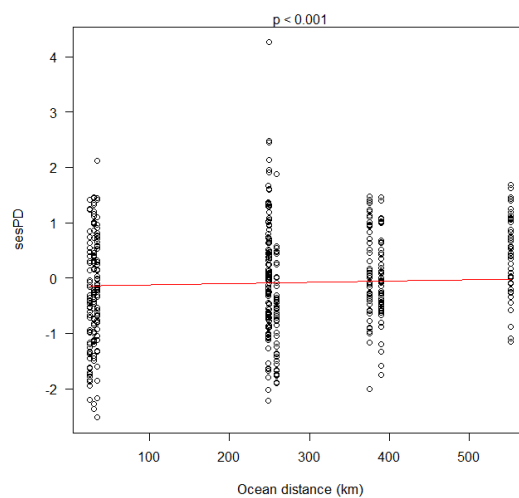


Figura 9: Relação entre sesPD (tamanho efetivo padrão da diversidade filogenética) e Distância do Oceano para Florestas Atlânticas Brasileiras. GLM-gaussian: $p < 0.0001$.

4 DISCUSSÃO

Foram observadas diferenças significativas entre as tipologias de Floresta Atlântica em que a comparação foi embasada em abundância das espécies por subparcelas (NMDS e ANOSIM) apenas entre a Floresta Semidecídua Submontana e a Floresta de Galeria e Floresta Ombrófila, mas não houve diferença significativa entre as duas últimas (Figura 1; Tabela 1). Contudo, o gráfico da NMDS não mostra visualmente separações claras entre as tipologias, tendo as diferenças significativas sido observadas de fato apenas estatisticamente. Por outro lado, houve um turnover filogenético significativamente alto entre todas as nossas tipologias florestais estudadas em direção ao topo da árvore filogenética (betaNTI (Tabela 2), mostrando que são compostas por espécies distantes de linhagens mais recentes na história evolutiva. Contudo, não foi observado turnover filogenético significativo em nenhum dos dois valores (i – ponderado pela abundância e ii - baseado em presença e ausência dos táxons) com relação aos nós basais da árvore filogenética (betaNRI).

O mais alto turnover filogenético foi observado entre a Floresta de Galeria e a Ombrófila (Tabela 2), evidenciando que as linhagens e origens de suas espécies são muito distintas. O turnover entre a Floresta Ombrófila e a Semidecídua, embora tenha evidenciado entre elas uma tendência a sobredispersão filogenética, foi o mais baixo dentre as três comparações par-a-par pela filobetadiversidade (Tabela 2), sugerindo que apesar disso, estas tipologias possuem floras de origens mais comuns do que os outros dois pares de tipologias. Já a relação filogenética entre a Floresta Ombrófila e Semidecídua mostrou uma posição intermediária.

Os contrastantes resultados no grau de dissimilaridade entre a Floresta de Galeria e a Ombrófila, evidenciados nas comparações baseadas nas duas abordagens distintas (NMDS/ANOSIM e filobetadiversidade), ressaltam a importância de diferentes métodos como, por exemplo, a filogenia, para mostrar diferenças entre comunidades ou tipologias que não poderiam ser preditas apenas com base em abundância, presença e ausência e composição florística (DUARTE et al., 2014; GIEHL; JARENKOW, 2015). Embora, o índice betaNTI fornecido pela função COMDISTNT possua certa sensibilidade quanto à separação de nós terminais (DUARTE et al., 2014), o que pode ter influenciado nossos resultados ao menos um pouco, outros estudos analisando a filobetadiversidade entre tipologias de Floresta Atlântica brasileira também encontraram separação delas em direção às terminais da árvore filogenética (DUARTE et al., 2014; GASTAUER et al., 2015). Assim, a ausência de turnover filogenético significativo

observada para betaNRI indica a sensibilidade da função COMDIST utilizada para o seu cálculo na separação filogenética das tipologias de estudo quando consideradas linhagens de nós basais da árvore filogenética (DUARTE et al., 2014), congruentemente com o cenário de uma origem biogeográfica comum na história evolutiva de diferentes tipologias de Florestas Atlânticas (MORLEY, 2000; MORRONE, 2001; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000).

As diferenças climáticas da Floresta de Galeria em relação às outras duas tipologias (Tabela 3), associadas a sua maior tendência ao agrupamento filogenético entre espécies de clados basais demonstrada por seu MPD significativamente menor (Tabela 4), congruente com a observada redução de MPD com altitude para o conjunto total (Figura 6), pode ser devido a sua altitude mais elevada. Em altitudes mais elevadas, as condições ambientais são mais extremas, exibindo, por exemplo, temperatura mais baixa (BACHMAN et al., 2012; DUARTE; PRIETO; PILLAR, 2012; JIMÉNEZ-CASTILLO; WISER; LUSK, 2007), maior precipitação e vento mais incidente (MCCAIN; GRYTNES, 2010), e suas espécies são adaptadas funcionalmente a essas condições. Congruentemente, no conjunto total as variáveis de temperatura, principalmente a média anual, apresentaram significativa correlação negativa com altitude (TABELA S1 do MATERIAL SUPLEMENTAR). Nós também encontramos para o conjunto total que a riqueza de espécies reduziu significativamente com a altitude (Figura 5), conforme observado em outros estudos em Florestas Tropicais (AIBA; TAKYU; KITAYAMA, 2005; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; ROMDAL; GRYTNES, 2007; SLIK et al., 2009) e com a precipitação média anual (AUBRY-KIENTZ et al., 2015)

Diante do turnover filogenético significativamente alto da Floresta de Galeria em relação às outras tipologias (Tabela 2), essa adaptação à maior altitude pode também ter evoluído independentemente em linhagens que conservaram seus traços (Tabela 6). O fato da Floresta de Galeria ser composta tipicamente por um mosaico compartilhado de espécies das Florestas Amazônica e Atlântica adaptadas, por exemplo, aos seus solos com alta umidade (OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 1995), possivelmente aumenta a chance de uma filtragem ambiental sobre várias linhagens filogenéticas com traços conservados. Essa possível filtragem sobre várias linhagens, então aumentaria a diversidade filogenética local com o aumento da altitude, conforme encontrado também por Slik et al. (2009) numa Floresta Tropical em Borneo e Tallents et al. (2005) numa Floresta Ombrófila na Tanzânia.

Concomitantemente, a Floresta de Galeria também exibiu a maior tendência à sobredispersão devido ao seu menor NRI, NTI e à maior diversidade filogenética (sesPD) para espécies distantemente aparentadas (Tabela 4). A diversidade filogenética desta tipologia associada à sua maior altitude coincidiu com o aumento da diversidade filogenética com a altitude para o conjunto total (Figura 8). Essa sobredispersão denota a atuação de interações negativas, sendo que a maior disponibilidade hídrica decorrente da maior precipitação, como nesta tipologia, favorece um aumento mais equitativo em biomassa das árvores (COMITA; ENGELBRECHT, 2009; TOLEDO et al., 2011), promovendo repelência filogenética entre as espécies próximas (NTI). Tal repelência pode ser proveniente de interações competitivas (CAVENDER-BARES et al., 2004) ou efeito dependente de densidade oriundo da atuação de herbívoros (BECERRA, 2007; GILBERT; HUBBELL; FOSTER, 1994), que tende a aumentar a intensidade com a umidade (VAN BAEL; BRAUN, 2005).

Na Floresta Semidecídua Submontana, a maior tendência à sobredispersão observada para os nós mais basais (MPD) quando comparada as outras tipologias (Tabela 4) foge da expectativa de que isso seria mais provável entre clados com divergência evolutiva mais recente dentro de uma tipologia vegetacional (DUARTE et al., 2014), visto principalmente que nós basais (MPD) remeteriam à ancestralidade comum entre as linhagens filogenéticas de distintas tipologias de Floresta Atlântica (DUARTE et al., 2014; MORRONE, 2001; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000). Uma das possíveis causas para esta sobredispersão pode ser devido ao gradiente ambiental intermediário observado nesta tipologia, o qual pode prover uma disponibilização mais homogênea de recursos, causando uma repelência filogenética quando esses recursos ficam limitados e ressaltando a maior importância de interações negativas dependentes de densidade ou competição na montagem de suas comunidades (CAVENDER-BARES et al., 2009; GASTAUER; MEIRA-NETO, 2014; GIEHL; JARENKOW, 2015).

Já o agrupamento observado no topo da árvore filogenética (NTI) da Floresta Semidecídua, também encontrado por Duarte et al. (2014), é mais provável ter sido resultado de uma filtragem ambiental ocasionada por sua maior temperatura do mês mais quente, a qual selecionaria espécies filogenética e funcionalmente similares. O conjunto total, contrariamente, mostrou um aumento da sobredispersão nos clados mais antigos (MPD) com o incremento da temperatura do mês mais quente (Figura 5). A ocorrência de altas temperaturas é um dos principais filtros ambientais para comunidades florestais no presente e com projeções acerca do aumento de sua intensidade num futuro próximo (AUBRY-KIENTZ et al., 2015; CHOAT et al., 2012;

CONDIT et al., 2004; CORLETT, 2011; TOLEDO et al., 2011). Choat et al. (2012) encontrou em seu estudo uma convergência global na vulnerabilidade de florestas de distintos Biomas (mésicos e áridos) em relação à tolerância ao aumento de temperatura ocorrente em secas frequentes (ALLISON et al., 2009), provocando falhas hidráulicas e tendência à embolia nas árvores independente da precipitação média anual.

O gradiente ambiental observado na Floresta Ombrófila, baseado em maior temperatura média anual e mais baixas distância do oceano e altitude (Tabela 3), é influenciado pela localização litorânea das suas três comunidades. Esta localização reflete em constantes altas temperaturas e disponibilidade hídrica ao longo do ano (IBGE, 2012) que selecionam espécies funcionalmente próximas adaptadas a estas pressões ambientais constantes (COMITA; ENGELBRECHT, 2009; CORLETT, 2011; TOLEDO et al., 2011), aumentando assim a observada maior diversidade filogenética (sesPD) constituída por espécies próximas. No entanto, a menor precipitação média observada para esta tipologia foge do esperado para florestas litorâneas (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000). Embora os dados para precipitação obtidos pelo WorldClim para as três Florestas Ombrófilas deste estudo foram extraídos corretamente, nós não conseguimos inferir as possíveis razões para esta peculiaridade na precipitação média de uma tipologia litorânea como esta a não ser uma oscilação climática mais acentuada nas redondezas das nossas áreas de estudo do Sul da Bahia.

Além disso, o maior conservantismo dos traços altura máxima e diâmetro máximo nas linhagens evolutivas da Floresta Ombrófila (Tabela 6) sugere dominância por algumas espécies funcionalmente melhor adaptadas a este ambiente litorâneo. O conservantismo destes traços, relacionados principalmente à expressão da habilidade competitiva das árvores (BERNTSON; WAYNE, 2000; KUNSTLER et al., 2016; PETERSON; SQUIERS, 1995), indica que os traços atuam preponderantemente na definição de sua estrutura filogenética (BLOMBERG; GARLAND; IVES, 2003; KRAFT et al., 2007; MÜNKEMÜLLER et al., 2012; WIENS; GRAHAM, 2005). A habilidade provida por estes traços aos indivíduos pode, porém, variar de acordo com as condições do ambiente (GRACE; TILMAN, 1990; TILMAN, 1988), determinando aqueles indivíduos mais aptos a superar pressões como limitações hídricas (SCHWINNING; KELLY, 2013).

Entretanto, mesmo com o significativo conservantismo da altura e do diâmetro máximos, as espécies próximas foram menos similares que o esperado ao acaso (Tabela 6), indicando que a sobredispersão filogenética também poderia ocorrer como resultado da seleção do ambiente (CAVENDER-BARES et al., 2009) sobre várias linhagens que

se adaptaram às condições específicas de distintos pontos de gradientes ambientais distribuídos ao longo da Floresta Atlântica (DUARTE et al., 2014; GASTAUER et al., 2015; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000).

Apesar dos observados indicativos de significativo conservantismo da altura e do diâmetro máximos, as interpretações com base em testes de sinal filogenético precisam ser cautelosas, levando em consideração a confiabilidade dos valores dos traços e os distintos tamanhos dos pools de espécies das tipologias e a influencia disso nos métodos usados para testar o sinal filogenético. Münkermüller et al. (2012) encontraram nas simulações de seu estudo bons desempenhos para o Lambda de Pagel e K de Blomberg sobre diferentes tamanhos amostrais, havendo mais altos erros do tipo II quando as amostras foram muito pequenas (< 20 espécies). Visto que os pools de espécies de nossas tipologias não são exacerbadamente pequenos (Tabela 4) como referido por estes autores, os resultados nos testes de sinal filogenético podem ser assumidos com uma maior segurança.

No conjunto total, o aumento da distância do oceano foi concomitante com a sobredispersão em direção as terminais da árvore filogenética (NTI) e da diversidade filogenética (sesPD) voltada para espécies mais distantes. A influência em ampla escala das massas oceânicas (BARRY, 2008; COLLINS et al., 2010; MARQUES; SWAINE; LIEBSCH, 2011) no clima local tanto do litoral quanto do interior de um continente (COLLINS et al., 2010; LEGENDRE; LEGENDRE, 2012), provavelmente abrange os gradientes climáticos que observamos nas tipologias vegetacionais (p.ex: OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000). Assim, pressupomos que dentro de cada ponto do gradiente ambiental haveria grupos funcionais de árvores já adaptadas, por exemplo, ao aumento da sazonalidade climática em direção às Florestas Semidecíduas, e à maior influencia de correntes oceânicas frias que tornam o clima mais seco nas Florestas de Tabuleiro (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000).

Neste estudo empreendemos a tentativa de clarificar relações dos fatores climáticos e físicos (altitude e distância do oceano) com a filogenia e riqueza de espécies distribuídas em Florestas Neotropicais Brasileiras. Embora, nossa amostragem possa ser considerada demasiada pequena para assumir uma extrapolação dos padrões que encontramos para a Floresta Atlântica Brasileira num senso amplo, há o suporte de outros estudos (p.ex: (DUARTE et al., 2014; DUARTE; PRIETO; PILLAR, 2012; GASTAUER et al., 2015; GIEHL; JARENKOW, 2015; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000), os quais têm mostrado solidamente a influencia desses fatores na distribuição, riqueza e evolução de suas espécies arbóreas.

No entanto, os estudos acerca da influencia do clima sobre a filogenia e riqueza em florestas brasileiras, de forma geral poderiam ser mais esclarecedores e informativos através de traços funcionais mais voltados à facilitação e eficiência na captura de água como raízes mais superficiais, baixa razão raiz/parte aérea, densidade foliar e alta máxima condutância foliar, por exemplo, em ambientes nos quais o solo próximo à superfície fica saturado durante período de maior disponibilidade hídrica (LEBRIJA-TREJOS et al., 2015; SCHWINNING; KELLY, 2013), como na Floresta Ombrófila. Por outro lado, traços como deciduidade, espessura da casca, raízes mais profundas, baixa condutância foliar e maior área foliar específica refletiriam melhor a estratégia de resistência a condições de solos mais secos em ambientes de temperatura mais elevada (LEBRIJA-TREJOS et al., 2015; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013; SCHWINNING; KELLY, 2013; WESTOBY et al., 2002), como na Floresta Semidecídua Submontana deste estudo.

Assim, visto que os traços de altura e diâmetro aqui descritos são mais voltados à expressão de habilidade competitiva (p.ex: (OLDEMAN, 1990; POORTER, 2001; VINCENT; VINCENT, 1996; WESTOBY et al., 2002), há um incentivo para pesquisas que visem obter os traços mencionados acima que melhor refletem a influência climática sobre comunidades vegetais, e testar se eles são conservados nas linhagens evolutivas das florestas deste estudo, corroborando ou não de fato a importância da filtragem ambiental observada neste estudo.

5 CONCLUSÃO

Os distintos gradientes ambientais observados entre a Floresta de Galeria e a Ombrófila, tendo a Floresta Semidecídua como intermediária, sugerem a influencia das variáveis ambientais baseadas em altitude, distância do oceano, precipitação e temperatura na determinação da estrutura e diversidade filogenética e riqueza de espécies destas tipologias. Esta influencia do ambiente reflete nas adaptações das espécies e estruturas filogenéticas das tipologias, influenciando no alto turnover filogenético observado entre as tipologias.

Os padrões gerais encontrados para o conjunto total com todas as tipologias inclusas em partes refletiram a influencia de particularidades dentro dos gradientes observados nas tipologias. Esses padrões semelhantes podem ser observados no caso da maior temperatura do mês mais quente e maior MPD na Floresta Semidecídua e aumento de MPD com a temperatura do mês mais quente no conjunto total, ambos

indicando que a sobredispersão filogenética de clados basais aumenta com tal temperatura, e agrupamento em MPD com aumento da altitude e o menor MPD e maior altitude na Floresta de Galeria.

Portanto, sugerimos através de nossos resultados a importância de fatores ambientais como fortes modeladores das florestas de nosso estudo em diferentes cenários (gradientes), podendo a heterogeneidade do ambiente também fomentar interações negativas que selecionam espécies melhor adaptadas às condições como disponibilidade hídrica constante e equitativa, como observado nas Florestas de Galeria e Ombrófila.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AB'SABER, A. N. **Os domínios da natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas**. São Paulo: Atêlie Editorial, 2003.

AIBA, S. I.; TAKYU, M.; KITAYAMA, K. Dynamics, productivity and species richness of tropical rainforests along elevational and edaphic gradients on Mount Kinabalu, Borneo. **Ecological Research**, v. 20, n. 3, p. 279–286, 2005.

ALLABY, M.; GARRATT, R. **Biomes of the earth: tropical forests**. New York: Chelsea House, 2006.

ALLISON, I. et al. **The Copenhagen Diagnosis: Updating the World on the Latest Climate Science**. Sydney: UNSW Climate Change Research Centre, 2009.

AUBRY-KIENTZ, M. et al. Identifying climatic drivers of tropical forest dynamics. **Biogeosciences**, v. 12, p. 5583–5596, 2015.

BACHMAN, S. et al. Elevational gradients, area and tropical island diversity: an example from the palms of New Guinea. **Ecography**, v. 27, n. 2004, p. 299–310, 2012.

BALTZER, J. L. et al. Geographical distributions in tropical trees: Can geographical range predict performance and habitat association in co-occurring tree species? **Journal of Biogeography**, v. 34, n. 11, p. 1916–1926, 2007.

BARRY, R. G. **Mountain wheater and climate**. 3. ed. New York: cA, 2008.

BARTON, K. **MuMIn: Multi-Model Inference**., 2016. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/package=MuMIn>>

BATES, D. et al. Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. **Journal of Statistical Software**, v. 67, n. 1, p. 51, 2015.

BECERRA, J. X. The impact of herbivore–plant coevolution on plant community

- structure. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 18, p. 7483–7488, 2007.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed Editora, 2007.
- BELL, C. D.; SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S. The age and diversification of the angiosperms re-revisited. **American journal of botany**, v. 97, n. 8, p. 1296–1303, 2010.
- BENNETT, J. A. et al. Increased competition does not lead to increased phylogenetic overdispersion in a native grassland. **Ecology Letters**, v. 16, n. 9, p. 1168–1176, 2013.
- BERGAMIN, R.; MÜLLER, S.; MELLO, R. Indicator species and floristic patterns in different forest formations in southern Atlantic rainforests of Brazil. **Community Ecology**, v. 13, n. 2, p. 162–170, 2012.
- BERNTSON, G. M.; WAYNE, P. M. Characterizing the size dependence of resource acquisition within crowded plant populations. **Ecology**, v. 81, n. 4, p. 1072–1085, 2000.
- BJORNSTAD, O. N. **ncf: Spatial Nonparametric Covariance Functions**, 2016.
- BLOMBERG, S. P.; GARLAND, T.; IVES, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717–745, 2003.
- BLONDER, B. et al. Linking environmental filtering and disequilibrium to biogeography with a community climate framework. **Ecology**, v. 96, n. 4, p. 972–985, 2015.
- BOLKER, B. M. et al. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 24, n. 3, p. 127–135, 2009.
- BORCARD, D.; GILLET, F.; LEGENDRE, P. Numerical Ecology with R. In: **Numerical Ecology with R**. New York: Springer, 2011. p. 1–7.
- BOYLE, B. et al. The taxonomic name resolution service: an online tool for automated standardization of plant names. **BMC Bioinformatics**, v. 14, n. 1, p. 16, 2013.
- BREMER, B. et al. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 2009.
- BREWER, J. S. Disturbance-mediated competition between perennial plants along a resource supply gradient. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 5, p. 1219–1228, 2011.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. **Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information Theoretic Approach**. 2. ed. New York: Springer, 2002.
- CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, n. 7, p. 693–715, 2009.

- CAVENDER-BARES, J. et al. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. **The American Naturalist**, v. 163, n. 6, p. 823–843, 2004.
- CHENG, J. et al. Real Longitudinal Data Analysis for Real People: Building a Good Enough Mixed Model Jing. **Statistics in Medicine**, v. 29, n. 4, p. 504–520, 2010.
- CHOAT, B. et al. Global convergence in the vulnerability of forest to drought. **Nature**, v. 491, p. 752–755, 2012.
- COLLINS, M. et al. The impact of global warming on the tropical Pacific Ocean and El Niño. **Nature Geoscience**, v. 3, n. 6, p. 391–397, 23 jun. 2010.
- COMITA, L. S. et al. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a Tropical Tree Community. **Science**, v. 329, n. 5989, p. 330–332, 2010.
- COMITA, L. S.; ENGELBRECHT, B. M. J. Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. **Ecology**, v. 90, n. 10, p. 2755–2765, 2009.
- CONDIT, R. et al. Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El Niño dry season. **Journal of Tropical Ecology**, v. 20, p. 51–72, 2004.
- CONNELL, J. H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: DEN BOER, P. J.; ; GRADWELL, G. (Eds.). . Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1971. p. 298–312.
- CORLETT, R. T. Impacts of warming on tropical lowland rainforests. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26, n. 11, p. 606–613, 2011.
- CRAWLEY, M. J. **The R book, 2nd Edition**. Chichester: Wiley, 2012.
- DARWIN, C. **On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life**. London: John Murray, 1859.
- DAWS, M. I. et al. Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panama. **Plant and Soil**, v. 238, n. 1, p. 79–90, 2002.
- DINNO, A. **dunn.test: Dunn’s Test of Multiple Comparisons Using Rank Sums. R package version 1.3.2**, 2016.
- DORMANN, C. F. et al. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: A review. **Ecography**, v. 30, n. 5, p. 609–628, 2007.
- DORMANN, C. F. et al. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. **Ecography**, v. 36, n. 1, p. 027–046, 2013.
- DUARTE, L. D. S. et al. Phylobetadiversity among forest types in the Brazilian Atlantic Forest complex. **PLoS ONE**, v. 9, n. 8, p. 1–10, 2014.
- DUARTE, L. D. S.; PRIETO, P. V.; PILLAR, V. D. Assessing spatial and

environmental drivers of phylogenetic structure in Brazilian Araucaria forests.

Ecography, v. 35, n. 10, p. 952–960, 2012.

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

FARRIOR, C. E. et al. Dominance of the suppressed: Power-law size structure in tropical forests. **Science**, v. 351, n. 6269, p. 2014–2016, 2016.

FAY, M. P. Two-sided Exact Tests and Matching Confidence Intervals for Discrete Data. **The R Journal**, v. 2, n. 1, p. 53–58, 2010.

FINE, P. V. A.; KEMBEL, S. W. Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. **Ecography**, v. 34, n. 4, p. 552–565, 2011.

FOX, J.; WEISBERG, S. **An R companion to applied regression**. Thousand Oaks: Sage, 2010.

FRECKLETON, R. P.; HARVEY, P. H.; PAGEL, M. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. **The American Naturalist**, v. 160, n. 6, p. 712–726, 2002.

GASTAUER, M. et al. The hypothesis of sympatric speciation as the dominant generator of endemism in a global hotspot of biodiversity. **Ecology and Evolution**, v. 5, n. 22, p. 5272–5283, 2015.

GASTAUER, M.; MEIRA-NETO, J. A. A. Interactions, Environmental Sorting and Chance: Phylostructure of a Tropical Forest Assembly. **Folia Geobotanica**, v. 49, p. 443–459, 2014.

GASTAUER, M.; MEIRA-NETO, J. A. A. An enhanced calibration of a recently released megatree for the analysis of phylogenetic diversity. **Brazilian Journal of Biology**, v. 76, n. 3, p. 619–628, set. 2016.

GAUSE, F. **The Struggle for Existence**. Baltimore: Williams and Wilkins, 1934. v. 7

GIEHL, E. L. H.; JARENKOW, J. A. Disturbance and stress gradients result in distinct taxonomic, functional and phylogenetic diversity patterns in a subtropical riparian tree community. **Journal of Vegetation Science**, v. 26, n. 5, p. 889–901, 2015.

GILBERT, L. E.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Density and distance to adult effect of a canker disease in trees of moist tropical forest. **Oecologia**, v. 1, p. 100–108, 1994.

GODOY, O.; KRAFT, N. J. B.; LEVINE, J. M. Phylogenetic relatedness and the determinants of competitive outcomes. **Ecology Letters**, v. 17, n. 7, p. 836–844, 2014.

GOLDBERG, D.; NOVOPLANSKY, A. On the Relative Importance of Competition in Unproductive Environments. **Journal of Ecology**, v. 85, n. 4, p. 409–418, 1997.

GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. **Princípios de estatística em ecologia**. Porto Alegre: Artmed, 2011.

GRACE, J. B.; TILMAN, D. **Perspectives on Plant Competition**. [s.l.] Academic Press, Inc., 1990.

GRAHAM, C. H.; FINE, P. V. A. Phylogenetic beta diversity: Linking ecological and evolutionary processes across space in time. **Ecology Letters**, v. 11, n. 12, p. 1265–1277, 2008.

GUARIGUATA, M. R.; KATTÁN, G. **Ecología y conservación de bosques neotropicales**. San José: Libro Universitario Regional, 2002.

GUIMARÃES, J. C. C. et al. Dinâmica do componente arbustivo-arbóreo de uma floresta de galeria aluvial no planalto de Poços de Caldas, MG, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 31, n. 4, p. 621–632, 2008.

HAWKINS, B. A. et al. Energy, Water, and Broad-Scale Geographic Patterns of Species Richness. **Ecology**, v. 84, n. 2, p. 3105–3117, 2003.

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

HINKLE, D. E.; WIERSMA, W.; JURIS, S. G. **Applied statistics for the behavioral sciences**. London: Houghton Mifflin, 2003.

HOLST, K. K. **gof: Model-diagnostics based on cumulative residuals.**, 2014.

HUBBELL, S. P. et al. Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. **Ecological Research**, v. 16, p. 859–875, 2001.

IBGE. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Rio de Janeiro: IBGE, 2012.

JANZEN, D. H. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. **The American Naturalist**, v. 104, n. 940, p. 501–528, 1970.

JIMÉNEZ-CASTILLO, M.; WISER, S. K.; LUSK, C. H. Elevational parallels of latitudinal variation in the proportion of lianas in woody floras. **Journal of Biogeography**, v. 34, p. 163–168, 2007.

KALOGIROU, S. . **lctools: Local Correlation, Spatial Inequalities, Geographically Weighted Regression and Other Tools**, 2015.

KELLY, C. K.; BOWLER, M. G. A New Application of Storage Dynamics : Differential Sensitivity , Diffuse Competition , and Temporal Niches. **Ecology**, v. 86, n. 4, p. 1012–1022, 2005.

KEMBEL, S. W. **Picante: phylocom integration, community analyses, nullmodels, traits and evolution in R**, 2008.

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

KEMBEL, S. W.; HUBBELL, S. P. The phylogenetic structure of a neotropical forest

- tree community. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 86–99, 2006.
- KRAFT, N. J. B. et al. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. **American Naturalist**, v. 170, n. 2, p. 271–283, 2007.
- KRAFT, N. J. B.; ACKERLY, D. D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. **Ecological Monographs**, v. 80, n. 3, p. 401–422, 2010.
- KUNSTLER, G. et al. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 1–15, 2016.
- LANGSRUD, Ø. ANOVA for unbalanced data: Use Type II instead of Type III sums of squares. **Statistics and Computing**, v. 13, n. 2, p. 163–167, 2003.
- LEBRIJA-TREJOS, A. E. et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. v. 91, n. 2, p. 386–398, 2015.
- LEGENDRE, P.; FORTIN, M. J. Spatial pattern and ecological analysis. **Vegetatio**, v. 80, n. 2, p. 107–138, 1989.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. 3. ed. Amsterdam: Elsevier Science, 2012.
- LIN, D. Y.; WEI, L. J.; YING, Z. Model-checking techniques based on cumulative residuals. **Biometrics**, v. 58, n. 1, p. 1–12, 2002.
- LOLA DA COSTA, C. et al. Effect of seven years of experimental drought on the aboveground biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. **New Phytologist**, v. 187, p. 579–591, 2010.
- MARQUES, M. C. M.; SWAINE, M. D.; LIEBSCH, D. Diversity distribution and floristic differentiation of the coastal lowland vegetation: Implications for the conservation of the Brazilian Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, n. 1, p. 153–168, 2011.
- MCCAIN, C. M.; GRYTNES, J.-A. Elevational Gradients in Species Richness. **Encyclopedia of Life Sciences**, p. 1–10., 2010.
- MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE, . **Fragmentação de ecossistemas: causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente/Secretaria de Biodiversidade e florestas, 2003.
- MORLEY, R. J. **Origin and Evolution of Tropical Rain Forests**. Chichester: Wiley, 2000.
- MORRONE, J. J. A proposal concerning formal definitions of the Neotropical and Andean regions. **Biogeographica**, v. 77, p. 65–82, 2001.
- MUELLER-DOMBOIS, D.; ELLENBERG, H. **Aims and methods in vegetation ecology**. New York: John Wiley & Sons, 1974.

- MÜNKEMÜLLER, T. et al. How to measure and test phylogenetic signal. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 4, p. 743–756, 2012.
- MURPHY, P. G.; LUGO, A. E. Ecology of Tropical Dry Forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 17, n. 1, p. 67–88, 1986.
- NEW, M.; HULME, M.; JONES, P. Representing Twentieth-Century Space – Time Climate Variability . Part I: Development of a 1961 – 90 Mean Monthly Terrestrial Climatology. **Journal of Climate**, v. 12, p. 829–856, 1999.
- NEW, M.; HULME, M.; JONES, P. Representing twentieth-century space-time climate variability. Part II: Development of 1901-96 monthly grids of terrestrial surface climate. **Journal of Climate**, v. 13, n. 13, p. 2217–2238, 2000.
- NEWTON, A. C. **Forest ecology and conservation: a handbook of techniques**. Oxford: Oxford University Press, 2007.
- NOVOTNY, V. et al. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. **Nature**, v. 416, p. 841–844, 2002.
- OLDEMAN, R. A. A. Dynamics in tropical rain forests. In: HOLM-NIELSEN, L. B.; NIELSEN, I. C.; BALSLEV, H. (Eds.). . **Tropical forest: botanical dynamics, speciation and diversity**. London: Academic, 1989. p. 3–21.
- OLDEMAN, R. A. A. **Forests: elements of silvology**. [s.l.] Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1990.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 52, n. 2, p. 141–194, 1995.
- OLIVEIRA-FILHO, A.; FONTES, M. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. **Biotropica**, v. 32, n. 2, p. 793–810, 2000.
- OLIVEIRA FILHO, A. T. Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina Tropical e Subtropical: Proposta de um novo sistema-prático e flexível-ou uma injeção a mais de caos? **Rodriguésia**, v. 60, n. 2, p. 237–258, 2009.
- PAGEL, M. Inferring the historical patterns of biological evolution. **Nature**, v. 401, n. 6756, p. 877–884, 1999.
- PARMENTIER, I.; HARDY, O. J. The impact of ecological differentiation and dispersal limitation on species turnover and phylogenetic structure of inselberg’s plant communities. **Ecography**, v. 32, n. 4, p. 613–622, 2009.
- PEARSON, R. G.; DAWSON, T. P. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? **Global Ecology and Biogeography**, v. 12, n. 5, p. 361–371, 2003.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New Handbook for standardized measurement of

- plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 34, p. 167–234, 2013.
- PETERSON, B. G.; CARL, P. **PerformanceAnalytics: Econometric tools for performance and risk analysis**, 2014.
- PETERSON, C. J.; SQUIERS, E. R. Competition and Succession in an Aspen-White-Pine Forest. **Journal of Ecology**, v. 83, n. 3, p. 449–457, 1995.
- PINHEIRO, J. et al. **nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models**, 2016.
- PINHEIRO, J.; BATES, D. **Mixed-Effects Models in S and S-PLUS**. New York: Springer, 2000.
- POORTER, L. Light dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. **Functional Ecology**, v. 15, n. 1, p. 113–123, 2001.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. **A Language and Environment for Statistical Computing**. Vienna. R Foundation for Statistical Computing, , 2016.
- RAMOS, A. M.; SANTOS, L. A. R.; FORTES, L. T. G. (EDS.). **Normais climatológicas do Brasil : 1961-1990**. Brasília: INMET, 2009.
- REVELL, L. J. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 2, p. 217–223, 2012.
- RODRIGUES, R. R.; SHEPHERD, G. J. Fatores condicionantes da vegetação ciliar. In: RODRIGUES, R. R.; LEITÃO-FILHO, H. F. (Eds.). . **Matas ciliares: Conservação e recuperação**. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, 2000. p. 101–107.
- ROMDAL, T. S.; GRYTNES, J. A. An indirect area effect on elevational species richness patterns. **Ecography**, v. 30, n. 3, p. 440–448, 2007.
- SANTOS, H. et al. **O novo mapa de solos do Brasil-legenda atualizada**. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2011.
- SANTOS, H. G. et al. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 3. ed. Brasília: Embrapa Solos, 2013.
- SARKAR, D. **Lattice: Multivariate Data Visualization with R**. New York: Springer, 2008.
- SCHWINNING, S.; KELLY, C. K. Plant competition, temporal niches and implications for productivity and adaptability to climate change in water-limited environments. **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 886–897, 2013.
- SLIK, J. W. F. et al. Environmental correlates for tropical tree diversity and distribution patterns in Borneo. **Diversity and Distributions**, v. 15, n. 3, p. 523–532, 2009.
- STEHMANN, J. R. et al. **Plantas da Floresta Atlântica**. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2009.

- SWENSON, N. G. et al. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. **Ecology**, v. 87, n. 10, p. 2418–2424, 2006.
- SWENSON, N. G. et al. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in Tropical Forest Communities. **Ecology**, v. 88, n. 7, p. 1770–1780, 2007.
- SWENSON, N. G. **Functional and Phylogenetic Ecology in R**. New York: Springer, 2014.
- TALLENTS, L. A. et al. Phylogenetic diversity of forest trees in the Usambara mountains of Tanzania: Correlations with altitude. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 149, n. 2, p. 217–228, 2005.
- THIELE, J.; MARKUSSEN, B. Potential of GLMM in modelling invasive spread. **CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources**, v. 7, n. 16, p. 1–10, 2012.
- THORPE, A. S. et al. Interactions among plants and evolution. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 3, p. 729–740, 2011.
- TILMAN, D. **Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities**. Princeton: Princeton University Press, 1988.
- TOLEDO, M. et al. Climate is a stronger driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 1, p. 254–264, 2011.
- URIARTE, M. et al. Trait similarity, shared ancestry and the structure of neighbourhood interactions in a subtropical wet forest: Implications for community assembly. **Ecology Letters**, v. 13, n. 12, p. 1503–1514, 2010.
- VALIENTE-BANUET, A.; VERDÚ, M. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. **Ecology Letters**, v. 10, n. 11, p. 1029–1036, 2007.
- VAN BAEL, S. A.; BRAWN, J. D. The direct and indirect effects of insectivory by birds in two contrasting Neotropical forests. **Oecologia**, v. 143, n. 1, p. 106–116, 2005.
- VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991.
- VINCENT, T. L. S.; VINCENT, T. L. Using the ESS maximum principle to explore root-shoot allocation, competition and coexistence. **Journal of Theoretical Biology**, v. 180, n. 2, p. 111–120, 1996.
- WEBB, C. O. Exploring phylogenetic structure of Ecological Communities : an example for Rain Forest Trees. **The American Naturalist**, v. 156, n. 2, p. 145–155, 2000.
- WEBB, C. O. et al. Phylogenies and Community Ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 475–505, 2002.
- WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; KEMBEL, S. **Software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution (with phylomatic and**

ecovolve), version 4.2, user's manual., 2011. Disponível em:
<http://phylodiversity.net/phylocom/phylocom_manual.pdf>

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; KEMBEL, S. W. Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. **Bioinformatics**, v. 24, n. 18, p. 2098–2100, 2008.

WEBB, C. O.; DONOGHUE, M. J. Phylomatic: Tree assembly for applied phylogenetics. **Molecular Ecology Notes**, v. 5, n. 1, p. 181–183, 2005.

WEINER, J. Asymmetric competition in plant populations. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 5, n. 11, p. 360–364, 1990.

WELDEN, C. W.; SLAUSON, W. L. The Intensity of Competition Versus its Importance: An Overlooked Distinction and Some Implications. **The Quarterly Review of Biology**, v. 61, n. 1, p. 23–44, 1986.

WESTOBY, M. et al. PLANT ECOLOGICAL STRATEGIES: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 125–159, 2002.

WIENS, J. J.; GRAHAM, C. H. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 36, n. 1, p. 519–539, 2005.

WILSON, S. D.; KEDDY, P. A. Measuring diffuse competition along an environmental gradient: Results from a shoreline plant community. **The American Naturalist**, v. 127, n. 6, p. 862–869, 1986.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1: Correlação de Pearson entre variáveis climáticas e físicas e riqueza de espécies de tipologias vegetacionais de Florestas Atlânticas Brasileiras em Minas Gerais e Bahia.

	Riq.	Panual	Tmean	Altit.	Tmax	Pmum	Dist.oc
Riq.	1	-0.13	-0.1	0.07	-0.17	-0.03	-0.02
Panual	-0.13	1	-0.27	0.38	0.05	0.78	0.75
Tmean	-0.1	-0.27	1	-0.99	0.63	-0.78	-0.79
Altit.	0.07	0.38	-0.99	1	-0.65	0.83	0.84
Tmax	-0.17	0.05	0.63	-0.65	1	-0.22	-0.24
Pmum	-0.03	0.78	-0.78	0.83	-0.22	1	0.99
Dist.oc	-0.02	0.75	-0.79	0.84	-0.24	0.99	1

Riq. = riqueza de espécies; Altit. = altitude das áreas de estudo em metros; Dist.oc = distância do oceano das áreas de estudo em quilômetros; Tmean = Temperatura média anual; Panual = Precipitação anual; Tmax = Temperatura máxima do mês mais quente; Pmum = Precipitação do mês mais úmido.

CAPÍTULO III
A COMPETIÇÃO E SEUS EFEITOS FUNCIONAIS E FILOGENÉTICOS NA
FLORESTA ATLÂNTICA BRASILEIRA.

RESUMO

A competição é um dos mais importantes mecanismos na montagem, manutenção da diversidade e coexistência entre espécies das comunidades vegetais, levando a respostas adaptativas das espécies que permitem o particionamento de nicho por meio da evolução e plasticidade de seus traços relativos à habilidade competitiva. Em florestas tropicais, há um grande adensamento arbóreo que dificulta a disponibilidade exclusiva de nicho para todos os indivíduos, permitindo que as espécies de maior vigor competitivo (maior altura e diâmetro) sejam dominantes e criem hierarquias de tamanho e consequentemente, competitivas, gerando uma assimetria de tamanho entre as árvores. Todavia, ainda há uma grande escassez de estudos focados em avaliar competição entre árvores tanto no Brasil como outras localidades da América-Latina. Assim, este estudo teve como objetivo avaliar possíveis interações competitivas em Florestas Atlânticas Brasileiras. Para tal nós utilizamos uma amostragem feita com subparcelas de 10 x 10 m em nove florestas distribuídas em três distintas tipologias: Floresta de Galeria, Floresta Ombrófila e Floresta Semidecídua Submontana. Dentro de cada floresta foram medidos para as espécies e seus indivíduos por subparcela a densidade, diâmetro, altura e taxas médias anuais de mortalidade e recrutamento. Então, nós realizamos seleções de modelos de regressão para verificar quais os melhores modelos demonstram as relações entre as variáveis mencionadas. Também testamos o sinal filogenético dos traços de altura máxima e diâmetro máximo para verificar se são conservados e cálculos de filobetadiversidade entre as árvores mais vigorosas e as demais e entre as mortas e recrutadas e as mais vigorosas, visando verificar a distância filogenética entre essas categorias de espécies. Nossos resultados mostraram fortes relações negativas entre a densidade e recrutamento em todas as tipologias, evidenciando mais altas taxas de recrutamento em parcelas com densidade mais baixa e isto sugere ser resultante de competição. Uma limitação de recursos advinda de competição é sugerida pelo aumento significativo da densidade com altura média e diâmetro máximo na Floresta Semidecídua Submontana, indicando uma dominância competitiva e de tamanho. Além disso, o sinal filogenético encontrado para diâmetro máximo nas Florestas de Galeria e Semidecídua Submontana e altura máxima na Floresta Ombrófila sugere que estes

traços, ligados à habilidade competitiva, são conservados dentro de linhagens evolutivas, o que é congruente com o baixo turnover filogenético entre as árvores mais vigorosas e as mortas e a respectiva redução da mortalidade com altura média e diâmetro médio nas Florestas de Galeria e Semidecídua, levando-nos a pressuposição de que árvores maiores são competitivamente mais vigorosas.

ABSTRACT

Competition is one of the most important mechanisms in the assembly, maintenance of diversity and coexistence among species of plant communities leading to species adaptation that allow niche partition through the evolution and plasticity of traits related to competitive ability. Tropical forests have a great tree density that makes more limited the exclusive niche availability to all individuals and this implies in dominance by larger trees (higher diameter and height), which create competitive and size hierarchies and consequently a size asymmetry. However, there is still a great scarcity of focused studies in evaluating competition among trees in both Brazil and other localities of Latin-America. Thus, this study aimed to evaluate possible competitive interactions in Brazilian Atlantic Forests. So, we sampled nine forests using subplots of 10 per 10 meters and these forests were distributed in three distinct vegetation types: Gallery Forest, Rain Forest and Semideciduous Forest. In each forest, the individuals were measured per subplot in respect their abundance, diameter, height and annual rates of mortality and recruitment. Then, it was carried out regression models selection to verify what are the best models demonstrating the relationships between the mentioned variables. Also, it was tested the phylogenetic signal to verify trait conservatism to maximum diameter and maximum height and calculations of phylobetadiversity among the larger trees and the others and with the dead and recruited trees aiming to figure out the phylogenetic distance between these species categories out. Our findings showed strong negative relationships among tree density and recruitment to all vegetation types indicating higher recruitment rates in subplots with lower density and it suggests to be caused by competition. A resource limitation from competition is suggested through the significant increase of density with mean height and maximum diameter in the Semideciduous Forest indicating a competitive and size dominance effect. Moreover, the phylogenetic signal found to maximum diameter in the Gallery and Semideciduous Forests and maximum height in the Rain Forest suggest that these traits related to competitive ability are conserved within evolutionary lineages. This is congruent with the lower phylogenetic turnover among larger and dead trees and the respective reduction of mortality according to mean diameter and mean height increase in Gallery and Semideciduous Forests, leading us to the assumption that maximum diameter and maximum height have being selected in the recent evolutionary history of the studied forests and promoting community biomass increase, which is a characteristic of successional advance.

1 INTRODUÇÃO

Os processos que influenciam na diversidade e organização de espécies em comunidades vegetais operam sobre variadas escalas espaço-temporais, sendo que em amplas escalas dominam os processos biogeográficos tais como a especiação, extinção e dispersão (CAVENDER-BARES et al., 2009). Já em escalas menores e intermediárias os filtros ambientais são mais influentes e em escalas de vizinhança são mais preponderantes as interações positivas como a facilitação (VALIENTE-BANUET; VERDÚ, 2007) e interações negativas como a competição e outros processos dependentes de densidade como a atuação de inimigos naturais das plantas como herbívoros e patógenos (CAVENDER-BARES et al., 2009; GRAHAM; FINE, 2008; HUBBELL et al., 2001). Todavia, a atuação de interações como a competição normalmente ocorre concomitantemente com os filtros ambientais, influenciando nas dinâmicas temporais de nichos, o que muitas vezes dificulta a avaliação do nível de interações competitivas numa comunidade (SCHWINNING; KELLY, 2013).

A competição entre plantas é um dos fatores que afetam a coexistência, a diversidade e a evolução de comunidades vegetais (EWEL; MAZZARINO, 2008; FOX; VASSEUR, 2008; GODOY; KRAFT; LEVINE, 2014; GRACE; TILMAN, 1990; KEDDY, 2001), principalmente em florestas tropicais altamente adensadas, nas quais dificilmente haverá nichos vagos para todos os indivíduos das espécies, levando a altos níveis de sobreposição no uso de recursos (WRIGHT, 2002). Dentre os seus efeitos, a competição influi na redução da fecundidade, crescimento e sobrevivência para outros indivíduos (FOX; VASSEUR, 2008; GERHARDT, 1996; MAYFIELD; LEVINE, 2010) em detrimento do uso compartilhado de um recurso limitadamente disponível (GUREVITCH et al., 2009), que tende a ser monopolizado por um menor grupo de indivíduos (GRIME, 2006). Essa complexidade tem sido fonte de amplas discussões acerca de como e quando ocorre a competição (GRIME, 1998; HUBBELL, 2001a; TILMAN, 1988).

Um dos princípios fundamentais acerca da origem de interações competitivas advém da relação entre abundância e tamanho em florestas tropicais (p.ex: BERNTSON; WAYNE, 2000; COOMES; ALLEN, 2007; FARRIOR et al., 2016; LUTZ et al., 2012; O'BRIEN et al., 1995; OLDEMAN, 1990; SCARANELLO; ALVES, 2012; WESTOBY, 1984; WHITE et al., 2007), implicando que à medida que aumenta concomitantemente a biomassa e densidade das árvores de algumas poucas espécies dominantes (CONDIT et al., 2002; FARRIOR et al., 2016; GUARIGUATA;

OSTERTAG, 2001; LETCHER; CHAZDON, 2009), a competição por recurso limitado também tende a aumentar e promove exclusões de outros indivíduos (GRIME, 2006; KEDDY, 2001). Assim, as árvores com maior altura e diâmetro, tendem a serem melhores competidoras por luz, desencadeando um tipo de competição assimétrica que exclui indivíduos menores (FARRIOR et al., 2013; GRACE; TILMAN, 1990; KUNSTLER et al., 2016; LUTZ et al., 2012; SCHWINNING; KELLY, 2013; WEINER, 1990), os quais ficam relegados ao ambiente mais sombreado do sub-bosque (FARRIOR et al., 2016; LETCHER et al., 2012). Dessa forma, é estabelecida uma hierarquia de tamanho (HARMS et al., 2000) à medida que os indivíduos de espécies mais vigorosas (de maior tamanho) dominam a área (GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009).

Essas relações entre tamanho e abundância tem implicação na mortalidade e recrutamento de árvores em florestas tropicais (LEWIS et al., 2004; PHILLIPS et al., 2004; SHEIL; MAY, 1996), visto que nas comunidades em estágios sucessionais mais avançados, indivíduos adultos de espécies dominantes promovem um desbaste em indivíduos da própria espécie e em indivíduos de outras espécies (BERNTSON; WAYNE, 2000; OLDEMAN, 1990; SWAINE; LIEBERMAN; PUTZ, 1987; WESTOBY, 1984). O distúrbio causado pela queda de grandes árvores no processo de desbaste (OLDEMAN, 1990) abre oportunidade para o recrutamento de indivíduos, que depende de suas habilidades competitivas (MAYFIELD; LEVINE, 2010). Contudo, espécies com indivíduos de crescimento mais lento (CHAZDON, 2008a) tendem a se tornar mais altas e limitar incidência luminosa sobre indivíduos menores, suprimindo assim suas taxas de crescimento (TILMAN, 1988). Em seu estudo, Gaudet e Keddy (1988) encontraram que a biomassa exclusivamente poderia explicar 63% da variação em habilidade competitiva entre espécies com traços como altura.

A competição é um dos principais mecanismos do particionamento de nicho que permite a coexistência entre plantas (THORPE et al., 2011), visto que as exclusões competitivas promovidas por espécies com indivíduos mais competitivos induzem respostas de outros indivíduos da vizinhança para suportar a competição (THOMPSON, 2005). As espécies que possuem traços funcionais conservados dentro das linhagens evolutivas são mais similares ecologicamente quanto mais próximas filogeneticamente (WEBB et al., 2002) o que leva à sobreposição de nichos e da forma como competem por recursos (GAUSE, 1934; MAYFIELD; LEVINE, 2010). Contudo, mesmo que nas Florestas Tropicais 50% ou mais de suas espécies estejam distribuídas dentro de pares ou grupos congêneros (KELLY et al., 2001), o que pode aumentar a chance de

competição intraespecífica, também pode ser esperada comumente a competição interespecífica devido à alta densidade dessas florestas (p.ex: HUBBELL; FOSTER, 1986).

Diversas abordagens metodológicas têm sido utilizadas para analisar os efeitos competição e respostas a esses efeitos em experimentos e ambientes naturais, principalmente em regiões temperadas (p.ex: BENNETT et al., 2013; CAHILL et al., 2008; COATES; LILLES; ASTRUP, 2013). Embora haja estudos abordando competição, principalmente competição por luz (p.ex: COOMES; GRUBB, 1998; EWEL; MAZZARINO, 2008; GERHARDT, 1996; URIARTE et al., 2004, 2005, 2010; VAN BREUGEL et al., 2012) há ainda uma grande incipiência de estudos sobre competição na América do Sul (p.ex: CANETTI et al., 2016) e nos Neotrópicos (p.ex: COOMES; GRUBB, 1998). Nesse contexto, são promissores métodos que usem as relações entre abundância e tamanho combinados a métodos de análises filogenéticas, fornecendo informações mais detalhadas acerca de possíveis efeitos negativos destas relações num panorama de competição.

Este estudo teve como objetivo avaliar possíveis interações competitivas em Florestas Neotropicais do Bioma Floresta Atlântica por meio da combinação de seleção de modelos de regressão entre dados de densidade e tamanho e estrutura filogenética. Nossas hipóteses foram: a) árvores mais vigorosas (maior altura e diâmetro) reduzem a densidade de árvores amostradas nas parcelas das florestas estudadas; b) o aumento da densidade por parcela reduz o recrutamento; c) o aumento da mortalidade permite aumento em densidade e tamanho; d) as árvores mais vigorosas e as árvores mortas são mais próximas filogeneticamente (p.ex: possuem nichos mais sobrepostos e competem mais fortemente), e) as árvores mortas e as recrutas tendem a ser mais distantes filogeneticamente (p.ex: competem menos fortemente).

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Áreas de Estudo

O estudo foi conduzido em três florestas classificadas como Florestas Estacionais Semidecíduais Submontanas, em três Florestas Ombrófilas de Terras Baixas (Florestas de Tabuleiro) e em três Florestas Semidecíduais Aluviais (Mata de Galeria). A classificação da vegetação segue o Sistema de Classificação da Vegetação Brasileira de (IBGE, 2012; VELOSO; RANGEL FILHO; LIMA, 1991). A localização das áreas

de estudo pode ser visualizada no mapa da Figura 1 e Tabela 1 e as Bacias hidrográficas às quais elas pertencem também na Tabela 1 da sessão “Áreas de Estudo” no Material e Métodos do Capítulo I.

Todas as florestas selecionadas para este estudo estão protegidas há mais de 30 anos. Os critérios para a seleção das áreas foram: ausência de distúrbio quando as subparcelas para amostragem e monitoramento foram instaladas nas áreas, ser distante de borda e possuir um histórico contínuo de dinâmica sem perturbação. Além disso, foram priorizadas as áreas que, mesmo não sendo amostradas num mesmo ano, foram inventariadas na mesma época do ano (neste caso entre Junho a Agosto).

O clima das áreas é classificado de acordo com o sistema de Köppen (Tabela 1 do Capítulo I), sendo o Af o clima tropical chuvoso das Florestas Ombrófilas Densas de Terras Baixas; Aw tropical úmido com estação seca e inverno brando das Florestas de Galeria; Cwb subtropical moderado úmido, marcado por presença de chuvas no verão (de Outubro à Março) e ausência de chuvas no inverno (de Abril à Setembro) das Florestas Semidecíduas; Cwa com verões quentes e chuvosos e invernos moderadamente frios e secos (RAMOS; SANTOS; FORTES, 2009) das Florestas de Galeria. Os valores médios de precipitação e temperatura descritos na Tabela 1 do Capítulo I foram obtidos através do software World Clim versão 1.4.

A descrição dos solos das áreas foi baseada no Mapa de Solos do Brasil (SANTOS et al., 2011, 2013). Assim, na área da Reserva do Córrego Fundo predomina o Latossolo Vermelho Distrófico. Na região do Vale do Rio Doce, relativo às áreas do município de Dionísio (Florestas do Mumbaça, Lagoa do Capim e Santa Cruz) os solos dominantes são Latossolos Vermelho-Amarelos e Cambissolos Háplicos, sendo ambos ácidos e de baixa fertilidade natural. Já a região de Carbonita possui tipicamente solos que variam de coloração bruno-amarelada a vermelha-escuro, pertencendo às classes dos Latossolos, Cambissolos, Plintossolos e Neossolos. As Florestas Ombrófilas Densas de Terras Baixas nos tabuleiros costeiros da Bahia possuem solos que variam entre Argissolos Amarelos e Vermelhos Distróficos.

2.2 Levantamento das comunidades arbóreas

Todas as áreas de estudo foram amostradas através do método de parcelas (MUELLER-DOMBOIS; ELLENBERG, 1974; NEWTON, 2007) e cada floresta representa um bloco composto de subparcelas de 10 x 10 m (Tabela 1 do Capítulo I). Como mostrado na Tabela 1 da sessão “Áreas de Estudo” no Material e Métodos do

Capítulo I, as áreas tiveram as medições feitas em indivíduos arbóreos com CAP (circunferência a altura do peito) a 1,30 m do solo maior ou igual a 10 cm (equivalente 3,2 cm em diâmetro).

A classificação ao nível de famílias foi baseada no Angiosperm Phylogeny Group III (BREMER et al., 2009). Verificamos as grafias corretas e sinonímias através do site TNRS (Taxonomic Name Resolution Service; tnrs.iplantcollaborative.org/) (BOYLE et al., 2013) que as confere em bancos de dados online e nós utilizamos o banco online do Tropicos.

2.2.1 Mortalidade e recrutamento no estrato arbóreo

Para testar a relação das variáveis baseadas em densidade (abundância de árvores por subparcela) e em tamanho (altura e diâmetro) com a mortalidade e o recrutamento de indivíduos arbóreos tanto para o conjunto total com todas as florestas inclusas quanto para cada uma das três tipologias florestais, nós calculamos as taxas médias anuais de mortalidade (M) e recrutamento (R) de indivíduos. As duas taxas foram calculadas por subparcelas de cada área de estudo.

Estas taxas foram calculadas considerando o período intervalar de quatro anos entre censos para todas as áreas. Mesmo assim, os anos em que foram conduzidos esses monitoramentos periódicos (a cada quatro anos) diferem entre algumas áreas de estudo em até três anos, porém, essa diferença ainda é aceitável uma vez que uma menor confiabilidade em taxas de dinâmica, especialmente mortalidade e recrutamento, é significativamente pronunciada em períodos que excedem 10 anos, levando aos seus decréscimos (LEWIS et al., 2004). As taxas foram calculadas de acordo com as fórmulas de Sheil, Burslem e Alder (1995), Sheil, Jennings e Savill (2000) e Sheil e May (1996):

$$\text{Eq.1: } M = \{1 - [N_0 - Nm / N_0]^{1/t}\} \times 100,$$

$$\text{Eq.2: } R = [1 - (1 - r / N_t)^{1/t}] \times 100,$$

Onde, t é o intervalo de tempo entre os inventários; N_0 o número inicial de indivíduos arbóreos e N_t o número final; m é o número de mortos e r de recrutas;

2.2.2 Filobeta-diversidade

A árvore filogenética utilizada para esta análise foi construída a partir da inserção via função “*phylomatic*” do pacote Phylocom 4.2 (WEBB; DONOGHUE, 2005) do pool que incluiu todas as espécies das três tipologias na mega-árvore R20120829mod.new, baseada em APG III (BREMER et al., 2009) e com a calibração melhorada por Gastauer e Meira-Neto (2016). O pool mencionado foi considerado como nossa metacomunidade. A árvore filogenética obtida foi então calibrada com o uso do algoritmo “*bladj*” do pacote Phylocom 4.2 e estimativas de idade baseadas em Bell et al. (2010). Após os procedimentos acima, foi analisado o turnover filogenético entre as espécies com indivíduos mais vigorosos (com maior altura e diâmetro em cada subparcela) e as demais (todos os sobreviventes com altura e diâmetro abaixo dos mais vigorosos e as árvores mortas e recrutadas) em cada uma das tipologias florestais deste estudo por meio de comparações par a par da distância filogenética (FINE; KEMBEL, 2011).

Nós utilizamos através do pacote Phylocom 4.2 (WEBB; ACKERLY; KEMBEL, 2008) a função *COMDISTNT* para calcular *betaNTI* como o tamanho efetivo padrão negativo (Negative standardized effect size) de *betaMNTD* (WEBB et al., 2002), relacionado aos clados oriundos de história evolutiva recente (topo da árvore filogenética) (WEBB et al., 2002). Para tal nós utilizamos o modelo nulo sem restrições (KEMBEL; HUBBELL, 2006), empregando 10.000 aleatorizações, nas quais as identidades das espécies são aleatorizadas dentro de cada comunidade (área de estudo), fornecendo a todas as espécies igual probabilidade de serem incluídas nas comunidades aleatorizadas.

O grau de similaridade ou dissimilaridade filogenética entre as tipologias relativas aos mais vigorosos e os demais indivíduos avaliados por *betaNTI* teve sua significância testada considerando-se valores menores que -1.96 (alto turnover filogenético) ou maiores que 1.96 (baixo filogenético) (GASTAUER et al., 2015). Os cálculos de *betaNTI* foram ponderados de duas formas: i) não pesado pela abundância e ii) pesado pela abundância. O objetivo ao conduzir este cálculo baseado em duas ponderações distintas foi verificar se um determinado padrão encontrado (p.ex: alto turnover) é dependente ou não do peso da densidade, visto ser uma importante variável em competição vegetal.

2.2.3 Sinal Filogenético

Para testar se o sinal filogenético dos traços funcionais altura máxima e diâmetro máximo diferiam do aleatório, nós utilizamos o método K de Blomberg. Nosso objetivo foi testar se estes traços foram conservados ao longo de linhagens evolutivas dentro de cada tipologia de Floresta Atlântica aqui estudada. Diante do fato que não tínhamos disponíveis os valores de traços para algumas espécies de cada tipologia, nós conduzimos os testes de sinal filogenético a partir de um pool de 168 espécies para a Floresta de Galeria (66,4 % de seu pool total de 253 espécies), 359 para a Floresta Ombrófila (87,3 % de seu pool total de 411 espécies) e 223 para a Floresta Semidecídua Submontana (75,3 % de seu pool total de 296 espécies). Primeiramente, nós construímos um arquivo “sample”, contendo os valores de altura e diâmetro máximo dos indivíduos por subparcelas de cada área de estudo e posteriormente calculamos a partir daí os valores máximos de ambos os traços para cada espécie dentro de cada tipologia. Os detalhes interpretativos e metodológicos do K de Blomberg estão na sessão “Sinal Filogenético” do Material e Métodos do Capítulo I.

2.3 Análises estatísticas dos dados

2.3.1 Relações de densidade e tamanho

2.3.2 Pré-processamento dos dados

Definimos a variável densidade com base na abundância de árvores por subparcela das áreas de estudo. Já os valores médios e máximos de altura e diâmetro correspondem às suas médias aritméticas simples e valores máximos encontrados por subparcela, respectivamente. As análises para testar as relações entre as variáveis baseadas em densidade e tamanho (baseados nas médias e máximas de altura e diâmetro) foram conduzidas seguindo os seguintes passos:

1º) teste de normalidade por avaliação preliminar de resíduos através de LM (Linear models = Modelos lineares) e do teste Shapiro-Wilk no software R, versão 3.3.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016).

2º) teste de correlação entre as variáveis preditivas (HINKLE; WIERSMA; JURIS, 2003; LEGENDRE; LEGENDRE, 2012) feitos através da correlação de Spearman com o pacote “PerformanceAnalytics” (PETERSON; CARL, 2014) no

software R, versão 3.3.0 para evitar problemas de multicolinearidade (DORMANN et al., 2013; GOTELLI; ELLISON, 2011). Também incluímos as variáveis dependentes utilizadas nos modelos no teste de correlação (Tabelas S1- S4 do MATERIAL SUPLEMENTAR), visto que, por exemplo, a densidade entra como preditiva nos modelos em que a mortalidade é a variável dependente.

3º) teste de linearidade através dos testes Kolmogorov-Smirnov e Cramér-Von Mises (CvM) a nível alfa $p < 0,05$ (LIN; WEI; YING, 2002) realizados com o uso do pacote “gof” (HOLST, 2014) no software R, versão 3.3.0., os quais verificam se a relação entre a variável dependente e as preditivas é linear. Caso algum destes testes aponte valor abaixo do alfa estabelecido, transformações (p.ex. log, raiz quadrada) e adequações dos dados para o ajuste do modelo à função linear são feitas (BORCARD; GILLET; LEGENDRE, 2011; CRAWLEY, 2012; GOTELLI; ELLISON, 2011; LIN; WEI; YING, 2002). Nós realizamos uma transformação logarítmica para a variável preditiva taxa anual de recrutamento em todos os modelos selecionados e testados (veja o passo 5º abaixo) e desta forma alcançamos uma melhor aproximação da linearização entre esta variável e as dependentes.

4º) testes de autocorrelação espacial nos melhores modelos selecionados por Akaike (Akaike information criterion) foram conduzidos de acordo com o proposto por Legendre e Fortin (LEGENDRE; FORTIN, 1989), Borcard, Gillet e Legendre (2011) e Legendre e Legendre (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012) através do teste de autocorrelação espacial I de Moran (*Moran's I*) com significância ao nível alfa $p < 0,05$, conduzido através dos pacotes “lctools” (KALOGIROU, 2015) e “ncf” (BJORNSTAD, 2016). Para tal, primeiramente foram convertidas as coordenadas geográficas (latitude-S e longitude-W) para coordenadas UTM através do site RCN (Yellowstone Research Coordination Network) (<http://www.rcn.montana.edu/resources/convertter.aspx>).

Após a obtenção das coordenadas UTM nós rodamos um modelo linear (LM) que foi inserido na sintaxe do I de Moran no software R, versão 3.3.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016). A decisão do modelo de regressão adequado considerando autocorrelação espacial de dados (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012) seguiu a abordagem proposta por Dormann et al. (DORMANN et al., 2007). Dessa forma, quando os dados são significativamente autocorrelacionados a função “corExp” do pacote “nlme” (PINHEIRO et al., 2016) é adicionada na sintaxe do modelo final, corrigindo tal viés e fornecendo valor de p não enviesado (BORCARD; GILLET; LEGENDRE, 2011; PINHEIRO; BATES, 2000).

5º) melhores modelos: como todas as variáveis dentro dos melhores modelos que obtivemos por Akaike apresentaram autocorrelação espacial significativa (vide item 4º acima), nós utilizamos os melhores modelos selecionados que foram construídos por meio de LME (Linear Mixed Effects = Efeitos lineares Mistos), recebendo a inclusão da sintaxe da função “corExp” que corrige a autocorrelação espacial. Para adequar os dados dos modelos aos pressupostos de normalidade de LME, nós realizamos transformações raiz quadrada e logarítmica para as variáveis dependentes de densidade e taxa anual de mortalidade, respectivamente.

Diante da ampla aplicação de GLMM (Generalized Linear Mixed Models = Modelos lineares generalizados mistos) para dados com pseudorepetição, como neste estudo, nós decidimos secundária/adicionalmente conduzir os mesmos testes e seleções de modelos através deste método, objetivando comparar seus resultados ao do LME e verificar sua eficácia no teste de nossas hipóteses apesar da contra-indicação de Dormann et al. (2007) no caso de alta autocorrelação espacial.

6º) devido à não-linearidade da taxa anual de recrutamento (vide passo 3º desta seção) e uma tendência exponencial negativa da dispersão dos pontos nos gráficos (vide Resultados), nós também utilizamos GNM (Generalized nonlinear models = Modelos generalizados não lineares) para testar a relação entre os valores brutos não transformados de ambas densidade e taxa de recrutamento anual. Fizemos tal teste porque esta relação foi a mais frequente e significativa encontrada para o conjunto total e cada uma das tipologias florestais (vide Resultados). Todos os modelos GNM foram conduzidos através do pacote “gnm” (TURNER; FIRTH, 2015) no software R versão 3.3.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016).

2.3.3 Seleção e construção dos melhores modelos

Foram construídos dois modelos globais para a seleção por Akaike (Akaike Information Criterion of the Second Order (AICc) = Critério de informação Akaike da segunda ordem) da combinação mais parcimoniosa das variáveis (BURNHAM; ANDERSON, 2002), relacionando tamanho (parâmetros máximos e médios de altura e diâmetro) e densidade (vide Tabelas 4-7 e Tabelas S5-S8 nos Resultados e MATERIAL SUPLEMENTAR, respectivamente). Todas as seleções de modelos por Akaike foram conduzidas com o uso do pacote “MuMIn” (BARTON, 2016) no software R, versão 3.3.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016). Consideramos o melhor modelo aquele com menor valor de AICc e delta menor que dois, o qual fornece total suporte e

evidência para tal modelo (BURNHAM; ANDERSON, 2002). Em casos em que o segundo menor AICc também apresentou delta menor que dois o modelo foi considerado como igualmente parcimonioso e inserido dentre os resultados, considerando-o como o segundo melhor modelo. Por fim, também incluímos nos resultados os modelos cujo menor ou segundo menor AICc teve delta maior que dois, mas dentro da faixa limite entre quatro e sete, porém, assumindo o fato que neste caso o modelo tem consideravelmente menos suporte empírico (BURNHAM; ANDERSON, 2002). Cada um dos melhores modelos selecionados por Akaike foram testados individualmente através de LME (prioritariamente) e secundária/adicionalmente por GLMM.

O primeiro modelo global para a seleção por Akaike teve a densidade (transformada em raiz quadrada em LME e bruta em GLMM com distribuição Poisson) como variável dependente e valores máximos e médios de altura e diâmetro e taxa anual de recrutamento (log transformada) como preditivas. Optamos pela transformação de raiz quadrada da densidade para melhor ajuste dos resíduos dos modelos aos pressupostos de normalidade do LME. Segundo O'Hara e Kotze (2010) há sérios vieses no uso de transformação logarítmica para dados de contagem em modelos com pressuposto de normalidade e também há alta recomendação em estudos de vegetação para utilizar a transformação por raiz quadrada (CRAWLEY, 2002; MAINDONALD; BRAUN, 2007; SOKAL; ROHLF, 1995; ZAR, 2010). Para a Floresta Semidecídua Submontana separamos ainda os modelos que incluíram os valores máximos de altura e diâmetro, visto que eles apresentaram alta correlação ($r = 0.65$, Tabela S4; MATERIAL SUPLEMENTAR), criando desta forma um modelo global para cada um destes parâmetros.

O segundo tipo de modelo global em ambos GLMM e LME teve a taxa anual de mortalidade (log transformada) como dependente e densidade (valores brutos), valores máximos e médios de altura e diâmetro e taxa anual de recrutamento como preditivas. Todos os modelos que incluíram os valores médios de altura e diâmetro como preditivos foram submetidos separadamente à seleção por Akaike, pois estas variáveis foram altamente correlacionadas no conjunto total e nas três tipologias florestais (Tabelas S1-S4 do MATERIAL SUPLEMENTAR).

Para ambos os modelos globais descritos acima a partir de LME e GLMM testamos a significância das relações encontradas empregando no modelo uma ANOVA tipo II (com alfa de decisão $p < 0,05$) conduzida através do pacote "car" (FOX; WEISBERG, 2010) no software R, versão 3.3.0, que é preferível devido a ordenar todos

os fatores com igual probabilidade de serem significativos (LANGSRUD, 2003). Os gráficos das regressões foram construídos com o pacote “lattice” (SARKAR, 2008)

3 RESULTADOS

Nos dois melhores modelos de LME para o conjunto total (todas as florestas) obtidos a partir do modelo global com a altura máxima e diâmetro máximo como preditivas da densidade (Tabelas 1 e 2), a única relação significativa observada foi o aumento do recrutamento à medida que a densidade decresce (Figura 1A). Contudo, no segundo melhor modelo a influencia da altura máxima na densidade (Tabela 1) não foi significativa ($F=0.56$, $p=0.453$).

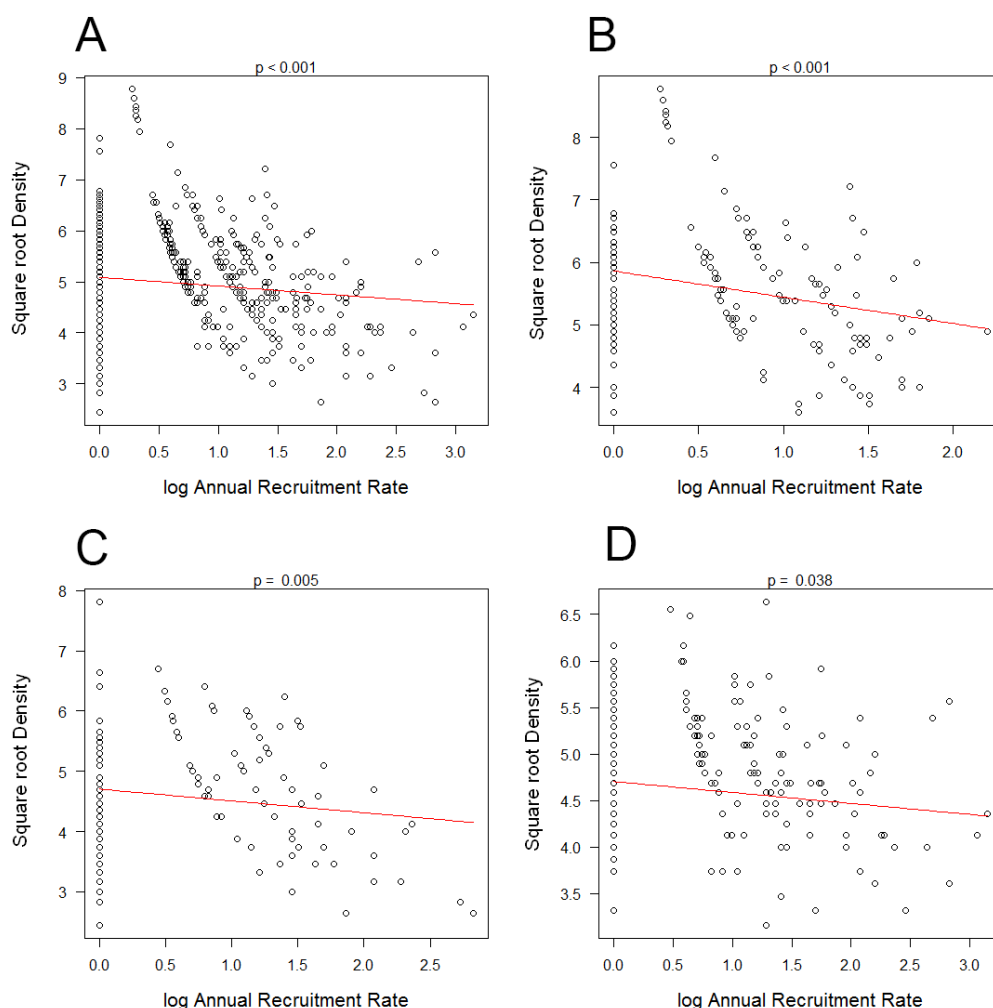


Figura 1: Relação entre densidade e taxa anual de recrutamento por subparcelas em Florestas Neotropicais Brasileiras. A = conjunto total com todas as florestas amostradas; B = Floresta de Galeria; C = Floresta Ombrófila; D = Floresta Semidecídua Submontana. As relações dos quatro gráficos foram testadas por LME (Liner mixed effects = Efeitos mistos lineares).

A relação negativa entre densidade e recrutamento também foi observada nos dois melhores modelos de LME (selecionados a partir do modelo global com a altura máxima e diâmetro máximo como preditivas) para a Floresta de Galeria (Figura 1B; Tabelas 1 e 3), Floresta Ombrófila (Figura 1C; Tabelas 1 e 4) e Floresta Semidecídua Submontana (Figura 1D; Tabelas 1 e 5). Embora, os ajustes dos resíduos aos modelos de forma geral tenham sido inferiores aos observados com LME, a mesma tendência nesta relação entre densidade e recrutamento foi encontrada com o GLMM para o conjunto total, Floresta de Galeria, Floresta Ombrófila e Floresta Semidecídua Submontana. Veja Tabela 1 para o nível de significância das relações e Tabelas S5-S8 do MATERIAL SUPLEMENTAR para conferir os melhores modelos de GLMM para o conjunto total e as tipologias.

Nos modelos não lineares (GNM) a relação negativa entre densidade e taxa anual de recrutamento (testada com os valores brutos destas variáveis) foi altamente significativa em todos os casos: conjunto total (Figura 2A), Floresta de Galeria (Figura 2B), Floresta Ombrófila (Figura 2C) e Floresta Semidecídua Submontana (Figura 2D). Esta relação mostrou tendência das curvas em GNM (Figura 2A-D) próxima àquelas observadas nas retas do LME (Figura 1A-D), embora as curvas tenham evidenciado mais claramente distribuições exponenciais negativas dos valores da taxa de recrutamento (Figura 2A-D).

Tabela 1: Significância da relação entre densidade e taxa anual de recrutamento por subparcelas em Florestas Neotropicais Brasileiras, obtida a partir de LME, GLMM e GNM. 1º modelo e 2º modelo foram selecionados por Akaike de modelos globais (Tabelas 2-5) com a densidade como variável dependente (transformada em raiz quadrada nos modelos de LME) e como preditivas a altura máxima, diâmetro máximo e log da taxa anual de recrutamento. Nas relações de GNM foram utilizados valores brutos de densidade e taxa de recrutamento.

	LME				GLMM				GNM	
	1º modelo		2º modelo		1º modelo		2º modelo			p
	F	p	F	p	Chisq	p	Chisq	p		p
Total	16.89	<0.0001	17.60	<0.0001	68.41	<0.0001	65.56	<0.0001	134.14	<0.0001
GAL	14.16	<0.0001	14.11	0.0002	86.19	<0.0001	88.26	<0.0001	77.13	0.0002
OMB	8.10	0.005	9.37	0.02	8.97	0.002	7.57	0.005	32.65	<0.0001
SEMI	4.36	0.03			4.19	0.04	4.36	0.04	40.93	<0.0001

Total = conjunto total com todas as florestas amostradas; GAL = Floresta de Galeria; OMB = Floresta Ombrófila; SEMI = Floresta Semidecídua Submontana.; LME = Linear mixed effects (Efeitos mistos lineares); GLMM = Generalized linear mixed models (Modelos lineares generalizados mistos); GNM = Generalized Non-linear models (Modelos generalizados não-lineares). 1º modelo = relação obtida do melhor e mais parcimonioso modelo; 2º modelo = relação obtida do segundo melhor modelo (vide Material e Métodos e Tabelas 2-5).

Os dois melhores modelos de LME obtidos para o conjunto total, selecionados a partir do modelo global com diâmetro médio e taxa de recrutamento como preditivas e densidade como dependente (Tabela 2), apresentaram significância apenas para a relação negativa entre densidade e taxa anual de recrutamento (1º modelo: $F=16.89$, $p<0.0001$; 2º modelo: $F=17.22$, $p<0.0001$). Esta relação negativa significativa entre densidade e recrutamento para os modelos globais com diâmetro médio como preditiva também foram encontradas por GLMM (Tabela 1 e Tabela S5 do MATERIAL SUPLEMENTAR). A altura média não mostrou influência significativa na densidade (Tabela 2 e Tabela S5 do MATERIAL SUPLEMENTAR).

Os modelos para o conjunto total acerca da influencia da altura e diâmetro (médias e máximas em ambos), densidade e taxa anual de recrutamento na taxa anual de mortalidade das árvores não mostrou qualquer relação significativa em ambos LME e GLMM (Tabela 2 e Tabela S5 do MATERIAL SUPLEMENTAR). Apenas encontramos uma relação negativa marginalmente significativa com o diâmetro médio ($F = 2.81$, $p = 0.094$) no primeiro melhor modelo provido por LME (Tabela 2).

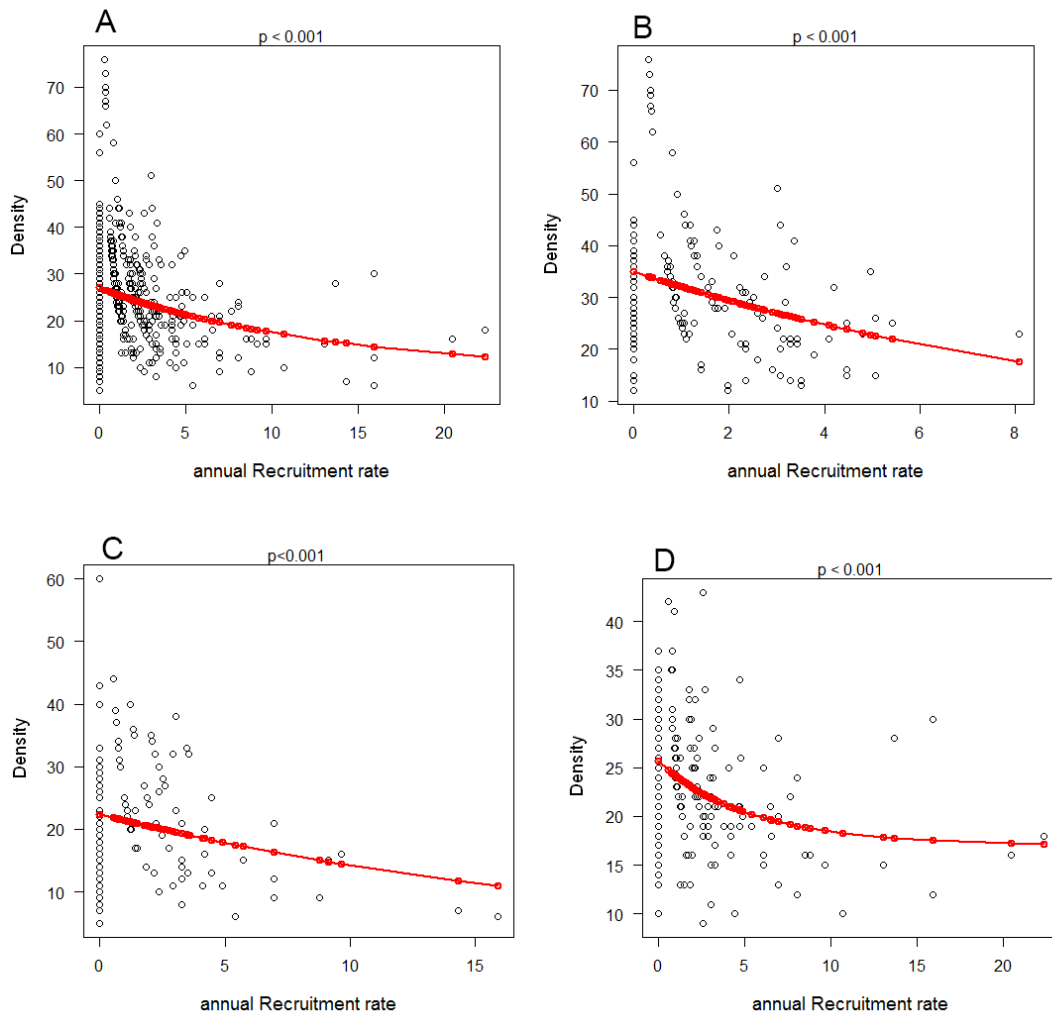


Figura 2: Relação entre densidade e taxa anual de recrutamento por subparcelas em Florestas Neotropicais Brasileiras. A = conjunto total com todas as florestas amostradas; B = Floresta de Galeria; C = Floresta Ombrófila; D = Floresta Semidecídua Submontana. As relações dos quatro gráficos foram testadas por LME (Liner mixed effects = Efeitos mistos lineares).

Tabela 2: Melhores modelos de LME (Linear Mixed Effects) selecionados por Akaike para o teste das relações entre variáveis baseadas em densidade e tamanho (altura e diâmetro) de indivíduos por subparcelas de nove Florestas Atlânticas Brasileiras.

log(Mort.1 + 1) ~ MaxDap + MaxAlt + log(Rec.1 + 1) + N1								
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxAlt	MaxDap	N1	df	AICc	delta	weight
0.9153	0.06495				13	872.2	0	0.15
0.9658					12	872.5	0.22	0.134
log(Mort.1 + 1) ~ MedDap + log(Rec.1 + 1) + N1								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedDap	N1	df	AICc	delta	weight	
1.159		-0.01719		13	871.8	0	0.193	
1.099	0.05905	-0.01592		14	872	0.2	0.174	
log(Mort.1 + 1) ~ MedAlt + log(Rec.1 + 1) + N1								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedAlt	N1	df	AICc	delta	weight	
0.9153	0.06495			13	872.2	0	0.252	
0.9658				12	872.5	0.22	0.226	
(sqrt(N1+1) ~ MaxDap + MaxAlt + log(Rec.1+1))								
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxAlt	MaxDap	df	AICc	delta	weight	
5.089	-0.1723			13	958.2	0	0.481	
5.085	-0.1791	4.99E-04		14	959.7	1.56	0.22	
(sqrt(N1+1) ~ MedDap + log(Rec.1 + 1))								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedDap	df	AICc	delta	weight		
5.089	-0.1723		13	958.2	0	0.648		
5.193	-0.1763	-0.00893	14	959.4	1.23	0.351		
(sqrt(N1+1) ~ MedAlt + log(Rec.1 + 1))								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedAlt	df	AICc	delta	weight		
5.089	-0.1723		13	958.2	0	0.682		
5.044	-0.1781	4.96E-03	14	959.7	1.53	0.317		

sqrt(N1+1) = raiz quadrada da abundância; log(Mort.1+1) = logaritmo da taxa anual de mortalidade; MaxDap = diâmetro máximo; MaxAlt = altura máxima; MedDap = diâmetro médio; MedAlt = altura média; N1 = abundância não transformada; Int = intercepto; df = degrees of freedom (graus de liberdade). Valores destacados em negrito indicam que a variável preditiva apresentou relação significativa com a variável dependente dentro do modelo ao qual ela pertence.

Na Floresta de Galeria a única relação significativa para os melhores modelos obtidos do teste acerca da influência de todas as variáveis preditivas sob a densidade (Tabela 3) foi a relação negativa entre taxa anual de recrutamento e densidade, observada em ambos LME e GLMM (Figura 1B e Tabela 1 e 3; Tabela S6 do MATERIAL SUPLEMENTAR, respectivamente). Por outro lado, a taxa anual de mortalidade decresceu significativamente com o aumento da altura média nos dois melhores modelos de LME (1º: $F = 4.30$, $p=0.03$; 2º: $F = 4.17$, $p = 0.04$; Figura 3 e Tabela 3) e no segundo melhor modelo de GLMM ($\text{Chisq} = 4.81$, $p=0.02$; Tabela S6 do MATERIAL SUPLEMENTAR), embora este último modelo tenha tido suporte menor à sua parcimônia visto seu delta AICc maior que dois (Tabela S6 do MATERIAL

SUPLEMENTAR). A taxa de mortalidade também foi marginalmente reduzida com o aumento da densidade ($F = 3.37$, $p=0.06$) no melhor modelo de LME com altura média e densidade como preditivas (Tabela 3).

Tabela 3: Melhores modelos de LME (Linear Mixed Effects) selecionados por Akaike para o teste das relações entre variáveis baseadas em densidade e tamanho (altura e diâmetro) de indivíduos por subparcelas em três Florestas de Galeria.

log(Mort.1 + 1) ~ MaxDap + MaxAlt + log(Rec.1 + 1) + N1								
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxAlt	MaxDap	N1	df	AICc	delta	weight
1.212		-0.01172		-0.007	8	242.5	0	0.233
0.9905		-0.01118			7	243.4	0.84	0.153
log(Mort.1 + 1) ~ MedDap + log(Rec.1 + 1) + N1								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedDap	N1	df	AICc	delta	weight	
0.9954			-0.00656	7	244.4	0	0.294	
0.7959				6	244.8	0.44	0.237	
log(Mort.1 + 1) ~ MedAlt + log(Rec.1 + 1) + N1 + (1 Site)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedAlt	N1	df	AICc	delta	weight	
1.457		-0.04542	-0.00708	8	242.2	0	0.334	
1.207		-0.04183		7	243.1	0.96	0.207	
(sqrt(N1+1) ~ MaxDap + MaxAlt + log(Rec.1+1)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxAlt	MaxDap	df	AICc	delta	weight	
5.864	-0.4199			7	361	0	0.453	
5.645	-0.3998		0.007353	8	361.9	0.92	0.286	
(sqrt(N1+1) ~ MedDap + log(Rec.1 + 1)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedDap	df	AICc	delta	weight		
5.864	-0.4199		7	361	0	0.748		
5.836	-0.4189	0.002547	8	363.2	2.22	0.246		
(sqrt(N1+1) ~ MedAlt + log(Rec.1 + 1)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedAlt	df	AICc	delta	weight		
5.864	-0.4199		7	361	0	0.749		
5.866	-0.4199	-0.00017	8	363.2	2.23	0.245		

sqrt(N1+1) = raiz quadrada da abundância; log(Mort.1+1) = logaritmo da taxa anual de mortalidade; MaxDap = diâmetro máximo; MaxAlt = altura máxima; MedDap = diâmetro médio; MedAlt = altura média; N1 = abundância não transformada; Int = intercepto; df = degrees of freedom (graus de liberdade). Valores destacados em negrito indicam que a variável preditiva apresentou relação significativa com a variável dependente dentro do modelo ao qual ela pertence. Os valores destacados simultaneamente em negrito e itálico indicam relação apenas marginalmente significativa.

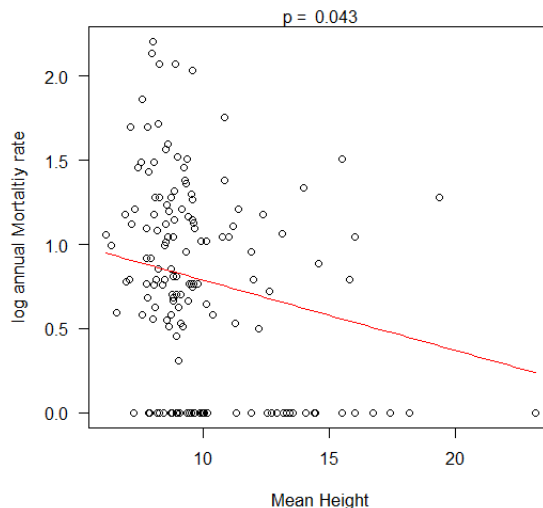


Figura 3: Relação entre log da taxa anual de mortalidade e altura média por subparcelas nas Florestas de Galeria. Método utilizado: LME.

A Floresta Ombrófila apresentou relações negativas significativas entre densidade e taxa anual de recrutamento em ambos LME e GLMM (Tabelas 1 e 4; Tabela S7 do MATERIAL SUPLEMENTAR, respectivamente) não somente nos dois melhores modelos selecionados a partir do modelo global com altura máxima e diâmetro máximo como preditivas (Tabela 4), como também foi a única relação significativa nos melhores modelos a partir do modelo global com altura média e diâmetro médio como preditivas (Tabela 4). Não foram observadas em nenhum modelo relações significativas com a taxa anual de mortalidade (Tabela 4; Tabela S7 do MATERIAL SUPLEMENTAR).

Ao contrário das demais, a Floresta Semidecídua Submontana evidenciou um aumento significativo da densidade com o diâmetro máximo no melhor modelo ($F = 4.41$, $p = 0.037$; Figura 4) e marginalmente significativo no segundo melhor modelo ($F = 3.77$, $p = 0.053$) de LME, selecionados a partir do modelo global com altura máxima, diâmetro máximo e taxa anual de recrutamento como preditivas (Tabela 5). A partir deste mesmo modelo global, a relação negativa entre densidade e taxa anual de recrutamento foi observada no melhor modelo de LME ($F = 4.36$, $p = 0.038$) e no melhor modelo de GLMM (Chisq = 4.19, $p = 0.04$; Tabela S8 do MATERIAL SUPLEMENTAR), o qual também mostrou o aumento marginalmente significativo da densidade com o diâmetro máximo (Chisq = 3.39, $p = 0.064$).

A densidade aumentou significativamente com a altura média nos dois melhores modelos de GLMM (Tabela S8 do MATERIAL SUPLEMENTAR) na Floresta

Semidecídua Submontana, principalmente no segundo melhor modelo em que a altura média foi a única preditiva selecionada nesta relação (1º modelo: Chisq = 5.08, p = 0.024; 2º modelo: Chisq = 6.26, p = 0.012; Figura 5). O diâmetro máximo apresentou relação negativa marginalmente significativa com a taxa anual de mortalidade nos dois melhores modelos de LME (1º: F = 3.46, p = 0.062; 2º: F = 3.58, p = 0.060; Tabela 5). Contudo, a mortalidade anual decresceu significativamente com o aumento do diâmetro médio (Figura 6) nos dois melhores modelos de LME (1º: F = 6.29, p = 0.013; 2º: F = 5.13, p = 0.024) e no segundo melhor modelo de GLMM (Chisq = 5.91, p=0.014; Tabela S8 do MATERIAL SUPLEMENTAR). De forma geral, a Floresta Semidecídua apresentou os melhores ajustes dos resíduos aos modelos de LME.

Tabela 4: Melhores modelos de LME (Linear Mixed Effects) selecionados por Akaike para o teste das relações entre variáveis baseadas em densidade e tamanho (altura e diâmetro) de indivíduos por subparcelas em três Florestas Ombrófilas.

log(Mort.1 + 1) ~ MaxDap + MaxAlt + log(Rec.1 + 1) + N1								
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxAlt	MaxDap	N1	df	AICc	delta	weight
					6.000	304.700	0.000	0.246
0.979	0.0679				7.000	306.000	1.350	0.125
log(Mort.1 + 1) ~ MedDap + log(Rec.1 + 1) + N1								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedDap	N1	df	AICc	delta	weight	
				6	304.7	0	0.314	
0.9788	0.0679			7	306	1.35	0.16	
log(Mort.1 + 1) ~ MedAlt + log(Rec.1 + 1) + N1 + (1 Site)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedAlt	N1	df	AICc	delta	weight	
				6	304.7	0	0.319	
0.9788	0.0679			7	306	1.35	0.162	
(sqrt(N1+1) ~ MaxDap + MaxAlt + log(Rec.1+1)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxAlt	MaxDap	df	AICc	delta	weight	
4.706	-0.1961			7	294.9	0	0.406	
4.813	-0.2075		-0.00284	8	296.1	1.2	0.223	
(sqrt(N1+1) ~ MedDap + log(Rec.1 + 1)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedDap	df	AICc	delta	weight		
4.706	-0.1961		7	294.9	0	0.524		
4.908	-0.2172	-0.01558	8	295.4	0.52	0.404		
(sqrt(N1+1) ~ MedAlt + log(Rec.1 + 1)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedAlt	df	AICc	delta	weight		
4.706	-0.1961		7	294.9	0	0.679		
4.767	-0.2008	-0.00588	8	297	2.16	0.231		

sqrt(N1+1) = raiz quadrada da abundância; log(Mort.1+1) = logaritmo da taxa anual de mortalidade; MaxDap = diâmetro máximo; MaxAlt = altura máxima; MedDap = diâmetro médio; MedAlt = altura média; N1 = abundância não transformada; Int = intercepto; df = degrees of freedom (graus de liberdade). Valores destacados em negrito indicam que a variável preditiva apresentou relação significativa com a variável dependente dentro do modelo ao qual ela pertence.

Tabela 5: Melhores modelos de LME (Linear Mixed Effects) selecionados por Akaike para o teste das relações entre variáveis baseadas em densidade e tamanho (altura e diâmetro) de indivíduos por subparcelas em três Florestas Semidecíduas Submontanas.

log(Mort.1 + 1) ~ MaxDap + log(Rec.1 + 1) + N1							
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxDap	N1	df	AICc	delta	weight
1.225	0.1081	-0.00786		8	331.1	0	0.338
1.337		-0.00812		7	331.3	0.22	0.302
log(Mort.1 + 1) ~ MaxAlt + log(Rec.1 + 1) + N1							
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxAlt	N1	df	AICc	delta	weight
0.9992	0.1128			7	332.1	0	0.311
1.108				6	332.6	0.41	0.253
log(Mort.1 + 1) ~ MedDap + log(Rec.1 + 1) + N1							
(Int)	log(Rec.1+1)	MdD	N1	df	AICc	delta	weight
1.818		-0.06458		7	329.1	0	0.321
1.667	0.0914	-0.05894		8	329.6	0.53	0.247
log(Mort.1 + 1) ~ MedAlt + log(Rec.1 + 1) + N1							
(Int)	log(Rec.1+1)	MdA	N1	df	AICc	delta	weight
0.9992	0.1128			7	332.1	0	0.282
1.108				6	332.6	0.41	0.23
(sqrt(N1+1) ~ MaxAlt + log(Rec.1+1))							
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxAlt	df	AICc	delta	weight	
4.907	-0.1094		7	294	0	0.446	
4.801			6	295.2	1.17	0.248	
(sqrt(N1+1) ~ MaxDap + log(Rec.1+1))							
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxDap	df	AICc	delta	weight	
4.705	-0.1177	-0.0074	8	291.9	0	0.513	
4.607		-0.0068	7	293.7	1.77	0.211	
(sqrt(N1+1) ~ MedDap + log(Rec.1 + 1))							
(Int)	log(Rec.1+1)	MdD	df	AICc	delta	weight	
4.907	-0.1094		7	294	0	0.479	
4.801			6	295.2	1.17	0.267	
(sqrt(N1+1) ~ MedAlt + log(Rec.1 + 1))							
(Int)	log(Rec.1+1)	MdA	df	AICc	delta	weight	
4.907	-0.1094		7	294	0	0.303	
4.55	-0.09	0.03468	8	294.1	0.03	0.299	

sqrt(N1+1) = raiz quadrada da abundância; log(Mort.1+1) = logaritmo da taxa anual de mortalidade; MaxDap = diâmetro máximo; MaxAlt = altura máxima; MedDap = diâmetro médio; MedAlt = altura média; N1 = abundância não transformada; Int = intercepto; df = degrees of freedom (graus de liberdade). Valores destacados em negrito indicam que a variável preditiva apresentou relação significativa com a variável dependente dentro do modelo ao qual ela pertence. Os valores destacados simultaneamente em negrito e itálico indicam relação apenas marginalmente significativa.

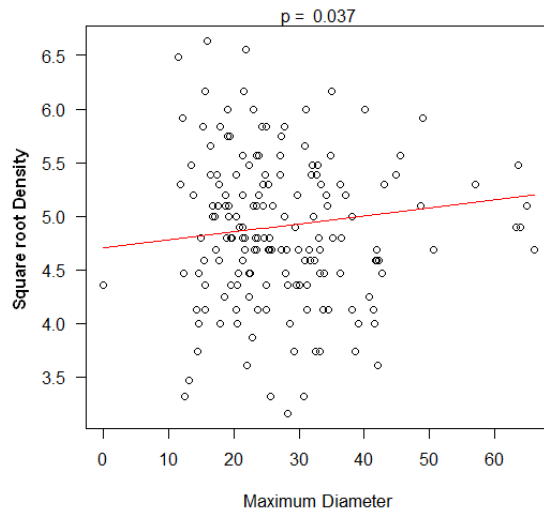


Figura 4: Relação entre raiz quadrada da densidade e diâmetro máximo por subparcelas nas Florestas Semidecíduas Submontanas. Método utilizado: LME.

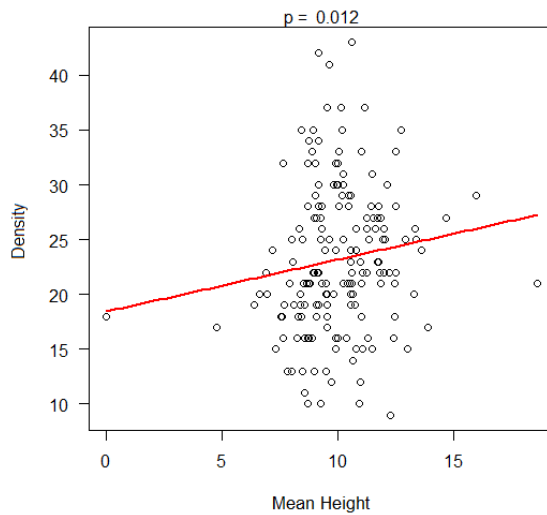


Figura 5: Relação entre densidade e altura média por subparcelas nas Florestas Semidecíduas Submontanas. Método utilizado: LME.

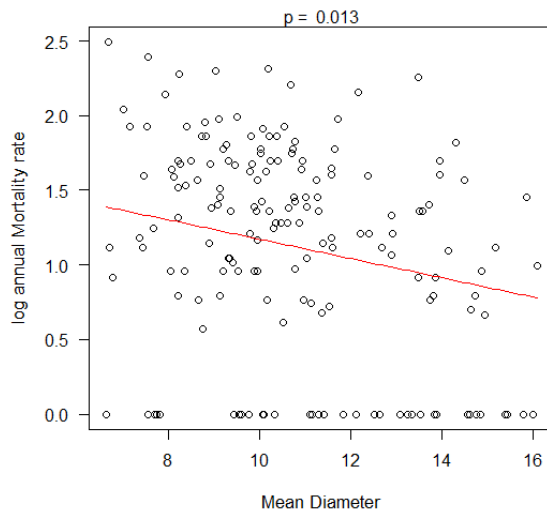


Figura 6: Relação entre log da taxa anual de mortalidade e o diâmetro médio por subparcelas nas Florestas Semidecíduas Submontanas. Método utilizado: LME.

Através do teste de não aleatoriedade para o sinal filogenético dos traços de altura e diâmetro máximos, os valores de $K < 1$ indicam que as espécies são menos similares que o esperado ao acaso, porém, estes traços são mais conservados que o esperado ao acaso (Tabela 6).

O turnover filogenético entre as espécies com os indivíduos mais vigorosos (maior altura e diâmetro) e as sobreviventes dentro de cada uma das três tipologias foi significativamente baixo, conforme observado na filobetadiversidade, principalmente quando pesada pela abundância (Tabela 7). Em contrapartida, o turnover filogenético entre os recrutados e os mais vigorosos em altura e diâmetro apenas mostrou significância para a Floresta de Galeria, sendo muito baixo quando pesado pela abundância. Já com relação à distância filogenética entre os mais vigorosos em altura e diâmetro e os mortos, a Floresta de Galeria evidenciou turnover significativamente baixo a partir da filobetadiversidade pesada pela abundância. No entanto, este turnover entre os mortos e os mais vigorosos em altura e diâmetro foi ainda mais evidente na Floresta Semidecídua Submontana, sendo que ele foi observado a partir de ambas as análises ponderadas e não ponderadas pela abundância.

Tabela 6: Teste do sinal filogenético para os traços altura máxima e diâmetro máximo em cada uma das três tipologias de Floresta Atlântica do presente estudo. Estes traços foram testados através do K de Blomberg. p indica a significância do sinal filogenético, sendo que valores não diferentes de zero ($p > 0.05$) indicam que não há sinal diferente do esperado ao acaso.

10.000 rand.			
K de Blomberg			
		K	p
GAL	Hmax	0.355	0.247
	Dmax	0.363	0.003
OMB	Hmax	0.253	0.002
	Dmax	0.244	0.002
*SEMI	Hmax	0.24	0.15
	Dmax	0.254	0.004

OMB = Floresta Ombrófila; GAL = Floresta de Galeria; SEMI = Floresta Semidecídua Submontana; 10.000 rand. = indica que foram utilizadas 10.000 aleatorizações

Tabela 7: Filobetadiversidade expressa como betaNTI entre as espécies com os indivíduos de maior altura e diâmetro e os demais dentro de cada tipologia florestal em estudo.

	N		Taxon	
	Hmax	Dapmax	Hmax	Dapmax
GAL-vig x GAL	7.46	6.9	4.93	4.17
OMB-vig x OMB	8.79	7.72	4.93	3.54
SEMI-vig x SEMI	6.83	6.96	6.02	4.95
GAL-vig x GAL-Rec	2.52	2.51	0.55	0.53
OMB-vig x OMB-Rec	1.08	1.05	0.09	0.12
SEMI-vig x SEMI-Rec	0.32	0.34	1.28	1.31
GAL-vig x GAL-Mort	2.73	2.77	1.54	1.54
OMB-vig x OMB-Mort	1.11	1.13	1.9	1.88
SEMI-vig x SEMI-Mort	2.19	2.19	2.95	3.01

GAL = Floresta de Galeria; OMB = Floresta Ombrófila; SEMI = Floresta Semidecídua Submontana; as tipologias com terminações “vig” são relativas aos valores máximos de altura e diâmetro encontrados por subparcelas para os indivíduos das espécies e sem esta terminação indica as demais espécies sobreviventes na mesma tipologia; as terminações Rec e Mort indicam árvores recrutadas e mortas por subparcelas, respectivamente. Hmax = altura máxima por subparcelas; Dapmax = diâmetro máximo por subparcelas; N = filobetadiversidade pesada pela abundância; Taxon = não ponderada pela abundância. A significância estatística dos valores de betaNTI é considerada quando são menores que -1.96 (alto turnover filogenético) ou maiores que 1.96 (baixo filogenético).

4 DISCUSSÃO

O padrão geral encontrado (Conjunto total e tipologias florestais) na relação negativa entre densidade e recrutamento anual por parcela sugere o papel da densidade na estruturação do estrato arbóreo em comunidades florestais (COMITA et al., 2010; CONDIT et al., 2004; HARMS et al., 2000; KELLY et al., 2001), visto que ela primariamente influencia de várias formas a quantidade de entradas de indivíduos numa comunidade, promovendo, por exemplo, efeito negativo dependente de densidade como a herbivoria sobre sementes e plântulas de uma espécie muito abundante (COMITA et al., 2010; HARMS et al., 2000; VAN BAEL; BRAUN, 2005). Por sua vez, o aumento do recrutamento com o decorrer do tempo, implicando em aumento da densidade (CONDIT et al., 2004; OLDEMAN, 1990; WESTOBY, 1984), pode levar a um adensamento de indivíduos que tem efeitos negativos, principalmente em escalas de vizinhança (CAVENDER-BARES et al., 2009; COMITA et al., 2010; HARMS et al., 2000). Esse aumento de adensamento leva a exclusões de outras plantas com habilidades competitivas mais baixas (MAYFIELD; LEVINE, 2010) como, por exemplo, as árvores mais baixas presentes no sub-bosque que são sobrepostas pelas mais altas na competição por luz (COOMES; ALLEN, 2007; WEINER, 1990).

Em todas as tipologias deste estudo há uma tendência de que maiores taxas anuais de recrutamento ocorram em parcelas de menor densidade. Analogamente, nas três tipologias taxas de recrutamento igual a zero (devido à ausência de recrutas) ocorreram nas subparcelas com maior densidade. Na Floresta Semidecídua Submontana, por exemplo, a média de indivíduos por parcela foi 23,1, sendo que 12 dentre as 52 subparcelas que tiveram taxa de recrutamento igual a zero apresentaram mais que 30 indivíduos e 40 parcelas tiveram mais que 20 indivíduos. Isto é, o maior número de subparcelas com taxa de recrutamento igual a zero possui em torno de 20 indivíduos. Esses resultados sugerem aumento do recrutamento onde as densidades são menores, com posterior aumento da densidade que causa diminuição do recrutamento e exclusões competitivas (CONDIT et al., 2004; GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; SWAINE; LIEBERMAN; PUTZ, 1987).

A observada redução da mortalidade com o aumento da altura média e do diâmetro médio nas Florestas de Galeria e Semidecídua Submontana, respectivamente, nos direciona a uma simultânea razão entre abundância e tamanho, nos permitindo sugerir como uma das possíveis causas desta relação a comum dominância de espécies em florestas tropicais, que apresentam alto tamanho e abundância alta (CHAZDON,

2008a, 2008b; COMITA et al., 2010; CONDIT et al., 2002; LETCHER et al., 2015; LETCHER; CHAZDON, 2009; O'BRIEN et al., 1995). A dominância em tamanho por alguns indivíduos em comunidades vegetais gera uma hierarquia competitiva que sugere competição assimétrica por luz (FARRIOR et al., 2016; GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009; THORPE et al., 2011; WEINER, 1990). Essa hierarquia se mantém na presença de diferenças interespecíficas e de ocorrência de distúrbios que potencialmente levam a exclusões competitivas de uma planta pela outra e aumenta as diferenças em tamanho (BREWER, 2011; FARRIOR et al., 2016).

Em florestas tropicais a mortalidade devido à queda de grandes árvores implica em aberturas de clareiras que geram consideráveis níveis de distúrbio diante da grande perda de biomassa (CHAZDON, 2014; GUARIGUATA; KATTÁN, 2002; WRIGHT, 2002), operando ambivalentemente como abertura de oportunidade para o recrutamento e ajudando a manter as diferenças em tamanho, formando hierarquias entre as árvores grandes e menores (GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009; HARMS et al., 2000). Diante disso, a constatada e respectiva maior média de altura e diâmetro nas Florestas de Galeria e Semidecídua em parcelas com menor mortalidade anual pode ser um reflexo de uma maior habilidade competitiva de espécies mais dominantes em tamanho (CHAZDON, 2008a), lhes permitindo tanto dominar o ambiente quanto receber menores efeitos da competição (BREWER, 2011).

Pode-se inferir que nas florestas conservadas, em que a perda de biomassa ocorre devido a distúrbios naturais, os indivíduos mais vigorosos normalmente reduziram a densidade local (p.ex: escala de vizinhança) por meio de exclusão dos menores (BERNTSON; WAYNE, 2000; OLDEMAN, 1990; RIVOIRE; LE MOGUEDEC, 2012; WESTOBY, 1984). Contudo, nossos resultados mostram o oposto, sendo que houve uma relação positiva da densidade com a altura média e diâmetro máximo na Floresta Semidecídua Submontana. Embora, seja difícil conjecturarmos as possíveis causas dessa relação, com base em nosso banco de dados aparentemente podemos sugerir que as florestas amostradas neste estudo estão passando por um avanço estrutural e sucessional (CHAZDON, 2014; LETCHER; CHAZDON, 2009; OLDEMAN, 1989) e isso reflete no incremento em densidade de árvores de maior tamanho (altura e diâmetro). Outra possibilidade é que os caracteres funcionais altura máxima e diâmetro máximo estão sendo selecionados na história recente dessas florestas, diminuindo a assimetria competitiva, o que aumenta a capacidade das comunidades em acumular biomassa e conseqüentemente diminui a mortalidade, pelo menos até o ponto em que a exclusão competitiva volte a crescer juntamente com a

abundância como um efeito dependente de densidade (COMITA et al., 2010; JOHNSON et al., 2012).

Dentre outros fatores que sugerem as interações competitivas dentre as principais forças determinantes das relações observadas está o baixo turnover filogenético observado entre as espécies com os indivíduos mais vigorosos em altura e diâmetro e as demais sobreviventes em todas as tipologias. Esses resultados são efeitos de uma filtragem biótica (LETCHER, 2010) em que as plantas de maior tamanho estão mais correlacionadas filogeneticamente às sobreviventes que ao acaso. A competição, no caso em que o caráter funcional selecionado é conservado dentro das linhagens filogenéticas e é relacionado à habilidade competitiva (p.ex: diâmetro máximo e altura máxima), causa um agrupamento filogenético que nesse caso é forte (MAYFIELD; LEVINE, 2010). Mais ainda, os resultados sugerem que esse efeito é geral nas Florestas Atlânticas estudadas, pois ocorreu nas três tipologias. Isso reforça resultados que mostram que nem sempre a competição causa sobredispersão filogenética (BENNETT et al., 2013) por excluir espécies com maiores sobreposições de nicho e mais próximas filogeneticamente, mesmo nos casos em que os caracteres funcionais estejam conservados dentro das linhagens filogenéticas e confirma dados experimentais em que a seleção de habilidade competitiva causa agrupamento filogenético (GODOY; KRAFT; LEVINE, 2014; MAYFIELD; LEVINE, 2010).

Houve também baixo turnover filogenético entre os mais vigorosos e os mortos e entre mais vigorosos e recrutadas na Floresta de Galeria e entre os mais vigorosos e mortos na Floresta Semidecídua Submontana (Tabela 8) e o conservantismo dos traços do diâmetro máximo em todas as tipologias e da altura máxima na Floresta Ombrófila (Tabela 9), porém menos acentuado. O baixo turnover filogenético indica relação filogenética mais próxima que o esperado ao acaso entre as árvores mais vigorosas e as demais (sobreviventes, mortos ou recrutadas) e de acordo com os princípios de similaridade limitante entre espécies próximas ecologicamente (DARWIN, 1859; GAUSE, 1934; GRACE; TILMAN, 1990; WEBB et al., 2002), elas tendem a sobrepor seus nichos efetivos (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007) quando seus traços são conservados (CAVENDER-BARES et al., 2009; WEBB, 2000) e o resultado mais esperado seria a exclusão competitiva entre essas espécies (GRACE; TILMAN, 1990; WEBB et al., 2002; WRIGHT, 2002; WRIGHT et al., 2010).

Importantes estudos em Florestas Tropicais evidenciaram mais forte competição entre espécies arbóreas mais próximas do que distantemente relacionadas filogeneticamente (KELLY et al., 2010, 2008; WEBB; GILBERT; DONOGUE, 2006),

o que é congruente com os nossos resultados para a filobetadiversidade entre as árvores vigorosas e as recrutadas e entre vigorosas e as mortas, principalmente os relativos à proximidade filogenética entre as árvores mortas e as mais vigorosas, mas diferente do observado para as vigorosas e as sobreviventes, nesse último caso, provavelmente uma seleção de características competitivas causadas pela própria competição. Portanto, os efeitos de exclusões competitivas na filogenia dependem do conservantismo de traços (BENNETT et al., 2013), como a altura e o diâmetro, que contribuem não só para diferenciação de nichos, mas também para conferir habilidades competitivas (CAVENDER-BARES et al., 2004; KUNSTLER et al., 2016).

Uma vez que espécies distantemente relacionadas podem ser excluídas mesmo quando há sinal filogenético (MAYFIELD; LEVINE, 2010), os nossos resultados sugerem confirmação deste pressuposto somente para vigorosas e mortas em Florestas de Galeria e Semideciduais, sendo que os testes para o sinal filogenético mostraram conservantismo de traços para espécies em mais linhagens filogenéticas que o esperado acaso, de acordo com os valores de $K < 1$ (BLOMBERG; GARLAND; IVES, 2003), mas mais agrupados filogeneticamente que ao acaso de acordo com os valores significativos de p (Tabela 9).

Nossos resultados mostraram fortes indícios da competição como uma das principais forças estruturadoras e reguladoras de relações entre densidade e tamanho nas florestas estudadas. Entretanto, há várias dificuldades em analisar e descrever interações competitivas em Florestas Tropicais. Dentre essas dificuldades estão separar a contribuição das plantas e do ambiente para este tipo de interação (GASTAUER; MEIRA-NETO, 2014; WILSON; KEDDY, 1986), mensurar e quantificar o particionamento de recursos entre as plantas (COMITA et al., 2010), medir outros importantes traços para competição como densidade da madeira e área foliar específica, (KUNSTLER et al., 2016) e criar métodos de aplicação com bom custo-benefício financeiro, logístico e de tempo para obter as informações ditas acima. Tudo isso ainda deve ser conduzido perante bom esforço amostral para discorrer mais consistentemente a cerca dos padrões encontrados. Apesar dessas limitações, visto que nosso esforço amostral foi constituído de três tipologias que possuem repetições (três florestas cada tipologia) nós acreditamos que os padrões encontrados podem referir a competição como uma das principais forças estruturadoras de comunidades arbóreas na Floresta Atlântica Brasileira.

5 CONCLUSÃO

Este estudo evidenciou consistentes relações entre variáveis baseadas em densidade e tamanho e estreita relação filogenética entre espécies. A consistente relação negativa entre densidade e taxa anual de recrutamento sugere efeitos da competição sobre a densidade como fortes estruturadores das florestas estudadas. De forma semelhante, o aumento significativo da densidade com altura média e diâmetro máximo na Floresta Semidecídua Submontana sugere uma dominância competitiva, a qual através de efeitos de desbaste no componente arbóreo cria assimetria e hierarquias de tamanho. Ao mesmo tempo, diante do observado conservantismo do diâmetro máximo observado nas Florestas de Galeria e Semidecídua e altura máxima na Floresta Ombrófila associado ao baixo turnover filogenético entre as árvores mais vigorosas e as mortas e a respectiva redução da mortalidade com altura média e diâmetro médio nestas tipologias, possivelmente os traços altura máxima e diâmetro máximo, principalmente nas espécies dominantes, podem estar sendo selecionados na história evolutiva recente dessas florestas para suas espécies mais competitivamente vigorosas, o que reduz a assimetria competitiva e propicia aumento de biomassa comunitária concomitante com o avanço da sucessão.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BARTON, K. **MuMIn: Multi-Model Inference.**, 2016. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/package=MuMIn>>
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed Editora, 2007.
- BELL, C. D.; SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S. The age and diversification of the angiosperms re-revisited. **American journal of botany**, v. 97, n. 8, p. 1296–1303, 2010.
- BENNETT, J. A. et al. Increased competition does not lead to increased phylogenetic overdispersion in a native grassland. **Ecology Letters**, v. 16, n. 9, p. 1168–1176, 2013.
- BERNTSON, G. M.; WAYNE, P. M. Characterizing the size dependence of resource acquisition within crowded plant populations. **Ecology**, v. 81, n. 4, p. 1072–1085, 2000.
- BJORNSTAD, O. N. **ncf: Spatial Nonparametric Covariance Functions**, 2016.
- BLOMBERG, S. P.; GARLAND, T.; IVES, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717–745, 2003.

- BORCARD, D.; GILLET, F.; LEGENDRE, P. Numerical Ecology with R. In: **Numerical Ecology with R**. New York: Springer, 2011. p. 1–7.
- BOYLE, B. et al. The taxonomic name resolution service: an online tool for automated standardization of plant names. **BMC Bioinformatics**, v. 14, n. 1, p. 16, 2013.
- BREMER, B. et al. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 2009.
- BREWER, J. S. Disturbance-mediated competition between perennial plants along a resource supply gradient. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 5, p. 1219–1228, 2011.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. **Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information Theoretic Approach**. 2. ed. New York: Springer, 2002.
- CAHILL, J. F. et al. Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 10, n. 1, p. 41–50, 2008.
- CANETTI, A. et al. Retrospective analysis of competition in a forest remnant: A case study of *Podocarpus lambertii* in the Araucaria Forest. **Dendrochronologia**, v. 40, p. 43–49, 2016.
- CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, n. 7, p. 693–715, 2009.
- CAVENDER-BARES, J. et al. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. **The American Naturalist**, v. 163, n. 6, p. 823–843, 2004.
- CHAZDON, R. L. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. **science**, v. 320, n. 5882, p. 1458–1460, 2008a.
- CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: CARSON, W. P.; SCHNITZER, S. A. (Eds.). **Tropical forest community ecology**. Oxford: Blackwell Scientific, 2008b. p. 384–408.
- CHAZDON, R. L. **Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation**. Chicago: University of Chicago Press, 2014.
- COATES, D. K.; LILLES, E. B.; ASTRUP, R. Competitive interactions across a soil fertility gradient in a multispecies forest. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 3, p. 806–818, 2013.
- COMITA, L. S. et al. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a Tropical Tree Community. **Science**, v. 329, n. 5989, p. 330–332, 2010.
- CONDIT, R. et al. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. **Science**, v. 295, n. 5555, p. 666–669, 2002.
- CONDIT, R. et al. Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El Niño dry season. **Journal of Tropical Ecology**, v. 20, p. 51–72, 2004.
- COOMES, D. A.; ALLEN, R. B. Effects of size, competition and altitude on tree growth. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 5, p. 1084–1097, 2007.
- COOMES, D. A.; GRUBB, P. J. Responses of Juvenile Trees to above- and

Belowground Competition in Nutrient-Starved Amazonian Rain Forest. **Ecology**, v. 79, n. 3, p. 768–782, 1998.

CRAWLEY, M. J. **Statistical Computing. An Introduction to Data Analysis using S-Plus**. London: John Wiley & Sons Ltd, 2002.

CRAWLEY, M. J. **The R book, 2nd Edition**. Chichester: Wiley, 2012.

DARWIN, C. **On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life**. London: John Murray, 1859.

DORMANN, C. F. et al. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: A review. **Ecography**, v. 30, n. 5, p. 609–628, 2007.

DORMANN, C. F. et al. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. **Ecography**, v. 36, n. 1, p. 027–046, 2013.

EWEL, J. J.; MAZZARINO, M. J. Competition from below for light and nutrients shifts productivity among tropical species. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 105, n. 48, p. 18836–18841., 2008.

FARRIOR, C. E. et al. Competition for Water and Light in Closed-Canopy Forests: A Tractable Model of Carbon Allocation with Implications for Carbon Sinks. **The American Naturalist**, v. 181, n. 3, p. 314–330, 2013.

FARRIOR, C. E. et al. Dominance of the suppressed: Power-law size structure in tropical forests. **Science**, v. 351, n. 6269, p. 2014–2016, 2016.

FINE, P. V. A.; KEMBEL, S. W. Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. **Ecography**, v. 34, n. 4, p. 552–565, 2011.

FOX, J. W.; VASSEUR, D. A. Character convergence under competition for nutritionally essential resources. **The American naturalist**, v. 172, n. 5, p. 667–680, 2008.

FOX, J.; WEISBERG, S. **An R companion to applied regression**. Thousand Oaks: Sage, 2010.

GASTAUER, M. et al. The hypothesis of sympatric speciation as the dominant generator of endemism in a global hotspot of biodiversity. **Ecology and Evolution**, v. 5, n. 22, p. 5272–5283, 2015.

GASTAUER, M.; MEIRA-NETO, J. A. A. Interactions, Environmental Sorting and Chance: Phylostructure of a Tropical Forest Assembly. **Folia Geobotanica**, v. 49, p. 443–459, 2014.

GASTAUER, M.; MEIRA-NETO, J. A. A. An enhanced calibration of a recently released megatree for the analysis of phylogenetic diversity. **Brazilian Journal of Biology**, v. 76, n. 3, p. 619–628, set. 2016.

GAUDET, C. L.; KEDDY, P. A. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. **Nature**, v. 334, p. 242–243, 1988.

GAUSE, F. **The Struggle for Existence**. Baltimore: Williams and Wilkins, 1934. v. 7

- GERHARDT, K. Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. **Forest Ecology and Management**, v. 82, n. 95, p. 33–48, 1996.
- GODOY, O.; KRAFT, N. J. B.; LEVINE, J. M. Phylogenetic relatedness and the determinants of competitive outcomes. **Ecology Letters**, v. 17, n. 7, p. 836–844, 2014.
- GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. **Princípios de estatística em ecologia**. Porto Alegre: Artmed, 2011.
- GRACE, J. B.; TILMAN, D. **Perspectives on Plant Competition**. [s.l.] Academic Press, Inc., 1990.
- GRAHAM, C. H.; FINE, P. V. A. Phylogenetic beta diversity: Linking ecological and evolutionary processes across space in time. **Ecology Letters**, v. 11, n. 12, p. 1265–1277, 2008.
- GRIME, J. P. The C-S-R model of primary plant strategies: origins, implications, and tests. In: GOTTLIEB, L. D.; JAIN, S. K. (Eds.). **Plant evolutionary Biology**. [s.l.] Springer Netherlands Copyright Holder, 1998. p. 371–393.
- GRIME, J. P. **Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties**. 2. ed. New York: Wiley-Blackwell, 2006.
- GUARIGUATA, M. R. (MANUEL R.; KATTÁN, G. **Ecología y conservación de bosques neotropicales**. San José: Libro Universitario Regional, 2002.
- GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, n. 1–3, p. 185–206, 2001.
- GUREVITCH, J.; SCHEINER, S. M.; FOX, G. A. **Ecologia Vegetal**, Artmed. Porto Alegre: Artmed, 2009.
- HARMS, K. E. et al. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. **Nature**, v. 404, n. 6777, p. 493–495, 2000.
- HINKLE, D. E.; WIERSMA, W.; JURIS, S. G. **Applied statistics for the behavioral sciences**. London: Houghton Mifflin, 2003.
- HOLST, K. K. **gof: Model-diagnostics based on cumulative residuals**, 2014.
- HUBBELL, S. P. et al. Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. **Ecological Research**, v. 16, p. 859–875, 2001a.
- HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 2001b.
- HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. S. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: DIAMOND, J.; CASE, T. J. (Eds.). **Community Ecology**. New York: Harper and Row, 1986. p. 314–329.
- IBGE. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Rio de Janeiro: IBGE, 2012.
- JOHNSON, D. J. et al. Conspecific negative density dependence and forest diversity. **Science (New York, N.Y.)**, v. 336, n. 6083, p. 904–907, 2012.

- KALOGIROU, S. . **lctools: Local Correlation, Spatial Inequalities, Geographically Weighted Regression and Other Tools**, 2015.
- KEDDY, P. A. **Competition**. 2. ed. [s.l.] Springer Netherlands, 2001.
- KELLY, C. K. et al. Investigations in commonness and rarity: A comparative analysis of co-occurring, congeneric Mexican trees. **Ecology Letters**, v. 4, p. 618–627, 2001.
- KELLY, C. K. et al. Fractional abundance and the ecology of community structure. n. August 2016, p. 10, 2010.
- KELLY, D. W. W. et al. Phylogeny, niches, and relative abundance in natural communities. **Ecology**, v. 89, n. 4, p. 962–970, 2008.
- KEMBEL, S. W. **Picante: phylocom integration, community analyses, nullmodels, traits and evolution in R**, 2008.
- KEMBEL, S. W. et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, v. 26, n. 11, p. 1463–1464, 2010.
- KEMBEL, S. W.; HUBBELL, S. P. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 86–99, 2006.
- KUNSTLER, G. et al. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 1–15, 2016.
- LANGSRUD, Ø. ANOVA for unbalanced data: Use Type II instead of Type III sums of squares. **Statistics and Computing**, v. 13, n. 2, p. 163–167, 2003.
- LEGENDRE, P.; FORTIN, M. J. Spatial pattern and ecological analysis. **Vegetatio**, v. 80, n. 2, p. 107–138, 1989.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. 3. ed. Amsterdam: Elsevier Science, 2012.
- LETCHER, S. G. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession. **Proceedings of the Royal Society / Biological Sciences**, v. 277, n. 1678, p. 97–104, 2010.
- LETCHER, S. G. et al. Phylogenetic community structure during succession: Evidence from three Neotropical forest sites. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 14, n. 2, p. 79–87, 2012.
- LETCHER, S. G. et al. Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: A test case with 14 Neotropical forest sites. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 5, p. 1276–1290, 2015.
- LETCHER, S. G.; CHAZDON, R. L. Rapid recovery of biomass, species richness and species composition in a forest chronosequence in Northeastern Costa Rica. **Biotropica**, v. 41, n. 5, p. 608–617, 2009.
- LEWIS, S. L. et al. Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: Calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. **Journal of Ecology**, v. 92, n. 6, p. 929–944, 2004.
- LIN, D. Y.; WEI, L. J.; YING, Z. Model-checking techniques based on cumulative residuals. **Biometrics**, v. 58, n. 1, p. 1–12, 2002.

- LUTZ, J. A. et al. Ecological importance of large-diameter trees in a temperate mixed-conifer forest. **PLoS ONE**, v. 7, n. 5, 2012.
- MAINDONALD, J.; BRAUN, J. **Data Analysis and Graphics Using R – An Example-Based Approach**. 2. ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- MAYFIELD, M. M.; LEVINE, J. M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. **Ecology Letters**, v. 13, n. 9, p. 1085–1093, 2010.
- MUELLER-DOMBOIS, D.; ELLENBERG, H. **Aims and methods in vegetation ecology**. New York: John Wiley & Sons, 1974.
- NEWTON, A. C. **Forest ecology and conservation: a handbook of techniques**. Oxford: Oxford University Press, 2007.
- O'BRIEN, S. T. et al. Diameter, Height, Crown, and Age Relationship in Eight Neotropical Tree Species. **Ecology**, v. 76, n. 6, p. 1926–1939, 1995.
- O'HARA, R. B.; KOTZE, D. J. Do not log-transform count data. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 1, n. 2, p. 118–122, 2010.
- OLDEMAN, R. A. A. Dynamics in tropical rain forests. In: HOLM-NIELSEN, L. B.; NIELSEN, I. C.; BALSLEV, H. (Eds.). **Tropical forest: botanical dynamics, speciation and diversity**. London: Academic, 1989. p. 3–21.
- OLDEMAN, R. A. A. **Forests: elements of silvology**. [s.l.] Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1990.
- PETERSON, B. G.; CARL, P. **PerformanceAnalytics: Econometric tools for performance and risk analysis**, 2014.
- PINHEIRO, J. et al. **nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models**, 2016.
- PINHEIRO, J.; BATES, D. **Mixed-Effects Models in S and S-PLUS**. New York: Springer, 2000.
- PHILLIPS, O. L. et al. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B**, v. 359, p. 381–407, 2004.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. **A Language and Environment for Statistical Computing**. Vienna. R Foundation for Statistical Computing, , 2016.
- RAMOS, A. M.; SANTOS, L. A. R.; FORTES, L. T. G. (EDS.). **Normais climatológicas do Brasil : 1961-1990**. Brasília: INMET, 2009.
- RIVOIRE, M.; LE MOGUEDEC, G. A generalized self-thinning relationship for multi-species and mixed-size forests. **Annals of Forest Science**, v. 69, n. 2, p. 207–219, 2012.
- SANTOS, H. et al. **O novo mapa de solos do Brasil-legenda atualizada**. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2011.
- SANTOS, H. G. et al. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 3. ed. Brasília: Embrapa Solos, 2013.

- SARKAR, D. **Lattice: Multivariate Data Visualization with R**. New York: Springer, 2008.
- SCARANELLO, M. A. DA S.; ALVES, L. F. Height-diameter relationships of tropical Atlantic moist forest trees in southeastern. **Sci. Agric**, v. 69, n. February, p. 26–37, 2012.
- SCHWINNING, S.; KELLY, C. K. Plant competition, temporal niches and implications for productivity and adaptability to climate change in water-limited environments. **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 886–897, 2013.
- SHEIL, D.; BURSLEM, D. R. P.; ALDER, D. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. **The Journal of Ecology**, v. 83, n. 2, p. 331–333, 1995.
- SHEIL, D.; MAY, R. M. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. **Journal of Ecology**, v. 84, p. 91–100, 1996.
- SHEIL, D.; JENNINGS, S.; SAVILL, P. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, n. 6, p. 785–800, 2000.
- SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J. **Biometry**. 3. ed. New York: Freeman and Company, 1995.
- SWAINE, M. D.; LIEBERMAN, D.; PUTZ, F. E. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. **Journal of Tropical Ecology**, v. 3, n. 4, p. 359–366, 1987.
- THOMPSON, J. N. **The Geographic Mosaic of Coevolution**. Chicago: The University of Chicago Press, 2005.
- THORPE, A. S. et al. Interactions among plants and evolution. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 3, p. 729–740, 2011.
- TILMAN, D. **Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities**. Princeton: Princeton University Press, 1988.
- TURNER, H.; FIRTH, D. **Generalized nonlinear models in R: An overview of the gnm package**, 2015.
- URIARTE, M. et al. A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbors matter. **Journal of Ecology**, v. 92, p. 348–360, 2004.
- URIARTE, M. et al. Neighborhood effects on sapling growth and survival in a neotropical forest and the ecological equivalence hypothesis. In: BURSLEM, D.; PINARD, M.; HARTLEY, S. (Eds.). **Biotic Interactions in the Tropics**. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. p. 89–106.
- URIARTE, M. et al. Trait similarity, shared ancestry and the structure of neighbourhood interactions in a subtropical wet forest: Implications for community assembly. **Ecology Letters**, v. 13, n. 12, p. 1503–1514, 2010.
- VALIENTE-BANUET, A.; VERDÚ, M. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. **Ecology Letters**, v. 10, n. 11, p. 1029–1036, 2007.
- VAN BAEL, S. A.; BRAUN, J. D. The direct and indirect effects of insectivory by

- birds in two contrasting Neotropical forests. **Oecologia**, v. 143, n. 1, p. 106–116, 2005.
- VAN BREUGEL, M. et al. The relative importance of above- versus belowground competition for tree growth during early succession of a tropical moist forest. **Plant Ecology**, v. 213, n. 1, p. 25–34, 2012.
- VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991.
- WEBB, C. O. Exploring phylogenetic structure of Ecological Communities : an example for Rain Forest Trees. **The American Naturalist**, v. 156, n. 2, p. 145–155, 2000.
- WEBB, C. O. et al. Phylogenies and Community Ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 475–505, 2002.
- WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; KEMBEL, S. W. Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. **Bioinformatics**, v. 24, n. 18, p. 2098–2100, 2008.
- WEBB, C. O.; DONOGHUE, M. J. Phylomatic: Tree assembly for applied phylogenetics. **Molecular Ecology Notes**, v. 5, n. 1, p. 181–183, 2005.
- WEBB, C. O.; GILBERT, G. S.; DONOGUE, M. J. Phylodiversity-dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest. **Ecology**, v. 87, n. 6, p. 123–131, 2006.
- WEINER, J. Asymmetric competition in plant populations. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 5, n. 11, p. 360–364, 1990.
- WESTOBY, M. The self-thinning rule. **Advances in Ecological Research**, v. 14, p. 167–225, 1984.
- WHITE, E. P. et al. Relationships between body size and abundance in ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, n. 6, p. 323–330, 2007.
- WILSON, S. D.; KEDDY, P. A. Measuring diffuse competition along an environmental gradient: Results from a shoreline plant community. **The American Naturalist**, v. 127, n. 6, p. 862–869, 1986.
- WRIGHT, S. J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia**, v. 130, n. 1, p. 1–14, 2002.
- WRIGHT, S. J. et al. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. **Ecology**, v. 91, n. 12, p. 3664–3674, 2010.
- ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. 5. ed. New Jersey: Prentice-Hall, 2010.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1: Correlação de Spearman (ρ) entre as variáveis, ambas dependentes e preditivas baseadas em abundância e tamanho das árvores de um conjunto composto por nove Florestas Neotropicais Brasileiras.

	Mort-1	Rec-1	MaxDap	MedDap	MaxAlt	MedAlt	N1
Mort-1	1.00	0.00	-0.16	-0.18	-0.17	-0.11	-0.06
Rec-1	0.00	1.00	-0.05	-0.17	-0.04	-0.16	-0.16
MaxDap	-0.16	-0.05	1.00	0.65	0.53	0.30	-0.07
MedDap	-0.18	-0.17	0.65	1.00	0.56	0.61	-0.25
MaxAlt	-0.17	-0.04	0.53	0.56	1.00	0.69	-0.19
MedAlt	-0.11	-0.16	0.30	0.61	0.69	1.00	-0.02
N1	-0.06	-0.16	-0.07	-0.25	-0.19	-0.02	1.00

Mort = taxa de mortalidade; Rec = taxa de recrutamento; MaxDap = Diâmetro máximo; MedDap = Diâmetro médio; MaxAlt = altura máxima; MedAlt = Altura média; N1 = abundância de indivíduos;

Tabela S2: Correlação de Pearson entre as variáveis, ambas dependentes e preditivas baseadas em abundância e tamanho das árvores da Floresta de Galeria.

	Mort	Rec	MaxDap	MedDap	MaxAlt	MedAlt	N1
Mort	1	-0.02	-0.10	-0.15	-0.21	-0.31	-0.07
Rec	-0.02	1.00	-0.04	-0.10	0.02	-0.10	-0.29
MaxDap	-0.10	-0.04	1.00	0.67	0.46	0.35	0.02
MedDap	-0.15	-0.10	0.67	1.00	0.59	0.69	-0.17
MaxAlt	-0.21	0.02	0.46	0.59	1.00	0.78	-0.22
MedAlt	-0.31	-0.10	0.35	0.69	0.78	1.00	-0.17
N1	-0.07	-0.29	0.02	-0.17	-0.22	-0.17	1.00

Mort = taxa de mortalidade; Rec = taxa de recrutamento; MaxDap = Diâmetro máximo; MedDap = Diâmetro médio; MaxAlt = altura máxima; MedAlt = Altura média; N1 = abundância de indivíduos;

Tabela S3: Correlação de Pearson entre as variáveis, ambas dependentes e preditivas baseadas em abundância e tamanho das árvores da Floresta Ombrófila.

	Mort	Rec	MaxDap	MedDap	MaxAlt	MedAlt	N1
Mort	1	0.05	-0.25	-0.11	-0.26	-0.11	-0.15
Rec	0.05	1.00	-0.18	-0.33	-0.23	-0.27	0.00
MaxDap	-0.25	-0.18	1.00	0.70	0.58	0.44	0.04
MedDap	-0.11	-0.33	0.70	1.00	0.51	0.59	-0.30
MaxAlt	-0.26	-0.23	0.58	0.51	1.00	0.72	0.08
MedAlt	-0.11	-0.27	0.44	0.59	0.72	1.00	0.05
N1	-0.15	0.00	0.04	-0.30	0.08	0.05	1.00

Mort = taxa de mortalidade; Rec = taxa de recrutamento; MaxDap = Diâmetro máximo; MedDap = Diâmetro médio; MaxAlt = altura máxima; MedAlt = Altura média; N1 = abundância de indivíduos;

Tabela S4: Correlação de Pearson entre as variáveis, ambas dependentes e preditivas baseadas em abundância e tamanho das árvores da Floresta Semidecídua Submontana.

	Mort	Rec	MaxDap	MedDap	MaxAlt	MedAlt	N1
Mort	1.00	-0.03	-0.20	-0.31	-0.24	-0.09	0.22
Rec	-0.03	1.00	0.13	-0.05	0.12	-0.18	-0.34
MaxDap	-0.20	0.13	1.00	0.60	0.65	0.22	-0.11
MedDap	-0.31	-0.05	0.60	1.00	0.58	0.62	-0.19
MaxAlt	-0.24	0.12	0.65	0.58	1.00	0.49	-0.24
MedAlt	-0.09	-0.18	0.22	0.62	0.49	1.00	0.17
N1	0.22	-0.34	-0.11	-0.19	-0.24	0.17	1.00

Mort = taxa de mortalidade; Rec = taxa de recrutamento; MaxDap = Diâmetro máximo; MedDap = Diâmetro médio; MaxAlt = altura máxima; MedAlt = Altura média; N1 = abundância de indivíduos;

Tabela S5: Melhores modelos de GLMM (Generalized Linear Mixed Models) selecionados por Akaike para o teste das relações entre variáveis baseadas em densidade e tamanho (altura e diâmetro) de indivíduos por subparcelas de nove Florestas Neotropicais Brasileiras.

log(Mort.1 + 1) ~ MaxDap + MaxAlt + log(Rec.1 + 1) + N1 + (1 Site)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxAlt	MaxDap	N1	df	AICc	delta	weight
0.9714					3	899.1	0	0.926
0.9344	0.04717				4	904.3	5.27	0.066
log(Mort.1 + 1) ~ MedDap + log(Rec.1 + 1) + N1 + (1 Site)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedDap	N1	df	AICc	delta	weight	
0.9714				3	899.1	0	0.868	
0.9344	0.047			4	904.3	5.27	0.062	
log(Mort.1 + 1) ~ MedAlt + log(Rec.1 + 1) + N1 + (1 Site)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedAlt	N1	df	AICc	delta	weight	
0.971				3	899.1	0	0.923	
0.934	0.04717			4	904.3	5.27	0.066	
(N1 ~ MaxDap + MaxAlt + log(Rec.1+1) + (1 Site)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxAlt	MaxDap	df	AICc	delta	weight	
3.258	-0.1211			3	3355.5	0	0.497	
3.243	-0.1207		0.000484	4	3357.2	1.68	0.215	
(N1 ~ MedDap + log(Rec.1+1) + (1 Site)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedDap	df	AICc	delta	weight		
3.364	-0.1245	-0.00924	4	3351.7	0	0.868		
3.258	-0.1211		3	3355.5	3.76	0.132		
(N1 ~ MedAlt + log(Rec.1+1) + (1 Site)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedAlt	df	AICc	delta	weight		
3.258	-0.1211		3	3355.5	0	0.722		
3.247	-0.1213	1.06E-03	4	3357.4	1.91	0.278		

sqrt(N1+1) = raiz quadrada da abundância; log(Mort.1+1) = logaritmo da taxa anual de mortalidade; MaxDap = diâmetro máximo; MaxAlt = altura máxima; MedDap = diâmetro médio; MedAlt = altura média; N1 = abundância não transformada; Int = intercepto; df = degrees of freedom (graus de liberdade). Valores destacados em negrito indicam que a variável preditiva apresentou relação significativa com a variável dependente dentro do modelo ao qual ela pertence.

Tabela S6: Melhores modelos de GLMM (Generalized Linear Mixed Models) selecionados por Akaike para o teste das relações entre variáveis baseadas em densidade e tamanho (altura e diâmetro) de indivíduos por subparcela em três Florestas de Galeria.

log(Mort.1 + 1) ~ MaxDap + MaxAlt + log(Rec.1 + 1) + N1								
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxAlt	MaxDap	N1	Df	AICc	delta	weight
0.774					3	245	0	0.893
0.781	-0.01				4	250.6	5.53	0.056
log(Mort.1 + 1) ~ MedDap + log(Rec.1 + 1) + N1								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedDap	N1	df	AICc	delta	weight	
0.774				3	245	0	0.912	
0.781	-0.01			4	250.6	5.53	0.057	
log(Mort.1 + 1) ~ MedAlt + log(Rec.1 + 1) + N1								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedAlt	N1	df	AICc	delta	weight	
0.774				3	245	0	0.788	
1.21		-0.044		4	248.5	3.45	0.141	
(N1 ~ MaxDap + MaxAlt + log(Rec.1+1))								
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxAlt	MaxDap	df	AICc	delta	weight	
3.631	-0.238	-0.003		4	1279.8	0	0.399	
3.573	-0.24			3	1280.2	0.36	0.333	
(N1 ~ MedDap + log(Rec.1+1))								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedDap	df	AICc	delta	weight		
3.732	-0.24	-0.015	4	1277.4	0	0.797		
3.573	-0.24		3	1280.2	2.74	0.203		
(N1 ~ MedAlt + log(Rec.1+1))								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedAlt	df	AICc	delta	weight		
3.685	-0.238	-0.011	4	1280.1	0	0.503		
3.573	-0.24		3	1280.2	0.02	0.497		

sqrt(N1+1) = raiz quadrada da abundância; log(Mort.1+1) = logaritmo da taxa anual de mortalidade; MaxDap = diâmetro máximo; MaxAlt = altura máxima; MedDap = diâmetro médio; MedAlt = altura média; N1 = abundância não transformada; Int = intercepto; df = degrees of freedom (graus de liberdade). Valores destacados em negrito indicam que a variável preditiva apresentou relação significativa com a variável dependente dentro do modelo ao qual ela pertence.

Tabela S7: Melhores modelos de GLMM (Generalized Linear Mixed Models) selecionados por Akaike para o teste das relações entre variáveis baseadas em densidade e tamanho (altura e diâmetro) de indivíduos por subparcela em três Florestas Ombrófilas.

log(Mort.1 + 1) ~ MaxDap + MaxAlt + log(Rec.1 + 1) + N1 + (1 Site)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxAlt	MaxDap	N1	df	AICc	delta	weight
1.038					3	315.8	0	0.887
0.9935	0.0693				4	320.4	4.6	0.089
log(Mort.1 + 1) ~ MedDap + log(Rec.1 + 1) + N1 + (1 Site)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedDap	N1	df	AICc	delta	weight	
1.038				3	315.8	0	0.879	
0.9935	0.0693			4	320.4	4.6	0.088	
log(Mort.1 + 1) ~ MedAlt + log(Rec.1 + 1) + N1 + (1 Site)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedAlt	N1	df	AICc	delta	weight	
1.038				3	315.8	0	0.859	
0.9935	0.0693			4	320.4	4.6	0.086	
(N1 ~ MaxDap + MaxAlt + log(Rec.1+1) + (1 Site)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxAlt	MaxDap	df	AICc	delta	weight	
3.038	-0.0811			3	975.1	0	0.461	
2.989	-0.0765	0.002252		4	976.7	1.59	0.208	
(N1 ~ MedDap + log(Rec.1+1) + (1 Site)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedDap	df	AICc	delta	weight		
3.038	-0.0811		3	975.1	0	0.62		
3.106	-0.0859	-0.00537	4	976.3	1.12	0.354		
(N1 ~ MedAlt + log(Rec.1+1) + (1 Site)								
(Int)	log(Rec.1+1)	MedAlt	df	AICc	delta	weight		
3.038	-0.0811		3	975.1	0	0.717		
3.056	-0.0822	-0.00171	4	977.2	2.08	0.253		

sqrt(N1+1) = raiz quadrada da abundância; log(Mort.1+1) = logaritmo da taxa anual de mortalidade; MaxDap = diâmetro máximo; MaxAlt = altura máxima; MedDap = diâmetro médio; MedAlt = altura média; N1 = abundância não transformada; Int = intercepto; df = degrees of freedom (graus de liberdade). Valores destacados em negrito indicam que a variável preditiva apresentou relação significativa com a variável dependente dentro do modelo ao qual ela pertence.

Tabela S8: Melhores modelos de GLMM (Generalized Linear Mixed Models) selecionados por Akaike para o teste das relações entre variáveis baseadas em densidade e tamanho (altura e diâmetro) de indivíduos por subparcela em três Florestas Semidecíduas Submontanas.

log(Mort.1 + 1) ~ MaxDap + log(Rec.1 + 1) + N1							
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxDap	N1	df	AICc	delta	weight
1.102				3	342	0	0.907
1.042	0.0609			4	346.8	4.83	0.081
log(Mort.1 + 1) ~ MaxAlt + log(Rec.1 + 1) + N1							
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxAlt	N1	df	AICc	delta	weight
1.102				3	342	0	0.903
1.042	0.0609			4	346.8	4.83	0.081
log(Mort.1 + 1) ~ MedDap + log(Rec.1 + 1) + N1							
(Int)	log(Rec.1+1)	MedDap	N1	df	AICc	delta	weight
1.102				3	342	0	0.662
1.819		-0.0659		4	344	1.94	0.251
log(Mort.1 + 1) ~ MedAlt + log(Rec.1 + 1) + N1							
(Int)	log(Rec.1+1)	MedAlt	N1	df	AICc	delta	weight
1.102				3	342	0	0.887
1.042	0.061			4	346.8	4.83	0.079
N1 ~ MaxDap + log(Rec.1+1)							
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxDap	df	AICc	delta	weight	
3.073	-0.0487	0.0027	4	1071.3	0	0.487	
3.151	-0.0497		3	1072.6	1.25	0.26	
N1 ~ MaxAlt + log(Rec.1+1)							
(Int)	log(Rec.1+1)	MaxAlt	df	AICc	delta	weight	
3.151	-0.0497		3	1072.6	0	0.489	
3.089	-0.0469	0.0032	4	1073.9	1.34	0.25	
(N1 ~ MedDap + log(Rec.1+1))							
(Int)	log(Rec.1+1)	MedDap	df	AICc	delta	weight	
3.151	-0.0497		3	1072.6	0	0.538	
3.215	-0.0511	-0.00572	4	1074.3	1.74	0.226	
(N1 ~ MedAlt + log(Rec.1+1))							
(Int)	log(Rec.1+1)	MedAlt	df	AICc	delta	weight	
2.926	-0.0427	0.0217	4	1069.6	0	0.532	
2.863		0.0239	3	1070.7	1.08	0.31	

sqrt(N1+1) = raiz quadrada da abundância; log(Mort.1+1) = logaritmo da taxa anual de mortalidade; MaxDap = diâmetro máximo; MaxAlt = altura máxima; MedDap = diâmetro médio; MedAlt = altura média; N1 = abundância não transformada; Int = intercepto; df = degrees of freedom (graus de liberdade). Valores destacados em negrito indicam que a variável preditiva apresentou relação significativa com a variável dependente dentro do modelo ao qual ela pertence. Os valores destacados simultaneamente em negrito e itálico indicam relação apenas marginalmente significativa.

CONSIDERAÇÕES GERAIS

Com base nos resultados obtidos a partir dos três capítulos desta podemos tirar as seguintes conclusões:

-O monitoramento de quatro anos das Florestas Atlânticas estudadas sugere uma maior importância para interações negativas na determinação de suas dinâmicas, seguida secundariamente por filtragem ambiental ou eventos aleatórios. A competição se mostrou como a mais provável interação, sendo isto, principalmente, apontada pela baixa distância filogenética entre árvores mortas e sobreviventes maiores que 30 cm, as quais demonstram maior dominância. Essa dominância possivelmente influenciou no observado aumento da sobredispersão filogenética com aumento da mortalidade. Além disso, o indicativo de conservantismo encontrado para a altura máxima e diâmetro máximo, traços ligados à habilidade competitiva, fornece maior suporte ao possível forte efeito da competição na dinâmica estrutural e filogenética das florestas estudadas;

-As tipologias de Floresta Atlântica estudadas aqui (Florestas de Galeria, Ombrófila e Semidecídua Submontana) são distribuídas por distintos gradientes ambientais, os quais mostram tanto influências semelhantes quanto antagônicas na estrutura filogenética e riqueza de espécies dessas tipologias e do conjunto total. Algumas dessas tendências opostas foram observadas na Floresta de Galeria (com maior altitude e precipitação) que teve maior tendência ao agrupamento em direção aos nós basais (MPD) e também maior sobredispersão em relação aos nós terminais (NTI), sendo o inverso destas tendências observado para a Floresta Semidecídua Submontana (com mais alta temperatura máxima do mês mais quente), além de uma maior diversidade filogenética composta por espécies distantes em parentesco para a Floresta Ombrófila (com menor distância do oceano).

-As relações baseadas em densidade e tamanho (altura e diâmetro) sugerem a competição como uma das forças mais atuantes na montagem das tipologias de Floresta Atlântica estudadas, sendo isso indicado, principalmente pela relação negativa entre recrutamento e densidade encontrada para todas essas tipologias, associada ao indicativo de conservantismo dos traços competitivos altura máxima e diâmetro máximo e baixo turnover filogenético destacado entre as árvores mortas e as mais vigorosas (maior altura e diâmetro).