

**CARLOS MARIO GALVÁN CISNEROS**

**EVIDÊNCIAS EXPERIMENTAIS E EMPÍRICAS DE COMPETIÇÃO E DE  
FILTRAGEM AMBIENTAL EM COMUNIDADES DE CERRADOS E DE  
FLORESTAS SECAS**

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

Orientador: João Augusto Alves Meira Neto

**VIÇOSA - MINAS GERAIS  
2020**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade  
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

G182e  
2020

Galván Cisneros, Carlos Mario, 1987-

Evidências experimentais e empíricas de competição e de  
filtragem ambiental em comunidades de cerrados e de florestas  
secas / Carlos Mario Galván Cisneros. – Viçosa, MG, 2020.

77 f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador: João Augusto Alves Meira Neto.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. Filogenia. 2. Seleção natural. 3. Cerrados - Filogenia.  
4. Florestas - Filogenia. I. Universidade Federal de Viçosa.  
Departamento de Biologia Vegetal. Programa de Pós-Graduação  
em Botânica. II. Título.

CDD 22. ed. 576.88

CARLOS MARIO GALVÁN CISNEROS

**EVIDÊNCIAS EXPERIMENTAIS E EMPÍRICAS DE COMPETIÇÃO E DE  
FILTRAGEM AMBIENTAL EM COMUNIDADES DE CERRADOS E DE  
FLORESTAS SECAS**

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

APROVADA: 18 de fevereiro de 2020.

Assentimento:



Carlos Mario Galván Cisneros

Autor



João Augusto Alves Meira Neto

Orientador

**Dedicado aos meus pais Alída e Juan por todo o apoio que me deram. Às minhas irmãs Sulay e Maribel pelo apoio incondicional e a todos os que contribuíram para que este projeto se concretizasse. Realizamos esse sonho, obrigado.**

## AGRADECIMENTOS

Agradeço especialmente ao professor João Augusto Meira Neto por me aceitar para fazer a dissertação sob sua direção. Seu apoio e confiança no meu trabalho e sua capacidade de orientar minhas ideias têm sido uma contribuição inestimável, não apenas no desenvolvimento desta tese, mas também na minha formação como botânico.

Ao Gustavo Heringer e o Pedro Villa, pela amizade, pela participação ativa no segundo capítulo.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001

Ao Departamento de Biologia Vegetal e ao Programa de pós-graduação em Botânica da UFV pela oportunidade de estudar nessa universidade e nesse país.

Agradecimentos ao Programa de Parceria para Educação e Treinamento (PAEC) entre a Organização dos Estados Americanos (OEA) e o Grupo de Coimbra de Universidades Brasileiras (GCUB) pela oportunidade de participar no programa de bolsas.

Agradecimento especial aos professores da Universidade de Pamplona (Colômbia) Alba Lucía Roa e Luís Roberto Sánchez Montaña pelo apoio acadêmico, logístico e anímico no processo de busca de mestrado e bolsa de estudos no Brasil.

À Universidade de Pamplona (Colômbia) por seu apoio financeiro para conseguir viajar ao Brasil.

Às minhas amigas e colegas da Universidade de Pamplona (Colômbia) Astrid Yesenia Araque e Jessica Sarmiento por sua disposição e apoio nesse processo, seu apoio foi essencial para chegar ao Brasil.

Aos meus amigos e colegas do LEEP: Alice, Fernando Fernández, Larissa, Herval, Josielle, Maribel, Miguel, Nathália, Lhorayne, Bruna e Rodrigo que acompanharam minha trajetória nesses dois anos pelo companheirismo de cada um. Especial agradecimento à Nayara, Alex & Fernando Lacerda pelo acompanhamento a campo. Agradeço também ao Celso pela disposição e logística.

Agradecimentos à Floresta Nacional de Paraopeba (MG), aos ecossistemas de Cerrado do Brasil e as matas secas da Colômbia.

“Nada na Biologia faz sentido exceto à *luz da evolução.*”

Theodosius Dobzhansky

## RESUMO

GALVÁN CISNEROS, Carlos Mario M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2020. **Evidências experimentais e empíricas de competição e de filtragem ambiental em comunidades de Cerrados e de florestas secas.** Orientador: João Augusto Meira Neto.

Os ecossistemas neotropicais são enormemente diversos e representam uma das áreas mais biodiversas do planeta. As principais ameaças para esses ecossistemas são o desmatamento, a fragmentação, a conversão em monoculturas florestais e as mudanças climáticas. A grande diversidade do Neotrópico se deve à heterogeneidade climática e à história geológica. Existe a ideia de que as florestas neotropicais são sinônimas de florestas tropicais úmidas, especialmente na bacia amazônica. No entanto, o Neotrópico possui áreas de proporções significativas de savana e floresta seca. O Cerrado e as florestas secas têm em comum que sofrem estresse estacional devido à seca, têm vegetações adaptadas a essas condições climáticas, biota única, distribuições complexas em mosaico e receberam menos atenção da pesquisa do que as florestas úmidas tropicais. Este estudo teve como objetivo geral estudar a diversidade taxonômica e filogenética em duas comunidades neotropicais de Cerrado e de floresta seca, no Brasil e na Colômbia, respectivamente. O capítulo 1 foi desenvolvido na Floresta Nacional do Município de Paraopeba, MG, Brasil e aborda o impacto das plantações de *Eucalyptus* na diversidade taxonômica e na estrutura filogenética em um sub-bosque de Cerrado; achou-se que as métricas de diversidade alfa filogenética caíram dentro da faixa de expectativa aleatória em cada comunidade vegetal, sugerindo uma uniformidade filogenética. As métricas de diversidade filogenética beta mostraram uma fraca rotação filogenética entre o Cerrado do sub-bosque de *Eucalyptus* e o Cerrado fora dos talhões. O capítulo 2 foi realizado na Colômbia, na região de Cúcuta, aborda a estrutura filogenética de sete comunidades de floresta seca tropical; encontrou-se um gradiente ambiental, que gera um filtro ambiental, esse filtro origina que as comunidades localizadas em altitudes mais baixas sejam filogeneticamente agrupadas. Este trabalho mostra a importância de estudos ecológicos em ecossistemas neotropicais no atual contexto de mudanças climáticas.

**Palavras-chave:** Diversidade filogenética. Filtragem ambiental. Cerrado. Floresta Seca

## ABSTRACT

GALVÁN CISNEROS, Carlos Mario M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2020. **Experimental and empirical evidence of competition and environmental filtration in cerrados and dry forest communities.** Advisor: João Augusto Meira Neto.

Neotropical ecosystems are enormously diverse and represent one of the most biodiverse areas on the planet. The main threats to these ecosystems are deforestation, fragmentation, forest conversion to monocultures and climate change. The great diversity of the Neotropics is due to climatic heterogeneity and geological history. There is an idea that neotropical forests are synonymous with tropical rainforests, especially by the Amazon basin. However, the Neotropics has areas of significant proportions of savanna and dry forest. The Cerrado and dry forests have in common which suffer seasonal stress due to drought, have vegetation adapted to these climatic conditions, unique biota, complex mosaic distributions and have received less research attention than tropical rainforests. This study aimed to study the taxonomic and phylogenetic diversity in two Neotropical communities of Cerrado and dry forest, in Brazil and Colombia, respectively. Chapter 1 was developed in the National Forest of the Municipality of Paraopeba, MG, Brazil and addresses the impact of Eucalyptus plantations on taxonomic diversity and phylogenetic structure in a Cerrado understory; it was found that the metrics of phylogenetic alpha diversity fell within the range of random expectation in each plant community, suggesting a phylogenetic uniformity. The metrics of beta phylogenetic diversity showed a weak phylogenetic rotation between the Cerrado of the Eucalyptus understory and the Cerrado outside the stands. Chapter 2 was carried out in Colombia, in the region of Cúcuta, which addresses the phylogenetic structure of seven dry tropical forest communities; an environmental gradient was found, which generates an environmental filter, this filter causes communities located at lower altitudes to be phylogenetically grouped. This work shows the importance of ecological studies in neotropical ecosystems in the current context of climate change.

**Keywords:** Phylogenetic diversity. Environmental filtration. Cerrado. Dry Forest

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	10
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	12
<b>CAPÍTULO 1:</b> Experimento em sub-bosques de Eucalyptus sobre efeitos filogenéticos de competição e filtragem ambiental na montagem de comunidades de Cerrado .....	16
<b>RESUMO</b> .....	17
<b>INTRODUÇÃO</b> .....	18
<b>OBJETIVOS ESPECÍFICOS</b> .....	22
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	22
Local de estudo .....	22
Tarefa 1. Experimento .....	23
Tarefa 2. Identificação das espécies .....	23
Tarefa 3. Diversidade taxonômica alfa e beta .....	24
Tarefa 4. Estrutura filogenética alfa .....	24
Tarefa 5. Estrutura filogenética beta .....	25
Análise dos dados .....	25
<b>RESULTADOS</b> .....	26
Riqueza .....	26
Diversidade taxonômica alfa .....	26
Estrutura filogenética alfa .....	27
Distância média do vizinho mais próximo (MNTD) vs riqueza e distância média par-a-par (MPD) vs riqueza .....	27
Estrutura filogenética beta .....	28
<b>DISCUSSÃO</b> .....	28
Variações na diversidade taxonômica .....	28
Variações na diversidade filogenética alfa .....	29
Distância média do vizinho mais próximo (MNTD) vs riqueza e distância média par-a-par (MPD) vs riqueza .....	30
Variações na diversidade filogenética beta .....	30
<b>CONCLUSÃO</b> .....	31
<b>REFERENCIAS</b> .....	31
<b>TABELAS COM LENDAS</b> .....	38

<b>CAPÍTULO 2: Diversidad taxonómica y filogenética del componente leñoso del bosque seco tropical de la región Norandina de Colombia</b> .....	46
RESUMEN .....	47
INTRODUCCIÓN .....	48
MATERIALES Y MÉTODOS .....	51
Área de estudio .....	51
Muestreo de la vegetación .....	52
Índices de diversidad taxonómica .....	52
Índices de diversidad filogenética .....	53
Análisis de datos .....	53
RESULTADOS .....	54
Diversidad taxonómica .....	54
Diversidad filogenética .....	55
Segregación climática .....	56
Efectos del gradiente ambiental en la diversidad .....	57
DISCUSIÓN .....	57
AGRADECIMIENTOS .....	59
REFERENCIAS .....	59
LEYENDAS DE TABLAS Y FIGURAS .....	66

## INTRODUÇÃO GERAL

O Neotrópico cobre a zona tropical da América e inclui a parte da plataforma continental que se estende do centro do México ao sul do Brasil e norte da Argentina, bem como as ilhas do Caribe (ANTONELLI & SANMARTIN, 2011; CAYUELA & GRANZOW DE LA CERDA, 2012). Os ecossistemas neotropicais são enormemente diversos e representam uma das áreas mais biodiversas do planeta. As principais ameaças para esses ecossistemas são o desmatamento, a fragmentação, a conversão em monoculturas florestais, as mudanças climáticas e outros estressores, como o fogo e até a supressão de fogo (CAJAIBA et al., 2017).

A grande diversidade do Neotrópico se deve à heterogeneidade climática e à história geológica. A diversidade floral tem sido favorecida pela combinação de radiação madura, rápida e recente, uma vez que contém ambientes relativamente estáveis e paisagens mais dinâmicas (RULL, 2011). A heterogeneidade climática teve um efeito profundo na estrutura e composição da vegetação neotropical. Para isso, deve-se acrescentar a história geológica do continente, caracterizada pelo isolamento do continente sul-americano do Cretáceo superior (cerca de 95 milhões de anos) até o surgimento do istmo do Panamá, uma ponte entre a América do Norte e a América do Sul. Ponte que terminou de se formar há apenas 4 a 3 milhões de anos (O'DEA et al., 2016), a elevação da Cordilheira dos Andes que começou há cerca de 20 milhões de anos (CAYUELA & GRANZOW DE LA CERDA, 2012). Esses eventos biogeográficos distintos junto com fatores neutros deram origem à riqueza moderna de floras e faunas e à complexidade de ecossistemas e vegetação tão diversa e única que atualmente é observada nos neotrópicos (BURHAN & GRAHAM 1999; HARTSHORN, 2002; SWENSON et al., 2012).

A região neotropical possui uma grande variedade de ecossistemas, de florestas úmidas a ecossistemas áridos (LIMA, CARVALHO, LIMA-RIBEIRO, & MANFRIN, 2018). Entre os biomas neotropicais mais representativos estão: florestas tropicais (como o Chocó Biogeográfico, a Amazônia e a Mata Atlântica) (FAGUA & RAMSEY, 2019), manguezais, prados andinos de alta altitude (o Páramo, a Puna), pampas, florestas secas sazonais, savanas e campos rochosos (PENNINGTON & LAVIN, 2016), regiões de pântanos (O Pantanal, Os Esteros de Iberá, a Depressão Momposina, etc.) (JIMÉNEZ & TUNDISI, 2012), desertos e o Chaco Seco e Úmido (ALCORN, ZARZYCKI & DE LA

CRUZ, 2010). Há a ideia de que as florestas latino-americanas são sinônimas de florestas tropicais úmidas, especialmente na bacia amazônica. No entanto, o Neotrópico possui áreas de proporções significativas de savana e floresta seca. Estima-se que o neotrópico possua 67% (c.700.000 km<sup>2</sup>) das florestas secas do mundo, e a extensão original das savanas neotropicais seja estimada em 3.000.000 milhões de km<sup>2</sup> (PENNINGTON, LEWIS, & RATTER, 2006). A savana do Cerrado e as florestas secas têm em comum, que sofrem estresse estacional devido à seca, têm vegetações adaptadas a essas condições climáticas, biota única, distribuições complexas em mosaico e receberam menos atenção da pesquisa do que as florestas úmidas tropicais (WERNECK, 2011).

O Cerrado é uma formação cretácea antiga - entre 145 milhões e 65 milhões de anos atrás - uma formação pré-Cerrado já existia; após esse período, surgiu o chamado Planalto Central e a mudança gradual do clima, que passou de mais seco para úmido, favorecendo a diversificação da flora e da fauna, com a expansão de formações abertas estacionais e a contração de florestas úmidas (PRADO & GIBBS, 1993; VICENTINI & SALGADO-LABOURIAU, 1996); ocupa aproximadamente o 24% do território brasileiro, ou seja, 2.036.448 km<sup>2</sup>; vegetação do tipo savana, que antigamente cobria um quinto do território brasileiro e partes menores da Bolívia e Paraguai (SIMON et al., 2009). O Cerrado apresenta uma diversidade fisionômica variada, desde pastagens naturais (campos) até florestas baixas e densas; Eiten (1972) considera o Cerrado como uma vegetação climática que possui alguns gêneros e centenas de espécies endêmicas, produto da interação de fatores climáticos, topográficos e edáficos. A floresta seca está presente em regiões onde a precipitação é inferior a 1800 mm por ano, com um período de pelo menos 5-6 meses de seca. A vegetação é principalmente decídua durante a estação seca, e o grau de espécies decíduas aumenta com a diminuição das chuvas. A importância das florestas secas reside em sua diversidade, diversidade estrutural e fisiológica nas formas de vida, o que reflete uma grande variedade de adaptações de plantas para enfrentar o déficit hídrico e as altas temperaturas (KALACSKA et al., 2004; LONDOÑO & TORRES 2015).

No que diz respeito aos estudos filogenéticos em florestas tropicais secas, estas têm marcado três tendências: muitos dos clados estão concentrados nesses ecossistemas (nicho conservadorismo); espécies endêmicas confinadas a núcleos únicos de floresta seca são monofiléticas e geralmente anteriores ao pleistoceno; e espécies próximas frequentemente ocupam o mesmo núcleo de floresta seca, um sinal de um alto grau de estruturação filogenética (agrupamento) (PENNINGTON, LAVIN & OLIVEIRA-FILHO, 2009).

Diferentemente das florestas, é esperada uma dispersão filogenética das comunidades vegetais no Cerrado (CIANCIARUSO, SILVA, & BATALHA, 2009; SILVA & BATALHA, 2009). Outros estudos realizados no Cerrado encontraram evidências de estruturação filogenética de tipo aleatório (neutro), o que implica que vários processos de montagem podem ocorrer simultaneamente; além disso, também encontraram evidências robustas de filtração ambiental nesse bioma (MIATTO & BATALHA, 2018), representada em agrupamento filogenético (GASTAUER & MEIRA-NETO, 2015).

Nesse contexto de diversidade e estrutura filogenética, este estudo teve como objetivo estudar a diversidade taxonômica e filogenética em duas comunidades neotropicais de Cerrado e de floresta seca, no Brasil e na Colômbia, respectivamente. Assim, determinar os processos de montagem que estão envolvidos na formação de essas comunidades de plantas.

## REFERÊNCIAS

- ALCORN, J. B.; ZARZYCKI, A.; DE LA CRUZ, L. M. Poverty, governance and conservation in the Gran Chaco of South America. **Biodiversity**, 11(1-2), 39-44. 2010. <https://doi.org/10.1080/14888386.2010.9712645>.
- ANTONELLI, A.; SANMARTIN, I. Why are there so many plant species in the Neotropics? **Taxon** 60:403-414. 2011.
- BURNHAM, R. J.; GRAHAM, A. The history of Neotropical vegetation: New developments and status. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86:546-589. 1999.
- CAJAIBA, R. L.; PÉRICO, E., CARON, E.; DALZUCHIO, M. S.; SILVA, W. B.; SANTOS, M. Are disturbance gradients in neotropical ecosystems detected using rove beetles? A case study in the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, 405, 319-327. 2017. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.058>.
- CAYUELA, L.; GRANZOW DE LA CERDA, I. Biodiversidad y conservación de bosques neotropicales. **Ecosistemas**, 21(1-2), 1-5. 2012. Disponível em: <http://www.redalyc.org/resumen.oa?id=54026849001>. Acesso em: 5 Dic. 2019.

CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: Novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, 9(3), 93-103. 2009. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032009000300008>.

EITEN, George. The Cerrado vegetation of Brazil. **Bot. Rev.** 38:201-341. 1972.

FAGUA, J. C.; RAMSEY, R. D. Geospatial modeling of land cover change in the Chocó-Darien global ecoregion of South America; One of most biodiverse and rainy areas in the world. **PLOS ONE**, 14(2), e0211324. 2019. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211324>.

GASTAUER, M; MEIRA-NETO, J. A. Estrutura Filogenética de comunidades no Cerrado: introdução e estudo de caso. In: Pedro Vasconcelos Eisenlohr, Jeanine Maria Felfili, Maria Margarida Rocha Fiuza de Melo, Leonaldo Alves Andrade, João Augusto Alves Meira Neto. (Org.). *Fitossociologia no Brasil: Métodos e estudos de caso*, Volume 2. 1ed. Viçosa: **Editora UFV**, v. 2, p. 302-321. 2015.

HARTSHORN, G. S. Biogeografía de los bosques neotropicales. pp. 59–82. In: M. R. Guariguata & G. H. Kattan (eds.) *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Cartago. 2002.

JIMÉNEZ-CISNEROS, B.; TUNDISI, J. G. (eds). *Diagnóstico del Agua en las Américas*. México: Red Interamericana de Academias de Ciencias – Programa de Aguas, Foro Consultivo Científico y Tecnológico, AC. pp. 437-447. 2012.

KALACSKA, M.; SANCHEZ-AZOFEIFA, G. A.; CALVO-ALVARADO, J. C.; QUESADA, M.; RIVARD, B.; JANZEN, D. H. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. **Forest Ecology and Management**, 200 (1-3), 227-247. 2002. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.001>.

LIMA, N. E.; DE CARVALHO, A. A.; LIMA-RIBEIRO, M. S.; MANFRIN, M. H. Caracterização e história biogeográfica dos ecossistemas secos neotropicais. **Rodriguésia**, 69(4), 2209-2222. 2018. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201869445>.

LONDOÑO, V.; TORRES, A. M. Estructura y composición vegetal de un bosque seco tropical en regeneración en Bataclán (Cali, Colombia). **Colombia Forestal**, 18. 2015. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2015.1.a04>.

MIATTO, R. C.; BATALHA, M. A. Are the Cerrado and the seasonal forest woody floras assembled by different processes despite their spatial proximity? **Journal of Plant Ecology**, 11(5), 740-750. 2018. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtx044>.

O'DEA, A.; LESSIOS, H. A.; COATES, A. G.; EYTAN, R. I., RESTREPO-MORENO, S. A., CIONE, A. L., ... JACKSON, J. B. C. Formation of the Isthmus of Panama. **Science Advances**, 2(8), e1600883. 2016. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600883>.

PENNINGTON, R. T.; LEWIS, G. P.; RATTER, J. A. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. In: R.T. Pennington, G.P. Lewis, J.A. Ratter (Eds.), *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography and Conservation*, Oxford, Taylor & Francis CRC Press. Boca Raton. Pp. 1-29. 2006.

PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 40(1), 437-457. 2009. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327>.

PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M. The contrasting nature of woody plant species in different Neotropical forest biomes reflects differences in ecological stability. **New Phytologist**, 210:25-37. 2016.

PRADO, D. E.; GIBBS, P. E. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 80: 902-927. 1993. RULL, Valentí. Neotropical biodiversity: Timing and potential drivers. **Trends in Ecology & Evolution**, 26(10), 508-513. 2011. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.05.011>.

SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Phylogenetic overdispersion of plant species in southern Brazilian savannas. **Brazilian Journal of Biology**, 69(3), 843-849. 2009. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842009000400011>.

STEVENSON, P. R.; CASTELLANOS, M. C.; AGUDELO, J. T. Patterns of plant species richness within families and genera in lowland neotropical forests: Are similarities related to ecological factors or to chance? In: Sudarshana, P.; Nageswara-Rao, N.; Soneji, J. R. (Eds). *Tropical forests*, pp. 71– 92. 2012. InTech, Rijeka, HR: <https://doi.org/10.5772/31987>.

SWENSON, N. G.; STEGEN, J. C.; DAVIES, S. J.; ERICKSON, D. L.; FORERON-MONTANA, J.; HURLBERT, A. H.;...ZIMMERMAN, J. K. Temporal turnover in the composition of tropical tree communities: functional determinism and phylogenetic stochasticity. **Ecology**, 93: 490 – 499. 2012.

VICENTINI, K. R. F; SALGADO-LABOURIAU, M. L. Palynological analysis of a palm swamp in central Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, 9:207-219. 1996.

WERNECK, Fernanda. The diversification of eastern South American open vegetation biomes: Historical biogeography and perspectives. **Quaternary Science Reviews**, 30(13-14), 1630-1648. 2011. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.03.009>

**CAPÍTULO 1:** Experimento em sub-bosques de *Eucalyptus* sobre efeitos filogenéticos de competição e filtragem ambiental na montagem de comunidades de Cerrado

Carlos Mario GALVÁN Cisneros,<sup>1</sup> João Augusto Alves MEIRA-NETO<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Ecologia e Evolução de Plantas, Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, Brasil

Correspondence

João Augusto Alves MEIRA-NETO, Laboratório de Ecologia e Evolução de Plantas, Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, Brasil

Email: j.meira@ufv.br

Funding information

This research was supported by the *Coordenação de aperfeiçoamento de pessoal de nível superior* (CAPES) (grant: 03-01-2018)

## Resumo

### Objetivos

Comunidades de sub-bosques densas e ricas em espécies têm sido comumente encontradas em plantações de *Eucalyptus* maduras ou abandonadas no domínio do Cerrado, apresentando uma grande variedade de espécies de plantas e nichos ecológicos que sugerem um processo que restaura parte da biodiversidade original. Apesar disso, o impacto das plantações de *Eucalyptus* na diversidade taxonômica e filogenética permanece amplamente desconhecido. Abordamos essa questão estabelecendo o seguinte objetivo geral: inferir o efeito das plantações de *Eucalyptus* na montagem de comunidades de Cerrado do sub-bosque, se eles causam filtragem ambiental (devido à sombra, disponibilidade de água do solo, nutrientes do solo) ou exclusão competitiva em comparação com o Cerrado vizinho (controle).

### Localização

Floresta Nacional do Município de Paraopeba, Minas Gerais, Brasil.

### Métodos:

Foram alocadas 40 parcelas (100 m<sup>2</sup>), onde todas as árvores com circunferência na altura das bases dos indivíduos igual ou superior a 10 cm foram medidas. Foram determinados o índice de Shannon e Simpson e o *turnover* de espécies (semelhança de Bray-Curtis). A estrutura filogenética foi avaliada em diferentes escalas usando os valores de distância média de pares (MPD), a distância média do táxon mais próximo (MNTD), o índice de relação líquida (NRI) e o índice do táxon mais próximo (NTI), bem como os índices de filobeta-diversidade.

### Resultados

As métricas de diversidade filogenética alfa (NTI, MNTD, NRI e MPD) caíram dentro da expectativa aleatória em cada comunidade vegetal, sugerindo uma uniformidade filogenética. As métricas de diversidade filogenética beta (BetaMNTD, betaMPD, Unifrac) mostraram baixo *turnover* filogenético entre essas comunidades de Cerrado.

### Conclusões

O padrão geral da estrutura filogenética foi basicamente aleatório dentro e entre as comunidades do Cerrado e, portanto, é possível que processos estocásticos, como determinísticos, conduzam a montagem dessas comunidades.

## Palavras-chave

Cerrado, comunidades de sub-bosque, plantações de *Eucalyptus*, diversidade taxonômica, diversidade filogenética alfa, diversidade filogenética beta, processos estocásticos, filtragem ambiental.

### 1. INTRODUÇÃO

As comunidades de sub-bosque densas e ricas em espécies têm sido comumente encontradas em culturas de *Eucalyptus* L'Hér. (Myrtaceae) maduras ou abandonadas nos domínios do Cerrado, apresentam uma grande variedade de espécies de plantas e de nichos ecológicos sugerindo um processo que reestabelece parte da biodiversidade original (Neri et al., 2005; Roitman et al., 2008). Estas plantações são permeáveis à dispersão de algumas espécies, especialmente as endozoocóricas; e podem conectar fragmentos menores com os fragmentos maiores de Cerrado, fornecendo fonte de diásporos e diminuindo os efeitos de fragmentação (Aubert & Oliveira Filho, 1994; Roitman et al., 2008; Sartori et al., 2002).

Contudo, estudos no Cerrado apontaram efeitos negativos das plantações de *Eucalyptus* na regeneração do Cerrado (Durigan et al., 2004), mas também têm mostrado que há uma grande diversidade de espécies nativas sob esses talhões (Castilho-Silva, 2015). Estudos em outros biomas têm mostrado resultados contrastantes; por exemplo, Ostertag et al., (2008), no arquipélago do Haváí encontraram poucas espécies nativas presentes em talhões de *Eucalyptus*, indicando que, em certas situações, as espécies nativas com determinados traços de história de vida são prejudicadas na regeneração. Nesses casos, os talhões atuam como filtro ambiental que afeta a composição de espécies do sub-bosque (Sullivan et al., 2015). A maioria desses estudos, têm se concentrado em mudanças na riqueza e composição de espécies em plantações em comparação com florestas naturais. Recentemente, a estrutura filogenética da comunidade (EFC), ganhou muito interesse. Como a riqueza de espécies e EFC não são equivalentes, a pergunta de como as plantações de *Eucalyptus* alteram as EFC e, a história evolutiva conservada na comunidade, é fundamental para avaliar outras dimensões da biodiversidade nas plantações de espécies arbóreas (Piwczyński et al., 2016).

A estrutura filogenética das comunidades ecológicas fornece sinais de como diferentes processos ecológicos que interagem com a história evolutiva dos traços vegetais deixam sua assinatura numa comunidade (Webb et al., 2002). Padrões não aleatórios de estrutura

filogenética podem resultar de filtragem ambiental ou de interações bióticas, como a exclusão competitiva (Cavender-Bares et al., 2004; Webb et al., 2002), bem como o ataque de inimigos naturais (Paine et al., 2012). Para estudar se as interações competitivas estão causando sobredispersão filogenética, é essencial que um grupo apropriado de espécies seja usado. Isso destaca o problema de escala inerente aos estudos da estrutura filogenética da comunidade. A filobeta-diversidade oferece uma abordagem complementar para a montagem da comunidade filogenética. Ao estudar como a composição das espécies muda no espaço, seja de uma perspectiva filogenética ou taxonômica, pode-se escolher as comunidades para controlar a distância entre as comunidades e o tipo de condições ambientais dentro e entre estas. Para entender como a relação das comunidades varia de um ponto a outro em um cenário específico, o estudo da filobeta-diversidade pode perguntar, por exemplo, onde no espaço geográfico existe significativo *turnover* filogenético (Graham & Fine, 2008). Portanto, um exame da diversidade filogenética beta pode fornecer informações sobre o papel dos processos evolutivos na estruturação de comunidades florestais sobre gradientes ambientais locais (Baldeck et al., 2016).

São reconhecidas três grandes categorias de fatores que determinam a montagem de espécies em comunidades naturais e o *turnover* de espécies no espaço e/ou em habitats (diversidade beta): fatores biogeográficos, fatores neutros e fatores ecológicos.

Os fatores ecológicos como as interações espécie-ambiente (filtragem ambiental) e interações interespecies (i.e., competição, facilitação), fazem que as assembleias de espécies difiram entre os tipos de habitat, notadamente seguindo gradientes ecológicos (Hardy et al., 2012; J.-L. Zhang et al., 2013). Vários estudos mostraram que a diferença ambiental é geralmente um melhor preditor de betadiversidade filogenética e funcional do que a distância geográfica, de modo que fornece um suporte relativamente maior para a filtragem ambiental como um fator determinista sobre os processos estocásticos (Baldeck et al., 2016; Yang et al., 2015). A hipótese de conservantismo de nicho propõe que espécies devem se adaptar melhor às condições ambientais nas quais sua linhagem se originou, de maneira que deslocamentos para outros habitats exigiriam mudanças evolutivas. Portanto, espera-se que espécies intimamente relacionadas ocupem porções semelhantes de gradientes climáticos em escala regional e particularmente em porções relativamente estressantes desses gradientes. Esse mecanismo levaria a um *turnover* de linhagens ao longo de gradientes ambientais de escala regional, o que aumentaria a diversidade filogenética beta em um sistema (González-Caro et al., 2014).

Os sub-bosques desempenham um papel fundamental na dinâmica e no funcionamento dos ecossistemas florestais, contribuindo para os ciclos de nutrientes florestais (Zhao et al., 2013), que são essenciais para o recrutamento de árvores que formarão as florestas futuras (Felsmann

et al., 2018). Mudanças antropogênicas na estrutura da comunidade vegetal, como o plantio de árvores não nativas, podem perturbar a flora nativa e funcionar como um filtro ambiental adicional que afeta a composição das espécies do sub-bosque, conseqüentemente, também a EFC. A substituição de florestas nativas por plantações de árvores introduz novos filtros ambientais e, ao mesmo tempo, elimina outros (Piwczyński et al., 2016). A maneira pela qual essas novas associações afetam o recrutamento de biodiversidade nativa permanece em grande parte desconhecida, não se sabe se esses novos sistemas são persistentes e quais valores ecossistêmicos eles podem ter. É provável que seja muito difícil e até caro devolver estes sistemas ao seu estado original (Hobbs et al., 2006).

Neste contexto, o objetivo geral de este estudo foi avaliar o efeito das plantações de *Eucalyptus* na montagem da comunidade sobre a estrutura filogenética de comunidades vegetais associadas ao sub-bosque no Cerrado. Postula-se que as plantações de *Eucalyptus* causam filtragem ambiental (por sombreamento, disponibilidade de água no solo, nutrientes do solo) ou exclusão competitiva em comparação com o Cerrado vizinho sem plantações. Serão usados dados de levantamentos florísticos da Floresta Nacional de Paraopeba, Brasil, que contém monoculturas de eucalipto estabelecidas há cerca de 40 anos para experimentos florestais (Neri et al., 2005). Neste estudo, serão aplicadas métricas de diversidade filogenética alfa e beta para estimar o impacto das plantações de *Eucalyptus* na estrutura filogenética de um sub-bosque. Focalizando nas diferenças na EFC alfa e beta em relação ao Cerrado vizinho, foram estabelecidas as hipóteses de que (i) nos talhões de *Eucalyptus*, o Cerrado do sub-bosque apresenta filobeta-diversidade com a comunidade das espécies de *Eucalyptus* maior que a filobeta-diversidade da comunidade de Cerrado de fora dos talhões com a comunidade composta pelas espécies de *Eucalyptus*; ou alternativamente (ii) os talhões de *Eucalyptus* causam filtragem ambiental no Cerrado e por consequência causam diminuição da filobeta-diversidade. Em relação à estrutura filogenética e à filobeta-diversidade entre o Cerrado do talhão e o Cerrado de fora do talhão; levantamos a hipótese de que (iii) a riqueza de espécies no sub-bosque de *Eucalyptus* é menor que no Cerrado de fora (controle). A partir dessas hipóteses gerais foram derivadas hipóteses sobre todos os possíveis efeitos desses talhões sobre a diversidade taxonômica e filogenética do Cerrado para serem testadas experimentalmente (Tabela 1).

**Tabela 1.** Hipóteses considerando processos ecológicos em duas comunidades de Cerrado com respectivos resultados esperados em Cerrado sem *Eucalyptus* e em Cerrado sob *Eucalyptus*

Processos ecológicos e efeitos	Cerrado sem <i>Eucalyptus</i>	Cerrado sob <i>Eucalyptus</i>
1- Exclusão competitiva causa agrupamento filogenético pela habilidade competitiva ser conservada nas linhagens filogenéticas	<b>Equitabilidade</b> filogenética com a riqueza sem efeito dos <i>Eucalyptus</i>	<b>Agrupamento</b> filogenético com menor número de espécies com respeito ao Cerrado controle
2- Exclusão competitiva causa sobredispersão filogenética pelos caracteres funcionais serem conservados nas linhagens filogenéticas	<b>Equitabilidade</b> filogenética com a riqueza sem efeito dos <i>Eucalyptus</i>	<b>Sobredispersão</b> filogenética com menor número de espécies com respeito ao Cerrado controle
3- Filtro ambiental pela presença de <i>Eucalyptus</i> , com caracteres conservados nas linhagens filogenéticas	NRI, NTI, MPD e MNTD <b>ao acaso</b> com a riqueza sem efeito dos <i>Eucalyptus</i>	NRI, NTI, MPD e MNTD <b>agrupados</b> com menor número de espécies com respeito ao Cerrado controle
4- Exclusão competitiva com caracteres conservados nas linhagens filogenéticas	NRI, NTI, MPD e MNTD <b>ao acaso</b> com a riqueza sem efeito dos <i>Eucalyptus</i>	NRI, NTI, MPD e MNTD <b>sobredispersos</b> com menor número de espécies com respeito ao Cerrado controle
5- Filtro ambiental & exclusão competitiva de espécies próximas atuam juntos, com caracteres conservados dentro das linhagens filogenéticas	NRI, NTI, MPD e MNTD <b>ao acaso</b> com a riqueza sem efeito dos <i>Eucalyptus</i>	NRI, NTI, MPD e MNTD <b>ao acaso</b> com menor número de espécies com respeito ao Cerrado controle. Se houver parcelas com mais influência de competição e em outras com mais influência de filtragem, haverá aumento de variância na estrutura filogenética
6- Filtro ambiental & exclusão competitiva atuam juntos, com caracteres convergentes	NRI, NTI, MPD e MNTD <b>ao acaso</b> com a riqueza sem efeito dos <i>Eucalyptus</i>	NRI, NTI, MPD e MNTD <b>agrupados</b> com menor número de espécies com respeito ao Cerrado controle.
7- Nem filtragem e nem competição	Riqueza sem efeito dos <i>Eucalyptus</i> . NRI, NTI, MPD e MNTD <b>ao acaso</b> , variâncias iguais	Riqueza sem efeito dos <i>Eucalyptus</i> . NRI, NTI, MPD e MNTD <b>ao acaso</b> , variâncias iguais
8- Filtragem de caracteres convergentes	<b>Ao acaso</b> tanto em MPD quanto em MNTD, riqueza sem efeito dos <i>Eucalyptus</i>	<b>Sobredispersão</b> com menor número de espécies com respeito ao Cerrado controle tanto em MPD quanto em MNTD
9- Exclusão de espécies próximas, com caracteres conservados dentro das linhagens filogenéticas.	<b>Ao acaso</b> principalmente no MNTD, riqueza sem efeito dos <i>Eucalyptus</i>	<b>Sobredispersão</b> principalmente no MNTD, menor número de espécies com respeito ao Cerrado controle
10- <i>Eucalyptus</i> causa filtragem ambiental mais forte que a competição, caracteres conservados dentro das linhagens filogenéticas.	<b>Ao acaso</b> em $\beta$ NRI e $\beta$ NTI nas comunidades, riqueza sem efeito dos <i>Eucalyptus</i>	<b>Agrupamento</b> em $\beta$ NRI e $\beta$ NTI nas comunidades, NRI e NTI agrupados, menor número de espécies com respeito ao Cerrado controle. $\beta$ NRI e $\beta$ NTI entre comunidades sob o <i>Eucalyptus</i> e a comunidade de só espécies <i>Eucalyptus</i> são <b>aleatórios</b>
11- <i>Eucalyptus</i> causa competição mais forte que a filtragem	<b>Ao acaso</b> em $\beta$ NRI e $\beta$ NTI entre as comunidades e a	$\beta$ NRI e $\beta$ NTI entre comunidade sob os <i>Eucalyptus</i> e a comunidade

<b>ambiental, caracteres conservados dentro das linhagens filogenéticas.</b>	comunidade de espécies de <i>Eucalyptus</i> , riqueza sem efeito dos <i>Eucalyptus</i>	de espécies de só <i>Eucalyptus</i> são <b>sobredispersos</b> , menor número de espécies com respeito ao Cerrado controle
<b>12- <i>Eucalyptus</i> causa competição mais forte que a filtragem ambiental, habilidade competitiva conservada dentro das linhagens filogenéticas.</b>	<b>Ao acaso</b> em $\beta$ NRI e $\beta$ NTI entre as comunidades, riqueza sem efeito dos <i>Eucalyptus</i>	Menor número de espécies com respeito ao Cerrado controle, $\beta$ NRI e $\beta$ NTI entre comunidade sob o <i>Eucalyptus</i> e a comunidade de espécies de só <i>Eucalyptus</i> são <b>agrupados</b>

## 2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- i. Testar experimentalmente se o Cerrado do sub-bosque de talhões de *Eucalyptus* apresenta maior filobetadiversidade com a comunidade composta pelas espécies de *Eucalyptus* do que o Cerrado fora dos talhões de *Eucalyptus* com a comunidade composta pelas espécies de *Eucalyptus* (**Tarefas 1, 2, 4 e 5**).
- ii. Determinar experimentalmente se os talhões de *Eucalyptus* são filtros ambientais fortes que promovem a atração filogenética das espécies das comunidades de Cerrado do sub-bosque dos talhões de *Eucalyptus* em comparação com o Cerrado de fora dos talhões de *Eucalyptus* (**Tarefas 1, 2, 4 e 5**).
- iii. Comparar experimentalmente a diversidade taxonômica entre as comunidades de Cerrado do sub-bosque dos talhões de *Eucalyptus* e o Cerrado de fora dos talhões de *Eucalyptus* (**Tarefas 1, 2 e 3**).

## 3. MATERIAL E MÉTODOS

### a. Local de estudo

O estudo foi realizado na Floresta Nacional do Município de Paraopeba, no estado de Minas Gerais, localiza-se a 19° 20' S e 44° 20' W, com altitude que varia de 734 a 750 m, tem área total de aproximadamente 200 ha, com 150 ha de remanescentes fechados (Neri et al., 2012; Souza et al., 2010).

A vegetação da Flona regenerou-se depois que foi desmatada no ano 1952, há registros de queimadas nos anos 1960 e 1963, após desses eventos de fogo a zona foi protegida de incêndios (Neri et al., 2012). A Flona está cercada e dividida em 59 talhões, 45 talhões são de flora

de Cerrado, os restantes são destinados a outros usos, entre outras, plantações de *Eucalyptus* (Neri et al., 2005).

Segundo a classificação de Koeppen o clima da região é Aw (tropical úmido), com um verão chuvoso de outubro a março e uma estação seca de abril a setembro. A temperatura média anual e a precipitação total anual são aproximadamente 20,9 ° C e 1328 mm, respectivamente (Lima-Júnior et al., 2007).

#### **b. Tarefa 1. Experimento**

Foi feita uma saída de campo com duração de quinze dias no mês de fevereiro de 2019. A amostragem foi realizada em uma área de cerrado regenerado e em talhões de *Eucalyptus* na Floresta Nacional de Paraopeba, município de Paraopeba, MG. Para o levantamento florístico foi utilizado o método de parcelas (Rangel-Ch., & Velásquez, 1997).

Para as comparações entre a vegetação nativa e os talhões de *Eucalyptus*, foram selecionados quatro talhões de *Eucalyptus* e quatro quadrantes de Cerrado. Foram estabelecidas em cada um dos talhões cinco parcelas de 10 m x 10 m em series consecutivas emparelhadas com cinco parcelas de 10 m x 10 focadas em Cerrado, para um total de 40 parcelas, isto é, para determinar quaisquer diferenças na estrutura e diversidade filogenética da vegetação.

Em cada parcela, o material vegetal foi coletado e foram registrados os dados de localização, altitude e coordenadas. Para cada indivíduo registrado foi anotado: as informações sobre as características que são perdidas durante o processo de secagem (presença de exsudados, estruturas reprodutivas, cores, odores). Uma amostra foi coletada por morfoespécie seguindo as normas usuais de herborização. Os atributos de campo que foram avaliados na vegetação foram altura e circunferência à altura da base dos indivíduos (CAB) maior ou igual a 10 cm e altura maior o igual a 1 m.

#### **c. Tarefa 2. Identificação das espécies**

A identificação taxonômica, quando possível, foi feita em campo e concluída no Laboratório de Ecologia Vegetal e Evolução de Plantas (LEEP) da Universidade Federal de Viçosa, com consulta a especialistas, ajuda de literatura e bases de dados especializados disponíveis em internet como o site do Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org/>), the New York Botanical Garden (<http://sciweb.nybg.org/science2/hcol/allvasc/index.asp.html>), the KEW

herbarium (<http://www.kew.org/kew-science/collections/herbarium>), Muséum national d'Histoire naturelle (<http://www.mnhn.fr/fr/collections/ensembles-collections/botanique>), Jstor Plant Science (<http://www.jstor.org/>) e Flora do Brasil 2020 -Reflora- (<http://reflora.jbrj.gov.br/>). Para a nomenclatura válida das espécies foi consultado o site do Taxonomic Name Resolution Service versão 4.0 (disponível em <http://tnrs.iplantcollaborative.org/>). O sistema de classificação taxonômica que foi seguido é aquele proposto por The Angiosperm Phylogeny Group, (2016).

#### **d. Tarefa 3. Diversidade taxonômica alfa e beta**

Para avaliar se existem diferenças na diversidade, riqueza e abundância de plantas entre o Cerrado do sub-bosque de talhões de *Eucalyptus* e o Cerrado fora dos talhões de *Eucalyptus*, a diversidade alfa foi analisada em números equivalentes de espécies ou números de Hill para a construção de perfis de diversidade: diversidade de ordem zero ( ${}^0D$  = riqueza de espécies), ordem um ( ${}^1D$  = representado pelas abundâncias relativas, exponencial de Shannon ( $\exp H'$ ) e ordem dois ( ${}^2D$  = representado por espécies abundantes, inverso de Simpson) (Jost, 2006, 2007), para isso, aplicou-se o pacote 'iNext' no ambiente R versão 3.5.3 (R Core Team 2018).

Para avaliar a influência dos talhões de *Eucalyptus* sobre o *turnover* de espécies entre as assembleias de Cerrado, foram avaliados todos os possíveis pares de parcelas dentro e entre as comunidades incluindo a comunidade composta só por espécies de *Eucalyptus*, usando o índice de Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957), com a função *bray.part* do pacote 'betapart' (Baselga, 2013) implementado no ambiente R. Esse é um índice de dissimilaridade/similaridade, que considera as abundancias. Um valor de 0 significa que duas comunidades que estão sendo comparadas compartilham todas as suas espécies, enquanto um valor de 1 significa que elas não compartilham nenhuma delas.

#### **e. Tarefa 4. Estrutura filogenética alfa**

Para a preparação da árvore filogenética, uma lista espécie,gênero,família foi construída de acordo com o APG IV (2016). A lista elaborada com todas as espécies da amostragem de estudo foi adicionada na árvore filogenética GBOTB.extended.tre inserida no pacote 'V.PhyloMaker' (Jin & Qian, 2019) implementado no ambiente R.

Para cada comunidade de plantas, as seguintes métricas filogenéticas baseadas em abundância foram calculadas: (i) índice de parentesco líquido (NRI); (ii) índice do táxon mais

próximo (NTI); (iii) distância filogenética média (MPD); (iv) distância filogenética do táxon mais próximo (MNTD) (Vamosi et al., 2009; Webb et al., 2002). O NRI é um cálculo do tamanho do efeito do MPD em relação a um modelo nulo e indica se os taxa de uma amostra são mais agrupados filogeneticamente NRI (positivo) ou disperso (NRI negativo) esperado aleatória; NTI quantifica a extensão dos grupos terminais, NTI positivo indica também o agrupamento filogenético, enquanto que os valores negativos representam *equitabilidade* ou dispersão filogenética (Arroyo-Rodríguez et al., 2012; Velásquez-Puentes & Bacon, 2016). O MPD mede a distância filogenética média entre os pares de indivíduos sorteados aleatoriamente de uma amostra (incluindo os coespecíficos); MNTD faz o mesmo, mas a distância é medida ao parente mais próximo não coespecífico (Arroyo-Rodríguez et al., 2012; Kraft & Ackerly, 2010; Silva et al., 2017). Estas métricas foram calculadas usando o pacote 'picante' (Kembel et al., 2010) no ambiente R.

#### **f. Tarefa 5. Estrutura filogenética beta**

Para a diversidade filogenética beta, foram consideradas as comunidades do Cerrado do sub-bosque dois talhões de *Eucalyptus*, o Cerrado fora dos talhões de *Eucalyptus* e a comunidade composto só por espécies de *Eucalyptus*, para cada par de parcelas em cada comunidade e para cada par de parcelas entre comunidades, foi calculada a distância filogenética que foi considerada como uma medida da diversidade beta filogenética. As métricas betaMPD e betaMNTD foram estimadas com os algoritmos COMDIST e COMDISTNT implementados no ambiente R.

O *turnover* filogenético foi calculada como betaMPD e betaMNTD entre todos os pares de comunidades de acordo com Webb et al., (2002). Quanto maior o betaMPD ou betaMNTD para o par de comunidades, maior o *turnover* filogenético entre eles (Gastauer et al., 2015). Essas métricas são análogas às métricas alfas do MPD e do MNTD (Fine & Kembel, 2011).

#### **g. Análise dos dados**

A distribuição dos dados da diversidade taxonômica beta, da estrutura da comunidade filogenética alfa e da estrutura filogenética beta para determinar a normalidade foi avaliada por meio dos testes de Shapiro-Wilk e Kolmogorov-Smirnov. As diferenças na estrutura filogenética alfa entre as comunidades do Cerrado do sub-bosque dois talhões de *Eucalyptus* e Cerrado fora dos talhões de *Eucalyptus* foram verificadas por um teste T. As diferenças na estrutura filogenética beta e na diversidade taxonômica beta entre as diferentes comunidades foram

analisadas com um teste de Kruskal-Wallis e comparações de pares post hoc (Teste de Dunn) foram realizadas quando necessário. Todas as métricas foram calculadas usando as abundâncias. Estas análises foram calculadas no ambiente R.

#### 4. RESULTADOS

##### ➤ *Riqueza*

Em todas as 40 parcelas do experimento, contou-se com 1646 indivíduos pertencentes a 91 espécies de 38 famílias de plantas incluindo quatro espécies de *Eucalyptus* (*Eucalyptus* sp1, *Eucalyptus* sp2, *Eucalyptus* sp3 e *Eucalyptus urophylla*). Excluindo a informação de *Eucalyptus* spp no geral, o 94,3% dos indivíduos foram identificados até o nível de espécie, 6,6% para o nível de gênero e nenhum para o nível de família. Das 91 espécies, as rosídeas (superordem Rosanae) representaram 63.74% do total das espécies, as asterídeas (superordem Asteranae) foram representadas por 24.18% das espécies e as magnoliídeas (superordem Magnolinae) por 5.49%. Outros clados filogenéticos que ocorreram nas parcelas foram Dillenianae e Caryophyllanae compreendendo cada um 2.2% da riqueza total e finalmente Proteanae e Santalanae, cada um com o 1.1% do número total de espécies. As 10 espécies mais abundantes no conjunto de dados foram, em ordem decrescente, *Siparuna guianensis* (250 indivíduos), *Miconia albicans* (194 indivíduos), *Alibertia edulis* (89 indivíduos), *Tapirira guianensis* (78 indivíduos), *Xylopia aromatica* (67 indivíduos), *Banisteriopsis malifolia* (58 indivíduos), *Qualea grandiflora* (46 indivíduos), *Magonia pubescens* (43 indivíduos), *Acosmium dasycarpum* e *Erythroxylum campestre* (42 indivíduos cada uma). As sete famílias mais diversificadas foram Fabaceae (15 espécies), Myrtaceae, Rubiaceae e Vochysiaceae (6 espécies cada uma), Malpighiaceae (5 espécies), Bignoniaceae e Erythroxylaceae (4 espécies cada uma). A média e o desvio padrão da riqueza de espécies foram  $14,95 \pm 3.1$  (variação de 8-21) e da abundância foram  $39.4 \pm 10.8$  (variação de 18 a 61 indivíduos) por parcela no Cerrado em talhões de eucalipto e a média da riqueza de espécies foram  $16,2 \pm 6.1$  (variação de 8-30), da abundância foram  $37.25 \pm 13.9$  (variação de 21 a 68 indivíduos) por parcela no Cerrado fora dos talhões de eucalipto.

##### ➤ *Diversidade taxonômica alfa*

A riqueza diferencia a comunidade de Cerrado fora das plantações, representada com 76 espécies frente a 68 espécies da comunidade de Cerrado sob as plantações de *Eucalyptus*. A medida de diversidade ( $q=1$ ) achou a mesma tendência descrita pela riqueza, a comunidade de

Cerrado controle tem uma diversidade maior (35.5) que a diversidade do Cerrado sob plantações (24.4), isto é, o Cerrado sob as plantações de *Eucalyptus* tem o 68.7 / por cento da diversidade da comunidade de Cerrado controle ou que os talhões de eucalipto reduzem o 31.3 / da diversidade do Cerrado. Finalmente, a medida de diversidade de ordem 2 ( $q=2$ ) mostrou a mesma tendência, com um número menor de espécies efetivas, pois essa medida considera principalmente a abundância (Figura 3).

➤ *Estrutura filogenética alfa*

**Pergunta:** a presença de árvores de *Eucalyptus* dominando parcelas de Cerrado tem efeito de filtro ambiental, de exclusão competitiva, nenhuma delas ou ambas?

As quatro métricas NTI, MNTD, NRI e MPD caíram dentro do intervalo de expectativa aleatória em cada comunidade (figura 4), sugerindo equitabilidade filogenética. O NTI e o NRI flutuaram dentro da amplitude de expectativa aleatória, indicando um padrão filogenético consistentemente neutro nos dois casos. A comunidade de Cerrado controle tende sutilmente para sobredispersão filogenética e a comunidade de Cerrado sob as plantações de *Eucalyptus* tende sutilmente para agrupação filogenética tal vez influenciada pela perda de algumas espécies, mas essas diferenças não são significativas e não alteram a tendência geral das duas comunidades.

➤ *Distância média do vizinho mais próximo (MNTD) vs riqueza e distância média par-a-par (MPD) vs riqueza*

Nas figuras 5a e 5b mostra-se que a perda espécies aumenta a distância filogenética entre parentes próximos (MNTD) como é esperado para exclusão competitiva com caracteres conservados dentro das linhagens filogenéticas, ao mesmo tempo em que o aumento de espécies se dá dentro de linhagens filogenéticas aparentadas como o esperado para a filtragem ambiental com caracteres conservados, tanto no controle quanto nos talhões de eucaliptos.

Nas duas comunidades o MNTD vs a riqueza, apresentaram uma tendência de crescimento que se ajusta ao modelo linear. No Cerrado a riqueza consegue explicar satisfatoriamente 45 / do total comportamento do MNTD ao longo das vinte parcelas. Observa-se que o valor MNTD tende a diminuir das parcelas com menor riqueza para as parcelas com maior riqueza. Ou seja, as parcelas com maior riqueza têm uma diminuição da distância

filogenética e essa distância aumenta em parcelas com menor riqueza (Figura 5). No Cerrado sob plantações de *Eucalyptus* a riqueza só consegue explicar o 18% do MNTD, embora, essa relação é significativa ( $p < 0.05$ ). Além, observa-se a mesma tendência do Cerrado controle, onde as parcelas com maior riqueza têm uma diminuição da distância filogenética e essa distância tende a aumentar em parcelas com menor riqueza. O MPD não apresenta um padrão definido em nenhuma das duas comunidades.

➤ *Estrutura filogenética beta*

A similaridade de Bray-Curtis, o betaMNTD e o UniFrac mostraram o padrão semelhante na significância estatística entre as combinações de comunidades (Tabela 3), por exemplo, não existe uma diferenciação significativa entre os pares de comunidades CerEuc-CerEuc, Cerr-CerEuc e Cerr-Cerr, isto é, quando se comparam comunidades de só espécies de Cerrado, também quando se compara as comunidades Eucal-CerEuc e Eucal-Cerr não existe diferença significativa. O betaMPD mostra um padrão um pouco diferente, na combinação Eucal-Cerr o *turnover* filogenético é maior que na combinação Eucal-CerEuc, ou seja, essa última combinação é mais agrupada, a combinação Eucal-Cerr não apresenta diferença com a combinação Cerr-CerEuc, como nas anteriores métricas, as combinações CerEuc-CerEuc frente a Cerr-Cerr também não exibem diferenças estatísticas. A única combinação com um comportamento diferente em todos os casos é Eucal-Eucal, por serem constituídas de só espécies de *Eucalyptus* (Tabela 3).

O betaMNTD, o betaMPD, o UniFrac e o Bray-Curtis mostraram qualitativamente a mesma tendência, indicando um baixo *turnover* filogenético entre essas comunidades de Cerrado, parece ser que o efeito do filtro ambiental das plantações de *Eucalyptus* é pouco para que cause perda suficiente de espécies no Cerrado sob talhões e afete consideravelmente sua diversidade filogenética. Pode-se especular que as culturas de *Eucalyptus* abandonadas durante décadas podem permitir a recuperação da flora do cerrado a um estado semelhante ao estado anterior à perturbação (Castilho-Silva, 2015).

## 5. DISCUSSÃO

### *Variações na diversidade taxonômica*

As plantas de eucaliptos de plantações estudadas são espécies de rápido crescimento, competem por recursos como água, tendem a inibir a germinação de sementes e o crescimento

de brotos de espécies nativas (Madalcho et al., 2019; C. Zhang & Fu, 2009). Na Flona de Paraopeba depois de mais de 40 anos sem manejo, o Cerrado sob as plantações de *Eucalyptus* possui diversidade taxonômica menor, aproximadamente 70% da diversidade da comunidade do Cerrado de fora dos talhões. As espécies do Cerrado presentes nas plantações conseguem competir com os *Eucalyptus* e persistir. Portanto, os resultados concluem que há menor riqueza de espécies no sub-bosque de *Eucalyptus*.

#### *Variações na diversidade filogenética alfa*

Considerando a diminuição de espécies no sub-bosque de *Eucalyptus* constatada na diversidade taxonômica, tanto a diversidade filogenética alfa e quanto a beta ajustam-se à hipótese 5: *Competição e filtro ambiental atuam juntos*, mostrando padrões neutros de estrutura filogenética (ao acaso). Esse efeito pode estar acontecendo se houver parcelas com mais influência de competição e em outras mais influência de filtragem, havendo aparentemente aumento de variância na estrutura (MNTD) na comunidade de Cerrado embaixo das culturas de eucalipto, o que aceita a hipótese 5 como verdadeira para parentes mais próximos. Quando as espécies co-ocorrentes não exibem um padrão semelhante ao esperado ao acaso, isso pode indicar que outros processos além dos atributos de parentesco ou espécie podem ser mais importantes na estruturação da montagem ou que ambos processos dependentes da densidade e do filtro ambiental é equilibrada ou fraca na seleção das espécies que podem ocorrer na montagem da comunidade, então as comunidades locais poderiam exibir estruturas filogenéticas indistinguíveis do aleatório (Kembel & Hubbell, 2006; Sobral & Cianciaruso, 2012; Swenson & Enquist, 2009).

Loiola et al., (2012) acharam que a estrutura filogenética em comunidades de Cerrado no sudeste do Brasil era em geral agrupada, mas eles usando área foliar específica também encontraram um agrupamento em alguns quadrantes e sobredispersão em outros. (Miatto & Batalha, 2018), usando também traços funcionais acharam que independentemente da importância dada à informação funcional ou filogenética, a maioria das comunidades no Cerrado cai dentro da expectativa nula, implicando que múltiplos processos de montagem podem ocorrer simultaneamente ao longo do gradiente de fertilidade do solo, ou que nem todos são importantes.

Normalmente, pensa-se que os processos de montagem das comunidades são o resultado da filtragem ambiental, causando agrupamento filogenético e exclusão competitiva, gerando sobredispersão filogenética (Cavalheri et al., 2015; Chun & Lee, 2018; Döbert et al., 2017). Porém, ainda existem muitas incógnitas sobre como os padrões filogenéticos e os mecanismos de montagem da comunidade estão relacionados. Vários estudos exploraram a influência de espécies exóticas nos padrões filogenéticos em diferentes escalas temporais e espaciais e mostraram resultados mistos, com evidências de agrupamento filogenético em alguns casos e sobredispersão em outros (Carvalho & Castro, 2017; Lishawa et al., 2019; Piwczyński et al., 2016; Qian & Sandel, 2017; Sandel & Tsirogianis, 2016). Os resultados de alguns estudos recentes sugerem que a estrutura da comunidade filogenética muda de agrupada para sobredispersa ou aleatória da sucessão inicial para tardia (Letcher et al., 2012). Outros mostram um padrão oposto, com padrões de sobredispersão filogenético no início da sucessão, movendo-se para padrões agrupados ou neutros nos estágios avançados da sucessão (Chai et al., 2016). Por exemplo, Yu et al., (2019) acharam esse padrão avaliando a influência de espécies exóticas (*Eucalyptus* spp e *Acacia mangium*) na estrutura filogenética ao longo de 30 anos de sucessão em florestas secundárias no sudeste da China, onde a sucessão passou de sobredispersa nos estágios iniciais para aleatória nos estágios finais. Sem ter registros do processo de regeneração do Cerrado na Flona de Paraopeba, os resultados do Yu et al., (2019) da estrutura filogenética nos estágios finais da sucessão mostra um padrão semelhante ao achado neste estudo.

#### *Distância média do vizinho mais próximo (MNTD) vs riqueza e distância média par-a-par (MPD) vs riqueza*

Se a diminuição da riqueza aumenta a distância filogenética entre parentes mais próximos (conforme é esperado para a exclusão competitiva), sem a perda de linhagens inteiras esperada pela filtragem ambiental, o NTI seria sobredisperso sob *Eucalyptus*, mas é aleatório, o que mostra um possível efeito da filtragem compensando a sobredispersão da exclusão competitiva. Assim, a influência de *Eucalyptus* causa diminuição da riqueza sem alterar o NRI e o MNTD.

#### *Variações na diversidade filogenética beta*

As taxas de *turnover* taxonômico e filogenético mostraram pouca diferença significativa entre as diferentes combinações de comunidades (Tabela 3), o que mostra que o Cerrado sob *Eucalyptus* e Cerrado controle convergiram para padrões de riqueza e filogenéticos semelhantes.

A influência dos talhões de *Eucalyptus* alterou a composição florística causando a diminuição da riqueza.

## 6. CONCLUSÃO

Este estudo mostrou que o Cerrado sob as plantações de *Eucalyptus* e o Cerrado controle diferem em termos de riqueza de espécies, mas não diferem em estrutura filogenética. O padrão geral da estrutura filogenética foi basicamente aleatório nas duas comunidades e é possível que processos estocásticos, conduzam a montagem dessas comunidades. Esses resultados sugerem que as condições ambientais locais e uma longa história evolutiva do grupo de espécies do Cerrado são os fatores mais importantes na composição das comunidades nativas do que a identidade das árvores dominantes.

## 7. REFERENCIAS

Arroyo-Rodríguez, V., Cavender-Bares, J., Escobar, F., Melo, F. P. L., Tabarelli, M., & Santos, B. A. (2012). Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest: Tree phylogenetic diversity in fragmented forests. *Journal of Ecology*, 100(3), 702-711. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01952.x>

Aubert, E., & Oliveira-Filho, A. T. (1994). Análise multivariada da estrutura fitossociológica do sub-bosque de Plantios Experimentais de *Eucalyptus* spp. e *Pinus* spp. Em Lavras-MG. *Revista Árvore*, 18, n. 3, p. 194-214.

Baldeck, C. A., Kembel, S. W., Harms, K. E., Yavitt, J. B., John, R., Turner, B. L., Madawala, S., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Bunyavejchewin, S., Kiratiprayoon, S., Yaacob, A., Supardi, M. N. N., Valencia, R., Navarrete, H., Davies, S. J., Chuyong, G. B., Kenfack, D., Thomas, D. W., & Dalling, J. W. (2016). Phylogenetic turnover along local environmental gradients in tropical forest communities. *Oecologia*, 182(2), 547-557. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3686-2>

Baselga, A. (2013). Separating the two components of abundance-based dissimilarity: Balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(6), 552-557. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12029>

Bray, J. R., & Curtis, J. T. (1957). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, 27: 325-349

Carvalho, G. O., & Castro, S. A. (2017). Invasions but not extinctions change phylogenetic diversity of angiosperm assemblage on southeastern Pacific Oceanic islands. *PLOS ONE*, 12(8), e0182105. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182105>

Castilho-Silva, A. (2015). Avaliação da biodiversidade e do potencial de conservação em sub-bosques de plantios de *Eucalyptus* localizados nos biomas Cerrado e Mata Atlântica. (Dissertação de Mestrado não publicada). Universidade Federal de Viçosa, Programa de Botânica, Brasil.

Cavalheri, H., Both, C., & Martins, M. (2015). The Interplay between Environmental Filtering and Spatial Processes in Structuring Communities: The Case of Neotropical Snake Communities. *PLOS ONE*, 10(6), e0127959. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127959>

Cavender-Bares, J., Ackerly, D. D., Baum, D. A., & Bazzaz, F. A. (2004). Phylogenetic Overdispersion in Floridian Oak Communities. *The American Naturalist*, 163(6), 823-843. <https://doi.org/10.1086/386375>

Chai, Y., Yue, M., Liu, X., Guo, Y., Wang, M., Xu, J., Zhang, C., Chen, Y., Zhang, L., & Zhang, R. (2016). Patterns of taxonomic, phylogenetic diversity during a long-term succession of forest on the Loess Plateau, China: Insights into assembly process. *Scientific Reports*, 6(1). <https://doi.org/10.1038/srep27087>

Chun, J.-H., & Lee, C.-B. (2018). Partitioning the regional and local drivers of phylogenetic and functional diversity along temperate elevational gradients on an East Asian peninsula. *Scientific Reports*, 8(1), 2853. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21266-4>

Döbert, T. F., Webber, B. L., Sugau, J. B., Dickinson, K. J. M., & Didham, R. K. (2017). Logging increases the functional and phylogenetic dispersion of understorey plant communities in tropical lowland rain forest. *Journal of Ecology*, 105(5), 1235-1245. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12794>

Durigan, G., Melo, A. C. G., Max, J. C. M., Boas, O. V., Contieri, W. A., & Ramos, V. S. (2011). Manual para recuperação da vegetação de cerrado. SMA, 19 p.

Felsmann, K., Baudis, M., Kayler, Z. E., Puhmann, H., Ulrich, A., & Gessler, A. (2018). Responses of the structure and function of the understory plant communities to precipitation reduction across

forest ecosystems in Germany. *Annals of Forest Science*, 75(1), 3. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0681-7>

Fine, P., & Kembel, S. (2011). Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, 34, 552-565. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06548.x>

Gastauer, M., Saporetti-Junior, A. W., Magnago, L. F. S., Cavender-Bares, J., & Meira-Neto, J. A. A. (2015). The hypothesis of sympatric speciation as the dominant generator of endemism in a global hotspot of biodiversity. *Ecology and Evolution*, 5(22), 5272-5283. <https://doi.org/10.1002/ece3.1761>

González-Caro, S., Umaña, M. N., Álvarez, E., Stevenson, P. R., & Swenson, N. G. (2014). Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional-scale environmental gradients in northwest South America. *Journal of Plant Ecology*, 7(2), 145-153. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt076>

Graham, C. H., & Fine, P. V. A. (2008). Phylogenetic beta diversity: Linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, 11(12), 1265-1277. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01256.x>

Hardy, O. J., Couteron, P., Munoz, F., Ramesh, B. R., & Pélissier, R. (2012). Phylogenetic turnover in tropical tree communities: Impact of environmental filtering, biogeography and mesoclimatic niche conservatism: Phylogenetic turnover in tropical trees. *Global Ecology and Biogeography*, 21(10), 1007-1016. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00742.x>

Hobbs, R. J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J. S., Bridgewater, P., Cramer, V. A., Epstein, P. R., Ewel, J. J., Klink, C. A., Lugo, A. E., Norton, D., Ojima, D., Richardson, D. M., Sanderson, E. W., Valladares, F., Vila, M., Zamora, R., & Zobel, M. (2006). Novel ecosystems: Theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography*, 15(1), 1-7. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00212.x>

Jin, Y., & Qian, H. (2019). V.PhyloMaker: An R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography*, 42(8), 1353-1359. <https://doi.org/10.1111/ecog.04434>

Jost, L. (2006). *Entropy and diversity*. *Oikos*, 113(2), 363-375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>

Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427-2439. <https://doi.org/10.1890/06-1736.1>

Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., Blomberg, S. P., & Webb, C. O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, *26*(11), 1463-1464. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>

Kembel, S. W., & Hubbell, S. P. (2006). The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, *87*(sp7), S86-S99. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[86:TPSOAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[86:TPSOAN]2.0.CO;2)

Kraft, N. J. B., & Ackerly, D. D. (2010). Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, *80*(3), 401-422. <https://doi.org/10.1890/09-1672.1>

Letcher, S. G., Chazdon, R. L., Andrade, A. C. S., Bongers, F., van Breugel, M., Finegan, B., Laurance, S. G., Mesquita, R. C. G., Martínez-Ramos, M., & Williamson, G. B. (2012). Phylogenetic community structure during succession: Evidence from three Neotropical forest sites. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *14*(2), 79-87. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.09.005>

Lima-Júnior, G. A., Armond, C., & Meira-Neto, J. A. A. (2007). Fitofisionomia, espectro biológico e valores de cobertura em um campo cerrado da FLONA de Paraopeba, Minas Gerais. *Revista Brasileira de Biociências*, *5*, 684-686.

Lishawa, S. C., Lawrence, B. A., Albert, D. A., Larkin, D. J., & Tuchman, N. C. (2019). Invasive species removal increases species and phylogenetic diversity of wetland plant communities. *Ecology and Evolution*, ece3.5188. <https://doi.org/10.1002/ece3.5188>

Loiola, P. P., Silva, I. A., Silva, D. M., & Batalha, M. A. (2012). Underdispersion of anti-herbivore defence traits and phylogenetic structure of cerrado tree species at fine spatial scale. *Journal of Vegetation Science*, *23*(6), 1095-1104. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01424.x>

Madalcho, A. B., Lemma, B., Mena, M. M., & Badesso, B. B. (2019). Is the expansion of Eucalyptus tree a curse or an opportunity? Implications from a dispute on the trees ecological and economic impact in Ethiopia: A review. *Journal of Ecology and The Natural Environment*, *11*(6), 75-83. <https://doi.org/10.5897/JENE2019.0765>

Miatto, R. C., & Batalha, M. A. (2018). Are the cerrado and the seasonal forest woody floras assembled by different processes despite their spatial proximity? *Journal of Plant Ecology*, *11*(5), 740-750. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtx044>

Neri, A. V., Campos, É. P. de, Duarte, T. G., Meira Neto, J. A. A., Silva, A. F. da, & Valente, G. E. (2005). Regeneração de espécies nativas lenhosas sob plantio de *Eucalyptus* em área de Cerrado na Floresta Nacional de Paraopeba, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 19(2), 369-376. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062005000200020>

Neri, A. V., Schaefer, C. E. G. R., Silva, A. F., Souza, A. L., Ferreira-Junior, W. G., & Meira-Neto, J. A. A. (2012). The influence of soils on the floristic composition and community structure of an area of Brazilian Cerrado vegetation. *Edinburgh Journal of Botany*, 69(1), 1-27. <https://doi.org/10.1017/S0960428611000382>

Ostertag, R., Giardina, C. P., & Cordell, S. (2008). Understorey Colonization of *Eucalyptus* Plantations in Hawaii in Relation to Light and Nutrient Levels. *Restoration Ecology*, 16(3), 475-485. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00321.x>

Paine, C. E. T., Norden, N., Chave, J., Forget, P.-M., Fortunel, C., Dexter, K. G., & Baraloto, C. (2012). Phylogenetic density dependence and environmental filtering predict seedling mortality in a tropical forest: Neighbourhood similarity predicts seedling mortality. *Ecology Letters*, 15(1), 34-41. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01705.x>

Piwczyński, M., Puchałka, R., & Ulrich, W. (2016). Influence of tree plantations on the phylogenetic structure of understorey plant communities. *Forest Ecology and Management*, 376, 231-237. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.011>

Qian, H., & Sandel, B. (2017). Phylogenetic relatedness of native and exotic plants along climate gradients in California, USA. *Diversity and Distributions*, 23(11), 1323-1333. <https://doi.org/10.1111/ddi.12620>

Rangel-Ch, J.O., & Velázquez, A. (1997). Métodos de estudio de la vegetación. Pags. 59-88. En: Rangel-Ch, J.O., Lowy-C, P.D., & Aguilar-P, M. (eds.), Colombia Diversidad Biótica II, Tipos de Vegetación en Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

Roitman, I., Felfili, J. M., & Rezende, A. V. (2008). Tree dynamics of a fire-protected cerrado sensu stricto surrounded by forest plantations, over a 13-year period (1991–2004) in Bahia, Brazil. *Plant Ecology*, 197(2), 255-267. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9375-9>

Sandel, B., & Tsirogiannis, C. (2016). Species introductions and the phylogenetic and functional structure of California's grasses. *Ecology*, 97(2), 472-483. <https://doi.org/10.1890/15-0220.1>

Silva, A. C. da., Higuchi, P., Sobral, M. E. G., Negrini, M., Buzzi Júnior, F., Bento, M. A., Silva, A. L. da., Marcon, A. K., Ferreira, T. D. S., Salami, B., & Rosa, A. D. (2017). Organização da comunidade e estrutura filogenética do componente arbóreo de um fragmento de floresta nebulosa no Planalto Catarinense. *Ciência Florestal*, 27(1), 129. <https://doi.org/10.5902/1980509826453>

Sobral, F. L., & Cianciaruso, M. V. (2012). Estrutura filogenética e funcional de assembléias: (Re)montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. *Biosci. J.*, 28(4), 15.

Souza, P. B. de, Junior, A. W. S., Soares, M. P., Oliveira, R. H., & Camargos, V. L. de. (2010). Florística de uma área de cerradão na floresta nacional de Paraopeba—Minas Gerais. *Cernea*, 16(1), 8.

Sullivan, M. J. P., Davies, R. G., Mossman, H. L., & Franco, A. M. A. (2015). An Anthropogenic Habitat Facilitates the Establishment of Non-Native Birds by Providing Underexploited Resources. *PLOS ONE*, 10(8), e0135833. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135833>

Swenson, N. G., & Enquist, B. J. (2009). Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: Implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 90(8), 2161-2170. <https://doi.org/10.1890/08-1025.1>

The Angiosperm Phylogeny Group. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1), 1-20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>

Vamosi, S. M., Heard, S. B., Vamosi, J. C., & Webb, C. O. (2009). Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, 18(4), 572-592. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.04001.x>

Velásquez-Puentes, F. J., & Bacon, C. D. (2016). Una introducción a la estructura filogenética de comunidades: Un caso de estudio en palmas de Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 51(2), 126-140.

Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 475-505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>

Yang, J., Swenson, N. G., Zhang, G., Ci, X., Cao, M., Sha, L., Li, J., Ferry Slik, J. W., & Lin, L. (2015). Local-scale Partitioning of Functional and Phylogenetic Beta Diversity in a Tropical Tree Assemblage. *Scientific Reports*, 5(1), 12731. <https://doi.org/10.1038/srep12731>

Zhang, C., & Fu, S. (2009). Allelopathic effects of eucalyptus and the establishment of mixed stands of eucalyptus and native species. *Forest Ecology and Management*, 258(7), 1391-1396. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.045>

Zhang, J.-L., Swenson, N. G., Chen, S.-B., Liu, X.-J., Li, Z.-S., Huang, J.-H., Mi, X.-C., & Ma, K.-P. (2013). Phylogenetic beta diversity in tropical forests: Implications for the roles of geographical and environmental distance: Phylogenetic beta diversity patterns. *Journal of Systematics and Evolution*, 51(1), 71-85. <https://doi.org/10.1111/j.1759-6831.2012.00220.x>

Zhao, L., Hu, Y.-L., Lin, G.-G., Gao, Y., Fang, Y.-T., & Zeng, D.-H. (2013). Mixing Effects of Understory Plant Litter on Decomposition and Nutrient Release of Tree Litter in Two Plantations in Northeast China. *PLoS ONE*, 8(10), e76334. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076334>.

## TABELAS COM LENDAS

**Tabela 2.** Diversidade observada e esperada das espécies de plantas de duas comunidades de Cerrado da floresta Nacional de Paraopeba, MG.

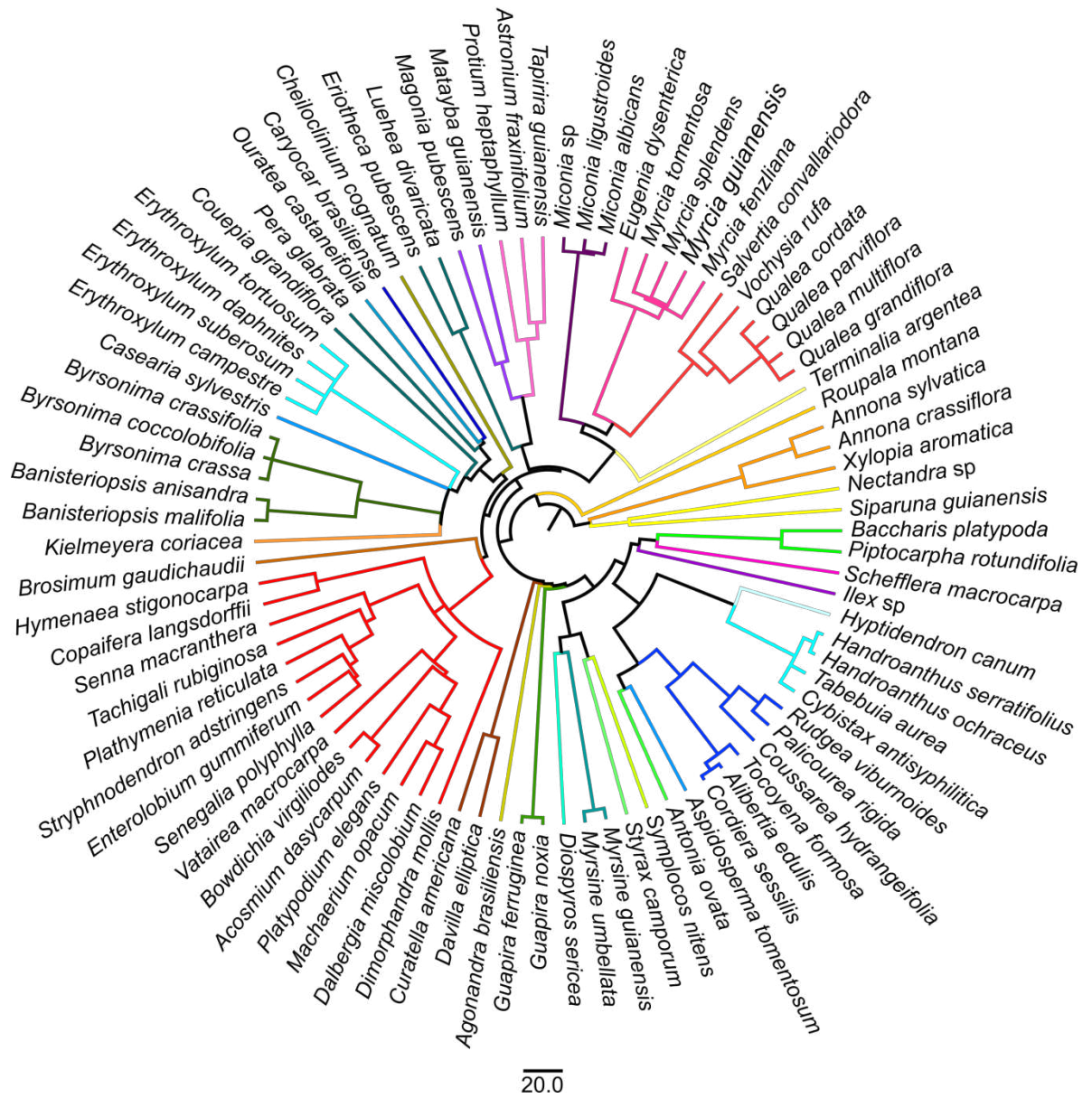
<i>Comunidade</i>	<i><sup>0</sup>D Obser.</i>	<i><sup>0</sup>D estim.</i>	<i><sup>1</sup>D obser.</i>	<i><sup>1</sup>D estim.</i>	<i><sup>2</sup>D obser.</i>	<i><sup>2</sup>D estim.</i>
<b>Cerrado</b>	76	92.3	35.5	37.9	18.8	19.3
<b>Cerrado sob</b>	68	108.3	24.4	26.1	12.7	12.8
<i>Eucalyptus</i>						

**Tabela 3.** Valores médios da similaridade e do *turnover* filogenético e seus desvios padrão entre pares de levantamentos das diferentes comunidades. As diferentes letras sobrescritas indicam diferenças estatisticamente significantes de acordo com uma prova Kruskal Wallis ( $P < 0,05$ ).

Índices	CerEuc-CerEuc	Cerr-CerEuc	Cerr-Cerr	Eucal-CerEuc	Eucal-Cerr	Eucal-Eucal	Kuskral-Wallis	
							$\chi^2$	P
Sim. Bray-Curtis	0.270±0.15 <sup>a</sup>	0.241±0.14 <sup>a</sup>	0.254±0.16 <sup>a</sup>	0.000±0.00 <sup>c</sup>	0.000±0.00 <sup>c</sup>	0.245±0.28 <sup>b</sup>	1062.7	<0.001
BetaMNTD	89.236±43.45 <sup>b</sup>	96.053±45.02 <sup>b</sup>	95.688±47.06 <sup>b</sup>	169.474±29.46 <sup>a</sup>	174.170±30.38 <sup>a</sup>	45.077±27.25 <sup>c</sup>	832.46	<0.001
BetaMPD	228.576±16.00 <sup>ab</sup>	231.521±14.74 <sup>a</sup>	231.070±13.84 <sup>a</sup>	225.464±16.96 <sup>b</sup>	232.224±12.20 <sup>a</sup>	50.394±21.67 <sup>c</sup>	319.38	<0.001
UniFrac	0.649±0.103 <sup>b</sup>	0.663±0.109 <sup>b</sup>	0.670±0.122 <sup>b</sup>	0.946±0.017 <sup>a</sup>	0.945±0.027 <sup>a</sup>	0.350±0.121 <sup>c</sup>	1189.1	<0.001

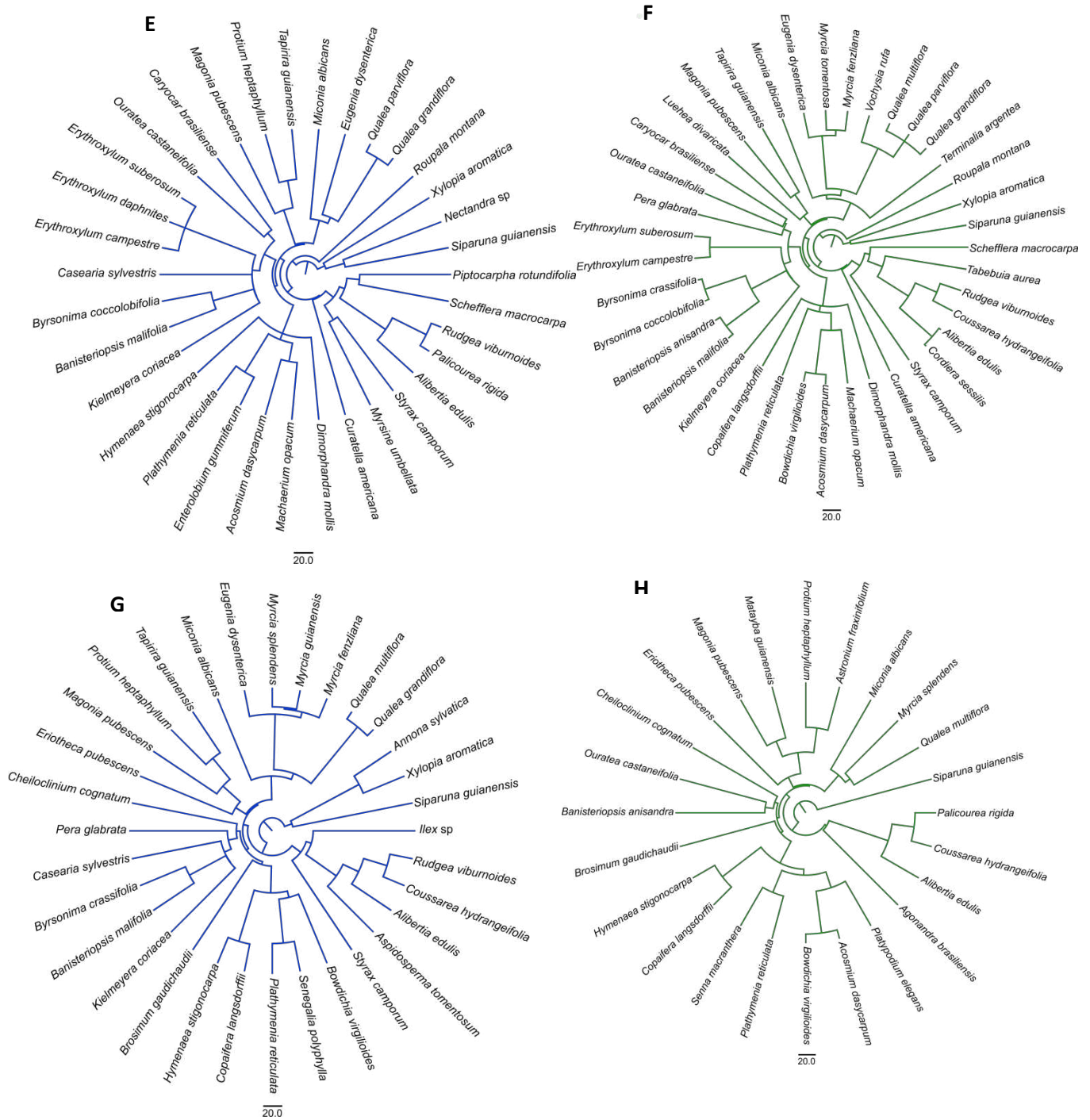
**CerEuc**, Cerrado do sub-bosque de talhões de *Eucalyptus*; **Cerr**, Cerrado fora dos talhões de *Eucalyptus*; **Eucal**, comunidade composta só por espécies de *Eucalyptus*.

## FIGURAS COM LENDAS

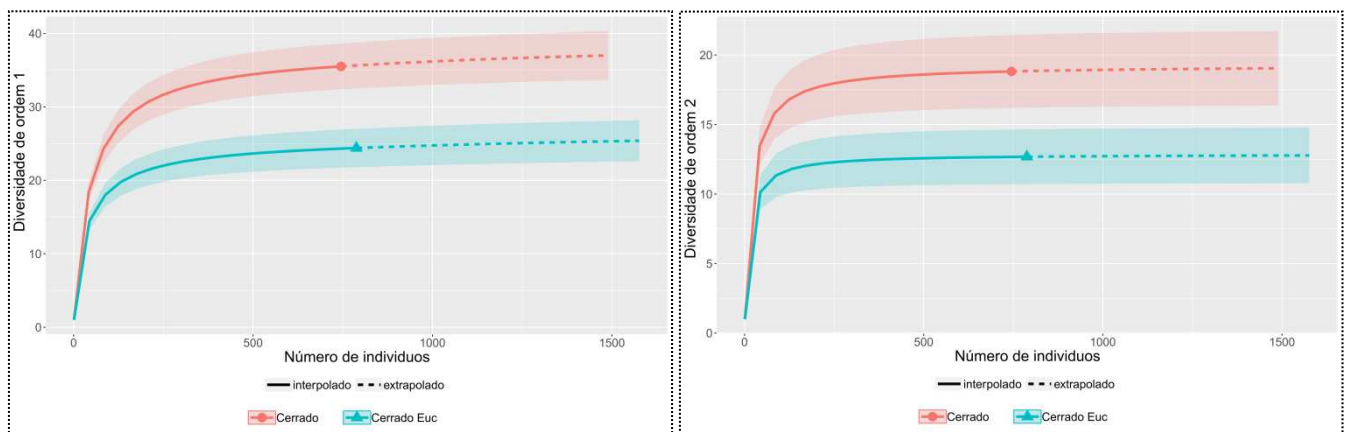


**Figura 1.** Relações filogenéticas entre angiospermas lenhosas em duas comunidades de Cerrado na floresta Nacional de Paraopeba, MG, Brasil, segundo APG IV.

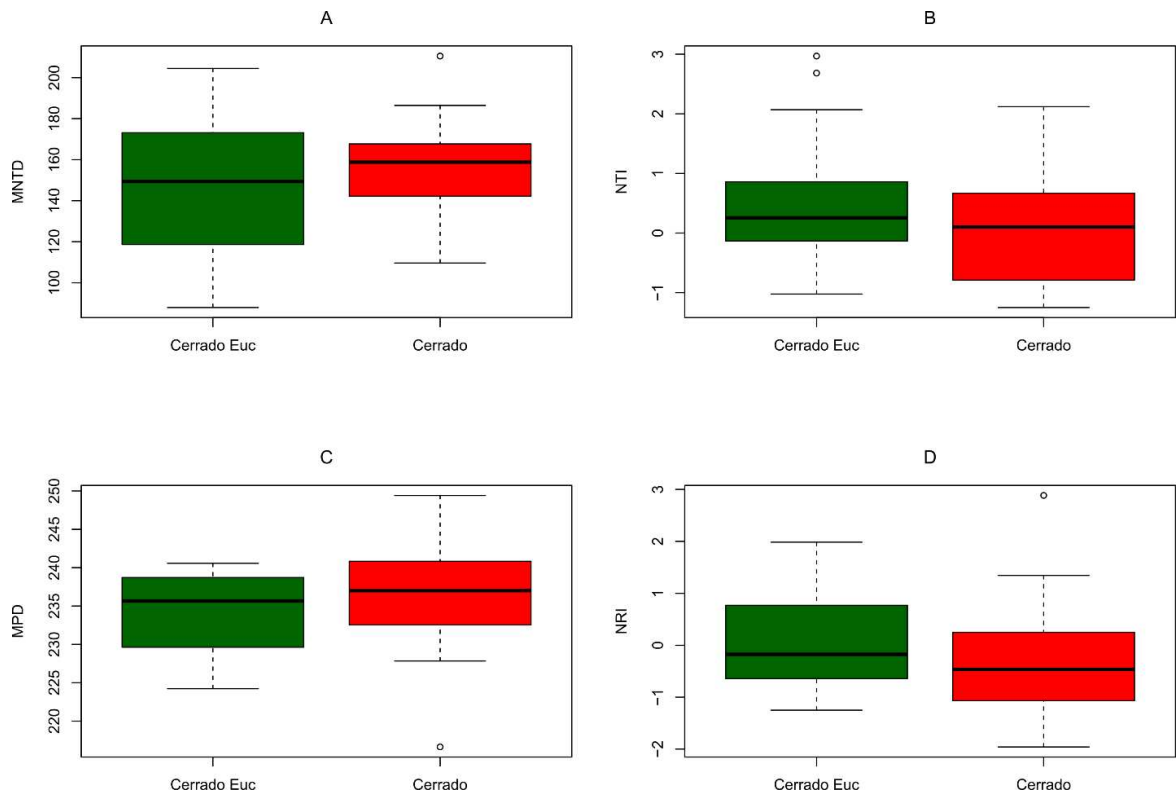




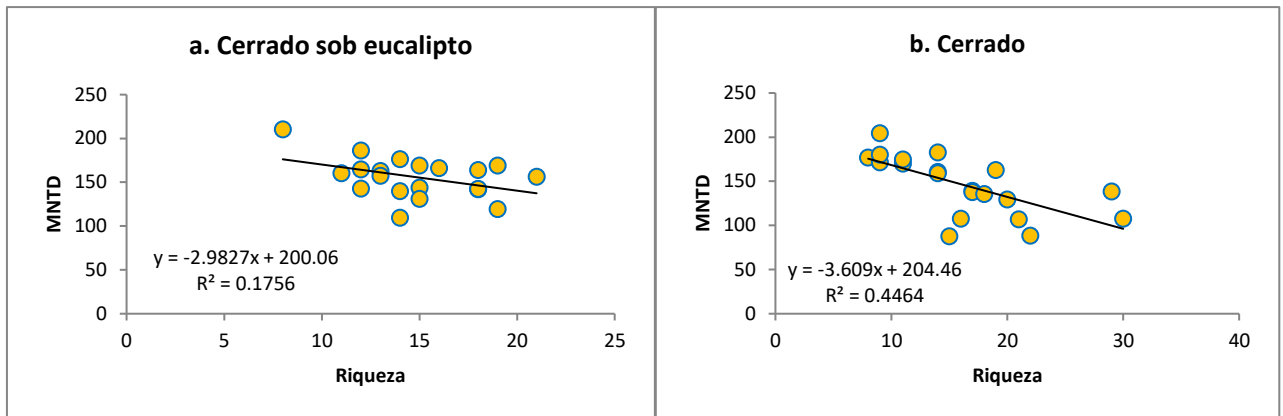
**Figura 2.** Relações filogenéticas entre cuadrantes de Cerrado e Cerrado sob plantações de *Eucalyptus* na floresta Nacional de Paraopeba, MG. Árvores azuis correspondem ao Cerrado em plantações de *Eucalyptus* frente às árvores verdes que correspondem ao Cerrado fora das plantações (controle).



**Figura 3.** Diversidade de espécies das plantas de duas comunidades de Cerrado na floresta Nacional de Paraopeba, MG. Diversidade de ordem  $q=1$ ; diversidade de ordem  $q=2$ .



**Figura 4.** Padrões de a distância média do vizinho mais próximo (MNTD -A-), o índice de táxon mais próximo (NTI -B-), a distância média par-a-par (MPD -C-) e o índice de parentesco líquido (NRI -D-), de duas comunidades de Cerrado da floresta Nacional de Paraopeba, MG. As letras indicam que não têm diferenças significativas de acordo com um *test t* ( $p < 0,05$ ) entre comunidades.



**Figura 5.** Tendência do comportamento do MNTD vs a riqueza do (a) Cerrado em eucalipto ( $F=3.83$ ,  $DF=18$ ,  $P<0.05$ ) e (b) do Cerrado ( $F=14.51$ ,  $DF=18$ ,  $P<0.001$ ).

**CAPÍTULO 2: Diversidad taxonómica y filogenética del componente leñoso del bosque seco tropical de la región Norandina de Colombia**

Carlos Mario Galván Cisneros<sup>1</sup>, Gustavo Heringer<sup>1,2</sup>, Yuriko S. Murillo Domen<sup>1</sup>, Luís Roberto Sánchez<sup>3</sup>, João Augusto Alves Meira-Neto<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Ecologia e Evolução de Plantas, Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil; <sup>2</sup>Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, Setor de Ecologia e Conservação, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG, Brazil; <sup>3</sup>Herbario HECASA, Departamento de Biología, Universidad de Pamplona, Pamplona, Colombia.

\*Corresponding author. Email: j.meira@ufv.br

## Resumen

**Antecedentes:** los bosques secos tropicales son ecosistemas que presentan desafíos significativos de agua y temperatura para las especies de plantas y se espera que estos bosques filtren muchos linajes que no se adaptan a estos ambientes estresantes. En Colombia, en la mayoría de los casos, solo pequeños fragmentos de estos bosques se conservan en diferentes etapas de sucesión de lo que fue el bosque en su estado de máximo desarrollo climático.

**Objetivo:** Nuestro objetivo general fue evaluar los efectos de la altitud y variables climáticas sobre la diversidad taxonómica y la estructura filogenética de comunidades de plantas leñosas a lo largo de un gradiente climático en bosques secos de la región Norandina de Colombia.

**Métodos:** se realizó mediante censo florístico en siete localidades diferentes. En cada localidad se establecieron 20 parcelas de 25 m x 4 m, para un total de 140 parcelas. Se estimaron los índices de diversidad taxonómica y los índices de diversidad filogenética. También utilizamos el análisis de componentes principales para describir la influencia de las variables climáticas sobre las siete localidades.

**Resultados:** Encontramos la influencia del gradiente ambiental entre las localidades estudiadas. En la medida en que la estacionalidad climática aumenta y la altitud disminuye, el efecto del filtro ambiental aumenta, lo que resulta en una disminución de la diversidad taxonómica y la diversidad filogenética en estos bosques secos, que se manifiesta en agrupación filogenética.

**Conclusión:** Existe un gradiente climático entre las ubicaciones de bosques secos muestreados en este estudio y este gradiente afecta la composición y estructura de la

vegetación. La temperatura y la marcada estacionalidad de precipitación actúan como un filtro ambiental que promueve una disminución en la diversidad taxonómica y filogenética.

**Palabras clave:** bosque seco tropical, diversidad taxonómica, diversidad filogenética, gradiente ambiental, filtro ambiental, clima.

## **Introducción**

Actualmente los bosques tropicales son seriamente amenazados por múltiples factores ambientales y antropogénicos (Lewis et al. 2015). Sin embargo, los bosques secos tropicales (BSTs) han sido los más vulnerables alcanzando niveles críticos de conservación (Janzen 1988; González-Carranza et al. 2008; Espinosa et al. 2012; Banda et al. 2016). Son bosques florísticamente, mucho más pobres que los bosques tropicales húmedos. Han sido ampliamente transformadas y ocupadas por áreas urbanas y agrícolas a tasas significativamente más altas que los bosques húmedos tropicales (Janzen 1988; Quesada et al. 2009), la historia es la misma para cualquier región de bosque seco tropical del mundo. El bosque seco se despeja fácilmente con fuego, y la regeneración leñosa en campos o pastos se reprime fácilmente con fuego (Janzen 1988), esto, debido a un intenso desarrollo agrícola, ganadero (bovino y caprino, principalmente) y también para el establecimiento de importantes asentamientos humanos (Sanchez-Azofeifa et al. 2005; Ruiz and Fandiño 2009). También, han recibido relativamente poca atención de los conservacionistas y ecólogos en relación con la que se da a los húmedos tropicales y la falta de conocimiento sobre la vegetación de estas regiones se extiende a la discusión sobre la biogeografía histórica del neotrópico (Pennington et al. 2000).

A nivel mundial, los bosques secos ocupan 42% de la superficie de los bosques tropicales (Murphy and Lugo 1986; Espinosa et al. 2012; Bastin et al. 2017). En el neotrópico los BSTs no aparecen de forma continua, aparecen en áreas de diferentes dimensiones y con diferentes grados de aislamiento, extendiéndose desde el noroeste de México, costa pacífica de Centroamérica, norte y valles interandinos de Colombia, franja norte de Venezuela, algunas regiones de costa pacífica de Ecuador y Perú, los valles interandinos de Perú y Bolivia, el norte de Argentina y sureste de Bolivia (Ruiz et al. 2002; Pennington et al. 2009; Espinosa et al. 2012), solo persistiendo en esta región alrededor del 10% de la cobertura original (Pennington et al. 2018). En Colombia en la mayoría de los casos sólo se conservan pequeños fragmentos en diferentes estados sucesionales o relictos de lo que fue el bosque en máximo estado climácico, rodeados de matriz de potreros, rastrojos y cultivos (Espinal and Montenegro 1963; Marulanda et al. 2003). Por esto muchos autores coinciden en que es el bioma más amenazado del neotrópico (Mendoza 1999; Pizano and García 2014; Morales-Barquero et al. 2015).

Los BSTs se encuentran en áreas relativamente planas con suelos de fertilidad intermedia y pH moderado, que presentan una baja pérdida de nutrientes por lixiviación y desarrollo pedogénico, por estas condiciones favorables de clima y suelos, históricamente los bosques secos han soportado a grandes poblaciones humanas (Pizano and García, 2014). Presentan una menor diversidad alfa con respecto a los bosques húmedos tropicales, pero poseen una mayor diversidad estructural y fisiológica en formas de vida (Kalacska et al. 2004), esto contrasta con estudios recientes que reportan altos niveles de endemismo de especies y alto recambio florístico -diversidad beta- (Pizano and García 2014; Dirzo et al. 2011; Banda et al. 2016). Estos altos niveles de endemismo y el recambio florístico pueden sufrir pérdidas importantes de diversidad de especies únicas si no se toman medidas de protección inmediata para los remanentes de bosque que persisten (Banda et al. 2016).

El ensamblaje de la flora de un bioma depende de la compleja interacción de dispersión, adaptación y diversificación in situ. Estos procesos, a su vez, dependen tanto de la proximidad geográfica como de la similitud ecológica entre la fuente y el bioma en cuestión. Estos procesos no son estáticos y cambian a lo largo del tiempo evolutivo (Willis et al. 2014). Los BSTs son ecosistemas que presentan desafíos hídricos importantes para las especies de plantas, la disponibilidad de agua puede ser la base de la clasificación de especies en el bosque seco y se espera que estos bosques filtren muchos linajes que no se adaptan a estos tipos de hábitats estresantes, persistiendo aquellos que pueden tolerar las intensas condiciones abióticas para colonizar e irradiar (Bhaskar et al. 2014; González-Caro et al. 2014; Aldana et al. 2016). De acuerdo con Pennington et al. (2009), muchos clados de plantas con adaptaciones particulares están confinados o concentrados en hábitats particulares de bosque seco y son el resultado de radiaciones evolutivas recientes, que conducirían a patrones de agrupamiento filogenético, lo que evidencia conservatismo filogenético de nicho, indicando un alto grado de estructura geográfica filogenética.

El estado de conocimiento del bs-T en Colombia es aún exiguo, puesto que hay muchos lugares donde no existen inventarios completos (Instituto Alexander von Humboldt 1998; Pizano and García 2014). La información existente es fragmentada y el conocimiento de la historia natural y dinámica del bosque es poco. Por ello se hace urgente, la realización de estudios sobre los remanentes que quedan para entender cómo es su dinámica, funcionamiento y composición de especies (Mayle 2004); también, existen escasos estudios abordando la diversidad filogenética de los bosques secos de Colombia. En la región de San José de Cúcuta y sus inmediaciones, en el noreste de Colombia, los remanentes de BST se enfrentan a la minería intensa -principalmente de carbón y arcilla-,

la tala para dar paso a potreros y cultivos -de arroz principalmente-, la cría de cabras y la expansión urbana. Procesos que ponen en riesgo su supervivencia.

Frente a este contexto de transformación de los BSTs, en este estudio se propone como objetivo evaluar los efectos de la altitud y variables climáticas sobre la diversidad taxonómica y la estructura filogenética de comunidades de plantas leñosas a lo largo de un gradiente climático en bosques secos de la región Norandina de Colombia. Por lo tanto, se planteó la siguiente hipótesis: las condiciones hídricas y de temperatura son los principales factores que determinan la diversidad taxonómica y la estructura filogenética de estos bosques secos (Maass and Burgos 2011; Stan and Sanchez-Azofeifa 2019), donde las comunidades de leñosas de localidades más secas y en menores altitudes presentarán menor diversidad taxonómica y tendrán un patrón de agrupamiento filogenético.

## **Materiales y Métodos**

### Área de estudio

El estudio se llevó a cabo la región de Cúcuta que comprende el municipio San José de Cúcuta y otros seis municipios aledaños en la vertiente oriental de la cordillera Oriental de Colombia (tabla 1), que conservan relictos de bosque seco con diferentes grados de conservación (Figura 1).

Esta región corresponde a un corredor semiárido en la parte media y baja de las microcuencas de los ríos Zulia y Pamplonita. Esta red hídrica hace parte de la cuenca del río Catatumbo. La región presenta habitualmente un clima cálido, con una temperatura promedio de 28°C; se encuentran zonas con niveles de precipitación que van desde los 500 mm hasta los 2000 mm anuales. Los menores promedios se registran en la zona de Cúcuta y sus alrededores. La vegetación que rodea el área metropolitana de Cúcuta corresponde a

transiciones subxerofíticas del bosque muy seco y seco tropical y, hacia las laderas más elevadas, se encuentran bosques secos de tipo premontano. Se trata de ecosistemas vulnerables frente a minería de carbón y arcilla, fuego, pastoreo (principalmente de ganado caprino) y erosión (Espinal and Montenegro 1997; Plan de ordenamiento territorial de San José de Cúcuta 2010).

### Muestreo de la vegetación

La vegetación se examinó en el mes de agosto del año 2015 en siete diferentes localidades (Tabla 1). En este estudio en cada localidad se establecieron 20 parcelas de 25 m x 4 m, para un conjunto de 140 parcelas en el área de estudio. En cada parcela se midieron todos los individuos con diámetro a la altura del pecho (DAP) de 1 cm, también se registraron la forma de crecimiento y altura. Se recolectarán dos muestras por número de colección, también, se tomaron los datos de localidad, altitud y coordenadas. Los individuos que no fueron identificadas en el sitio fueron recolectados y clasificados como morfoespecies y posteriormente identificadas en el Herbario HECASA de la universidad de Pamplona, donde siguiendo protocolos internacionales de herborización fueron finalmente depositados.

### Índices de diversidad taxonómica

Se montó la matriz en base a la información obtenida en campo, a partir de ésta se realizaron los índices de diversidad verdadera:  ${}^0D$  (riqueza de especies),  ${}^1D$  (exponencial de Shannon) y  ${}^2D$  (inverso de Simpson) (Jost, 2007). Se montó la matriz en base a la información obtenida en campo, a partir de esta se realizaron las curvas de acumulación de especies mediante el reordenamiento aleatorio con 1000 aleatorizaciones de los datos, utilizando el estimador no paramétrico de segundo orden Chao 1 que analiza la riqueza

específica a partir de la abundancia por medio del paquete 'iNEXT' en R versión 3.5.3 (R Core Team 2018).

### Índices de diversidad filogenética

La lista elaborada con todas las especies del muestreo fue agregada en el árbol filogenético R20160415.new (Gastauer and Meira Neto 2017) usando la función *phylomatic* insertada en el paquete *Phylocom-4.2* (Webb and Donoghue 2005).

Diversidad filogenética alfa. Para cada una de las comunidades se calcularon las siguientes medidas de diversidad filogenética, considerando los datos de abundancia: i) índice de diversidad filogenética (PD), que es equivalente a la suma de las longitudes de rama que vinculan a todos los pares de especies dentro de una comunidad dentro de una filogenia, ii) índice estandarizado de diversidad filogenética (*sesPD*), (Faith, 1992); iii) distancia filogenética media (MPD), iv) distancia filogenética del taxón más próximo (MNTD), v) índice de relación neta (NRI) e vi) índice del taxón más próximo (NTI) (Webb et al., 2008). *Ses.MPD* y *ses.MNTD* multiplicados por -1 son equivalentes al índice de relación neta (NRI) y el índice de taxón más cercano (NTI), respectivamente (Webb et al. 2002).

### Análisis de datos

Se realizaron comparaciones climáticas mediante el análisis de componentes principales (PCA). Esta técnica multivariante permite trazar tipologías climáticas e identificar grupos de eventos asociados a descriptores climáticos similares. Los análisis se realizaron utilizando las 19 variables bioclimáticas de la base de datos (Tabla 2) del sitio

web de WorldClim ([www.world.org](http://www.world.org)). Las particularidades climáticas de las siete localidades se exploraron mediante el análisis de componentes principales (PCA) en el paquete ‘Vegan’ implementado en R. Se analizó los efectos de la altitud sobre cada métrica filogenética y la riqueza usando modelos lineales generalizados (GLMs), con el error Gaussiano, usando el comando ‘glm’ en el ambiente R.

## Resultados

En el inventario, se registraron 5956 individuos pertenecientes a 154 especies, 112 géneros, 51 familias y 23 órdenes de plantas vasculares (Figura 2). Las nueve familias más diversas fueron: Fabaceae, con 32 especies; Myrtaceae, con 8 especies; Capparaceae, con 7 especies; Euphorbiaceae y Annonaceae, con 6 especies cada una; Cactaceae, Moraceae, Rubiaceae y Salicaceae con 5 especies cada una. Las 10 especies más abundantes en el conjunto de datos fueron, en orden descendente *Machaerium arboreum*, con 636 individuos; *Handroanthus ochraceus*, con 476 individuos; *Platymiscium pinnatum*, con 438 individuos; *Guapira costaricana*, con 209 individuos; *Croton micans*, con 207 individuos; *Aspidosperma cuspa*, con 159 individuos; *Petrea volubilis*, con 159 individuos; *Helicteres baruensis*, con 154 individuos; *Piptocoma discolor*, con 154 individuos y *Cordia alliodora*, 145 individuos.

## Diversidad taxonómica

La mayor riqueza específica se registró en Morretón ( ${}^0D= 85$ ) y Pozo Azul ( ${}^0D= 69$ ). Mientras Las Lomas fue la comunidad donde se encontró el menor número de especies ( ${}^0D= 22$ ), seguida de Patillales ( ${}^0D= 25$ ). La mayor diversidad de orden 1

(exponencial de Shannon) se registró en la localidad de Morretón ( ${}^1D= 48.6$ ), seguida de la localidad de Pozo Azul ( ${}^1D= 32.4$ ) y las comunidades con menores valores fueron Las lomas ( ${}^1D= 6.9$ ) y Patillales ( ${}^1D= 13.7$ ), siendo la diversidad de Patillales el doble que Las Lomas (Figura 3). Finalmente, con la diversidad de orden 2 (Inverso de Simpson) la mayor diversidad se encontró en la localidad de Morretón ( ${}^1D= 33.4$ ), seguida de la localidad de Pozo Azul ( ${}^1D= 20.4$ ), las comunidades con menores valores de diversidad de orden 2 fueron Las Lomas ( ${}^1D= 3.9$ ) y Patillales ( ${}^1D= 11.1$ ) (Figura 4). La diversidad de las comunidades contrastadas por medio de los perfiles de diversidad mostró que la comunidad de Morretón fue la más diversa, al comparar los valores de  ${}^1D$  observada, esta es 1.5 veces mayor que la comunidad de Pozo Azul y 1.8 veces mayor que la comunidad de San Pedro (Figura 5); los tres índices mostraron en general tendencias similares.

### **Diversidad filogenética**

Los resultados de diversidad filogenética muestran una mayor diversidad para la localidad de Morretón ( $PD = 6334.8$ ), seguida por la localidad de Pozo Azul ( $PD = 5131.6$ ), luego La Don Juana ( $PD = 4407.4$ ), la comunidad Las Lomas ( $PD = 1814.0$ ) y Patillales ( $PD = 2770.4$ ) presentan la menor diversidad filogenética. El índice estandarizado de diversidad filogenética ( $sesPD$ ) presenta una tendencia similar, siendo la localidad de Morretón la más sobredispersa y las localidades de Cornejo y Las Lomas las más agrupadas (Figura 6 a,b).

Los resultados indican un mayor de dispersión filogenética en las divisiones evolutivas profundas ( $MPD$ ,  $sesMPD$ ) en las comunidades de La Don Juana y Morretón y más agrupadas filogenéticamente en las localidades de Las Lomas, Cornejo, Patillales, San Pedro y Pozo Azul (Figura 6 c,d). En las relaciones filogenéticas hacia las puntas del árbol

en la localidad de Morretón el sesMNTD es más sobredisperso, las localidades de Cornejo, Las Lomas y Patillales presentan mayor agrupamiento filogenético. La MNTD muestra un patrón diferente a las anteriores métricas, mostrando a las localidades de las Lomas y La Don Juana como las más dispersas y a Pozo Azul y Cornejo como las más agrupadas (Figura 6 e,f). Estos patrones presentan una tendencia similar a la diversidad taxonómica (Figura 4, 5), exhiben un claro gradiente de dispersión hacia una convergencia filogenética en la secuencia de: La Don Juana, Morretón, Pozo Azul, San Pedro, Patillales, Cornejo y Las Lomas. En general, los valores de sesPD, sesMPD y sesMNTD mostraron una tendencia hacia el agrupamiento filogenéticamente, como es esperado para estos bosques tropicales sometidos a estrés hídrico y de temperatura.

Es claro que la diversidad taxonómica y filogenética muestra patrones similares consistentes sobre la altitud, estacionalidad de las precipitaciones y de la temperatura (Fig. 7).

### **Segregación climática**

Se exploró las afinidades climáticas para las siete localidades con un PCA, usando variables bioclimáticas (ver Tabla 2). Con respecto a los dos primeros ejes, el primer eje explica el 72.9% de la varianza, influenciada por las variables de precipitación y temperatura; el segundo eje dilucida el 13% de la varianza, explicada por la amenización de la altitud y la estacionalidad de la precipitación (Figura 7). Las localidades de Patillales (PAT), Las Lomas (LOM), San Pedro (PED) y Pozo Azul (POZ) se correlacionaron positivamente con las variables que reflejan la oscilación térmica diaria y la fuerte estacionalidad de lluvias BIO2 y BIO15, respectivamente; como se espera para los bosques secos, una de cuyas características es la estacionalidad de las precipitaciones. La localidad de La Don Juana (DON) y Morretón (MOR) se correlaciona principalmente con la altitud,

siendo estas últimas comunidades las que presentan mayor humedad y desarrollo forestal (Figura 1).

### **Efectos del gradiente ambiental en la diversidad**

La altitud presentó un efecto positivo en la MPD (GLM:  $X^2 = 6.382$ , DF = 1,  $p = 0.01153$ ) y en el NRI (GLM:  $X^2 = 4.1552$ , DF = 1,  $p = 0.04151$ ) (Figura 8). A mayor altitud tiende a aumentar la MPD y la sobredispersión (sesMPD) en las comunidades, es decir, aumenta la diversidad filogenética a lo largo de todo el árbol filogenético. Esto probablemente está relacionado con el aumento de la humedad en la medida que se asciende en estas laderas secas en esta región de la cordillera oriental de Colombia, dejando atrás la sombra de lluvia que se forma en esta región y que da origen a este bosque seco. En estas laderas a partir de los 1000 msnm comienzan a aparecer los típicos bosques Andinos, observándose entre los 900 y los 1100 msnm la transición entre los bosques secos y los bosques Andinos de Colombia.

### **Discusión**

Encontramos un gradiente ambiental de clima y altitud entre las localidades estudiadas. Es decir, en la medida que la estacionalidad climática (menores precipitaciones, mayores temperaturas) aumenta y altitud disminuye, aumenta el efecto de filtro ambiental, originando en los bosques secos de la región Norandina colombiana una disminución de la diversidad taxonómica y de la diversidad filogenética y promoviendo agrupamiento filogenético, distintamente de las comunidades vegetales a mayores altitudes, donde las condiciones climáticas estresantes aumentan (temperaturas más bajas, vientos más fuertes, menor presión atmosférica, mayor energía radiante) han mostrado disminución de la

diversidad taxonómica y filogenética con el aumento de la altitud (Qian et al. 2014; Li et al. 2014; Zhu et al. 2019), pero, como lo han reportado algunos autores para bosques secos (Pennington et al. 2009; Honorio-Coronado et al. 2015), este efecto puede ser inverso a menores altitudes en los bosques neotropicales.

Los resultados de este estudio respaldan la hipótesis que las condiciones disponibilidad de agua y de temperaturas son los impulsores más importantes del ensamblaje taxonómico y filogenético de las comunidades vegetales de bosque seco y son congruentes con varios estudios (Bhaskar et al. 2014; González-Caro et al. 2014; Aldana et al. 2017) que encontraron que la estructura taxonómica y filogenética en los bosques secos tiende a ser agrupada en la medida que aumenta el estrés hídrico y de temperatura, ocasionando que estos bosques filtren muchos linajes que no se adaptan a estos tipos de hábitats estresantes, persistiendo aquellos que pueden tolerar las intensas condiciones abióticas.

Algunos estudios sugieren que el cambio climático aumentará la temperatura en los ecosistemas secos (Rodrigues et al. 2015; Allen et al. 2017; Silva et al. 2019). Por lo tanto, podemos esperar que el cambio climático promueva la reducción de la diversidad en los bosques secos y la posible extinción de algunos grupos. En este escenario, se deben considerar acciones de conservación con el objetivo de mitigar los efectos del cambio climático, como la preservación de grupos/clados de especies amenazadas.

En conclusión, como esperábamos, hay un marcado gradiente climático entre las localidades de bosque seco muestreadas en este estudio y este gradiente afecta la composición y estructura de la vegetación. Además, el aumento de la temperatura y la marcada estacionalidad actúa como un filtro ambiental y promueve una disminución de la diversidad taxonómica y filogenética. Nuestros resultados indican que la construcción de

comunidades de bosque seco en el área de estudio son el resultado de factores ecológicos como la filtración de hábitat.

### **Agradecimientos**

Agradecimientos a la consultora ambiental RENATURAR S.A.S., quienes ejecutaron el proyecto técnico: “Caracterización ambiental del área metropolitana de Cúcuta y las ventanas de los predios: Las lomas y Ciudadela Portal del Norte, Macroproyecto de interés social Nacional – MISN”, quienes dieron licencia del uso de los datos para esta publicación. Se agradece a los biólogos María Carmenza Rozo, Andrey Ojeda y Franklin Torres y al Ingeniero forestal Camilo Palacios, quienes junto al primer autor de este capítulo hicieron parte del equipo de levantamiento florístico de ese proyecto.

### **Referencias**

Aldana AM, Carlucci MB, Fine PVA, Stevenson PR. 2016. Environmental filtering of eudicot lineages underlies phylogenetic clustering in tropical South American flooded forests. *Oecologia*. 183(2):327–335.

Allen K, Dupuy JM, Gei MG, Hulshof C, Medvigy D, Pizano C, Salgado-Negret B, Smith CM, Trierweiler A, Van Bloem SJ, et al. 2017. Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? *Environ Res Lett*. 12(2):023001.

Banda K, Delgado A, Dexter K, Linares R, Oliveira-Filho A, Prado D, Pullan M, Quintana C, Riina R, Rodríguez GM, Weintritt J. 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*. 353(6306):1383–1387.

Bastin J-F, Berrahmouni N, Grainger A, Maniatis D, Mollicone D, Moore R, Patriarca C, Picard N, Sparrow B, Abraham EM, et al. 2017. The extent of forest in dryland biomes. *Science*. 356(6338):635–638.

Bhaskar R, Dawson TE, Balvanera P. 2014. Community assembly and functional diversity along succession post-management. Baltzer J, editor. *Functional Ecology*. 28(5):1256–1265.

Dirzo R, Young HS, Mooney HA, Ceballos G. 2011. Introduction. Páginas XI–XIII en Dirzo R, Young HS, Mooney HA, Ceballos G, editores. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Washington (DC): Island Press.

Espinal LS, Montenegro E. 1963. Formaciones vegetales de Colombia. Mem. Explic. Mapa Ecológico. Bogotá (DC): Instituto Geografico Agustín Codazzi.

Espinal LS, Montenegro E. 1977. Formaciones vegetales de Colombia. Bogotá (DC): Instituto Geografico Agustín Codazzi.

Espinosa CI, De la Cruz M, Luzuriaga AL, Escudero A. 2012. Bosques tropicales secos de la región Pacífico Ecuatorial: diversidad, estructura, funcionamiento e implicaciones para la conservación [Dry tropical forests of the Equatorial Pacific region: diversity, structure, functioning and implications for conservation]. *Ecosistemas*. 21:167–179.

Faith DP. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol. Conserv.* 61:1–10.

Gastauer M, Meira Neto JAA. 2017. Updated angiosperm family tree for analyzing phylogenetic diversity and community structure. *Acta Botanica Brasilica*. 31(2):191–198.

González-Caro S, Umaña MN, Álvarez E, Stevenson PR, Swenson NG. 2014.

Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional-scale environmental gradients in northwest South America. *Journal of Plant Ecology*. 7(2):145–153.

González-Carranza Z, Berrío JC, Hooghiemstra H, Duivenvoorden JF, Behling H. 2008.

Changes of seasonally dry forest in the Colombian Patía Valley during the early and middle Holocene and the development of a dry climatic record for the northernmost Andes. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 152(1–2):1–10.

Honorio-Coronado EN, Dexter KG, Pennington RT, Chave J, Lewis SL, Alexiades MN,

Alvarez E, Alves de Oliveira A, Amaral IL, Araujo-Murakami A, et al. 2015. Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities. Fitzpatrick MC, editor. *Diversity Distrib*. 21(11):1295–1307.

[IAVH] Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 1998.

El bosque seco tropical (bs-T) en Colombia. Programa de Inventario de la Biodiversidad Grupo de Exploraciones y Monitoreo Ambiental GEMA. Bogotá (DC), Colombia.

Janzen DH. 1988. Tropical dry forests: the most endangered major ecosystem. In: *Biodiversity*. 14th ed. Washington (DC): National Academic Press.

Jost L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88:2427–2439.

Kalacska M, Sanchez-Azofeifa GA, Calvo-Alvarado JC, Quesada M, Rivard B, Janzen

DH. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management*. 200(1–3):227–247.

Lewis SL, Edwards DP, Galbraith D. 2015. Increasing human dominance of tropical forests. *Science* 349: 827–832.

Li X-H, Zhu X-X, Niu Y, Sun H. 2014. Phylogenetic clustering and overdispersion for alpine plants along elevational gradient in the Hengduan Mountains Region, southwest China: Phylogenetic structure along elevational gradient. *Jnl of Sytematics Evolution*. 52(3):280–288.

Maass JM, Burgos A. 2011. Water dynamics at the ecosystem level in tropical dry forests. pp. 141-156, in: Dirzo R, Young H, Mooney HA, Ceballos G (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*, Island Press.

.Marulanda LO, Uribe A, Velásquez P, Montoya MÁ, Idárraga Á, López MC, López JM. 2003. Estructura y composición de la vegetación de un fragmento de bosque seco en San Sebastián, Magdalena (Colombia). i. composición de plantas vasculares [Structure and composition of vegetation in a tropical dry forest remnant in San Sebastián, Magdalena (Colombia). i. Composition of vascular plants]. *Actual Biol*. 25:17–30.

Martins CA, Roque FO, Santos BA, Ferreira VL, Strüssmann C, Tomas WM. 2015. What shapes the phylogenetic structure of anuran communities in a seasonal environment? The influence of determinism at regional scale to stochasticity or antagonistic forces at local scale. *PLoS One* 10, e0130075.

Mayle FE. 2004. Assessment of the Neotropical dry forest refugia hypothesis in the light of palaeoecological data and vegetation model simulations. *Journal of Quaternary Science*. 19(7):713–720.

Mendoza CH. 1999. Estructura y riqueza florística del bosque seco tropical en la región Caribe y el valle del Rio Magdalena, Colombia [Structure and floristic richness of the

tropical dry forest in the Caribbean region and the Magdalena River valley, Colombia].  
*Caldasia*, 21:70-94.

Morales-Barquero L, Borrego A, Skutsch M, Kleinn C, Healey JR. 2015. Identification and quantification of drivers of forest degradation in tropical dry forests: A case study in Western Mexico. *Land Use Policy*. 49:296–309.

Murphy PG, Lugo AE. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annals Review of Ecology and Systematics*, 17:67-68.

Pennington RT, Lehmann CER, Rowland LM. 2018. Tropical savannas and dry forests. *Current Biology*. 28(9):R541–R545.

Pennington RT, Lavin M, Oliveira-Filho A. 2009. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 40(1):437–457.

Pennington RT, Prado DE, Pendry CA. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*. 27(2):261–273.

Plan de Ordenamiento Territorial del Municipio de San José de Cúcuta. 2010. Tomo 1. Documento Técnico de Soporte. Primera parte: Grandes temas y Directrices para la Revisión. San José de Cúcuta (Colombia): Alcaldía de San José de Cúcuta. Departamento Administrativo Área de Planeación Corporativa y de Ciudad

Pizano C, García H . 2014. El Bosque Seco Tropical en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá (DC), Colombia.

Qian H, Hao Z, Zhang J. 2014. Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. *J Plant Ecol.* 7(2):154–165.

Quesada M, Sanchez-Azofeifa GA, Alvarez-Añorve M, Stoner KE, Avila-Cabadilla L, Calvo-Alvarado J, Castillo A, Espírito-Santo MM, Fagundes M, Fernandes GW, et al. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management.* 258(6):1014–1024.

R Development Core Team. 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

Rodrigues P, Silva J, Eisenlohr P, Schaefer C. 2015. Climate change effects on the geographic distribution of specialist tree species of the Brazilian tropical dry forests. *Braz J Biol.* 75(3):679–684.

Ruiz J, Fandiño MCF. 2009. Estado del bosque seco tropical e importancia relativa de su flora leñosa, islas de la vieja Providencia y Santa Catalina, Colombia, Caribe suroccidental [Tropical dry forest status and relative importance of its woody flora, islands of old Providencia and Santa Catalina, Colombia, southwestern Caribbean]. *Rev acad colomb cienc.* 33:5–15.

Ruiz A, Cavellier J, Santos M, Soriano PJ. 2002. Cacti in the Dry Formations of Colombia. pp. 324-341, In: Fleming TH, Valiente-Banuet, A (eds). *Columnar Cacti and Their Mutualists, Evolution, Ecology and Conservation.* Tucson: The University of Arizona Press.

Sanchez-Azofeifa GA, Quesada M, Rodriguez JP, Nassar JM, Stoner KE, Castillo A, Garvin T, Zent EL, Calvo-Alvarado JC, Kalacska MER, et al. 2005. Research Priorities for Neotropical Dry Forests1. *Biotropica*. 37(4):477–485.

Silva JLS e, Cruz-Neto O, Peres CA, Tabarelli M, Lopes AV. 2019. Climate change will reduce suitable Caatinga dry forest habitat for endemic plants with disproportionate impacts on specialized reproductive strategies. Martínez-Yrizar A, editor. *PLoS ONE*. 14(5):e0217028.

Stan K, Sanchez-Azofeifa A. 2019. Tropical dry forest diversity, climatic response, and resilience in a changing climate. *Forests*. 443 (10). <https://doi.org/10.3390/f10050443>

Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW. 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution. *Bioinformatics*, 24:2098–2100.

Webb CO, Donoghue MJ. 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, 5:181-183.

Webb CO, Ackerly DB, McPeck MA, Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Reviews of Ecology and Systematic*, 33:475–505.

Willis CG, Franzone BF, Xi Z, Davis CC. 2014. The establishment of Central American migratory corridors and the biogeographic origins of seasonally dry tropical forests in Mexico. *Frontiers in Genetics* [Internet]. [accessed 2018 Nov 4] 5.  
<http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fgene.2014.00433/abstract>

Zhu Z-X, Nizamani MM, Sahu SK, Kunasingam A, Wang H-F. 2019. Tree abundance, richness, and phylogenetic diversity along an elevation gradient in the tropical forest of Diaoluo Mountain in Hainan, China. *Acta Oecologica*. 101:103481.

## Leyendas de Tablas y Figuras

**Tabla 1** Puntos de muestreo en el sureste del departamento Norte de Santander, región Norandina de Colombia.

**Tabla 2** Variables bioclimáticas utilizadas para explorar las particularidades climáticas de las siete localidades de bosque seco en la región Norandina de Colombia.

**Figura 1** a-g. Fitofisionomías de siete comunidades de bosque seco en la región Norandina de Colombia – a. Morretón (MOR); b. La Don Juana (DON); c. Pozo Azul (POZ); d. San Pedro (PED); e. Cornejo (COR); f. Patillales (PAT); g. Las Lomas (LOM). (Imágenes. F. Torres).

**Figura 2** Relaciones filogenéticas entre las especies muestreadas dentro de 140 parcelas de vegetación de bosque seco tropical en la región Norandina de Colombia.

**Figura 3** Curva de rarefacción para las siete localidades de bosque seco en la región Norandina de Colombia.

**Figura 4** Diversidad ( ${}^1D$ ) observada y esperada para las siete localidades de bosque seco en la región Norandina de Colombia.

**Figura 5** Diversidad ( ${}^2D$ ) observada y esperada para las siete localidades de bosque seco en la región Norandina de Colombia.

**Figura 6** Patrones de diversidad filogenética (PD), distancia filogenética media (MPD), distancia media de taxón más próximo (MNTD) y sus equivalentes estandarizados para la riqueza de especies (ses.PD, ses.MPD, ses.MNTD ) a través de siete localidades de bosque seco en la región Norandina de Colombia.

**Figura 7** Segregación climática de las siete localidades de bosque seco en la región Norandina de Colombia. Bi-plot de puntajes de análisis de componentes principales (PCA) para los dos primeros ejes basados en 19 variables bioclimáticas y la altitud (msnm).

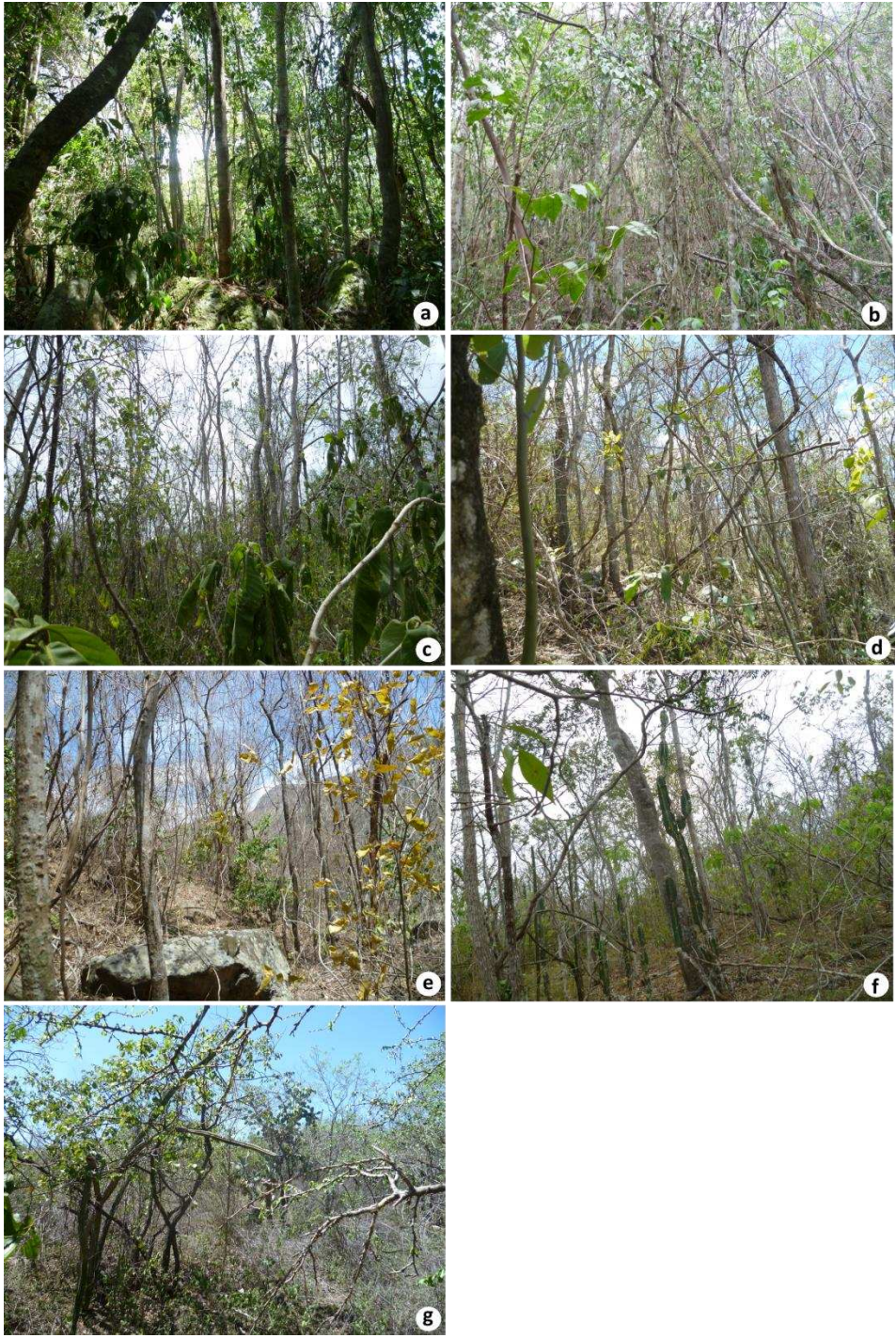
**Figura 8** Relaciones de la altitud con la distancia filogenética media (MPD) y el índice de relación neta (NRI) en el bosque seco tropical en la región Norandina de Colombia.

**Tabla 1**

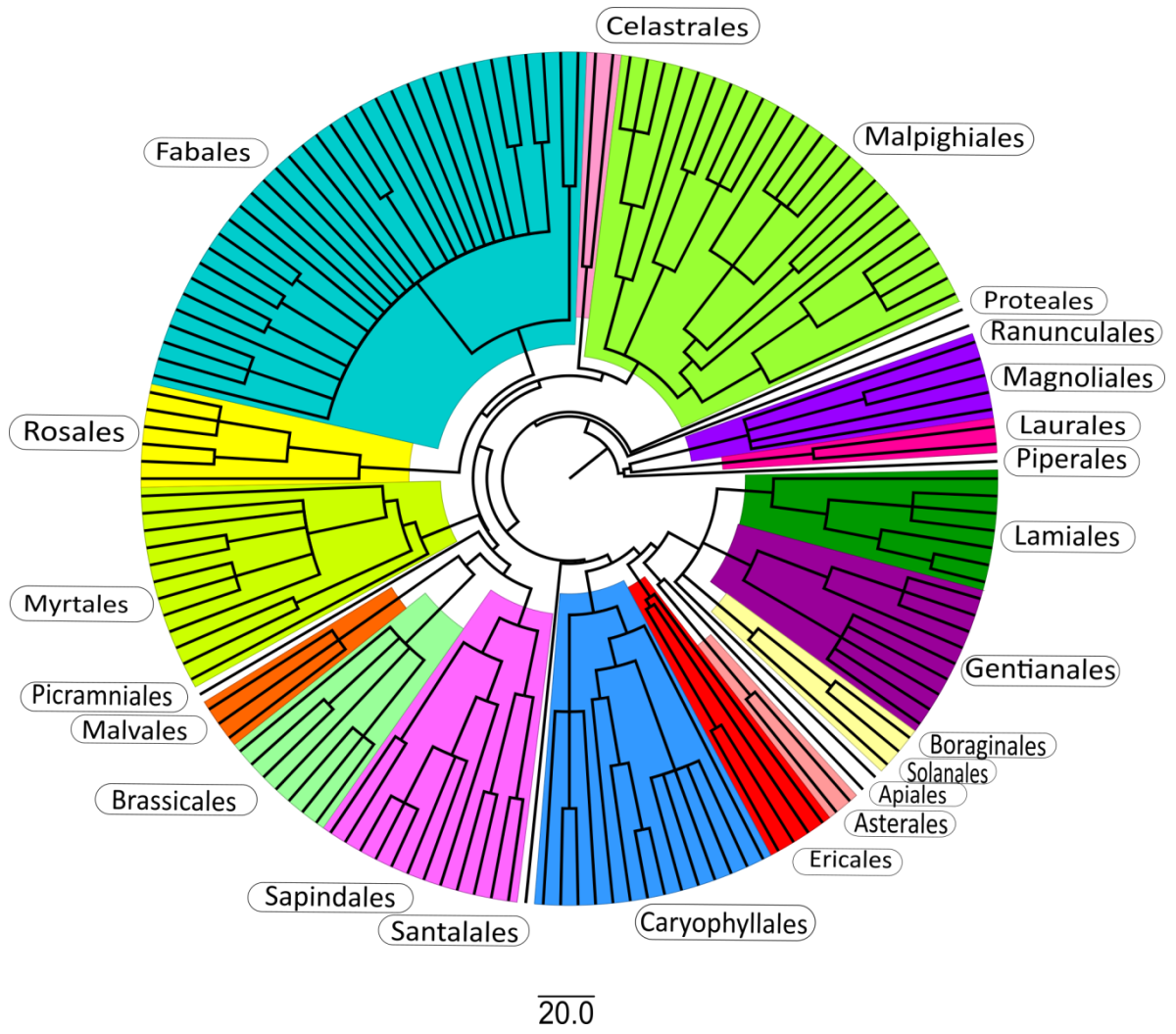
<b>Nomenclatura de la localidad</b>	<b>Localidad</b>	<b>Municipio</b>	<b>Coordenadas</b>	<b>Altitud (msnm)</b>
PAT	Patillales	Cúcuta	7° 59' 57,4" N 72° 29' 58,1" O	282
LOM	Las Lomas	Cúcuta	7° 52' 3,6" N 72° 29' 36,6" O	389
POZ	Pozo Azul	San Cayetano	7° 48' 50,2" N 72° 35' 7,2" O	505
DON	La Don Juana	Bochalema/Chinacota	7° 41' 14,4" N 72° 35' 57,1" O	799
PED	San Pedro	Cúcuta/Los Patios	7° 44' 39,9" N 72° 33' 47,7" O	656
COR	Cornejo	San Cayetano	7° 54' 20,5" N 72° 39' 13" O	393
MOR	Morretón Bajo	Durania	7° 48' 10,3" N 72° 38' 30,6" O	528

**Tabla 2**

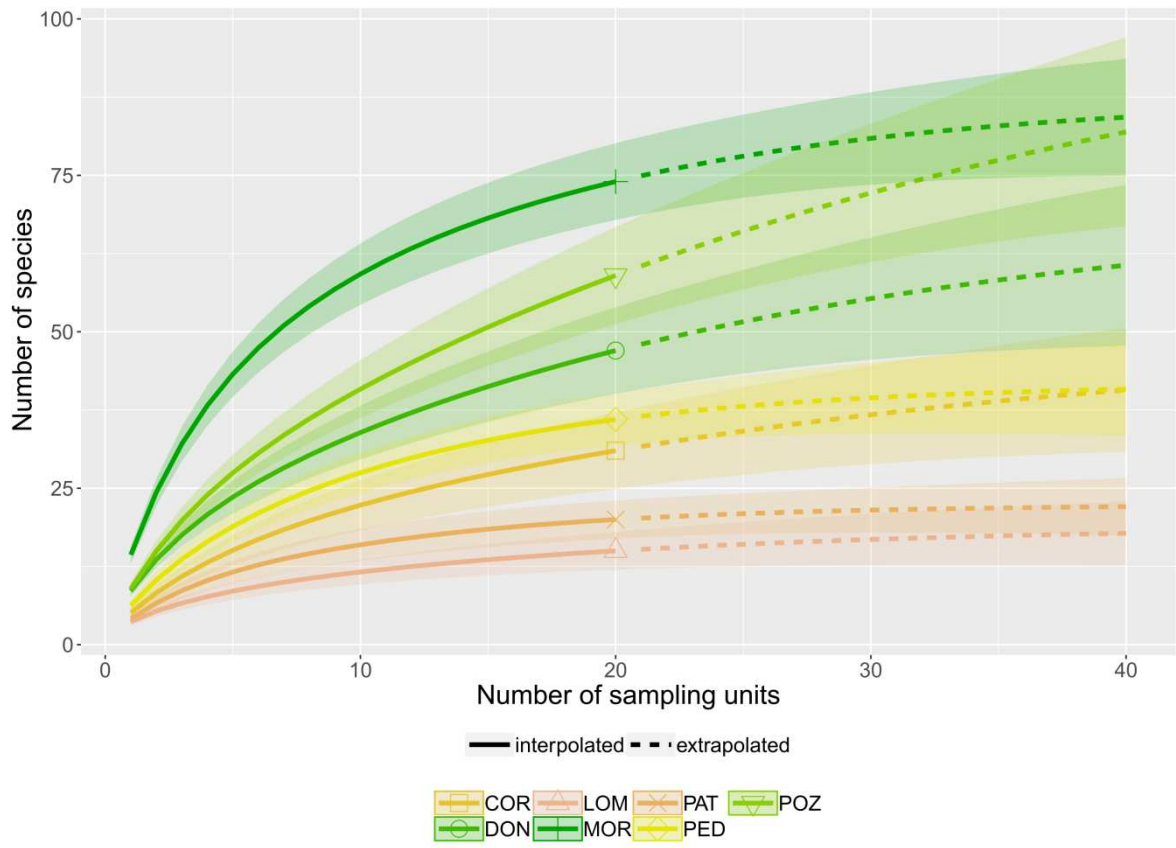
Symbol	Bioclimatic variables
BIO1	Annual Mean Temperature
BIO2	Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp))
BIO3	Isothermality (BIO2/BIO7) (* 100)
BIO4	Temperature Seasonality (standard deviation *100)
BIO5	Maximum Temperature of Warmest Month
BIO6	Minimum Temperature of Coldest Month
BIO7	Temperature Annual Range (BIO5-BIO6)
BIO8	Mean Temperature of Wettest Quarter
BIO9	Mean Temperature of Driest Quarter
BIO10	Mean Temperature of Warmest Quarter
BIO11	Mean Temperature of Coldest Quarter
BIO12	Annual Precipitation
BIO13	Precipitation of Wettest Month
BIO14	Precipitation of Driest Month
BIO15	Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)
BIO16	Precipitation of Wettest Quarter
BIO17	Precipitation of Driest Quarter
BIO18	Precipitation of Warmest Quarter
BIO19	Precipitation of Coldest Quarter



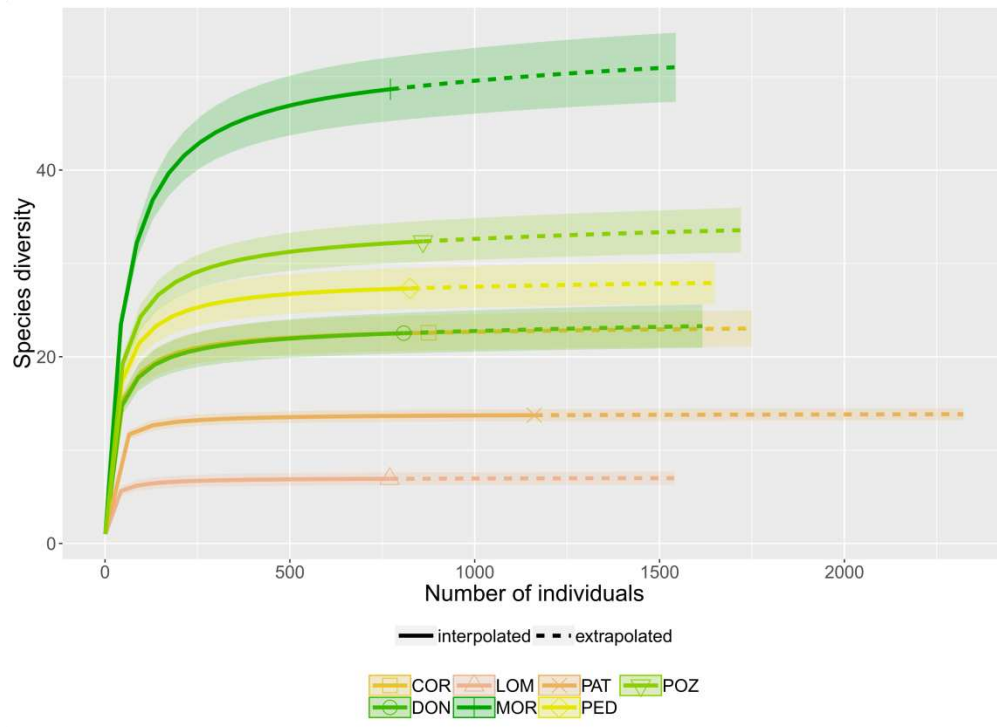
**FIGURA 1**



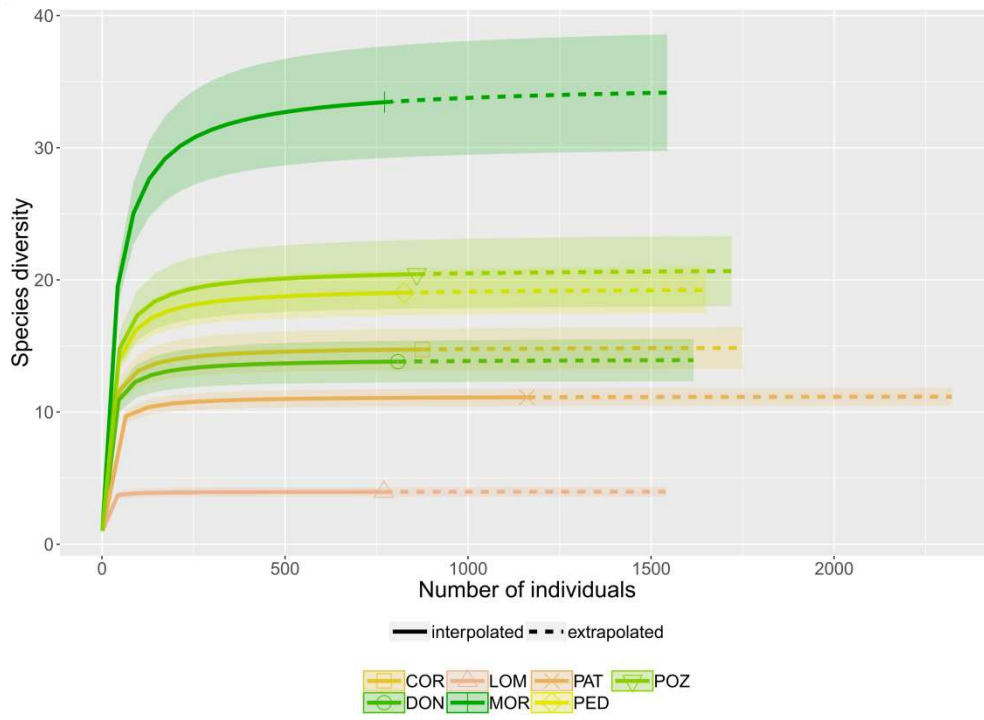
**FIGURA 2**



**FIGURA 3**



**FIGURA 4**



**FIGURA 5**

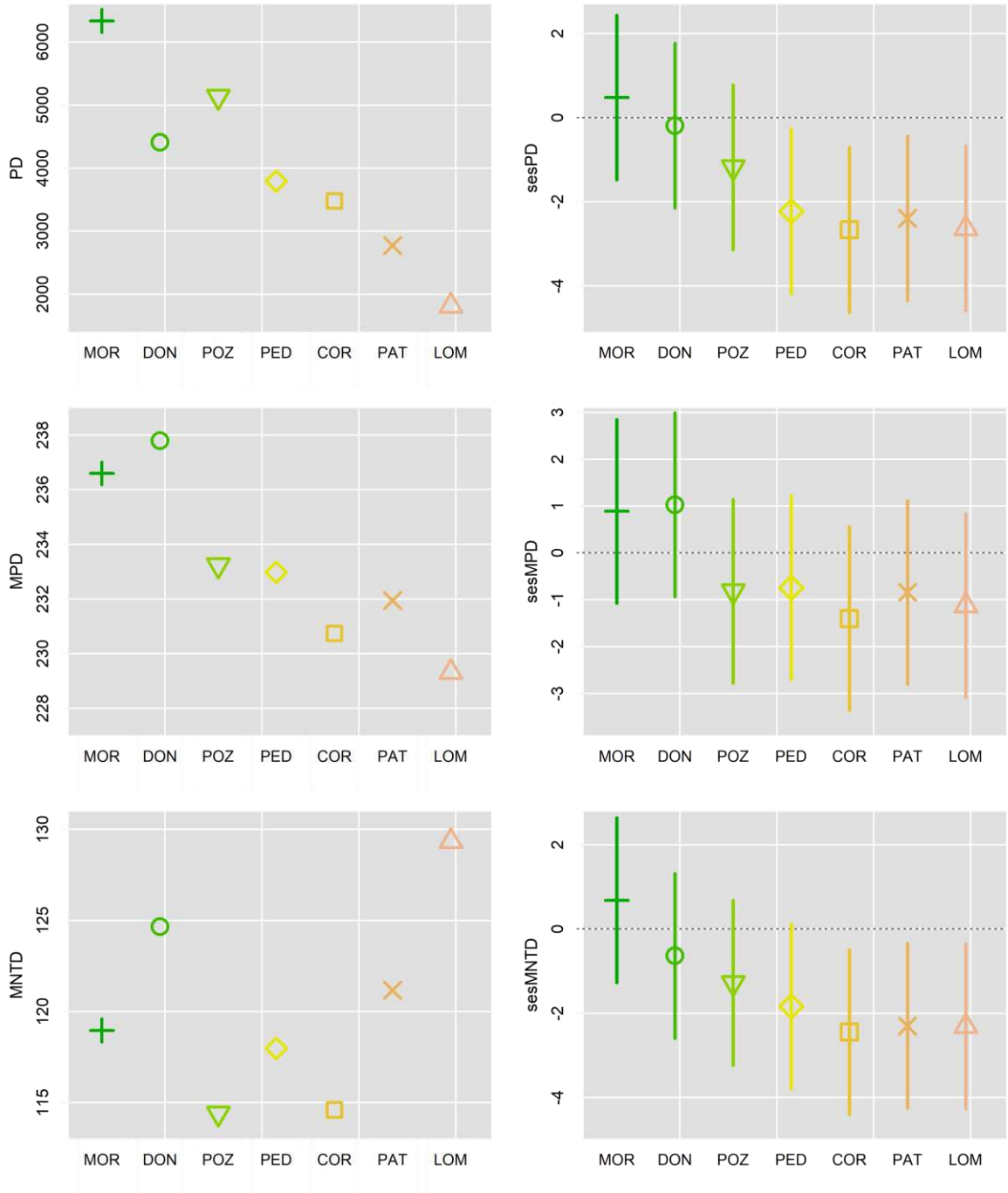
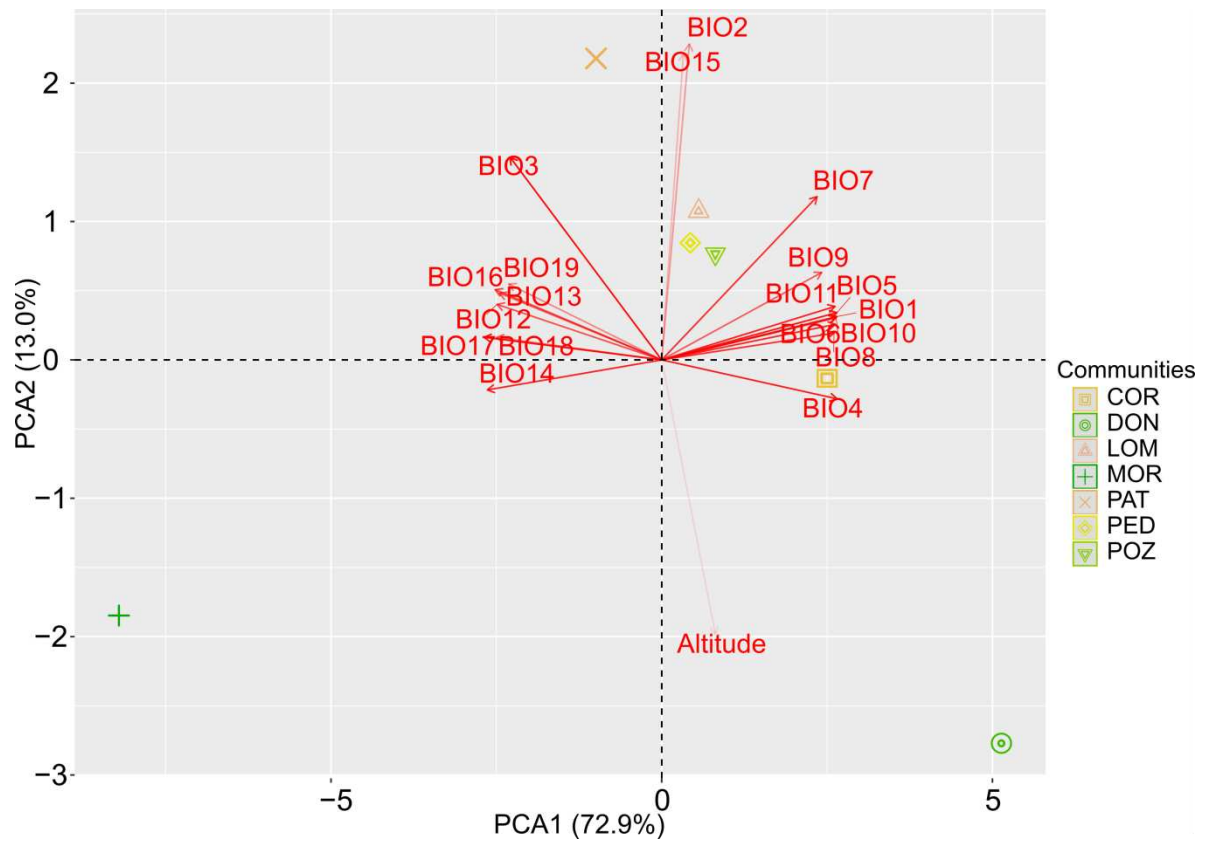
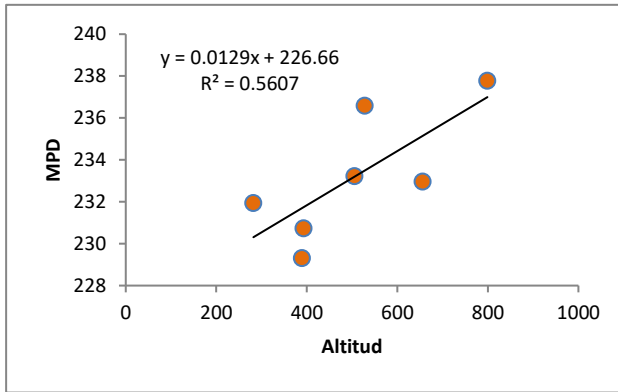


FIGURA 6

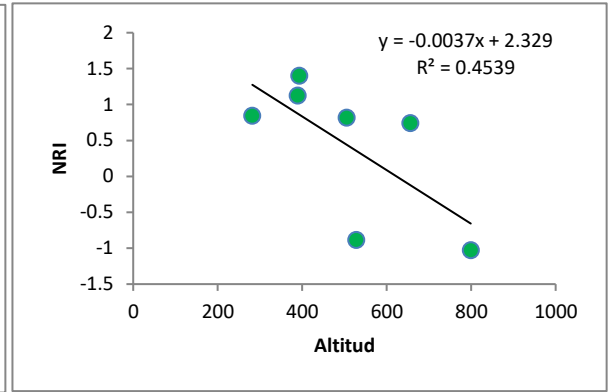


**FIGURA 7**

a. distancia filogenética media (MPD)



b. índice de relación neta (NRI)



**FIGURA 8**