

ISLANDIA SILVA PEREIRA

**VARIAÇÕES FILOGENÉTICAS EM
COMUNIDADES ARBÓREAS AO LONGO DA
TRANSIÇÃO CERRADO-AMAZÔNIA**

Dissertação de Mestrado

ALTA FLORESTA-MT

2019

ISLANDIA SILVA PEREIRA	Diss. MESTRADO	PPG BioAgro 2019	



**UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
FACULDADE DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E
AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
BIODIVERSIDADE E AGROECOSSISTEMAS
AMAZÔNICOS**



ISLANDIA SILVA PEREIRA

**VARIAÇÕES FILOGENÉTICAS EM
COMUNIDADES ARBÓREAS AO LONGO DA
TRANSIÇÃO CERRADO-AMAZÔNIA**

Dissertação apresentada à Universidade do Estado de Mato Grosso, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Agroecossistemas Amazônicos, para a obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Agroecossistemas Amazônicos.

Orientador: Prof. Dr. Pedro V. Eisenlohr

Coorientador: Prof. Dr. João Augusto Alves Meira-Neto

ALTA FLORESTA-MT

2019

AUTORIZO A DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO, CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Catálogo na publicação
Faculdade de Ciências Biológicas e Agrárias

Walter Clayton de Oliveira CRB 1/2049

P436v PEREIRA, Islandia Silva .
Variações Filogenéticas em Comunidades Arbóreas Ao Longo da Transição Cerrado-Amazônia / Islandia Silva Pereira - Alta Floresta, 2019.
69 f.; 30 cm.(ilustrações) Il. color. (sim)

Trabalho de Conclusão de Curso
(Dissertação/Mestrado) - Curso de Pós-graduação Stricto Sensu (Mestrado Acadêmico) Biodiversidade e Agroecossistemas Amazônicos, Faculdade de Ciências Biológicas e Agrárias, Câmpus de Alta Floresta, Universidade do Estado de Mato Grosso, 2019.
Orientador: Pedro Vasconcelos Eisenlohr
Coorientador: João Augusto Alves Meira-Neto

1. Diversidade Biológica. 2. Ecótono. 3. Evolução. 4. Métricas Filogenéticas. 5. Pcps. I. Islandia Silva Pereira. II. Variações Filogenéticas em Comunidades Arbóreas Ao Longo da Transição Cerrado-Amazônia: .
CDU 502.3

VARIAÇÕES FILOGENÉTICAS EM COMUNIDADES ARBÓREAS AO LONGO DA TRANSIÇÃO CERRADO-AMAZÔNIA

Islandia Silva Pereira

Dissertação apresentada à Universidade do Estado de Mato Grosso, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Agroecossistemas Amazônicos, para a obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Agroecossistemas Amazônicos.

Aprovada em: ____/____/____

Prof. Dr. Pedro Vasconcellos Eisenlohr
Orientador – UNEMAT / PPGBioAgro

Prof^a Dr^a Ivone Vieira da Silva
PPGBioAgro / UNEMAT

Prof. Dr. Danilo Rafael Mesquita Neves
UFMG

DEDICATÓRIA

*A João Vitor,
Que me faz sentir a alma cheia de amor e o coração fora de mim...DEDICO!*

AGRADECIMENTOS

À UNEMAT - Universidade do Estado de Mato Grosso e ao PPGBioAgro - Programa de Pós Graduação em Biodiversidade e Agroecossistemas Amazônicos, pela oportunidade de realizar o mestrado.

À FAPEMAT - Fundação de Amparo à Pesquisa no Estado de Mato Grosso, pela concessão da bolsa de estudos.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Pedro V. Eisenlohr, pela maneira que acompanhou meu trabalho, pela disponibilidade de sempre, esclarecimentos de dúvidas, por transmitir sempre com o maior prazer todo seu conhecimento, tanto em disciplinas, quanto no dia a dia do Laboratório. É extremamente gratificante ter sido orientada por um professor que sempre admirei como profissional e, mais ainda, como pessoa. Aqui, expresso a minha gratidão pela importante contribuição na minha formação, e mais ainda, pelo incentivo.

Ao meu coorientador, Prof. Dr. João Augusto Alves Meira-Neto, pela atenção e contribuição, principalmente nas etapas iniciais do trabalho.

À Dr^a Vanessa Leite Rezende, por toda a atenção e prestatividade durante as análises e redação deste trabalho.

Aos docentes e colaboradores do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Agroecossistemas Amazônicos (PPG-BIOAGRO/UNEMAT).

Aos colegas de turma PPGBioAgro/2017, pela amizade, em especial ao amigo Jean Correia pelo companherismo durante todo o período da graduação e do mestrado e aos colegas Eduardo Forence e Daiane Lauton pelos momentos de descontração.

A toda a equipe do Laboratório de Ecologia (LabEc), pela amizade e convívio diário, pelas trocas de conhecimentos, ajuda em análises, *softwares*, discussões científicas e, também, pelos momentos de descontração.

À minha família, que incentivou e apoiou essa conquista, em especial minha mãe pelo apoio, pelas orações e pela crença que eu conseguiria, e ao meu esposo pelo apoio, amor e compreensão.

Ao meu filho João Vitor, por me fazer conhecer o amor incondicional.

Aos membros da banca de avaliação, Prof^a Dr^a Ivone Vieira da Silva e Prof. Dr. Danilo Rafael Mesquita Neves.

Por fim, a todos que direta ou indiretamente contribuíram para a conclusão de mais esta etapa em minha vida, meu muito obrigada!

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

Theodosius Dobzhansky

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	viii
LISTA DE QUADROS	ix
LISTA DE FIGURAS	x
RESUMO.....	xii
ABSTRACT	xiv
ARTIGO CIENTÍFICO 1	7
TRANSIÇÕES BIOGEOGRÁFICAS COMO FONTE DE PROCESSOS EVOLUTIVOS RECENTES: ANÁLISES FILOGENÉTICAS EM UM ABRANGENTE ECÓTONO DA AMÉRICA DO SUL.....	7
Resumo.....	9
1. Introdução	10
2. Materiais e Métodos	14
2.1 Área de estudo	14
2.2 Banco de dados	14
2.3 Variáveis ambientais	15
2.4 Análises de Estrutura e Diversidade Filogenéticas	16
2.5 Robustez da árvore filogenética datada	17
2.6 Predição das variações filogenéticas por fatores ambientais	18
3. Resultados	19
3.1 Diversidade e Estrutura Filogenéticas na Transição Cerrado-Amazônia	19
3.2 Diversidade e Estrutura Filogenéticas entre regiões biogeográficas	20
3.3 Variáveis ambientais e filogenéticas	20
3.4 Diversidade filogenética e as Áreas Protegidas da Transição.....	21
4. Discussão.....	21
4.1 Como estão estruturadas filogeneticamente as comunidades transicionais: de forma agrupada ou sobredispersa?.....	21
4.2 A diversidade e estrutura filogenéticas variam em resposta aos filtros ambientais dessa transição?	24
4.3 A diversidade filogenética se apresenta mais elevada em áreas protegidas da transição Cerrado-Amazônia?	26
5. Conclusões.....	27
6. Referências Bibliográficas	28

4. ARTIGO CIENTÍFICO 2.....	50
4.1 INSERINDO A FILOGENIA COMO COMPONENTE PREDITIVO DE PADRÕES DE COMUNIDADES: LIÇÕES FORNECIDAS POR UMA GRANDE ZONA DE TRANSIÇÃO BIOGEOGRÁFICA NEOTROPICAL.....	50
RESUMO.....	52
Introdução	53
Material e Métodos.....	55
Área de estudo.....	55
Dados filogenéticos, espaciais e ambientais.....	56
Dados filogenéticos.....	56
Dados espaciais.....	57
Dados ambientais.....	57
Modelando a influência dos preditores filogenéticos, espaciais e ambientais sobre a variação florística	58
Resultados	60
Discussão.....	61
Referências	64
CONCLUSÕES GERAIS.....	72

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1

Tabela 1. Número de sítios com agrupamentos e sobredispersão filogenética significativa (N) para os diferentes grupos fitofisionômicos (G.F.) de acordo com as distâncias filogenéticas entre as espécies coocorrentes nos sítios calculadas pela distância média de pares (MPD) e distância média entre os vizinhos mais próximos (MNTD). Valores em negrito indicam valores significativos.....36

Tabela 2. Valores médios de NTI (*Net Relatedness Index*) e NRI (*Nearest Taxon Index*) com seus respectivos desvios padrão (SD) para os grupos fitofisionômicos da Transição. Valores *p* significativos indicam que a estrutura filogenética difere de zero de acordo com o teste *t* de uma amostra.....36

Tabela 3. Média e desvio padrão (entre parênteses) das métricas de diversidade filogenética para os Domínios da Amazônia e do Cerrado e para a área de Transição. Valores de *P* aparecem em negrito quando significativos pela ANOVA. Diferentes letras nas mesmas linhas indicam diferenças significativas das métricas filogenéticas pelo teste a posteriori de Tukey-Kramer HSD.....37

Tabela 4. Significância da relação entre diferentes medidas de diversidade e estrutura filogenéticas e variáveis ambientais sumarizadas em *clusters* para a transição Cerrado-Amazônia, obtida a partir de Modelos de Mínimos Quadrados Generalizados – GLSs. Modelos significativos ($P < 0,05$) em negrito..... 37

ARTIGO 2

Tabela 1: Número de sítios e espécies para os diferentes habitats encontrados ao longo da transição Cerrado-Amazônia.....65

LISTA DE QUADROS

Quadro 1: Principais hipóteses sobre a diversidade e estrutura filogenética entre as regiões biogeográficas do Cerrado e da Amazônia.....	38
---	----

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO 1

Figura 1. Domínios fitogeográficos do Brasil (*sensu* Ab´ Sáber, 2003). Em hachura, a área de Transição adotada nesse estudo, localizada entre as Regiões Biogeográficas do Cerrado e da Amazônia.....39

Figura 2. Fluxograma da construção dos modelos de mínimos quadrados generalizados entre as métricas filogenéticas e as variáveis predictoras.....40

Figura 3. *Clusters* das 73 variáveis ambientais extraídas para os sítios pertencentes à Transição Cerrado-Amazônia e obtidas pelo método de agrupamento hierárquico de variáveis.....

Figura 4. Diferenças nas medidas de diversidade e estrutura filogenéticas das comunidade arbóreas entre as diferentes tipos de vegetação da Transição Cerrado-Amazônia. CR=Cerrado Rupícola; FE= Floresta Estacional; FI= Floresta Inundável; FP= Floresta Pluvial; FRI= Floresta Ripícola; NF= Nanofloresta; Cer = Cerrado. PD é diversidade filogenética como definida por Faith (1992), *ses*.PD é o tamanho do efeito padronizado para diversidade filogenética, MPD significa distância média em pares, MNTD é a distância média de táxon mais próximo, NRI é índice de parentesco líquido e NTI é o índice de táxon mais próximo.....42

Figura 5. Variações nas medianas de diversidade e estrutura filogenéticas das comunidade arbóreas entre Regiões Biogeográficas da Amazônia, do Cerrado e a Transição entre eles. *PD* é a diversidade filogenética como definida por Faith (1992), *ses*.*PD* é o tamanho do efeito padronizado para a diversidade filogenética, *MPD* significa distância média em pares, *MNTD* é a distância média de táxon mais próximo, *NRI* é índice de parentesco líquido e *NTI* é o índice de táxon mais próximo.....43

ARTIGO 2

Figura 1. *Clusters* obtidos pelo método de Agrupamento Hierárquico de Variáveis aplicado a 70 variáveis ambientais em 87 sítios da transição Cerrado-Amazônia. Variáveis em negrito: bioclimáticas; em itálico: cobertura de vegetação; sublinhadas: solos; em itálico e sublinhadas: relevo e topografia.....66

Figura 2. Diagrama esquemático representando o procedimento realizado para obtenção das matrizes X (filogenia), W (espaço) e Z (ambiente) para 87 sítios da transição Cerrado-Amazônia. PCPS: Coordenadas Principais de Estrutura Filogenética; MEM: Mapas de Autovetores de Moran; ClustOfVar: Agrupamento Hierárquico de Variáveis.....66

Figura 3. Partição de variância obtida por meio de Análise de Redundância Canônica baseada em transformação (tb-RDA) em diferentes habitats da Transição Cerrado-Amazônia, usando como matriz resposta (Y) a ocorrência registrada de espécies por sítio submetida à transformação de Hellinger e, como preditores, o conjunto selecionado de variáveis filogenéticas, espaciais e ambientais.....67

Figura 4. Porcentagem explicada (R^2 ajustado) de variação na composição de espécies arbóreas pelos preditores filogenético (X), espacial (W) e ambiental (Z) para a toda a Transição Cerrado-Amazônia (a) e, separadamente, para os habitats florestais (b) e savânicos (c). Diagramas cujo valor somado não totaliza 100% devem-se a arredondamentos nas casas decimais.....67

RESUMO

PEREIRA, Islandia Silva. Universidade do Estado de Mato Grosso, Fevereiro de 2019. **Variações filogenéticas em comunidades arbóreas ao longo da Transição Cerrado Amazônia.** Orientador: Pedro V. Eisenlohr. Coorientador: João Augusto Alves Meira-Neto.

A compreensão dos fatores que moldam a distribuição das espécies no espaço e no tempo é extremamente importante para subsidiar medidas de conservação. Nesse sentido, a teoria de montagem de comunidades vem se apoiando em métodos de análises filogenéticas de comunidades, que possuem subsídios suficientes para abordar as comunidades em escalas regionais e locais. Objetivamos testar a existência de estrutura filogenética nas comunidades arbóreas da Transição entre o Cerrado e Amazônia, bem como as relações entre padrões filogenéticos e variáveis ambientais e os tipos de vegetação dessa região. Além disso, investigamos se o componente filogenético poderia exercer um papel mais forte nos padrões de variação florística da Transição Cerrado-Amazônia do que o exercido pelos componentes ambiental e espacial. Utilizamos 87 sítios e 2.475 espécies arbóreas pertencentes a Transição entre os dois maiores domínios fitogeográficos da América do Sul, a Amazônia e o Cerrado. Obtivemos métricas filogenéticas por meio de uma árvore filogenética temporalmente calibrada, Modelos Lineares Generalizados e um novo método de partição de variância, que engloba preditores filogenéticos extraídos por meio de PCPS, preditores espaciais extraídos por MEMs e preditores ambientais extraídos por agrupamento hierárquico de variáveis. Nossos resultados demonstram que a flora arbórea da Transição possui papel fundamental para a conservação da flora regional tanto em termos de estrutura quanto de diversidade filogenética, mas as áreas que são protegidas nessa região abrigam apenas parte dessa elevada diversidade. Somado a isso, nossos resultados apontam que as variações na composição de espécies em comunidades arbóreas são fortemente influenciadas pela filogenia. Essas evidências constituem elementos para recomendar que a região tenha elevada prioridade para conservação. Estudos neste sentido são importantes, pois a região em questão possui um agravante à conservação, devido ao fato de ter um povoamento consolidado, que, por sua vez, configura elevadas taxas de mudanças no uso da terra. Considerando que medidas

tomadas com o objetivo de conservar a diversidade biológica devem considerar a proteção de habitats ameaçados e espécies com possibilidade de manter a história evolutiva das espécies, este trabalho pode contribuir para o estabelecimento de estratégias conservacionistas.

Palavras-chave: diversidade biológica, ecótono, evolução, métricas filogenéticas, PCPS

ABSTRACT

PEREIRA, Islandia Silva. Universidade do Estado de Mato Grosso, February 2019. **Phylogenetic variations in tree communities along the Cerrado-Amazon Transition**. Advisor: Pedro V. Eisenlohr. Co-advisor: João Augusto Alves Meira-Neto.

Understanding the factors that shape the species distribution in space and time is extremely important to support conservation measures. In this sense, community assembly theory has been based on methods of phylogenetic analysis of communities that have sufficient subsidies to address communities at regional and local scales. We aim to test the existence of phylogenetic structure in the tree communities of the Transition between the Cerrado and Amazon, as well as the relationships between phylogenetic patterns and environmental variables and the vegetation types of this region. In addition, we investigated whether the phylogenetic component could play a stronger role in the floristic variation patterns of the Cerrado-Amazon Transition than that exerted by the environmental and spatial components. We used 87 sites and 2,475 tree species belonging to Transition between the two major phytogeographic domains of South America. We obtained phylogenetic metrics through a temporally calibrated phylogenetic tree, Generalized Linear Models and a new variance partitioning method, which includes phylogenetic predictors extracted using PCPS, spatial predictors extracted by MEMs and environmental predictors extracted by hierarchical clustering of variables. Our results demonstrate that the Transition tree flora plays a fundamental role in the conservation of the regional flora both in terms of structure and phylogenetic diversity, but the areas that are protected in this region harbor only part of this high diversity. In addition, our results indicate that variations in species composition in tree communities are strongly influenced by phylogeny. These are elements to recommend that the region receives high priority for conservation. Studies in this sense are important because this region has an aggravating effect on conservation, due to the fact that it has a consolidated settlement, which, in turn, creates high rates of land use change. Considering that measures taken with the objective of conserving biological diversity should consider the protection of threatened habitats and species with the

possibility of maintaining the evolutionary history of the species, this work can contribute to the establishment of conservation strategies.

Keywords: biological diversity, ecotone, evolution, phylogenetic metrics, PCPS

1. INTRODUÇÃO GERAL

A filogenética de comunidades tornou-se uma importante abordagem que estabelece ligações com eventos ecológicos do presente e vem se mostrando útil, trazendo um suporte mais robusto para as predições dos principais fatores que estruturam comunidades ecológicas (WEBB, 2000; WEBB et al., 2002; ACKERLY, 2003; CORNWELL et al., 2006) como, por exemplo, filtros ambientais, interações ou mesmo o acaso. A teoria de montagem de comunidades tem sido constantemente discutida na ecologia, evidenciando que existem vários processos agindo sinergicamente na estruturação das comunidades naturais (WEBB, 2000; WEBB et al., 2002; CAVENDER-BARES et al., 2004; ACKERLY, 2003; CORNWELL et al., 2006). Contudo, a maioria das inferências teóricas estão baseadas em duas teorias conflitantes: a teoria de nicho, com processos de competição e filtros abióticos, e a teoria neutra (CAVENDER-BARES et al., 2009). Vários estudos também ressaltam que é mais interessante saber quando, onde e por que alguns processos prevalecem frente a outros do que simplesmente apontar um único processo como solução definitiva para montagem das comunidades (PICKETT et al., 2007). Nesse sentido, a teoria de montagem de comunidades vem se apoiando em métodos de análises de diversidade e estrutura filogenética, que em geral possuem subsídios suficientes para abordar a comunidade em escalas regionais e locais e, ainda, conciliam diversas áreas de estudo como a ecologia, evolução e biogeografia (CAVENDER-BARES et al., 2009).

A estrutura das comunidades vegetais, de modo geral, pode ser definida pela ocupação e coexistência de espécies no espaço e no tempo (Götzenberger et al., 2012). Os principais processos de montagem de comunidades têm influência na possibilidade de resposta das plantas ao ambiente e com interações com outros organismos vivos; esses processos são conhecidos como filtros ecológicos, que podem ser de caráter biótico ou abiótico (Götzenberger et al., 2012). Por outro lado, os padrões de coexistência de espécies podem estar relacionados com diversos fatores de interação biótica, como, por exemplo, facilitação (Brooker et al., 2008), mutualismo e

simbiose, processos de interação abiótica e, também, processos aleatórios (Kraft et al., 2007).

A estrutura filogenética de uma comunidade ecológica pode ser agrupada, sobredispersa ou aleatória (Webb et al., 2002). No primeiro caso, as espécies que coocorrem resultam de pressões de filtros ambientais impulsionados pelas condições abióticas que selecionam espécies mais similares e adaptadas a esses filtros (Kraft et al., 2010; Webb et al., 2002). Assim, variações filogenéticas podem ocorrer em resposta a atributos ambientais como, por exemplo, o clima (Wiens e Donoghue, 2004), o solo e a topografia (Slik et al., 2009). Já quando encontramos uma estrutura filogenética sobredispersa, é possível que esse efeito se deva à exclusão competitiva mais intensa entre parentes mais próximos, quando predomina o conservantismo de nicho dentro das linhagens filogenéticas (Webb, 2000; Webb et al., 2002). Alternativamente, uma comunidade aleatória (e.g., Hubbell, 2001) deve ser resultante de comunidades sem estrutura filogenética (Webb et al., 2002; Kembel e Hubbell, 2006; Hardy, 2008).

Focamos nossas análises em um extenso ecótono entre domínios constituídos pela maior floresta tropical do mundo (a Floresta Amazônica) e pela savana mais ameaçada e biodiversa do mundo (o Cerrado). O Domínio Amazônico compreende uma grande área de floresta de terra firme e diversas fitofisionomias florestais e não florestais, possuindo um padrão florístico variado, com grande diversidade de espécies da fauna e flora (LEITÃO-FILHO, 1987; FEARNSIDE, 2015). O Cerrado contém a savana mais diversa do mundo, sendo o segundo maior domínio fitogeográfico do Brasil, menor apenas que a Amazônia (KLINK E MACHADO, 2005). É conhecido pela sua alta heterogeneidade ambiental, com fisionomias abertas como campos, incluindo também matas secas e matas ciliares, influenciados tanto pelo clima, como também por fatores edáficos, topografia, fogo e pelos fatores antrópicos (RIBEIRO E WALTER, 2001).

A área de estudo é conhecida como transição Amazônia-Cerrado, sendo considerada uma grande zona de tensão ecológica na América do Sul, formada

por um mosaico de savanas e florestas, e que coincide espacialmente com o “arco do desmatamento”, que se inicia no Maranhão e circunda os limites sudeste, sul e sudoeste da Bacia Amazônica. Devido à expansão da fronteira agrícola nesta área, a vegetação nativa tem passado por um processo de conversão causando mudanças ambientais em escalas maiores, aumentando a emissão de gases de efeito estufa, que em consequência causa a prolongação da estação seca (MACIEL et al., 2016; MARIMON et al., 2006), o que, de fato, justifica estudos ecológicos e conservacionistas na região.

Nesse contexto, nosso trabalho teve como principal objetivo investigar a variação na estrutura filogenética das comunidades arbóreas da transição Cerrado-Amazônia e compreender qual processo é o maior responsável pela estruturação dessas comunidades, além de entender o papel da história evolutiva das espécies em função da variação florística dessa região. Ao longo desta Dissertação fomos guiados pelas seguintes perguntas: i) Como estão estruturadas filogeneticamente as comunidades da transição Cerrado-Amazônia: de forma agrupada, sobredispersa ou aleatória? ii) A diversidade e estrutura filogenéticas podem ser modeladas pela variação fitofisionômica, distância da borda (limites físicos) dos domínios adjacentes e filtros ambientais dessa transição? iii) A diversidade filogenética se apresenta mais elevada no interior das Áreas Protegidas (APs) da transição Cerrado-Amazônia? iv) Qual é a intensidade do papel do componente filogenético sobre os padrões de variação na composição de espécies arbóreas em uma grande zona de transição biogeográfica no Neotrópico? v) O componente filogenético poderia representar um papel mais forte nesses padrões do que o exercido pelos componentes ambiental e espacial? vi) Hábitats florestais e savânicos apresentam respostas similares frente essas questões?

No primeiro capítulo testamos as seguintes hipóteses: H^1 : as comunidades arbóreas da Transição estavam predominantemente sobredispersas, pois essa transição apresenta linhagens exclusivas apesar da similaridade com a flora dos domínios do Cerrado e da Amazônia (Souza e Eisenlohr, submetido), sugerindo adaptações no decorrer do tempo (Kunz et

al., 2009), favorecendo a exclusão de parentes próximos. H^2 : a diversidade filogenética seria menor nas fitofisionomias savânicas, pois é esperado que essas fitofisionomias apresentem o padrão de agrupamento como resultado da evolução *in situ* em apenas alguns grupos de plantas, que por meio de mudanças adaptativas recentes e frequentes que permitiram às espécies resistir ao fogo (Simon et al. 2009), e que os sítios localizados mais próximos às bordas da transição possuam menor diversidade filogenética do que os sítios que se encontram mais próximos ao centro da transição. H^3 : não encontrar relação entre alocação de APs e diversidade filogenética, pois apesar de a filogenia comunitária estar em ascensão em estudos ecológicos, ainda se trata de uma abordagem bastante recente e as APs já estabelecidas são, em geral, baseadas em outras questões e não levam em consideração as relações de parentescos entre as espécies.

No segundo capítulo, testamos as hipóteses a seguir: H^4 : o componente filogenético (ou seja, a história evolutiva em comum) possuiria grande poder preditivo sobre a variação florística das comunidades arbóreas da Transição Cerrado-Amazônia, uma vez que a filogenia transmite informações indiretas sobre a origem e as adaptações compartilhadas, bem como do potencial de competição entre espécies (Webb et al. 2002). H^5 : a filogenia exerceria um papel sobre a variação florística semelhante ao ambiente e mais forte do que o componente espacial. H^6 : o papel da filogenia seria superior em florestas em relação a savanas, pois as fitofisionomias florestais dessa transição possuem maior diversidade filogenética do que as fitofisionomias savânicas.

Ambos os capítulos são permeados pela busca por informações que subsidiem estratégias e prioridades de áreas para a conservação da biodiversidade na transição entre os dois maiores domínios fitogeográficos da América do Sul.

2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACKERLY, D.D. (2003) Community assembly, niche conservatism and adaptive evolution in changing environments. **International Journal of Plant Sciences**. v.164(3 Suppl.), p165-184.
- CAVENDER-BARES, J., ACKERLY, D.D., BAUM, D.A. & BAZZAZ, F.A. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. **The American Naturalist**. v.163(6), p. 823-843, 2004.
- CAVENDER-BARES, J., et al. The Merging of Community Ecology and Phylogenetic Biology. **Ecology Letters**, v. 12, p. 693–715, 2009.
- CORNWELL, W.K., SCHWILK, D.W. & ACKERLY, D.D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. **Ecology**, v.87(6), p. 1465-1471, 2006.
- FEARNSIDE, F.M. Environment: Deforestation soars in the Amazon. **Nature**. v.521(7553), p. 423, 2015.
- GASTAUER, M. & MEIRA-NETO, J.A.A. Interactions, environmental sorting and chance: phylostructure of a tropical forest assembly. **Folia Geobotanica**, v.49(3), p. 443-459, 2014.
- KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. Conservation of the Brazilian cerrado. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 707-713, 2005.
- LEITÃO-FILHO, H.F. **Considerações sobre a florística de florestas tropicais e sub-tropicais do Brasil**. IPEF, v.35, p. 41-46, 1987.
- MACIEL, E A.; OLIVEIRA-FILHO, A.T.; EISENLOHR, P. V. Prioritizing rare tree species of the Cerrado-Amazon ecotone: warnings and insights emerging from a comprehensive transitional zone of South America. **Natureza & Conservação**, v.14.2: p. 74-82, 2016
- MARIMON, B.S., et al. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brasil. IV. An analysis of the Cerrado-Amazonian forest ecotone. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 63, n. 2e 3, p. 323-341, 2006.
- PICKETT, S.T.A.; KOLASA, J. & JONES, C.G. **Ecological understanding: the nature of the theory and the theory of nature**. 2nd ed. San Diego: Academic Press: 206 p., 2007.
- RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M.T. As matas de galeria no contexto do bioma Cerrado. **Cerrado: caracterização e recuperação de Matas de Galeria**, v. 1, p. 29-47, 2001.
- WEBB, C.O. Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. **American Naturalist**, v.156, p. 145-155, 2000.

WEBB, C.O. Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. **American Naturalist**, v. 156, n. 2, p. 145–155, 2000.

WEBB, C.O., ACKERLY, D.D., MCPHEEK, M.A. AND DONOGHUE, M.J., Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.33(1), p. 475-505, 2002.

ARTIGO CIENTÍFICO 1

3.1 TRANSIÇÕES BIOGEOGRÁFICAS COMO FONTE DE PROCESSOS EVOLUTIVOS RECENTES: ANÁLISES FILOGENÉTICAS EM UM ABRANGENTE ECÓTONO DA AMÉRICA DO SUL ¹

¹Artigo a ser submetido ao periódico "Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics"

**Transições biogeográficas como fonte de processos evolutivos recentes:
análises filogenéticas em um abrangente ecótono da América do Sul**

Islandia Silva Pereira¹, João Augusto Alves Meira-Neto², Vanessa Leite Rezende³,
Danilo Mesquita Neves⁴ e Pedro V. Eisenlohr⁵

¹Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Agroecossistemas Amazônicos da Universidade do Estado de Mato Grosso, Campus de Alta Floresta, Alta Floresta, MT, Brazil

²Laboratório de Ecologia e Evolução de Plantas - LEEP, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brazil

³Universidade Federal de Lavras. Av. Central, s/n, Campus Universitário, Lavras, MG, Brazil

⁴Instituto de Ciências Biológicas – Universidade Federal de Minas Gerais, Campus Pampulha, Belo Horizonte, MG, Brazil

⁵Laboratório de Ecologia, UNEMAT – Campus de Alta Floresta, Alta Floresta, MT, Brazil

Resumo

Estudos que forneçam subsídios para a conservação de transições entre regiões biogeográficas devem ser encorajados, tendo em vista as particularidades ecológicas e evolutivas desses ambientes. Investigações sobre a história evolutiva podem, por exemplo, influenciar na priorização de áreas para conservação biológica, pois possibilitam um melhor entendimento dos processos que moldam as comunidades no espaço e no tempo. Utilizamos os dados de ocorrência de espécies arbóreas disponíveis para 87 sítios da Transição Cerrado-Amazônia do banco de dados *NeoTropTree*, juntamente com 73 variáveis ambientais, e investigamos a estrutura e a diversidade filogenéticas nessa região. Avaliamos a relação entre as métricas filogenéticas e as variáveis ambientais, utilizando modelos de quadrados mínimos generalizados. Nossos resultados demonstraram um padrão predominante de sobredispersão filogenética, além de processos evolutivos recentes, sendo as métricas filogenéticas fortemente influenciadas por variáveis bioclimáticas. Nosso trabalho demonstra que a flora da Transição possui um papel fundamental para a conservação da flora regional tanto em termos de estrutura quanto de diversidade filogenética, mas as áreas que são protegidas nessa região abrigam apenas parte dessa elevada diversidade. Esses resultados não apenas confirmam que ambientes transicionais são zonas de novidades evolutivas, mas, de forma inédita, essa constatação ocorre a partir de análises filogenéticas de comunidades e para uma região biogeográfica tão amplamente distribuída e tão altamente impactada por ações antrópicas. Isso aponta para a necessidade urgente de se levar em consideração variadas dimensões da biodiversidade no estabelecimento de novas áreas de proteção.

Palavras-chave: Diversidade e estrutura filogenética; Comunidades arbóreas; Ecótono; Divergência evolutiva; *NeoTropTree*

1. Introdução

Definir padrões e entender processos ecológicos são passos importantes para o entendimento da organização e manutenção da diversidade biológica de uma região (Kraft et al., 2007). Padrões podem ser definidos como algo que se repete com certa previsibilidade na natureza e os processos são os mecanismos que moldam esses padrões (Vellend, 2010). O conservadorismo de nicho configura um padrão de similaridade ecológica ao longo do tempo, mas que pode ser visto como um processo, se esse padrão de similaridade ecológica ajudar a criar outros padrões (e.g., conservadorismo de nicho climático levando à extinção local como mudanças climáticas) (Wiens et al., 2010). Tais padrões podem influenciar diferentes descritores da vegetação, como, por exemplo, a sua diversidade, a habilidade das espécies de modificar sua área de ocorrência e, conseqüentemente, a resiliência das formações vegetais (Giehl e Jarenkow, 2012). Conservadorismo de nicho pode ser definido como a tendência das espécies e clados de manterem seus nichos e características ecológicas relacionadas dos atributos ecológicos ao longo do tempo (Harvey e Pagel, 1991). Às vezes, esses atributos relacionados a nichos evoluem rapidamente (Schluter, 2000). Entretanto, algumas vezes, esses traços parecem mudar muito lentamente (Peterson et al., 1999; Wiens e Graham, 2005). Essas observações podem ser testadas por meio da estrutura filogenética das comunidades vegetais e pelas taxas de mudança de nichos e de diversificação em diferentes linhagens (Giehl e Jarenkow, 2015). Adicionalmente, quando traços funcionais estão conservados nas linhagens filogenéticas, investigações sobre a estrutura filogenética também podem esclarecer mecanismos de montagem de comunidade por meio de interações ecológicas quando parentes mais próximos tendem a possuir nichos mais sobrepostos e competição mais intensa, o que pode causar sobredispersão filogenética (Ackerly, 2003). Além disso, de forma complementar, estudos sobre a diversidade e a estrutura filogenéticas possibilitam investigar as regras de montagem das comunidades influenciadas por filtros ambientais, como, por exemplo, quando atributos funcionais de relevância ecológica são conservados dentro de linhagens filogenéticas, pois são associados a determinados ambientes, o que pode levar a um agrupamento filogenético (Gastauer e Meira-Neto, 2015). Isso se torna importante para a elucidação de fatores históricos e contemporâneos que moldam essas comunidades (Gastauer e Meira-Neto, 2015).

Neste sentido, tanto a diversidade quanto a estrutura filogenética podem contribuir para o entendimento de comunidades ecológicas ao longo de gradientes ambientais. Esses gradientes são cenários ideais para avaliar como espécies interagem e respondem às alterações nas características ambientais. A teoria de nicho postula que gradientes ambientais afetam a distribuição das espécies e até mesmo de linhagens evolutivas, pois à medida que se alternam as condições ambientais, diferentes espécies podem encontrar as condições adequadas para a sua manutenção, crescimento e reprodução. Assim, havendo conservação filogenética de nicho, linhagens de espécies tendem a ser restritas às manchas de habitat adequado. Ambientes transicionais configuram gradientes ecológicos importantes para essas observações. Essas regiões apresentam particularidades notáveis, tais como transições entre regiões biogeográficas, as quais são consideradas zonas de novidades evolutivas (Smith et al., 1997). Transições nessa escala são, via de regra, áreas com elevada diversidade de espécies, pois contemplam espécies de regiões biogeográficas distintas, além de conter espécies peculiares (Smith et al., 2001; Haidar et al., 2013). Além de possuir elevada riqueza de espécies (Marimon et al., 2006), a zona de transição entre os domínios do Cerrado (no qual predominam savanas) e da Amazônia (no qual predominam florestas pluviais) é uma região altamente ameaçada e vulnerável devido à intensa antropização (Becker, 2005), coincidindo amplamente com o “Arco do Desmatamento”. A transição Cerrado-Amazônia é caracterizada por vários tipos de vegetação, tanto florestais quanto savânicas, e se destaca no Brasil por se apresentar como uma área de flora única e de grande importância para a conservação da biodiversidade (Marimon et al., 2006; Maciel et al., 2016). Até o presente momento, nenhum estudo investigou a estrutura filogenética de ambientes transicionais, embora haja estudos florísticos e ecológicos com foco em transições entre florestas e savanas (Hirota et al., 2011; Staver et al., 2011; Oliveras e Malhi, 2016; Xu et al., 2016; Langan et al., 2017).

Considerando a importância de se conservar regiões de transição biogeográfica, ferramentas de análises filogenéticas podem fornecer importantes contribuições para a conservação da diversidade biológica. Investigações sobre o componente filogenético podem, por exemplo, influenciar na priorização de áreas para conservação (Gastauer e Meira-Neto, 2014). Essa ideia se fundamenta no fato de que o papel da conservação não pode ser, simplesmente, a proteção de um maior número de espécies possíveis

(diversidade de espécies), mas deve também proteger um conjunto de espécies que apresentem processos evolutivos diversos (diversidade evolutiva) e que, na soma de variadas métricas, configurem a maior diversidade biológica possível (Debastiani, 2015), garantindo assim que as prioridades sejam biologicamente abrangentes (Brum et al., 2017; Nakamura et al., 2018).

Aqui, focamos em análises filogenéticas de comunidades arbóreas da transição entre as maiores regiões biogeográficas da região neotropical (Cerrado e Amazônia). A escolha do componente arbóreo parte de algumas características desejáveis desse componente, como, por exemplo, ser considerado aquele que possui maior volume e melhor qualidade de informações disponíveis para a América do Sul (Eisenlohr e Oliveira-Filho, 2015).

Nessa perspectiva, estamos interessados em responder às seguintes perguntas e testar as seguintes hipóteses:

i) Como estão estruturadas filogeneticamente as comunidades da transição Cerrado-Amazônia: de forma agrupada ou sobredispersa? Nossa hipótese é que as comunidades estejam predominantemente sobredispersas (H1, quadro 1), pois essa transição apresenta táxons exclusivos apesar da similaridade com a flora dos domínios do Cerrado e da Amazônia, sugerindo adaptações no decorrer do tempo (Kunz et al., 2009) que favoreceriam a exclusão de parentes próximos. Desse modo, interações negativas, como a competição, seriam um dos principais processos estruturantes das variações filogenéticas (Helmus et al., 2007). Caso as comunidades se apresentem predominantemente agrupadas, então poderemos inferir que o processo responsável pela estruturação filogenética dessas comunidades seja a filtragem ambiental (MacArthur e Levins, 1967, Cornwell e Ackerley, 2009; Baraloto et al., 2012). Nesse caso, indícios relacionados à ocorrência de fogo, elevadas temperaturas e variações edáficas configurariam os possíveis filtros da região.

ii) A diversidade e estrutura filogenéticas podem ser moldadas pela variação nos tipos de vegetação, distância da borda (limites físicos) dos domínios adjacentes e filtros ambientais dessa transição? Esperamos encontrar maior diversidade filogenética nas savanas (H2, quadro 1), pois é esperado que as plantas desse ambiente apresentem sobredispersão como resultado da evolução *in situ* por meio de mudanças adaptativas recentes e frequentes que permitiram às espécies resistir ao fogo (Simon et al. 2009).

Nesse caso, a coexistência das espécies seria resultado de exclusão competitiva, tendo em vista que a competição tende a ser maior entre as espécies que compartilham características similares (por exemplo, que toleram o fogo) e possuem, conseqüentemente, nichos semelhantes (Hutchinson, 1959).

Ainda, esperamos que os sítios localizados mais próximos às bordas da transição possuam menor diversidade filogenética do que os sítios que se encontram mais próximos ao centro da transição (H2, quadro 1). Esse resultado poderia ser explicado pelo fato de que as transições são fontes de novidades evolutivas (Smith et al., 1997); dessa forma, à medida que nos distanciamos da borda da transição, esperamos encontrar maior diversidade filogenética. Esperamos que haja influência das variáveis ambientais sobre a diversidade e estrutura filogenéticas (H2, quadro 1) e, nesse caso, que temperatura e precipitação sejam determinantes dessa variação, uma vez que é bem aceito que essas variáveis são as que mais exercem influência na distribuição geográfica de espécies e, conseqüentemente, nas variações geográficas da estrutura filogenética (Algar et al., 2009; Quina et al., 2013).

iii) A diversidade filogenética se apresenta mais elevada no interior das Áreas Protegidas (APs) da transição Cerrado-Amazônia? Esperamos não encontrar relação entre alocação de APs e diversidade filogenética (H3, quadro 1), pois apesar de a filogenia comunitária estar em ascensão em estudos ecológicos, ainda se trata de uma abordagem bastante recente e as APs já estabelecidas são, em geral, baseadas na distribuição de espécies, endemismo e vulnerabilidade (Faith e Walker, 2002; Bonn e Gaston, 2005), além de outros fatores que impulsionam a criação de APs, como, por exemplo, questões políticas (Baldi et al., 2017), o que pode não representar a história evolutiva das espécies (Brum et al., 2017).

2. Materiais e Métodos

2.1 Área de estudo

A área de transição aqui investigada (daqui em diante, Transição) encontra-se localizada entre os maiores domínios fitogeográficos da Região Neotropical, o Cerrado e a Amazônia (*sensu* Ab'Sáber, 2003). A Transição possui cerca de 560.000 km² e é formada por um mosaico de savanas e florestas, circundando os limites sudeste, sul e sudoeste da Bacia Amazônica.

O clima da Transição pode variar entre tropical de savana (Aw) e tropical quente e úmido (Am), segundo a classificação de Köppen. Nas localidades onde o regime climático é Aw, predomina maior estacionalidade e menor precipitação (Peel et al., 2007). O período chuvoso geralmente se inicia em setembro/outubro e se prolonga até abril, com a precipitação variando entre 1.800 mm até 2.000 mm ao longo do ano. As temperaturas anuais variam de 15°C a 37°C, com média de 23-26°C. A região tem relevo plano ou levemente ondulado e os solos variam entre Latossolos Vermelho-Amarelos (Araújo et al., 2009), Neossolos, Argilosolos Vermelhos Distróficos, Cambissolos, Arenossolos e Plintossolos (Haidar et al., 2013), com ocorrências eventuais de afloramentos rochosos.

2.2 Banco de dados

Obtivemos registros de ocorrência de espécies arbóreas para a Transição e seus domínios adjacentes extraídos do banco de dados *NeoTropTree* (Oliveira-Filho, 2017), o qual é constituído por listas de espécies de árvores coletadas da literatura com registros de ocorrências e de espécimes depositados em herbário. O *NeoTropTree* considera espécies arbóreas aquelas cujos indivíduos possuem caules com mais de três metros de altura e não se apoiam em outras plantas (Eisenlohr e Oliveira-Filho, 2015; Oliveira-Filho 2017). Cada sítio do *NeoTropTree* possui 5 km de raio e um tipo de vegetação definido conforme o sistema de classificação de Oliveira-Filho (2015). Detalhes sobre como cada sítio é implementado no banco de dados podem ser obtidos em Oliveira-Filho (2017).

Utilizamos os dados disponíveis para os 87 sítios da Transição (111 famílias, 825 gêneros e 2.475 espécies em 17.240 registros de ocorrência), para os 835 sítios do domínio da Amazônia (127 famílias, 819 gêneros e 5.482 espécies em 181.994 registros de ocorrência) e para os 1.115 sítios do domínio do Cerrado (116 famílias, 605 gêneros e 2.650 espécies em 139.421 registros de ocorrência). Verificamos as sinonímias e corrigimos as grafias das espécies consultando os bancos mundiais Trópicos (<http://www.tropicos.org/>) e Plantminer (www.plantminer.com/). A classificação em famílias seguiu APG IV (Chase et al., 2016).

2.3 Variáveis ambientais

Obtivemos os dados ambientais por meio da compilação de 73 variáveis obtidas de diferentes fontes: i) os tipos de vegetação da Transição; ii) as distâncias dos pontos em relação às bordas de cada domínio em linha reta a partir do ponto das coordenadas geográficas centrais de cada sítio; iii) 70 filtros ambientais, constituídos por: a) 19 camadas bioclimáticas de temperatura e precipitação do banco de dados *CHELSA* (Karger et al., 2017); b) seis variáveis de umidade relativa do ar do *CLIMOND* (Kriticos et al., 2012); c) três variáveis de radiação solar, três variáveis de pressão de vapor de água e três variáveis de velocidade do vento do *WorldClim 2.0* (Fick e Hijmans, 2017); d) três variáveis de cobertura de nuvens do *CRU-TS v3.10.01 Historic Climate Database for GIS* (<http://www.cgiar-csi.org/data/uea-cru-ts-v3-10-01-historic-climate-database>); e) seis variáveis de relevo e topografia, sendo o índice de umidade topográfica obtido do *ENVIREM - ENVironmental Rasters for Ecological Modeling* (Title e Bemmels, 2018); o modelo de relevo global obtido do *UNEP/GEODATA* (<http://geodata.grid.unep.ch/results.php>), a altitude obtida do *CGIAR-CSI* (2006), a orientação de vertente e a inclinação do terreno obtidas por meio do pacote ‘raster’ (Hijmans e van Etten, 2014) do R; f) sete variáveis de evapotranspiração, seis das quais evapotranspiração potencial, obtidas do *Global Aridity and PET Database* (Trabucco e Zomer, 2009) e do *ENVIREM*, e uma, evapotranspiração real (obtida do *Global High-Resolution Soil-Water Balance*; Trabucco e Zomer, 2010); e g) índice de aridez, obtida do *Global Aridity and PET Database*; e h) 13 variáveis de solos, sendo 10 (densidade aparente, argila, partículas grossas, areia, silte, profundidade até o horizonte R, probabilidade de ocorrência do horizonte R, conteúdo de carbono, pH em água e

capacidade de troca catiônica) do *SoilGrids* (Hengl et al., 2014) e as demais (estresse hídrico do solo máximo, médio e mínimo), do *Global High-Resolution Soil-Water Balance*. Obtivemos todas as variáveis com 10 km de resolução. Essa resolução foi utilizada por ser congruente com a precisão do *NeoTropTree*, uma vez que, além da resolução dos sítios desse banco de dados ser de 10 km, os dados de registros de ocorrência de organismos, particularmente aqueles obtidos de plataformas *online*, não são habitualmente tão precisos quanto ~1 km. O Material Suplementar 1 detalha cada uma dessas variáveis.

2.4 Análises de Estrutura e Diversidade Filogenéticas

Analizamos a estrutura e a diversidade filogenéticas das comunidades arbóreas da Transição em diferentes escalas: entre sítios, entre tipos de vegetação e entre os domínios adjacentes à Transição. Aqui, nenhuma métrica levou em consideração as abundâncias das espécies, pois nossa matriz de comunidades apresentava apenas os registros de ocorrências (presença/ausência).

Submetemos a lista taxonômica das espécies da Transição ao módulo *Phyloomatic*, utilizando o software *Phylocom* 4.2 (Webb et al., 2008), usando como referência a mega-árvore das angiospermas *R20160415.new* de Gastauer e Meira-Neto (2017), seguindo APG IV (2016). Então, geramos uma filogenia ultramétrica utilizando o algoritmo *bladj*, que ajusta o comprimento dos ramos evolutivos segundo as idades dos clados, em milhões de anos, com base nas idades informadas no arquivo *ages* revisado por Gastauer e Meira-Neto (2017).

Calculamos métricas de estrutura e diversidade filogenéticas utilizando os pacotes “*picante*”, “*ape*”, “*phytools*” e “*geiger*” no R v. 3.4.4 (R Development Core Team, 2016), incluindo distâncias médias de pares - *MPD* (*Mean Pairwise Distance*); distância filogenética entre os vizinhos mais próximos - *MNTD* (*Mean Nearest Taxon Distance*); *standardized effect size* (*ses*) das métricas MPD e MNTD, que são equivalentes ao inverso dos índices NRI e NTI de Webb (2000); e *PD* (*Phylogenetic Diversity*), que mede o comprimento dos ramos da árvore filogenética da comunidade (Faith, 1992). Também estimamos a taxa de linhagens (*sensu* Honório-Coronado et al., 2015) eliminando a influência da riqueza de espécies na estimativa de *PD*, utilizando o *standardized effect size* (*ses*) proposto por Swenson (2014). Para todas as métricas

utilizamos o modelo nulo sem restrições, que mantém a riqueza de espécies de cada comunidade, mas randomiza suas identidades (Kembell e Hubbell, 2006), de modo que todas as espécies ocorrentes nas unidades amostrais (aqui, os sítios do *NeoTropTree*) tivessem igual probabilidade de serem incluídas nas comunidades randomizadas (Webb et al., 2011).

A significância das métricas de agrupamento e sobredispersão foi testada utilizando o teste *t* para uma amostra. Valores únicos de *NTI* e *NRI* por sítios foram considerados significativamente diferentes de zero quando apresentaram valores maiores que 1,96 ou menores que -1,96 (Gotelli e Entsminger, 2003). Comparamos a significância das médias das métricas filogenéticas para os Domínios da Amazônia e do Cerrado e para a área de Transição por meio de uma ANOVA. Verificamos a normalidade dos dados por meio do teste Shapiro-Wilk, e quando necessário transformação log para atender às premissas da estatística inferencial (erros normalmente distribuídos). A diferença entre esses locais pelo teste a posteriori de Tukey para amostras com tamanhos desiguais. Embora o foco central desse estudo seja a estrutura e diversidade filogenéticas, aqui analisamos a riqueza de espécies (*SR*) para cada unidade amostral, pois a representatividade da amostra (número de espécies) pode influenciar o poder das análises de estrutura da comunidade (Kraft et al., 2007).

2.5 Robustez da árvore filogenética datada

Resolvemos as politomias pela função *multi2di* do pacote "*ape*" do R, transformando-as numa série de dicotomias, e datamos novamente a árvore filogenética com o algoritmo *bladj* no *Phylocom* (Gastauer e Meira-Neto, 2017). A datação novamente é necessária pois o procedimento promove a inserção de nós com comprimento de ramo igual a 0 e não altera as distâncias filogenéticas entre as espécies. Após a datação, calculamos novamente as métricas de estrutura e diversidade filogenéticas e plotamos uma regressão das métricas (*MPD*, *MNTD*, *NRI*, *NTI* e *PD*) obtidas da árvore resolvida contra as da árvore não resolvida (Swenson, 2009). Uma correlação perfeita é esperada quando a inclinação da reta (*slope*) e o coeficiente r^2 são iguais a 1, o que mostra que a árvore resolvida é predita com eficiência pela não-resolvida (Swenson, 2009), ou seja, os resultados das análises de diversidade e estrutura filogenéticas não são afetados por falta de resolução filogenética. No entanto, se o *slope* das regressões for maior que 1

pode ocorrer um viés com relação a padrões filogenéticos não aleatórios (agrupamento e sobredispersão) e se o *slope* for menor que 1 pode haver um viés com relação ao padrão filogenético aleatório (Swenson, 2009). Assim, valores de *slope* menores que 0.95 ou maiores que 1 podem influenciar os resultados, causando superestimação (erro tipo I) ou subestimação (erro tipo II) das métricas filogenéticas. Desse modo, os resultados podem ser considerados robustos se o coeficiente for maior que 0.95 e menor que 1 (Swenson, 2009). O Material Suplementar 2 detalha os coeficientes de cada métrica.

2.6 Predição das variações filogenéticas por fatores ambientais

Construímos Modelos de Quadrados Mínimos Generalizados (GLSs) utilizando os pacotes “*ade4*”, “*recluster*”, “*ClustOfVar*”, “*packfor*”, “*adespatial*”, “*vegan*”, “*spacemakeR*” e “*spdep*” do R para testar a relação entre as métricas filogenéticas e o nosso conjunto de variáveis preditoras. Construímos seis GLSs, usando como variáveis resposta *NRI*, *NTI*, *MPD*, *MNTD*, *PD* e *sesPD*. Os tipos de vegetação (variável categórica), as distâncias de cada sítio em relação à borda do Cerrado e da Amazônia (variáveis contínuas) e as 70 variáveis bioclimáticas, de topografia e de solos descritas acima (variáveis contínuas) compuseram as 73 variáveis preditoras candidatas.

Para cada modelo, seguimos esses passos (ver fluxograma da figura 2): i) eliminamos as multicolinearidades entre as 73 variáveis ambientais por meio de uma análise de agrupamento hierárquico (Chavent al., 2012), que agrupa as variáveis fortemente relacionadas entre si e, portanto, trazem a mesma informação - nessa etapa, usamos a função “*stability*” do pacote *ClustOfVar* (curva *bootstrap*; Efron, 1979) para definir o número de grupos estáveis no dendrograma; iii) submetemos cada um desses grupos a uma análise de componentes principais (PCA) e retivemos o primeiro componente para ser utilizado como variável sintética das variáveis do grupo (Chavent et al., 2012) - essas variáveis sintéticas serão chamadas, daqui em diante, de *clusters* (Figura 3); iv) certificamo-nos de que os *clusters* resultantes apresentavam fator de inflação da variância (Borcard et al., 2011) inferior a 10 ($VIF > 10$) por meio da função “*vifcor*”. Embora a PCA produza eixos não colineares entre si, note que esse último passo foi necessário devido ao fato de que cada *cluster* resultou de uma PCA independente; v) testamos a significância de cada modelo GLS completo contra o modelo nulo correspondente; vi) para os modelos completos significativos, selecionamos os *clusters*

a partir do critério de Akaike (AIC) pelo pacote MuMIn; viii) consideramos a autocorrelação espacial mediante a adição de várias estruturas espaciais alternativas nos modelos, checando qual delas produziria o melhor modelo (menor AIC).

3. Resultados

3.1 Diversidade e Estrutura Filogenéticas na Transição Cerrado-Amazônia

Em geral, a Transição apresentou mais sítios sobredispersos do que o esperado ao acaso, indicando sobredispersão significativa nas comunidades (Tabela 1). O padrão mais evidente de sobredispersão foi observado na Floresta Estacional, onde valores tanto de *MPD* quanto de *MNTD* foram significativos. Encontramos um número maior de sítios com sobredispersão significativa em relação a distribuição significativamente agrupada (Tabela 1). Embora as estimativas de *MPD* e *MNTD* para cada sítio fossem significativamente agrupadas, quando observada a média, ou seja, quando buscamos por padrões mais gerais, poucos tipos de vegetação apresentaram agrupamentos significativos (Tabela 2).

Os resultados da diversidade filogenética (*PD*) e seu correspondente *standardized size effect* (*ses.PD*) para a Transição mostraram uma média de valores negativos significativamente diferente do acaso ($p \leq 0.05$). Esse resultado sugere que a diversidade filogenética seja composta predominantemente por espécies mais distantes filogeneticamente do que o esperado ao acaso (maior diversidade de linhagens).

Ao analisarmos a riqueza de espécies (*RS*) para a Transição, a Floresta Pluvial apresentou a maior *RS*, com uma média de 313 espécies por sítio (Figura 4) e, conseqüentemente, a maior *PD* (24.241,21 *Myrs*). De fato, esse padrão é o esperado, uma vez que a *PD* é influenciada pela *RS*. Além disso, os sítios pertencentes a esse tipo de vegetação (Floresta Pluvial) encontram-se, em geral, mais próximos geograficamente do domínio Amazônico do que em relação ao domínio do Cerrado. Por sua vez, a média mais baixa de *RS* (138) - e, conseqüentemente a menor *PD* (4.269,18 *Myrs*) - foi encontrada nos Cerradões, sendo que todos os sítios pertencentes a esse tipo de vegetação encontram-se, em geral, mais próximos geograficamente do domínio do Cerrado. Já quando consideramos a diversidade de linhagens - *ses.PD* (*sensu* Honorio-Coronado et al., 2015), que é a taxa de diversidade filogenética sem a influência da *RS* - essa estimativa foi maior (268,44) em comunidades de Florestas Rupícolas, as quais

possuem uma *RS* média mais baixa (152). Já para as comunidades de Floresta Estacional, encontramos a menor estimativa (-3,16) para a *ses.PD* e, em média, uma *RS* alta (400) em comparação com os demais tipos de vegetação.

Para as comunidades de Cerrado, Cerradão, Floresta Inundável e Nanofloresta, o padrão filogenético encontrado foi o de sobredispersão, ou seja, valores de *NRI* e *NTI* foram significativamente positivos e menores que os randomizados de *MPD* e *MNTD*. No entanto, para a Floresta Estacional o padrão de sobredispersão foi encontrado somente para *NTI*, enquanto na Floresta Ripícola encontramos sobredispersão somente para *NRI*.

3.2 Diversidade e Estrutura Filogenéticas entre regiões biogeográficas

As médias dos parâmetros filogenéticos (Tabela 3) para a Transição em relação às regiões biogeográficas adjacentes Cerrado e Amazônia foram diferentes entre si, sendo que o *MPD* foi menor (226,73 *Myrs*) para o Cerrado, intermediário para a região amazônica (232,43 *Myrs*) e maior para a Transição (273,41 *Myrs*). Além disso, o *MNTD* mostrou um resultado semelhante ao encontrado para *MPD*, sendo o valor mais alto (97,63 *Myrs*) encontrado para as comunidades da Transição, seguidos pelos valores do domínio Amazônico (77,00 *Myrs*) e do Cerrado (66,86 *Myrs*). Já a diversidade de linhagens (*ses.PD*) e a diversidade filogenética (*PD*) não apresentaram variações significativas entre a Transição e as regiões biogeográficas adjacentes (Figura 5). Os valores médios de *NTI* e *NRI* da Transição e das regiões biogeográficas adjacentes foram diferentes entre si. Encontramos valores positivos de *NTI* e *NRI* tanto para a região Amazônica quanto para o Cerrado, o que indica um agrupamento filogenético, ou seja, a distância filogenética entre as espécies que compõem as comunidades é menor do que a esperada ao acaso. Por outro lado, encontramos valores negativos de *NTI* e *NRI* para a Transição, que são indicativos de dispersão filogenética, ou seja, maior distância filogenética entre as espécies coocorrentes do que a esperada pelo acaso.

3.3 Variáveis ambientais e filogenéticas

Com relação aos modelos utilizando variáveis ambientais para prever as variações filogenéticas, o consenso entre cinco métodos diferentes mostra que as variáveis climáticas (representada de forma sintética pelos *clusters* 3, 4, 5, 6; Figura 3) são as que mais se correlacionaram com as métricas filogenéticas, tanto para estrutura quanto para

diversidade filogenéticas, especificamente para as métricas *NTI* e *MNTD*. Para *NRI*, além das variáveis climáticas, as variáveis de solos e a distância em relação à borda (*cluster 4*, Tabela 4) também foram selecionadas.

3.4 Diversidade filogenética e as Áreas Protegidas da Transição

A área com a maior diversidade filogenética - *PD* (Floresta Pluvial) encontra-se situada no interior de Áreas Protegidas - APs (Figura 6). Por outro lado, ao observarmos a diversidade de linhagens - *ses.PD* encontramos áreas baixa taxas (Floresta Estacional) também sobrepostas a APs (Figura 6). As Florestas Ripícolas, que apresentaram as maiores taxas de diversidade de linhagens, geralmente não se encontram em APs (Figura 6).

4. Discussão

4.1 Como estão estruturadas filogeneticamente as comunidades transicionais: de forma agrupada ou sobredispersa?

Nossos resultados revelam predomínio de sobredispersão filogenética na Transição, padrão que pode resultar de interações negativas, como, por exemplo, exclusão competitiva e efeitos dependentes de densidade (Vamosi et al., 2009), o que, de fato, suporta nossa hipótese. Entretanto, nossos resultados revelam padrões filogenéticos distintos nas diferentes escalas espaciais (Chave, 2013; Storch, 2016) e filogenéticas (Swenson, 2006; Graham et al., 2018), sugerindo variados mecanismos ecológicos e evolutivos na região, convergindo com estudos anteriores (*e.g.*, Levin, 1992; Rosenzweig, 1995; Wiens, 1989; Willis e Whittaker, 2002; Gerhold et al., 2015). Independentemente dos mecanismos mais prováveis, nossos resultados possibilitam uma melhor compreensão dos processos que moldam a diversidade da região.

Em ambientes de transição floresta-savana, a competição parece promover uma partição de nicho quanto à limitação de recursos como água ou nutrientes (Oliveras e Malhi, 2016). Nesse sentido, a coexistência de espécies é, em grande parte, instável devido à dinâmica intrínseca desses ambientes (Barlow e Peres, 2008; Malhi et al., 2009). Assim, em escalas local e regional, ainda que em menor grau, os fatores bióticos locais, como as interações de espécies, podem se sobrepor a fatores ambientais maiores (Ratnam et

al., 2011). Dessa forma, acreditamos que são esses os processos que possivelmente explicam a dissimilaridade florística observada entre as áreas de vegetação da Transição e as áreas cores dos domínios adjacentes (Kunz et al., 2009; Souza e Eisenlohr, submetido), bem como as altas taxas de especiação evidenciadas em nossos resultados. Por outro lado, estudos recentes em ambientes transicionais entre florestas e savanas sugerem que os filtros ambientais (isto é, fogo, seca e baixa fertilidade do solo) selecionam espécies vegetais com características e estratégias ecológicas distintas (por exemplo: altura da planta, espessura da folha, nitrogênio foliar e teor de magnésio) (Maracahipes et al., 2018), o que também pode levar uma comunidade à sobredispersão filogenética. Assim, táxons não relacionados são capazes de ocupar o mesmo espaço por dividirem habitats (Gaud et al., 2014; Garcia et al., 2016). Nesse caso, podemos sugerir que clados distantes evoluíram adaptando-se a pressões seletivas do ambiente. No entanto, o uso do termo “filtragem ambiental” requer cuidado, pois, em muitos casos, as evidências usadas para avaliar a filtragem ambiental não são suficientes para distingui-las do resultado das interações bióticas (Gerhold et al., 2015; Kraft et al., 2015). Sugestões acerca de processos ecológicos complexos e de difícil mensuração como a competição devem ser cautelosas, visto a diversidade de fatores (*e.g.*, parentesco, heterogeneidade ambiental, plasticidade de traços de habilidade competitiva e conservantismo de traços e nichos) que podem levar indivíduos a competirem. Além de filtros ambientais e competição, outros processos ecológicos e evolutivos podem influenciar a estrutura filogenética das comunidades, como, por exemplo, especiação simpátrica causando agrupamento e especiação alopátrica causando sobredispersão, se assumirmos que simpatria é filogeneticamente agrupado e, no segundo caso, que não ocorra contato secundário (Johnson e Stinchcombe, 2007; Silva-Júnior et al., 2018). Ainda, dependendo da intensidade com que atuam, processos neutros (Hubbell, 2006) como a dispersão (Vamosi et al., 2008), dinâmicas temporais de nichos (Kelly et al., 2008), interações plantas-polinizadores e facilitação (Sargent e Ackerly, 2008) também podem moldar padrões filogenéticos. Desse modo, estudos que investiguem sistematicamente os processos do presente (ecológicos) e os processos históricos (evolutivos) têm mostrado resultados robustos, os quais permitem melhor entender os padrões de coexistência das espécies no espaço e no tempo (Kembel, 2009).

Apesar de nossas análises estarem centradas na Transição, ao compararmos os resultados de estrutura filogenética com os domínios adjacentes, verificamos que em ambos os casos, tanto para a Amazônia quanto para o Cerrado, encontramos padrão de agrupamento filogenético, sugerindo que as espécies coocorrentes desses ambientes são mais filogeneticamente próximas do que o esperado pelo acaso (Swenson, 2014). Assim, ressaltamos a importância de se proteger e/ou conservar espaços da Transição, uma vez que esses ambientes são essenciais para salvaguardar a diversidade derivada das áreas de contato entre regiões biogeográficas adjacentes (Brum et al, 2017) e são geralmente negligenciados em termos de priorização de áreas para a conservação biológica (Smith et al., 2001).

O padrão de agrupamento filogenético encontrado para as regiões adjacentes da Transição tem sido frequentemente relacionado aos fatores ambientais (Ricklefs, 1987; Webb et al., 2002). Entretanto, em florestas tropicais, esse padrão agregado tem sido associado à hipótese de conservadorismo de nicho, principalmente, associado ao aspecto climático do nicho (Ackerly, 2003), ou seja, a tendência universal das espécies descendentes manterem o nicho fundamental de seus ancestrais (Webb et al., 2002). Já no caso do Cerrado, especificamente em áreas mais hostis às plantas, o padrão agregado é resultante de filtros ambientais intensos e vêm sendo relacionado à hipótese de dominância do estresse (Swenson e Enquist, 2007; Weiher e Keddy, 1995). Essa hipótese postula que, quando a severidade ambiental é forte, a pressão seletiva exercida pelos filtros ambientais pode resultar em espécies que apresentam deslocamentos de caractere (adaptações divergentes), os quais permitiriam a tais espécies condições de persistirem nesses ambientes (Ricklefs, 1987; Webb et al., 2002; Cavender-Bares et al., 2004).

Nosso trabalho demonstra que a flora da Transição possui um papel fundamental para a conservação da flora regional tanto em termos de estrutura quanto de diversidade filogenéticas, e converge com as conclusões de estudos anteriores (Marimon et al., 2006; Ivanauskas et al., 2008; Marimon et al., 2014). Ainda, a proposta de que transições ecológicas possuem história evolutiva única e diversa (Kunz et al., 2009; Smith et al., 2001; Araújo, 2002) é reforçada pelos nossos resultados, que mostram maiores estimativas tanto para *MPD* quanto para *MNTD* em relação às regiões biogeográficas adjacentes, evidenciando taxas excepcionalmente altas de especiação,

convergindo com vários achados (Smith et al., 1997; Smith et al., 2001; Moritz, 2001; Araújo, 2002). Ambientes com alta especiação, como os de transições ecológicas, são comumente abordados na literatura como “berços” de diversidade biológica (Stenseth, 1984; Chown e Gaston, 2000; Rangel et al., 2018) por apresentarem ambientes sobretudo férteis para a formação de novas espécies (Smith et al., 2001), além de atenderem às exigências ecológicas (Hutchinson, 1957; Brown, 1984; Lawton, 1995) de espécies pertencentes a ecossistemas diferentes. Dessa forma, há maior probabilidade de as populações adaptarem-se às mudanças climáticas previstas, uma vez que esses ambientes configuram propriedades que os ecossistemas adjacentes não possuem (Naiman e Décamps, 1990), reforçando, então, a importância de se conservar as transições.

4.2 A diversidade e estrutura filogenéticas variam em resposta aos filtros ambientais dessa transição?

Nossos resultados demonstram variação na diversidade e na estrutura filogenética entre os diferentes tipos de vegetação da Transição. Ao contrário da nossa hipótese, o tipo de vegetação que apresentou a maior diversidade filogenética foi a Floresta Pluvial e o que apresentou a menor diversidade filogenética, o Cerradão.

Esse padrão de elevada diversidade filogenética na Floresta Pluvial é explicado pela forte correlação entre diversidade filogenética e riqueza de espécies (Honorio-coronado et al., 2015), uma vez que as florestas pluviais se apresentam com um número maior de espécies (Wright et al., 1997). Além disso, as florestas pluviais, durante os longos períodos de seca na expansão glacial, ficaram repetidas vezes restritas aos pequenos e isolados refúgios de diferentes vegetações e clima, influenciando o surgimento de novas espécies, bem como diferentes processos evolutivos (Fiaschi e Pirani, 2009). A baixa *PD* encontrada nas comunidades de Cerradão pode estar relacionada com o fato de o Cerradão ser uma vegetação primária do Cerrado que, em decorrência da ação do fogo, a transformaram em uma vegetação mais aberta (savânica) (Coutinho, 2006). Assim, uma hipótese adicional à mencionada acima é que as condições ambientais estabeleceram barreiras ecofisiológicas às espécies arbóreas, de modo que poucas linhagens conseguiram superá-las (Anacker e Harrison, 2012; Miller et al., 2013). Em

comunidades arbóreas da Amazônia com barreiras ecofisiológicas (ambientes mais estressantes) a diversidade filogenética também foi menor (Qian et al., 2013).

Em relação ao padrão de sobredispersão encontrado no tipo de vegetação de Cerrado, sugerimos que, neste caso, o padrão observado pode ser resultado da filtragem ambiental, pois clados distantes evoluíram adaptando-se à pressão do ambiente (Weiher e Keddy, 1995). Entretanto, estudos realizados em áreas de Cerrado que evidenciam sobredispersão filogenética (Silva e Batalha, 2008) sugerem que esse padrão resulte de exclusão competitiva, ataques de herbívoros ou agentes patógenos. Uma hipótese para essa incongruência entre os possíveis determinantes de sobredispersão em comunidades de Cerrado pode estar relacionado às diferentes escalas. Nossos resultados corroboram em parte com a proposta de que, em escala espacial local, a superdispersão filogenética seja mais evidente e, em escalas intermediárias, predomine o padrão aleatório. Já nas escalas espaciais maiores, as comunidades são tipicamente agrupadas filogeneticamente (Cavender-Bares et al., 2006; Swenson, 2006; Kraft et al., 2007), uma vez que encontramos sobredispersão filogenética para os sítios (escala local), estrutura sobredispersa para os tipos de vegetação (escala intermediária) do Cerrado e agrupamento para o domínio do Cerrado (escala maior).

Para as Florestas Inundáveis nossos resultados indicam agrupamento filogenético, sugerindo a ação de filtros ambientais. Esse padrão pode ser explicado pelo fato de as Florestas Inundáveis possuírem características florísticas distintas entre seus tipos de habitat (Ter Steege et al., 2013), principalmente em função das características da inundação, como tipo (Ferreira et al., 2000), tempo (Parolin et al., 2004; Parolin, 2009) e tolerância da planta (Junk, 1989; Wordes et al., 1992). No caso da Floresta Estacional, sugerimos que o processo de especiação seja mais evidente, uma vez que encontramos baixa diversidade de linhagens e alta diversidade de espécies, ainda que múltiplos mecanismos possam explicar o processo de especiação. Por outro lado, as maiores taxas de diversidade de linhagens encontrada nas Florestas Ripícolas podem ter relação com o fato de as primeiras plantas terem surgido na água e as Florestas Ripícolas seriam os primeiros ambientes a serem ocupados por essas plantas e, conseqüentemente, abrigariam espécies mais antigas. Uma hipótese alternativa para isso seria o fato de as Florestas Ripícolas, de modo geral, estarem associadas aos cursos de água e, teoricamente, protegidas por lei.

Sabemos que as histórias evolutivas e afinidades taxonômicas de diferentes grupos ecológicos podem ser resultado de convergência na forma e função (Cavender-Bares et al., 2004). Assim, se considerarmos o conservantismo de nicho nas linhagens evolutivas (Kraft et al., 2007), podemos sugerir que o ambiente seleciona espécies com caracteres específicos que permitem o sucesso nesses ambientes (MacArthur e Levins, 1967; Simberloff, 1970; Van Der Valk, 1981; Weiher e Keddy, 1995; Gastauer e Meira-Neto, 2015).

Evidenciamos diferenças na diversidade e na estrutura filogenéticas entre os tipos de vegetação mais próximos da borda dos domínios em relação ao interior da Transição, reforçando a proposta que ambientes transicionais são reguladores de fluxos de espécies, matéria e energia (Malanson, 1997) e constituem “filtros” ou “barreiras” para materiais e espécies entre comunidades contíguas (Wiens et al., 1985; Magura et al., 2017). Aliado a todos esses fatores e ao fato de a Transição ser uma região de povoamento consolidado e que se configura com elevadas taxas de mudanças no uso da terra (Marimon et al., 2014), mais uma vez ressaltamos a importância de se estabelecer novas áreas protegidas na região da Transição.

O fato de as métricas estarem correlacionadas com as variáveis climáticas pode ser explicado pelo impacto potencial do clima sobre a distribuição de espécies (Pearson e Dawson, 2003). De fato, a temperatura e a precipitação estão entre as variáveis ambientais mais importantes que impulsionam os padrões de riqueza de espécies e, conseqüentemente, de estrutura filogenética (Algar et al., 2009; Quina et al. 2013, 2014, 2015). Seria oportuno, então, nos questionarmos se as espécies ocorrentes na Transição seriam as que têm maiores chances de se adaptar frente às mudanças ambientais previstas para ocorrer ao longo deste século. Note que a compreensão dos mecanismos por trás dos processos ecológicos e evolutivos da Transição ainda é limitada. Assim, recomendamos investigações sobre atributos funcionais e funcionamento de ecossistemas para previsões mais robustas.

4.3 A diversidade filogenética se apresenta mais elevada em áreas protegidas da transição Cerrado-Amazônia?

Podemos afirmar que as áreas protegidas pertencentes a Transição estão parcialmente protegendo a biodiversidade, por duas razões. A primeira é que a elevada diversidade

filogenética encontrada em comunidades protegidas de Floresta Pluvial pode ser consequência da maior riqueza de espécies devido ao processo de especiação alopátrica, conforme preconizado pela Teoria de Refúgios (Haffer, 1969; Haffer e Prance, 2001; Carnaval e Moritz, 2008). No entanto, há trabalhos que sugerem que a riqueza local de comunidades ecológicas possa ser maior quando vários clados ocorrem em simpatria por longos períodos de tempo (MacArthur e Wilson, 1963; Vane-Wright et al., 1991; Faith, 1992; Bowen et al., 2013). Por outro lado, as áreas protegidas da Transição são predominantemente compostas por Florestas Estacionais, que apresentaram estimativas de diversidade de linhagem baixas, embora apresentassem elevada riqueza de espécies. Em segundo lugar, nossos resultados mostram que as comunidades de Florestas Ripícolas são as detentoras de maior biodiversidade, pois possuem elevada diversidade com o efeito da riqueza corrigido, e não estão sendo legalmente protegidas na Transição. Infelizmente, esse padrão não é encontrado somente na Transição. Com efeito, o conhecimento sobre a biodiversidade na maioria das áreas protegidas brasileiras ainda é escasso (Oliveira et al., 2017).

Hoje são encontradas ao todo 74 APs na Transição Cerrado-Amazônia, das quais, 16 são unidades de conservação de proteção integral e 21 de uso sustentável e 37 terras indígenas, as quais também são áreas protegidas por lei (Brasil, 2014). Apesar da maior diversidade filogenética ao longo da Transição estar localizada em comunidades de Floresta Pluvial e se encontrar em áreas protegidas, torna-se importante a ampliação dessas áreas, principalmente para abrigar as comunidades que apresentam maior diversidade de linhagens, como, por exemplo, comunidades de Florestas Ripícolas. Além disso, essa região tem grande apelo ambiental, pois coincide amplamente com o “Arco do Desmatamento” (Fearnside, 2005; Nogueira et al., 2008). Isso exige a designação de novas áreas protegidas para neutralizar o impacto potencial da expansão agrícola sobre a biodiversidade dessa região (Overbeck et al., 2015). Assim, destacamos a necessidade de uma abordagem integrativa entre diferentes dimensões da biodiversidade, bem como diferentes contextos sociais, econômicos e políticos nos futuros esforços de planejamento da conservação dessa área.

5. Conclusões

Nossos resultados podem auxiliar no direcionamento de locais prioritários para o estabelecimento de novas áreas protegidas na Transição, por duas razões: ampliar o número de estudos filogenéticos é fundamental para o avanço do uso de linhagens evolutivas no planejamento da conservação (Diniz-Filho et al., 2013) e englobar as relações filogenéticas das espécies em estabelecimento de áreas prioritárias agora é reconhecida como uma prioridade diante das mudanças climáticas globais (Forest et al., 2007; Brum et al., 2017). Reconhecemos a Transição como um ambiente distinto, que se destaca entre os dois maiores domínios fitogeográficos neotropicais por deter altas taxas de especiação, sugerindo processos de evolução recentes, os quais podem, por sua vez, remeter a adaptações frente às mudanças ambientais globais.

6. Referências Bibliográficas

Ackerly, D.D., 2003. Community Assembly, Niche Conservatism, and Adaptive Evolution in Changing Environments. *Int. J. Plant Sci.* 164, S165–S184. <https://doi.org/10.1086/368401>

Algar, A.C., Kharouba, H.M., Young, E.R., Kerr, J.T., 2009. Predicting the future of species diversity: Macroecological theory, climate change, and direct tests of alternative forecasting methods. *Ecography.* 32, 22–33. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05832.x>

Auerbach, J.M., Bailey, D.S., Glaros, S.S., Koppel, L.N., Pan, Y.L., Richards, L.M., Sliwinsky, V.W., Thomson, J.J., 1979. Neon spectral line broadening as a diagnostic for compressed laser-fusion targets. *J. Appl. Phys.* 50, 5478–5483. <https://doi.org/10.1063/1.326600>

Azevedo-Santos, V.M., Fearnside, P.M., Oliveira, C.S., Padiá, A.A., Pelicice, F.M., Lima, D.P., Simberloff, D., Lovejoy, T.E., Magalhães, A.L.B., Orsi, M.L., Agostinho, A.A., Esteves, F.A., Pompeu, P.S., Laurance, W.F., Petrer, M., Mormul, R.P., Vitule, J.R.S., 2017. Removing the abyss between conservation science and policy decisions in Brazil. *Biodivers. Conserv.* 26, 1745–1752. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1316-x>

Baldi, G., Texeira, M., Martin, O. A., Grau, H. R., Jobbágy, E. G., 2017. Opportunities drive the global distribution of protected areas. *PeerJ*, 5, e2989. <https://doi.org/10.7717/peerj.2989>

Barlow, J., Peres, C.A., 2008. Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 363, 1787–1794. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0013>

Batalha, M. A., Silva, I. A., Cianciaruso, M. V., Franca, H., & de Carvalho, G. H., 2011. Phylogeny, traits, environment, and space in cerrado plant communities at Emas

National Park (Brazil). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206, 949-956. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.07.004>

Blanchet, F.G., Legendre, P., Borcard, D., 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89, 2623–2632. <https://doi.org/10.1890/07-0986.1>

Bonn, A., Gaston, K.J., 2005. Capturing biodiversity: Selecting priority areas for conservation using different criteria. *Biodivers. Conserv.* 14, 1083–1100. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-8410-6>

Brewer, J.S., 2011. Disturbance-mediated competition between perennial plants along a resource supply gradient. *J. Ecol.* 99, 1219–1228. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01846.x>

Brewer, J.S., 2011. Disturbance-mediated competition between perennial plants along a resource supply gradient. *J. Ecol.* 99, 1219–1228. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01846.x>

Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B., Michalet, R., 2008. Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *J. Ecol.* 96, 18–34. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01295.x>

Brown, J.H., 1984. On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. *Am. Nat.* 124, 255–279. <https://doi.org/10.1086/284267>

Brum, F. T., Graham, C. H., Costa, G. C., Hedges, S. B., Penone, C., Radeloff, V. C., ... & Davidson, A. D., 2017. Global priorities for conservation across multiple dimensions of mammalian diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 7641-7646. <https://doi.org/10.1073/pnas.1706461114>

Cadotte, M.W., Dinnage, R., Tilman, D., 2012. Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology* 93, S223–S233. <https://doi.org/10.1890/11-0426.1>

Cavender-Bares, J., Ackerly, D.D., Baum, D.A., Bazzaz, F.A., 2004. Phylogenetic Overdispersion in Floridian Oak Communities. *Am. Nat.* 163, 823–843. <https://doi.org/10.1086/386375>

Chase, M.W., Christenhusz, M.J.M., Fay, M.F., Byng, J.W., Judd, W.S., Soltis, D.E., Mabberley, D.J., Sennikov, A.N., Soltis, P.S., Stevens, P.F., Briggs, B., Brockington, S., Chautems, A., Clark, J.C., Conran, J., Haston, E., Möller, M., Moore, M., Olmstead, R., Perret, M., Skog, L., Smith, J., Tank, D., Vorontsova, M., Weber, A., 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J. Linn. Soc.* 181, 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>

Chavent, M., Kuentz, V., n.d. Journal of Statistical Software ClustOfVar: An R Package for the Clustering of. *J. Stat. Softw.*

- Chouhy, D., Gil, L.B., Nocito, A.L., Wojdyla, D., Ornella, L., Cittadini, J., Gardiol, D., Giri, A.A., 2006. Development and evaluation of a colorimetric PCR system for the detection and typing of human papillomaviruses. *Int. J. Mol. Med.* 18, 995–1003. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.02.015>
- Chown, S.L., Gaston, K.J., 2000. Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness. *Trends Ecol. Evol.* 15, 311–315. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01910-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01910-8)
- Cianciaruso, M. V., Silva, I.A., Batalha, M.A., Gaston, K.J., Petchey, O.L., 2012. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: Moving from species to individuals. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 14, 205–216. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.11.004>
- Clark, D. B., & Clark, D. A., 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *The Journal of Ecology*, 447-457.
- Cornwell, W.K.W.K., Schwilk, D.W.D., Ackerly, D.D.D., 2006. a Trait-Based Test for Habitat Filtering: Convex Hull Volume. *Ecol.* 87, 1465–1471. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1465](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1465)
- Cornwell, W. K., & Ackerly, D. D., 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109-126. <https://doi.org/10.1890/07-1134.1>
- Coutinho, L.M., 2006. O conceito de bioma. *Acta Bot. Brasilica* 20, 13–23. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000100002>
- Coyne, J.A., 1994. ERNST MAYR AND THE ORIGIN OF SPECIES. *Evolution* (N. Y). 48, 19–30. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1994.tb01290.x>
- Dalmagro, H., Lobo, F. de A., Ortíz, C.E.R., Biudes, M.S., Nogueira, J.D.S., Vourlitis, G.L., Pinto Jr., O.B., 2011. Trocas gasosas de uma espécie lenhosa na floresta de transição Amazônia-Cerrado. *Ciência e Nat. UFSM* 147–165. <https://doi.org/10.5902/2179460X9367>
- Diniz-Filho, J.A.F., Loyola, R.D., Raia, P., Mooers, A.O., Bini, L.M., 2013. Darwinian shortfalls in biodiversity conservation. *Trends Ecol. Evol.* 28, 689–695. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.09.003>
- Dormann, C.F., 2009. Response to Comment on “Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review.” *Ecography* (Cop.). 32, 379–381. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05907.x>
- Van Der Valk, A. G., 1981. Succession in wetlands: a gleasonian approach. *Ecol.* 62, 688-696.
- Faith, D.P., Walker, P.A., 2002. The role of trade-offs in biodiversity conservation planning: Linking local management, regional planning and global conservation efforts. *J. Biosci.* 27, 393–407. <https://doi.org/10.1007/BF02704968>

- Fiaschi, P., Pirani, J.R., 2009. Review of plant biogeographic studies in Brazil. *J. Syst. Evol.* <https://doi.org/10.1111/j.1759-6831.2009.00046.x>
- Fick, S.E., Hijmans, R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 37, 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Gastauer, M., Meira-Neto, J.A.A., 2016. An enhanced calibration of a recently released megatree for the analysis of phylogenetic diversity. *Brazilian J Biol.* 2016;76(Brazilian J. Biol. 76, 619–628. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.20814>
- Gastauer, M., Meira Neto, J.A.A., 2017. Updated angiosperm family tree for analyzing phylogenetic diversity and community structure. *Acta Bot. Brasilica* 31, 191–198. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0306>
- 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. *Ecol. Evol.* 5, 5272–5283. <https://doi.org/10.1002/ece3.1761>
- Gerhold, P., Cahill, J.F., Winter, M., Bartish, I. V., Prinzing, A., 2015. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Funct. Ecol.* 29, 600–614. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12425>
- Giehl, E. L. H, Jarenkow, J. A., 2012 Niche conservatism and the differences in species richness at the transition of tropical and subtropical climates in South America. *Ecography*, v. 35, n. 10, p. 933-943. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07430>.
- Giehl, E. L., Jarenkow, J. A. 2015. Disturbance and stress gradients result in distinct taxonomic, functional and phylogenetic diversity patterns in a subtropical riparian tree community. *Journal of vegetation science*, 26, 889-901. <https://doi.org/10.1111/jvs.12288>
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bräthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., ... & Pellissier, L., 2012. Ecological assembly rules in plant communities approaches, patterns and prospects. *Biological reviews*, 87, 111-127. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x>
- Griffith, D. A., Peres-Neto, P. R., 2006. Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecol.* 87, 2603-2613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01083.x>
- Guénard, G., Legendre, P., & Peres-Neto, P., 2013. Phylogenetic eigenvector maps: a framework to model and predict species traits. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 1120-1131. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.1211>
- Helmus, M. R., Savage, K., Diebel, M. W., Maxted, J. T., & Ives, A. R., 2007. Separating the determinants of phylogenetic community structure. *Ecology letters*, 10, 917-925. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01083.x>

Hengl, T., de Jesus, J. M., MacMillan, R. A., Batjes, N. H., Heuvelink, G. B., Ribeiro, E., ... & Gonzalez, M. R., 2014. SoilGrids1km—global soil information based on automated mapping. *PloS one*, 9, e105992. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114788>

Johnson, M.T.J., Stinchcombe, J.R., 2007. An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends Ecol. Evol.* 22, 250–257. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.01.014>

Junk, W., Bayley, P., of, R.S.-C. special publication, 1989, undefined, n.d. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *cs.ru.nl*.

Karger, D. N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., ... & Kessler, M., 2017. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific data*, 4, 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>

Kelly, C. K., Bowler, M. G., Pybus, O., & Harvey, P. H., 2008. Phylogeny, niches, and relative abundance in natural communities. *Ecology*, 89, 962–970. <https://doi.org/10.1890/07-0322.1>

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, 1463–1464.

Kembel, S.W., 2009. Disentangling niche and neutral influences on community assembly: Assessing the performance of community phylogenetic structure tests. *Ecol. Lett.* 12, 949–960. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01354.x>

Kembel, S. W., & Hubbell, S. P., 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, 87, 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)

Kottek, M., J. Grieser, C. Beck, B. Rudolf, and F.R., 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification [WWW Document]. *hal.archives-ouvertes.fr*. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>

Kraft, N.J.B., Cornwell, W.K., Webb, C.O., Ackerly, D.D., 2007. Trait Evolution, Community Assembly, and the Phylogenetic Structure of Ecological Communities. *Am. Nat.* 170, 271–283. <https://doi.org/10.1086/519400>

Kriticos, D.J., Webber, B.L., Leriche, A., Ota, N., Macadam, I., Bathols, J., Scott, J.K., 2012. CliMond: Global high-resolution historical and future scenario climate surfaces for bioclimatic modelling. *Methods Ecol. Evol.* 3, 53–64. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00134.x>

Kriticos, D.J., Webber, B.L., Leriche, A., Ota, N., Macadam, I., Bathols, J., Scott, J.K., 2012. CliMond: Global high-resolution historical and future scenario climate surfaces for bioclimatic modelling. *Methods Ecol. Evol.* 3, 53–64. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00134.x>

- Legendre, P., Dale, M. R., Fortin, M. J., Gurevitch, J., Hohn, M., & Myers, D., 2002. The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography*, 25, 601-615. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250508.x>
- Levin, S.A., 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture Author (s): Simon A. Levin Published by: Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1941447>. *Ecology* 73, 1943–1967. <https://doi.org/10.2307/1941447>
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O., 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17, 373-387. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1963.tb03295.x>
- Magura, T., 2017. Ignoring functional and phylogenetic features masks the edge influence on ground beetle diversity across forest-grassland gradient. *For. Ecol. Manage.* 384, 371–377. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.056>
- Malanson, G.P., 1997. Effects of feedbacks and seed rain on ecotone patterns. *Landsc. Ecol.* 12, 27–38. <https://doi.org/10.1007/BF02698205>
- Malhi, Y., Aragao, L.E.O.C., Galbraith, D., Huntingford, C., Fisher, R., Zelazowski, P., Sitch, S., McSweeney, C., Meir, P., 2009. Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 20610–20615. <https://doi.org/10.1073/pnas.0804619106>
- Maracahipes, L., Carlucci, M.B., Lenza, E., Marimon, B.S., Marimon, B.H., Guimarães, F.A.G., Cianciaruso, M. V., 2018. How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 34, 17–25. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.006>
- Marimon, B.S., De, E., Duarte, T.G., Chierogatto, L.C., Ratter, J.A., 2006. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV. An analysis of the Cerrado-Amazonian forest ecotone. *Edinburgh J. Bot.* 63, 323–341. <https://doi.org/10.1017/S0960428606000576>
- Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Feldpausch, T.R., Oliveira-Santos, C., Mews, H.A., Lopez-Gonzalez, G., Lloyd, J., Franczak, D.D., de Oliveira, E.A., Maracahipes, L., Miguel, A., Lenza, E., Phillips, O.L., 2014. Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest-cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecol. Divers.* 7, 281–292. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.818072>
- Myers, N., Mittermeyer, R.A., Mittermeyer, C.G., Da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nakamura, G., Gonçalves, L. O., Duarte, L., 2018. The dimensionality of biological diversity revisited. *bioRxiv*, 508002. <https://doi.org/10.1101/508002>
- Oliveira, U., Soares-Filho, B.S., Paglia, A.P., Bescovit, A.D., de Carvalho, C.J.B., Silva, D.P., Rezende, D.T., Leite, F.S.F., Batista, J.A.N., Barbosa, J.P.P.P., Stehmann,

- J.R., Ascher, J.S., de Vasconcelos, M.F., De Marco, P., Löwenberg-Neto, P., Ferro, V.G., Santos, A.J., 2017. Biodiversity conservation gaps in the Brazilian protected areas. *Sci. Rep.* 7, 9141. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08707-2>
- Oliveira-Filho, A.T., Fontes, M.A.L., 2000. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. *Biotropica* 32, 793–810. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00619.x>
- Oliveras, I., Malhi, Y., 2016. Many shades of green: The dynamic tropical forest–savannah transition zones. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0308>
- Overbeck, G.E., Vélez-Martin, E., Scarano, F.R., Lewinsohn, T.M., Fonseca, C.R., Meyer, S.T., Müller, S.C., Ceotto, P., Dadalt, L., Durigan, G., Ganade, G., Gossner, M.M., Guadagnin, D.L., Lorenzen, K., Jacobi, C.M., Weisser, W.W., Pillar, V.D., 2015. Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. *Divers. Distrib.* 21, 1455–1460. <https://doi.org/10.1111/ddi.12380>
- Parolin, P., Lucas, C., Piedade, M. T. F., & Wittmann, F., 2009. Drought responses of flood-tolerant trees in Amazonian floodplains. *Annals of botany*, 105, 129–139. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp258>
- Parolin, P., Ferreira, L.V., Albernaz, A.L.K.M., Almeida, S.S., 2004. Tree species distribution in Várzea forests of Brazilian Amazonia. *Folia Geobot.* 39, 371–383. <https://doi.org/10.1007/BF02803209>
- Pearson, R.G., Dawson, T.P., 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12, 361–371. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x>
- Peres-Neto, P. R., & Legendre, P., 2010. Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 174–184. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00506.x>
- Pimm, S. L., Harris, G., Jenkins, C. N., Ocampo-Peñuela, N., & Li, B. V., 2017. Unfulfilled promise of data-driven approaches: response to Peterson et al. *Conservation Biology*, 31, 944–947. <https://doi.org/10.1111/cobi.12928>
- Decamps, G. P. H., Chauvet, E., & Fustec, E., 1990. Functions of ecotones in fluvial systems. *The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones*, 4, 141.
- Qian, H., & Ricklefs, R. E., 2008. Global concordance in diversity patterns of vascular plants and terrestrial vertebrates. *Ecology letters*, 11, 547–553. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01168.x>
- Rangel, T.F., Edwards, N.R., Holden, P.B., Diniz-Filho, J.A.F., Gosling, W.D., Coelho, M.T.P., Cassemiro, F.A.S., Rahbek, C., Colwell, R.K., 2018. Modeling the ecology and evolution of biodiversity: Biogeographical cradles, museums, and graves. *Science* (80-.). 361. <https://doi.org/10.1126/science.aar5452>

- Ratnam, J., Bond, W.J., Fensham, R.J., Hoffmann, W.A., Archibald, S., Lehmann, C.E.R., Anderson, M.T., Higgins, S.I., Sankaran, M., 2011. When is a “forest” a savanna, and why does it matter? *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 653–660. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00634.x>
- Revell, L., Harmon, L., Collar, D., 2008. Phylogenetic Signal, Evolutionary Process, and Rate. *academic.oup.com* 57, 591–601. <https://doi.org/10.1080/10635150802302427>
- Ricklefs, R.E., Science, S., Series, N., Jan, N., 2015. Community Diversity : Relative Roles of Local and Regional Processes Author (s): Robert E . Ricklefs. *science.sciencemag.org* 235, 167–17. <https://doi.org/10.1126/science.235.4785.167>
- Silva, J.M.C., Bates, J.M., 2002. [Balneotherapy of patients with eczema, neurodermatitis and psoriasis with radon spring water of the Mironovka Spa]. *Vestn. Dermatol. Venerol.* 43, 83–6. <https://doi.org/10.1021/acs.est.5b05747>
- Silva-Junior, V., Souza, D.G., Queiroz, R.T., Souza, L.G.R., Ribeiro, E.M.S., Santos, B.A., 2018. Landscape urbanization threatens plant phylogenetic diversity in the Brazilian Atlantic Forest. *Urban Ecosyst.* 21, 625–634. <https://doi.org/10.1007/s11252-018-0745-y>
- Simberloff, D.S., 1970. Taxonomic Diversity of Island Biotas. *Evolution* (N. Y). 24, 23. <https://doi.org/10.2307/2406712>
- Smith, T.B., S. Kark, C.J. Schneider, R.K. Wayne and C. Moritz., 2001, ‘Biodiversity hotspots and beyond: the need for preserving environmental transitions’, *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 431. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02201-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02201-7)
- Smith, T.B., Wayne, R.K., Girman, D.J., Bruford, M.W., 1997. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science*, 276, 1855–1857. <https://doi.org/10.1126/science.276.5320.1855>
- Stenseth, N. C., & Smith, J. M., 1984. Coevolution in ecosystems: Red Queen evolution or stasis?. *Evolution*, 38, 870-880. <https://doi.org/10.2307/2408397>
- Swenson, N. G., Enquist, B. J., Thompson, J., & Zimmerman, J. K., 2007. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, 88, 1770-1780. <https://doi.org/10.1890/06-1499.1>
- Swenson, N. G., Enquist, B. J., Pither, J., Thompson, J., & Zimmerman, J. K., 2006. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, 87, 2418-2424. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2418:TPAPOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2418:TPAPOS]2.0.CO;2)
- Ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomao, R.P., Guevara, J.E., Phillips, O.L., Castilho, C. V., Magnusson, W.E., Molino, J.-F., Monteagudo, A., Nunez Vargas, P., Montero, J.C., Feldpausch, T.R., Coronado, E.N.H., Killeen, T.J., Mostacedo, B., Vasquez, R., Assis, R.L., Terborgh, J., Wittmann, F., Andrade, A., Laurance, W.F., Laurance, S.G.W., Marimon, B.S., Marimon, B.-H., Guimaraes Vieira, I.C., Amaral, I.L., Brienen, R., Castellanos, H., Cardenas Lopez, D., Duivenvoorden, J.F., Mogollon, H.F., Matos, F.D.D.A., Davila, N., Garcia-Villacorta, R., Stevenson Diaz, P.R., Costa, F., Emilio, T., Levis, C., Schiatti, J., Souza, P., Alonso, A.,

Dallmeier, F., Montoya, A.J.D., Fernandez Piedade, M.T., Araujo-Murakami, A., Arroyo, L., Gribel, R., Fine, P.V.A., Peres, C.A., Toledo, M., Aymard C., G.A., Baker, T.R., Ceron, C., Engel, J., Henkel, T.W., Maas, P., Petronelli, P., Stropp, J., Zartman, C.E., Daly, D., Neill, D., Silveira, M., Paredes, M.R., Chave, J., Lima Filho, D.D.A., Jorgensen, P.M., Fuentes, A., Schongart, J., Cornejo Valverde, F., Di Fiore, A., Jimenez, E.M., Penuela Mora, M.C., Phillips, J.F., Rivas, G., van Andel, T.R., von Hildebrand, P., Hoffman, B., Zent, E.L., Malhi, Y., Prieto, A., Rudas, A., Ruschell, A.R., Silva, N., Vos, V., Zent, S., Oliveira, A.A., Schutz, A.C., Gonzales, T., Trindade Nascimento, M., Ramirez-Angulo, H., Sierra, R., Tirado, M., Umana Medina, M.N., van der Heijden, G., Vela, C.I.A., Vilanova Torre, E., Vriesendorp, C., Wang, O., Young, K.R., Baider, C., Balslev, H., Ferreira, C., Mesones, I., Torres-Lezama, A., Urrego Giraldo, L.E., Zagt, R., Alexiades, M.N., Hernandez, L., Huamantupa-Chuquimaco, I., Milliken, W., Palacios Cuenca, W., Pauletto, D., Valderrama Sandoval, E., Valenzuela Gamarra, L., Dexter, K.G., Feeley, K., Lopez-Gonzalez, G., Silman, M.R., 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science*. 342, 1243092–1243092. <https://doi.org/10.1126/science.1243092>

Title, P.O., Bemmels, J.B., 2018. ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. *Ecography (Cop.)*. 41, 291–307. <https://doi.org/10.1111/ecog.02880>

Vamosi, S.M., Heard, S.B., Vamosi, J.C., Webb, C.O., 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Mol. Ecol.* <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.04001.x>

Webb, C. O., Ackerly, D. D., & Kembel, S. W., 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24(18). <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn358>

Webb, C.O., 2000. Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. *Am. Nat.* 156, 145–155. <https://doi.org/10.1086/303378>

Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., Donoghue, M.J., 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 475–505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>

Webb, C.O., Donoghue, M.J., 2005. Phylomatic: Tree assembly for applied phylogenetics. *Mol. Ecol. Notes* 5, 181–183. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00829.x>

Weiher, E., Keddy, P.A., 1995. Assembly Rules, Null Models, and Trait Dispersion: New Questions from Old Patterns. *Oikos* 74, 159. <https://doi.org/10.2307/3545686>

Wezel, A., Bellon, S., Doré, T., Francis, C., Vallod, D., David, C., 2011. Agroecology as a Science, a Movement and a Practice, in: *Sustainable Agriculture Volume 2*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 27–43. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0394-0_3

Wiens, J.A., Crawford, C.S., Gosz, J.R., 1985. Boundary Dynamics: A Conceptual Framework for Studying Landscape Ecosystems. *Oikos* 45, 421. <https://doi.org/10.2307/3565577>

Wiens, J.J., Donoghue, M.J., 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends Ecol. Evol.* 19, 639–644. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.011>

Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., ... & Hawkins, B. A. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology letters*, 13, 1310-1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>

Willis, K. J., & Whittaker, R. J., 2002. Species diversity--scale matters. *Science*, 295, 1245-1248. <https://doi.org/10.1126/science.1067335>

Wright, D.D., Jessen, J.H., Burke, P., Silva Garza, H.G., 1997. Tree and Liana Enumeration and Diversity on a One-Hectare Plot in Papua New Guinea1. *Biotropica* 29, 250–260. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1997.tb00426.x>

Zhu, Z., Takano, K., Furuhashi, A., Ogawa, S., Tsuchiya, S., 2007. Theoretical study of geometries and electronic transition of color-switching molecules: Tetra-aza macrocycle and its zinc complexes. *Bull. Chem. Soc. Jpn.* 80, 686–693. <https://doi.org/10.1246/bcsj.80.686>

Tabelas

Tabela 1: Número de sítios com agrupamentos e sobredispersão filogenética significativa (N) para os diferentes grupos fitofisionômicos (G.F.) de acordo com as distâncias filogenéticas entre as espécies coocorrentes nos sítios calculadas pela distância média de pares (*MPD*) e distância média entre os vizinhos mais próximos (*MNTD*). Valores em negrito indicam valores significativos.

G.F.	<i>MPD</i>				<i>MNTD</i>			
	Agrupamento		Sobredispersão		Agrupamento		Sobredispersão	
	N	Binomial P	N	Binomial P	N	Binomial P	N	Binomial P
F. inundável	4	0.4665	6	0.0002	4	0.0734	7	0.0002
F. pluvial	4	0.3902	4	0.0852	3	0.0702	3	0.0335
F. estacional	13	0.7002	12	0.0302	7	0.0802	4	0.0301
Cerradão	3	0.6802	3	0.0402	4	0.3302	2	0.0300
Cerrado	5	0.5002	2	0.0604	8	0.3902	8	0.0603
F. ripícola	5	0.0802	10	0.0022	5	0.0602	7	0.0402
C. rupícola	1	0.0412	1	0.7003	1	0.0076	1	0.0808
N. ripícola	2	0.0902	2	0.0602	2	0.0802	2	0.0702
Nanofloresta	2	0.0602	3	0.0302	4	0.0732	4	0.0204

*Sítios foram considerados significativamente sobredispersos ou agrupados filogeneticamente caso o *MPD* ou o *MNTD* observado ocorresse no intervalo maior ou menor de 2,5% da distribuição das 10.000 aleatorizações ($\alpha = 0,05$). O teste unilateral binomial (Binomial P) foi usado para avaliar se o número de sítios com sobredispersão ou agrupamento significativo diferiu do acaso.

Tabela 2: Valores médios de NTI (*Net Relatedness Index*) e NRI (*Nearest Taxon Index*) com seus respectivos desvios padrão (SD) para os grupos fitofisionômicos da Transição. Valores *p* significativos indicam que a estrutura filogenética diferente de zero de acordo com o teste t de uma amostra.

Grupo Fitofisionômico	NTI			NRI		
	Média	SD	P	Média	SD	P
F. inundável	-1,221	0,815	<0,001	-2,200	1,375	<0,001
F. pluvial	-0,777	1,328	0,326	1,258	1,892	0,275
F. estacional	-0,090	1,041	0,020	0,625	1,626	0,111
Cerradão	-1,180	1,174	0,05	-1,171	0,788	0,008
Cerrado	-0,807	-0,815	0,022	-2,218	0,477	<0,001
Nanofloresta	-0,630	0,836	0,041	-3,043	2,808	0,007
F. ripícola	-0,210	-0,765	0,321	0,638	1,135	0,055
C. rupícola	-0,262	-0,668	0,677	-1,171	0,788	0,282
N. ripícola	-0,252	-0,978	0,777	-2,274	0,897	0,173

* Valores em negrito indicam valores significativos ($p \leq 0,05$)

Tabela 3: Média das métricas de diversidade filogenética para os Domínios da Amazônia e do Cerrado e para a área de Transição. Valores de *P* aparecem em negrito quando significativos pela ANOVA. Diferentes letras nas mesmas linhas indicam diferenças significativas das métricas filogenéticas pelo teste a posteriori de Tukey para amostras com tamanhos desiguais.

Métricas	Domínio da Amazônia	Transição	Domínio do Cerrado	<i>P</i>
<i>MPD</i>	2321,91 ^a	237,50 ^b	226,74 ^c	< 0,001
<i>MNTD</i>	57,84 ^a	97,16 ^b	66,86 ^c	< 0,001
<i>PD</i>	9096,74 ^a	11077,05 ^b	11813,56 ^b	< 0,05
<i>sesPD</i>	-0,71 ^a	-0,82 ^{b c}	-0,48 ^b	< 0,05
<i>NRI</i>	0,83 ^a	-0,74 ^b	1,26 ^c	< 0,001
<i>NTI</i>	1,07 ^a	-0,65 ^b	0,83 ^c	< 0,001

Tabela 4: Significância da relação entre diferentes medidas de diversidade e estrutura filogenéticas e variáveis ambientais sumarizadas em *clusters* para a transição Cerrado-Amazônia, obtida a partir de Modelos de Quadrados Mínimos Generalizados– GLSs. Modelos significativos ($P \leq 0,05$) em negrito. O conjunto de variáveis que compõem cada cluster encontra-se disponível na figura 2.

Métrica Filogenética	*Clusters selecionados	<i>T</i>	<i>P</i>
<i>NRI</i>	<i>cluster 4 e cluster 5</i>	77,13	0,002
<i>NTI</i>	<i>cluster 3</i>	78,40	<0,001
<i>MPD</i>	<i>cluster 3</i>	14,16	0,002
<i>MNTD</i>	<i>cluster 3</i>	78,41	<0,001
<i>PD</i>	<i>cluster 3 e cluster 4</i>	19,22	<0,001
<i>ses.PD</i>	<i>cluster 3</i>	14,13	0,033

Quadro 1: Principais hipóteses sobre a diversidade e estrutura filogenética entre as regiões biogeográficas do Cerrado e da Amazônia.

Hipóteses	Explicação	Referências
<p>H1: Sobredispersão As comunidades arbóreas são predominantemente sobredispersas.</p>	1. A transição apresenta táxons exclusivos apesar da similaridade com a flora dos domínios do Cerrado e da Amazônia	Souza e Eisenlohr, submetido
	2. Adaptações podem ocorrer no decorrer do tempo, favorecendo a exclusão de parentes próximos.	Kunz et al., 2009
	3. Interações negativas, como a competição, seriam um dos principais processos estruturantes das variações filogenéticas	Helmus et al., 2007
<p>H2: Diversidade filogenética, distância da borda e filtros ambientais A diversidade filogenética seria menor nas savanas. Sítios localizados mais próximos às bordas da transição possuem menor diversidade filogenética do que os sítios que se encontram mais próximos ao centro da transição e as variáveis de temperatura e precipitação são as principais determinantes na variação filogenética.</p>	1. As savanas teriam menor diversidade filogenética, pois é esperado que essas fitofisionomias apresentem o padrão de agrupamento como resultado da evolução <i>in situ</i> em apenas alguns grupos de plantas.	Simon et al., 2009
	2. A coexistência das espécies seria resultado de exclusão competitiva, tendo em vista que a competição tende a ser maior entre as espécies que compartilham características similares e possuem, consequentemente, nichos semelhantes.	Hutchinson, 1959
	3. Ambientes de transições são fontes de novidades evolutivas.	Smith et al., 1997
<p>H3: Diversidade filogenética e áreas protegidas Esperamos não encontrar relação entre alocação de APs e diversidade filogenética.</p>	1. As Áreas protegidas já estabelecidas são, em geral, baseadas na distribuição de espécies, endemismo e vulnerabilidade.	Faith e Walker, 2002; Bonn e Gaston, 2005
	2. Questões políticas impulsionam a criação de APs.	Baldi et al., 2017

Figuras

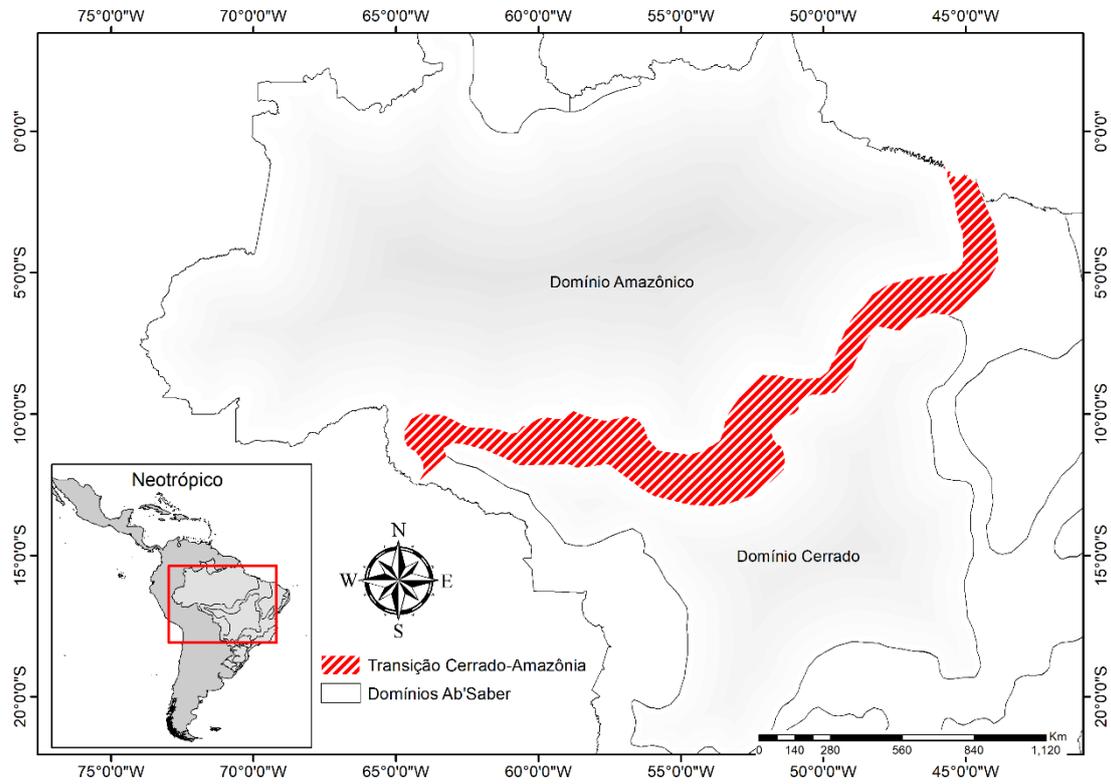


Figura 1: Domínios fitogeográficos do Brasil. Em hachura, a área de Transição adotada neste estudo, localizada entre as Regiões Biogeográficas do Cerrado e da Amazônia.

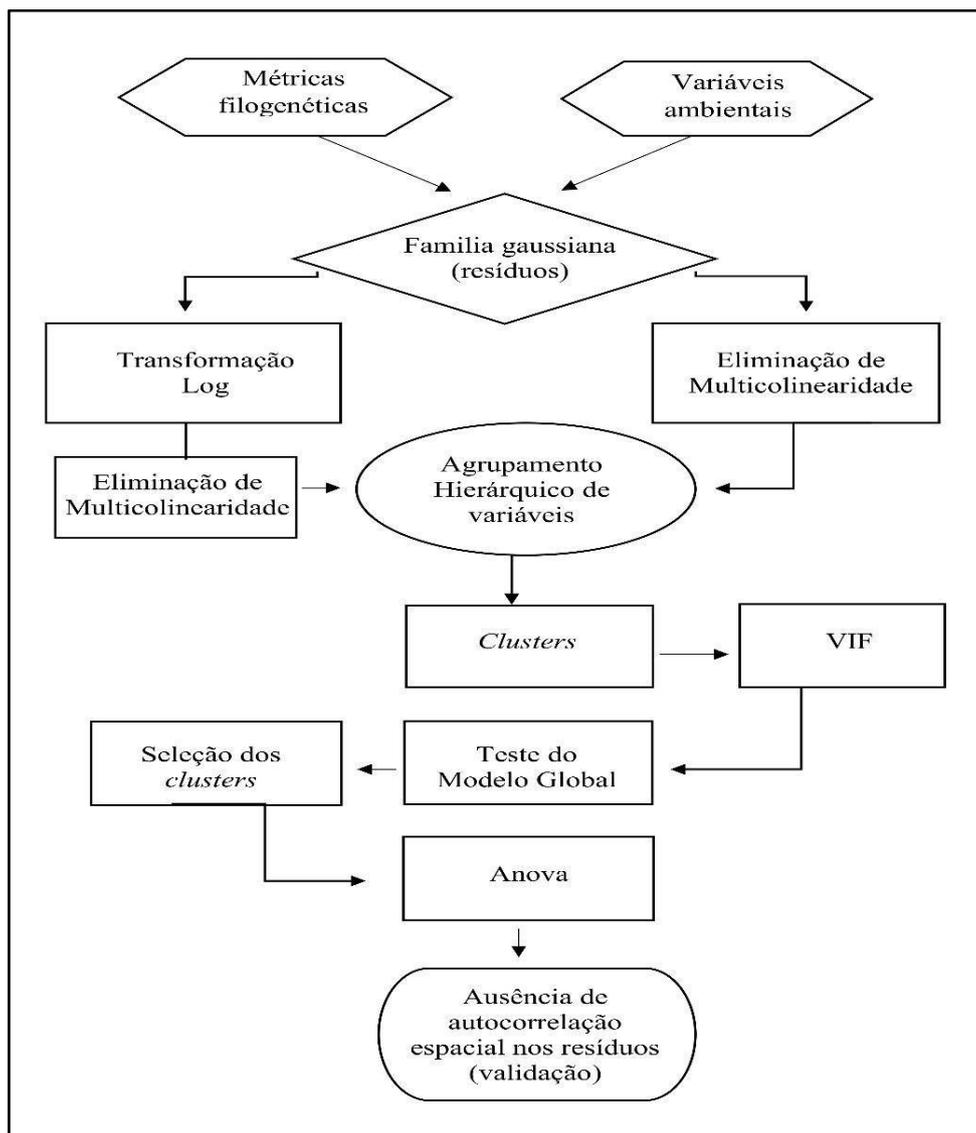
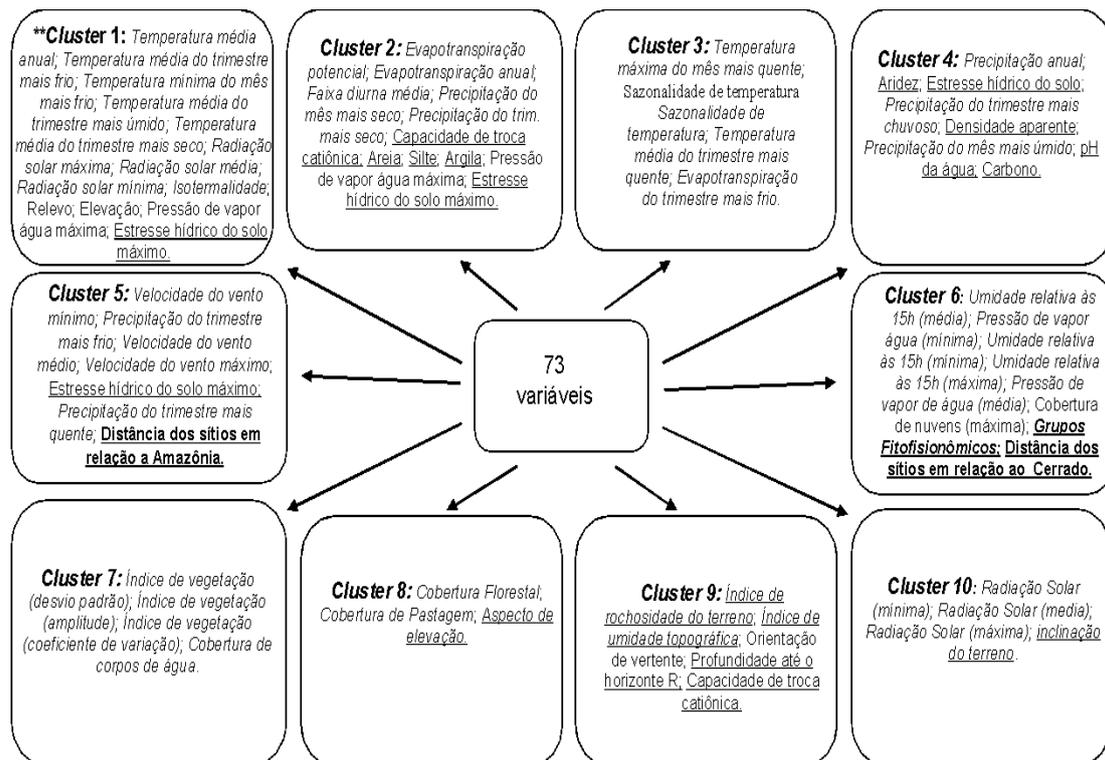


Figura 2: Fluxograma da construção dos modelos de quadrados mínimos generalizados (GLS) entre as métricas filogenéticas e as variáveis predictoras.



Relação dos clusters das 73 variáveis ambientais obtidas pelo método de agrupamento hierárquico de variáveis. **Itálico:** bioclimáticas; **Negrito:** cobertura de vegetação; **solos:** sublinhado; **itálico e sublinhado:** relevo e topografia; **negrito e sublinhado:** distância em relação a borda; **negrito, itálico e sublinhado:** grupos fitofisionômicos.*
 *cluster removido após a remoção de colinearidade.

Figura 3: Clusters das 73 variáveis ambientais extraídas para os sítios pertencentes à Transição Cerrado-Amazônia e obtidas pelo método de agrupamento hierárquico de variáveis.

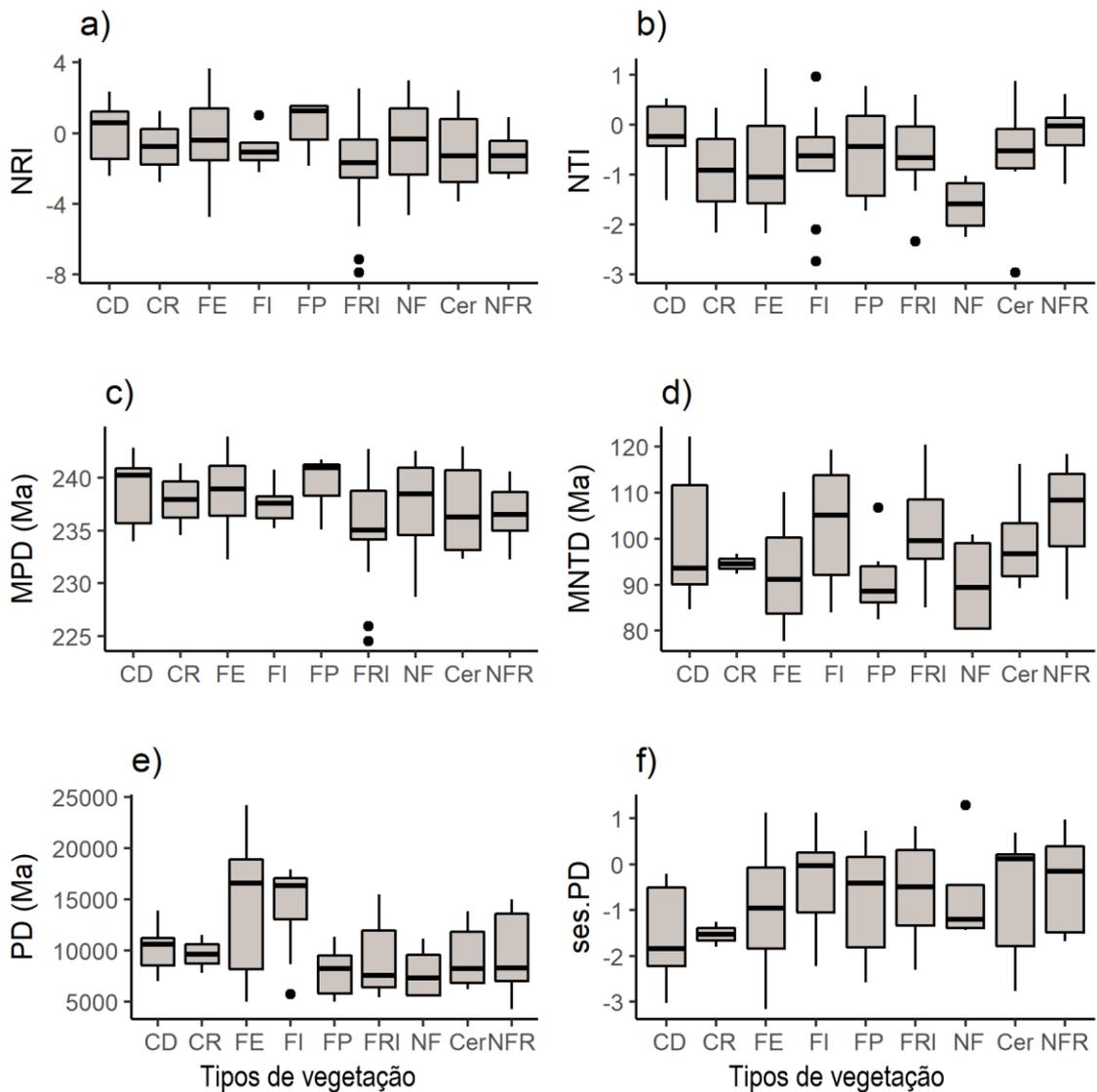


Figura 4: Diferenças nas medianas de diversidade e estrutura filogenéticas das comunidade arbóreas entre os diferentes tipos de vegetação da Transição Cerrado-Amazônia. CR = Cerrado Rupícola; CD = Cerradão, FE = Floresta Estacional; FI = Floresta Inundável; FP = Floresta Pluvial; FRI = Floresta Ripícola; NF = Nanofloresta; Cer = Cerrado; NFR = Nanofloresta Ripícola. *PD* é diversidade filogenética como definida por Faith (1992), *ses.PD* é o tamanho do efeito padronizado para diversidade filogenética, *MPD* significa distância média em pares, *MNTD* é a distância média de táxon mais próximo, *NRI* é índice de parentesco líquido e *NTI* é o índice de táxon mais próximo.

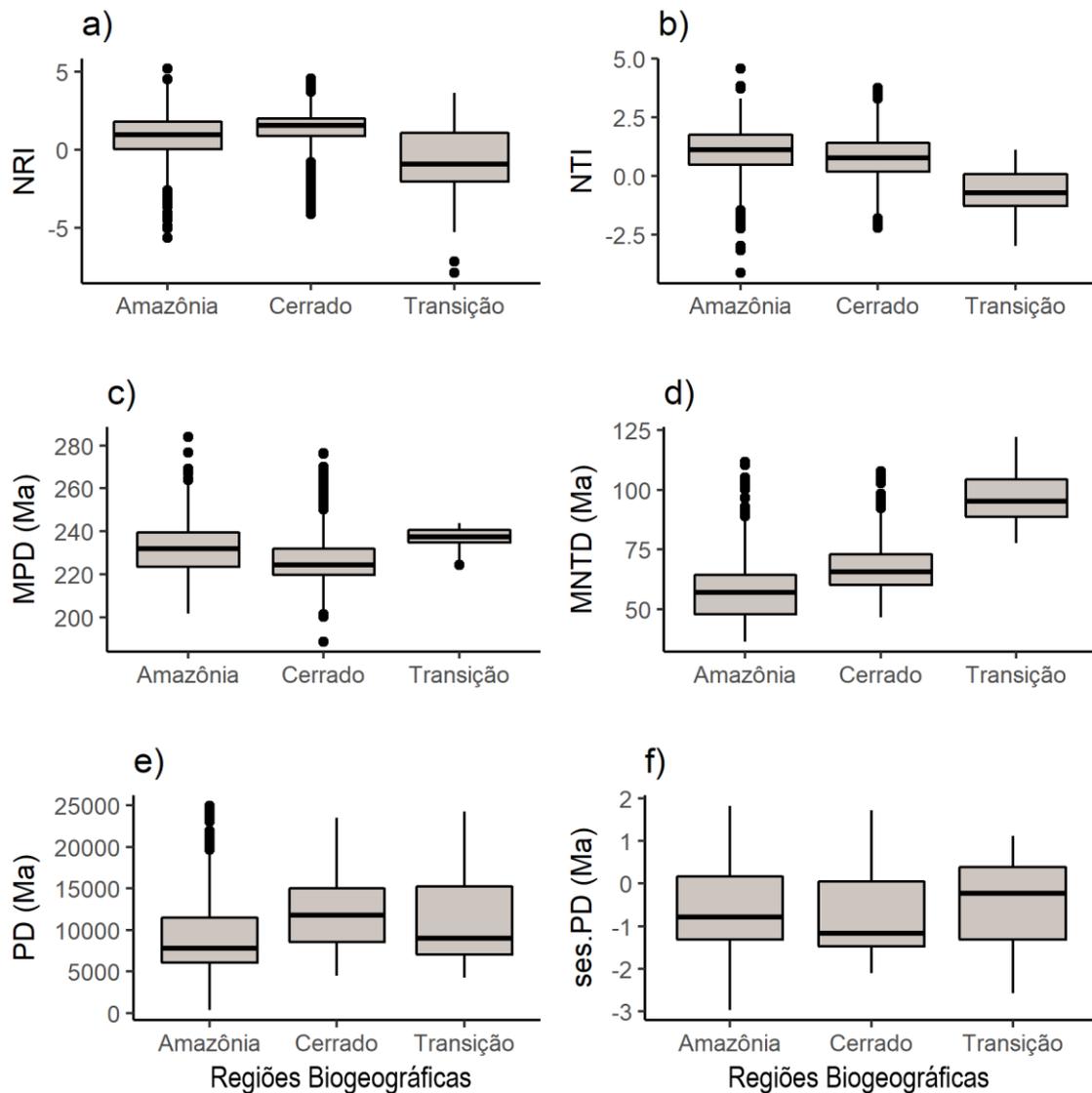


Figura 5: Variações nas medianas de diversidade e estrutura filogenéticas das comunidade arbóreas entre Regiões Biogeográficas da Amazônia, do Cerrado e a Transição entre eles. *PD* é a diversidade filogenética como definida por Faith (1992), *ses.PD* é o tamanho do efeito padronizado para a diversidade filogenética, *MPD* significa distância média em pares, *MNTD* é a distância média de táxon mais próximo, *NRI* é o índice de parentesco líquido e *NTI* é o índice de táxon mais próximo.

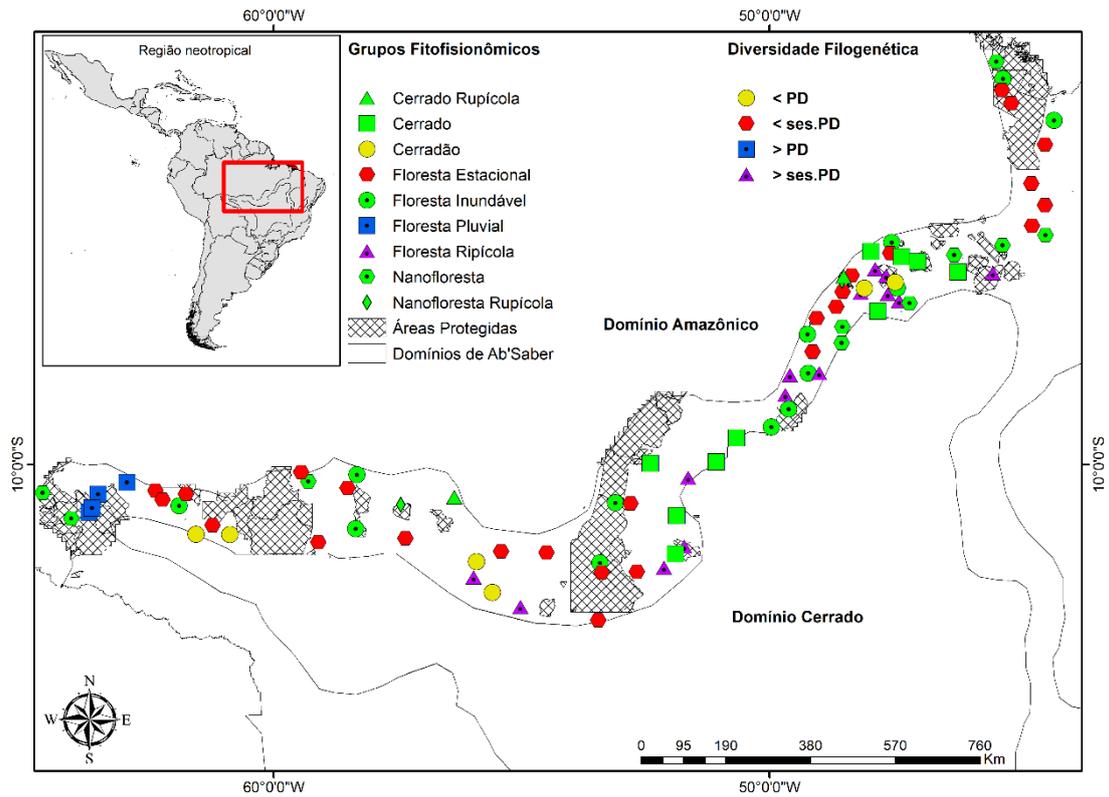


Figura 6: Diversidade filogenética nos grupos fitofisionômicos em sobreposição com as áreas protegidas pertencentes à Transição.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1: Variáveis ambientais extraídas para os sítios pertencentes à Transição Cerrado-Amazônia.

VARIÁVEIS AMBIENTAIS	FONTE
1. Temperatura média anual	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
2. Amplitude térmica diurna média	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
3. Isotermalidade	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
4. Sazonalidade de temperatura	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
5. Temperatura máxima do mês mais quente	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
6. Temperatura mínima do mês mais frio	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
7. Faixa anual de temperatura	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
8. Temperatura Média do Trimestre Mais Molhado	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
9. Temperatura Média do Trecho Seco	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
10. Temperatura Média do Trimestre Mais Quente	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
11. Temperatura Média do Trimestre Mais Frio	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
12. Precipitação anual	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
13. Precipitação do mês mais úmido	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
14. Precipitação do mês mais seco	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
15. Sazonalidade precipitação	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
16. Precipitação do trimestre mais chuvoso	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
17. Precipitação do bairro mais seco	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
18. Precipitação do trimestre mais quente	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
19. Precipitação do trimestre mais frio	CHELSEA (KARGER et al., 2017)
20. Umidade relativa às 9h (média)	CLIMOND (KRITICOS et al., 2012)
21. Umidade relativa às 9h (mínima)	CLIMOND (KRITICOS et al., 2012)
22. Umidade relativa às 9h (máxima)	CLIMOND (KRITICOS et al., 2012)
23. Umidade relativa às 15h (média)	CLIMOND (KRITICOS et al., 2012)
24. Umidade relativa às 15h (mínima)	CLIMOND (KRITICOS et al., 2012)
25. Umidade relativa às 15h (máxima)	CLIMOND (KRITICOS et al., 2012)
26. Pressão de vapor de água (mínima)	WORLDCLIM 2.0 (FICK & HIJMANS, 2017)
27. Pressão de vapor de água (máxima)	WORLDCLIM 2.0 (FICK & HIJMANS, 2017)
28. Pressão de vapor de água (média)	WORLDCLIM 2.0 (FICK & HIJMANS, 2017)
29. Velocidade do vento (mínima)	WORLDCLIM 2.0 (FICK & HIJMANS, 2017)
30. Velocidade do vento (máxima)	WORLDCLIM 2.0 (FICK & HIJMANS, 2017)
31. Velocidade do vento (média)	WORLDCLIM 2.0 (FICK & HIJMANS, 2017)
32. Radiação Solar (mínima)	WORLDCLIM 2.0 (FICK & HIJMANS, 2017)
33. Radiação Solar (média)	WORLDCLIM 2.0 (FICK & HIJMANS, 2017)
34. Radiação Solar (máxima)	WORLDCLIM 2.0 (FICK & HIJMANS, 2017)
35. Cobertura de nuvens (mínima)	Historic Climate Database for GIS (CGIAR-CSI, 2017)
36. Cobertura de nuvens (média)	Historic Climate Database for GIS (CGIAR-CSI, 2017)
37. Cobertura de nuvens (maxima)	Historic Climate Database for GIS (CGIAR-CSI, 2017)
38. Altitude	NASA Shuttle Radar Topographic Mission; CGIAR, 2006 ^a)
39. Orientação de vertente	Pacote ‘raster’ (HIJMANS et al., 2017)
40. Inclinação do terreno	Pacote ‘raster’ (HIJMANS et al., 2017)
41. Índice de umidade topográfica	ENVIREM (BEMMELS et al., 2018)
42. Modelo de relevo global	United Nations Environment Programme (UNEP, 2017)
43. Índice de Aridez Anual	Global Aridity and Pet Database (CGIAR 2006b)
44. Evapotranspiração potencial média anual	Global Aridity and Pet Database (CGIAR 2006b)
45. Evapotranspiração potencial do trimestre mais frio	Global Aridity and Pet Database (CGIAR 2006b)
46. Evapotranspiração potencial do trimestre mais quente	Global Aridity and Pet Database (CGIAR 2006b)
47. Evapotranspiração potencial do trimestre mais úmido	Global Aridity and Pet Database (CGIAR 2006b)
48. Evapotranspiração potencial do trimestre mais seco	Global Aridity and Pet Database (CGIAR 2006b)
49. Sazonalidade da evapotranspiração potencial	Global Aridity and Pet Database (CGIAR 2006b)

50. Evapotranspiração real média anual	Global High-Resolution Soil-Water Balance (CGIAR, 2006)
51. Índice de rochiosidade do terreno	ENVIREM (TITLE & BEMMELS, 2017)
52. Estresse hídrico do solo (média anual)	SOIL GRIDS (HENGL et al., 2014)
53. Estresse hídrico do solo (máximo)	SOIL GRIDS (HENGL et al., 2014)
54. Estresse hídrico do solo (mínimo)	SOIL GRIDS (HENGL et al., 2014)
55. Densidade Aparente de Solo	SOIL GRIDS (HENGL et al., 2014)
56. Conteúdo de Argila	SOIL GRIDS (HENGL et al., 2014)
57. Conteúdo de Areia	SOIL GRIDS (HENGL et al., 2014)
58. Conteúdo de Silte	SOIL GRIDS (HENGL et al., 2014)
59. Profundidade de rocha (até 200m)	SOIL GRIDS (HENGL et al., 2014)
60. Fragmentos grosseiros volumétricos em%	SOIL GRIDS (HENGL et al., 2014)
61. Probabilidade prevista de ocorrência (0–100%) do horizonte R	SOIL GRIDS (HENGL et al., 2014)
62. Teor de carbono orgânico no solo (fração de terra fina) em g por kg	SOIL GRIDS (HENGL et al., 2014)
63. pH do solo x 10 em H ₂ O	SOIL GRIDS (HENGL et al., 2014)
64. Capacidade de troca de cátions do solo em cmolc / kg	SOIL GRIDS (HENGL et al., 2014)
65. Coeficiente de variação do EVI	EarthEnv (Tuanmu & Jetz., 2015)
66. Amplitude do EVI	EarthEnv (Tuanmu & Jetz., 2015)
67. Desvio padrão do EVI	EarthEnv (Tuanmu & Jetz., 2015)
68. Cobertura Florestal	GAEZ 2008 (Fischer et al., 2008)
69. Cobertura não Florestal	GAEZ 2008 (Fischer et al., 2008)
70. Cobertura de corpos d'água	GAEZ 2008 (Fischer et al., 2008)

4. ARTIGO CIENTÍFICO 2

4.1 INSERINDO A FILOGENIA COMO COMPONENTE PREDITIVO DE PADRÕES DE COMUNIDADES: LIÇÕES FORNECIDAS POR UMA GRANDE ZONA DE TRANSIÇÃO BIOGEOGRÁFICA NEOTROPICAL ²

²Artigo a ser submetido ao periódico "Plant Ecology"

INSERINDO A FILOGENIA COMO COMPONENTE PREDITIVO DE PADRÕES DE COMUNIDADES: LIÇÕES FORNECIDAS POR UMA GRANDE ZONA DE TRANSIÇÃO BIOGEOGRÁFICA NEOTROPICAL

Islandia Silva Pereira¹, Vanessa Leite Rezende², Danilo R. Mesquita Neves³, João Augusto Alves Meira-Neto⁴, Sylvie Clappe⁵ e Pedro V. Eisenlohr⁶

¹Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Agroecossistemas Amazônicos da Universidade do Estado de Mato Grosso

²Universidade Federal de Lavras. Av. Central, s/n – Campus Universitário - Lavras, MG

³Instituto de Ciências Biológicas – Universidade Federal de Minas Gerais, Campus Pampulha, Belo Horizonte/MG

⁴Laboratório de Ecologia e Evolução de Plantas - LEEP, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, Brasil

⁵Claude Bernard University Lyon 1 (LBBE)

⁶Laboratório de Ecologia, Campus 2, UNEMAT – Alta Floresta/MT.

RESUMO

As relações de parentesco das espécies são um indicador sintético que pode estar correlacionado com os processos ecológicos responsáveis pela organização de uma comunidade, bem como com os padrões de variação florística. A compreensão da estrutura filogenética de uma comunidade fornece evidências sobre a importância dos diferentes processos que moldam a comunidade. Avaliamos a importância relativa dos componentes filogenéticos, ambientais e espaciais na explicação da variação florística da transição entre os maiores domínios fitogeográficos neotropicais, Cerrado e Amazônia. Construímos uma árvore filogenética ultramétrica para 2.475 espécies arbóreas e, através de uma matriz contendo composição de espécies ponderadas por filogenia, obtivemos autovetores para cada sítio da Transição por meio do método PCPS (Coordenadas Principais de Estrutura Filogenética). Utilizamos o particionamento de variância a partir de modelos canônicos, prevendo que o componente filogenético explicaria melhor a variação florística em diferentes escalas ao longo dessa Transição. Além disso, nossa expectativa era de que a filogenia exercesse um papel maior na variação florística dos habitats florestais em relação aos savânicos. Nossos resultados confirmaram essas hipóteses, evidenciando que as variações na composição de espécies em comunidades arbóreas são fortemente influenciadas pela filogenia. Essa abordagem é inédita para comunidades tropicais e pode trazer contribuições promissoras não somente para a compreensão sobre os padrões de variação florística em comunidades de arbóreas em transições biogeográficas, mas para os mais variados grupos ecológicos.

Palavras-chave: História evolutiva; Ambiente e Espaço; Savanas; Florestas; Partição de variância.

Introdução

Entender as causas que influenciam os padrões de variação na composição de espécies em comunidade vem sendo uma questão central da ecologia (Ricklefs 2004), e há muitas controvérsias quando se trata de entender as causas que moldam esses padrões (Tello et al. 2015). Trabalhos que buscam entender as forças que impulsionam a variação na composição de espécies vêm se baseando em variáveis ambientais, como, por exemplo, solo, temperatura e precipitação (Cottenie 2005; López-Martínez et al. 2013), para explicar processos determinísticos atuais, e variáveis espaciais (latitude e longitude e variáveis derivadas dessas (Diniz-Filho et al. 2012; Dray et al. 2012), para explicar limitações na dispersão dos organismos. No entanto, a diversidade de espécies é resultado de múltiplos processos ecológicos que interagem com variados processos evolutivos (Donoghue 2004; Oommen e Shanker 2005; Wiens et al. 2007; McCain 2009). De fato, essa ideia vem sendo progressivamente adotada (Swenson et al. 2011), de modo que modelos que possibilitem melhor elucidar a estrutura de comunidades de modo mais amplo são requeridos (Webb et al. 2002), o que justifica integrar o componente filogenético nos estudos de comunidades ecológicas.

O componente filogenético da diversidade biológica é um elemento valioso, pois leva em consideração as diferenças evolutivas entre as espécies coexistentes (Kraft et al. 2007). Além disso, permeia o entendimento sobre a estrutura das comunidades biológicas (Ackerly 2003; Cavender-Bares et al. 2004; Cornwell et al. 2006) e contribui para a compreensão dos fatores que moldam os padrões de distribuição espacial das espécies (Cianciaruso et al. 2009). A filogenia de comunidades tornou-se uma importante abordagem, pois estabelece ligações entre eventos evolutivos e eventos ecológicos do presente e vem se mostrando útil, fornecendo um suporte mais robusto para as predições dos principais fatores que conduzem a montagem de comunidades e, conseqüentemente, a composição de espécies (Webb et al. 2002; Ackerly 2003).

Nesse sentido, a filogenia também deve ser considerada um fator explicativo para se compreender variações em comunidades ecológicas. Embora seja óbvio que variações na composição de espécies tenham correlação com variações filogenéticas, a intensidade de tal correlação pode ser bastante variável. Dois ou mais sítios quaisquer que diferem em composição de espécies podem, por exemplo, apresentar correlação alta e positiva entre essa composição e a filogenia quando houver grande distância evolutiva

entre as espécies constituintes de cada sítio. Por outro lado, se a distância evolutiva entre as espécies constituintes de cada sítio for baixa, a correlação mencionada acima será, evidentemente, menor. Assim, variações filogenéticas poderiam levar a modificações em atributos bióticos (Huang et al. 2014), de modo que espécies mais aparentadas ocupariam nichos mais similares e, ao longo do tempo, desenvolveriam adaptações semelhantes, resultando em diferentes proporções de processos ligados ao ambiente e à filogenia (Harvey e Pagel 1991). Por outro lado, também seria esperado que espécies estreitamente aparentadas competissem fortemente dentro da mesma comunidade, e o que tem sido verificado é que tais espécies apresentam tanto convergência quanto divergência em suas distribuições ecológicas (Ricklefs 2008).

Embora os atributos bióticos usualmente correlacionados com variações filogenéticas sejam os traços funcionais, dados de ocorrência de espécies também podem ser utilizados em investigações desse tipo, pois a distribuição geográfica de diferentes táxons depende, entre outros, de fatores evolutivos (Cavender-Bares et al. 2009). Se compararmos a similaridade de espécies entre comunidades ecológicas, poderemos encontrar autocorrelação filogenética entre as mesmas, ou seja, a chance de a similaridade na composição de espécies entre essas comunidades estar correlacionada com a maior semelhança evolutiva entre as comunidades seria maior (autocorrelação filogenética positiva) ou menor (autocorrelação filogenética negativa) do que o esperado ao acaso. Em outras palavras, a autocorrelação filogenética positiva é a auto-similaridade das observações adjacentes causadas pela descendência filogenética, enquanto a autocorrelação filogenética negativa é a alternância não aleatória de observações entre os táxons irmãos que podem ser causadas pela evolução convergente (Abouheif 1999).

Objetivamos responder às seguintes perguntas: i) Qual é a intensidade do papel do componente filogenético sobre os padrões de variação na composição de espécies arbóreas em uma grande zona de transição biogeográfica no Neotrópico? ii) O componente filogenético poderia representar um papel mais forte nesses padrões do que o exercido pelos componentes ambiental e espacial? iii) Hábitats florestais e savânicos apresentam respostas similares frente às questões acima? Nossa hipótese era que i) o componente filogenético (ou seja, a história evolutiva em comum) possuiria grande poder preditivo sobre a variação florística das comunidades arbóreas da Transição Cerrado-Amazônia, pois a filogenia transmite informações indiretas sobre a origem e as

adaptações compartilhadas, bem como sobre o potencial de competição entre espécies (Webb et al. 2002). Em particular, ambientes transicionais possuem história evolutiva única e diversa e são considerados fontes de novidades evolutivas (Smith et al. 2001). Se espécies relacionadas tendem a ser adaptadas a habitats similares porque compartilham características similares (isto é, conservadorismo de nicho; Lord et al. 1995; Ackerly 2004), podemos inferir que não somente o ambiente, mas também a filogenia poderia explicar largamente a variação na composição de espécies em comunidades naturais. Se de fato isso ocorrer, estaremos diante de comunidades cuja similaridade florística apresentaria autocorrelação filogenética. Assim, ii) nossa hipótese era que filogenia exerceria um papel sobre a variação florística semelhante ao ambiente e mais forte do que o componente espacial. Investigamos as questões acima para toda a região de transição entre Cerrado e Amazônia, os dois maiores domínios fitogeográficos da região neotropical, e, individualmente, para diferentes habitats dessa região. Neste caso, iii) nossa hipótese era que o papel da filogenia fosse superior em habitats florestais em relação a habitats savânicos, pois as florestas dessa transição possuem maior diversidade filogenética do que as savanas (Pereira et al. dados não publicados³).

Material e Métodos

Área de estudo

A zona de transição aqui investigada (daqui em diante, Transição) encontra-se localizada entre os maiores domínios fitogeográficos da região neotropical, o Cerrado e a Amazônia (*sensu* Ab'Sáber 1977), configurando um extenso ecótono (*sensu lato* Risser 1995) de aproximadamente 560.000 km² que circunda os limites sudeste, sul e sudoeste da Bacia Amazônica. A classificação de Ab'Sáber (1977) para as paisagens da América do Sul permite que variados fatores biogeográficos sejam considerados, tais como clima, relevo, vegetação e hidrologia. Além disso, ao contrário de outras propostas, como o sistema oficial da vegetação brasileira (IBGE 2012), essa inclui áreas de transição entre domínios fitogeográficos.

³ Primeiro capítulo desta Dissertação.

Dados bióticos

Utilizamos 2.475 espécies arbóreas em 17.240 registros de ocorrência disponíveis nos 87 sítios pertencentes à Transição. Esses registros de ocorrência foram extraídos do banco de dados *NeoTropTree* (Oliveira-Filho 2017). Detalhes sobre o banco de dados podem ser obtidos em Eisenlohr e Oliveira-Filho (2015).

Dados filogenéticos, espaciais e ambientais

Dados filogenéticos

Obtivemos inicialmente uma filogenia calibrada usando o software Phylocom 4.2 (Webb et al. 2008). Para isso, submetemos a lista taxonômica das espécies encontradas ao módulo *Phylomatic* usando o esqueleto da mega-árvore das angiospermas R20160415.new de Gastauer e Meira-Neto (2017), seguindo a classificação de famílias indicada pelo APG IV (Chase et al. 2016). Datamos a árvore filogenética local utilizando o algoritmo *bladj*, que ajusta o comprimento dos ramos evolutivos segundo as idades dos clados, em milhões de anos, idades essas que são informadas no arquivo *ages* de Gastauer e Meira-Neto (2017).

A partir da árvore datada, acessamos a autocorrelação filogenética ao longo da Transição. A autocorrelação filogenética pode ser analisada usando uma abordagem baseada em autovetores, a qual, em geral, é mais sensível em relação aos padrões de variação quando comparada às abordagens baseadas em matrizes (por exemplo, teste de Mantel) e similares (Diniz-Filho et al. 1998; Desdevises et al. 2003; Diniz-Filho et al. 2012). Tais autovetores são distâncias aproximadas e ortogonais entre unidades amostrais em diferentes escalas filogenéticas e podem ser empregados em particionamento de variância (Desdevises et al. 2003; Dray et al. 2006; Peres-Neto et al. 2006). Obtivemos os autovetores filogenéticos através do método PCPS (*Principal Coordinates of Phylogenetic Structure* - em português, Coordenadas Principais de Estrutura Filogenética; Duarte 2011) no pacote PCPS (Debastiani 2018) do R 3.4.4 (R Development Core Team 2016). Esse método gera as coordenadas principais da estrutura filogenética por meio de uma matriz contendo composição de espécies ponderadas por filogenia (*matrix.p*) (Duarte 2011). A ideia aqui é que, quanto maior fosse a diferença entre os valores de PCPS entre diferentes sítios, maior seria a distância filogenética entre as espécies que compõem tais sítios.

Dados espaciais

Utilizamos como ponto de partida as coordenadas geográficas (latitude e longitude) obtidas do centro de cada sítio. Aplicamos então o método de Mapas de Autovetores de Moran (MEM), que consiste na geração de autovetores que maximizam a autocorrelação espacial quantificada pelo índice I de Moran a partir da diagonalização de uma matriz espacial ponderada (SWM - *Spatial Weighting Matrix*) (Dray et al. 2006; Bauman et al. 2018). Os MEMs são capazes de capturar a estrutura espacial de dados ecológicos em diferentes escalas e intensidades, podendo ser utilizados como covariáveis em modelos de regressão ou modelos canônicos, por exemplo (Dray et al. 2006), constituindo uma técnica eficiente para controlar e quantificar a estrutura espacial em tais modelos (Peres-Neto e Legendre 2010). Geramos autovetores espaciais a partir de 21 diferentes tipos de SWM (Bauman et al. 2008) utilizando a função *listw.candidates* do pacote *adespatial* (Dray et al. 2018).

Dados ambientais

Para cada sítio obtivemos 70 variáveis ambientais por meio da compilação de: a) 19 camadas bioclimáticas de temperatura e precipitação do banco de dados *CHELSA* (Karger et al. 2017); b) seis variáveis de umidade relativa do ar do *CLIMOND* (Kriticos et al. 2012); c) três variáveis de radiação solar, três variáveis de pressão de vapor de água e três variáveis de velocidade do vento do *WorldClim 2.0* (Fick e Hijmans 2017); d) três variáveis de cobertura de nuvens do *CRU-TS v3.10.01 Historic Climate Database for GIS* (<http://www.cgiar-csi.org/data/uea-cru-ts-v3-10-01-historic-climate-database>); e) seis variáveis de relevo e topografia, sendo o índice de umidade topográfica obtido do *ENVIREM - ENVironmental Rasters for Ecological Modeling* (Title e Bemmels 2018); o modelo de relevo global obtido do *UNEP/GEODATA* (<http://geodata.grid.unep.ch/results.php>), a altitude obtida do *CGIAR-CSI* (2006), a orientação de vertente e a inclinação do terreno obtidas por meio do pacote ‘raster’ (Hijmans e van Etten 2014) do R; f) sete variáveis de evapotranspiração, seis das quais evapotranspiração potencial, obtidas do *Global Aridity and PET Database* (Trabucco e Zomer 2009) e do *ENVIREM*, e uma, evapotranspiração real (obtida do *Global High-Resolution Soil-Water Balance*; Trabucco e Zomer 2010); e g) índice de aridez, obtida do *Global Aridity and PET Database*; e h) 13 variáveis de solos, sendo 10 (densidade aparente, argila, partículas grossas, areia, silte, profundidade até o horizonte R,

probabilidade de ocorrência do horizonte R, conteúdo de carbono, pH em água e capacidade de troca catiônica) do *SoilGrids* (Hengl et al. 2014) e as demais (estresse hídrico do solo máximo, médio e mínimo), do *Global High-Resolution Soil-Water Balance*.

Para todas essas variáveis utilizamos 10 km de resolução. Essa resolução foi utilizada por ser congruente com a precisão do *NeoTropTree*, uma vez que os dados de registros de ocorrência de organismos utilizados nesta base de dados, particularmente aqueles obtidos de plataformas *online*, não são habitualmente tão precisos quanto ~1km.

De posse dessas variáveis, obtivemos os autovetores ambientais aplicando o método de Agrupamento Hierárquico de Variáveis no pacote *ClustOfVar* (Chavent et al. 2017). Esse método agrupa as variáveis fortemente relacionadas entre si e, portanto, trazem a mesma informação (Chavent et al. 2012). Nessa etapa, definimos o número de grupos estatisticamente consistentes no dendrograma usando a função “*stability*” do pacote *ClustOfVar* (curva *bootstrap*; Efron 1979). Esse número foi definido como 10 (Figura 1).

Em seguida, submetemos cada um desses grupos a uma análise de componentes principais (PCA) e retivemos o primeiro componente para ser utilizado como variável sintética das variáveis do respectivo grupo (Chavent et al. 2012). Como cada *cluster* resultou de uma PCA independente certificamo-nos de que os *clusters* resultantes não se mostravam colineares entre si, ou seja, que apresentavam fator de inflação da variância (VIF) inferior a 10 (Borcard et al. 2011). Isso foi possível quando a função “*vifcor*” do pacote *usdm* (Naimi 2017) sugeriu a retirada do Cluster 1 do modelo. Essa função analisa par a par as correlações entre variáveis e, quando necessário, exclui aquela que possui o maior VIF.

Modelando a influência dos preditores filogenéticos, espaciais e ambientais sobre a variação florística

Construímos modelos independentes para os preditores filogenéticos (X), espaciais (W) e ambientais (Z), todos com base na Análise de Redundância Canônica baseada em transformação (tb-RDA) do pacote *vegan* (Oksanen et al. 2018). Para a tb-RDA, a matriz Y (ocorrência registrada de espécies por sítio) foi previamente submetida à transformação de Hellinger (Legendre e Gallagher 2001). Cada componente (X, W e Z) foi submetido à seleção progressiva conforme proposto por Blanchet et al. (2008).

No caso das variáveis espaciais, como diferentes matrizes espaciais (SWM; ver acima) podem ser utilizadas e a escolha da SWM para cada conjunto de dados é uma etapa crítica na modelagem ecológica (e.g., Griffith 2017), otimizamos a seleção da matriz conforme proposto por Bauman et al. (2018). Aqui, escolhemos o SWM que selecionou progressivamente o conjunto de variáveis mais ajustado a Y . Bauman et al. (2018) testaram e compararam os métodos mais comuns de seleção de autovetores e concluíram que a abordagem com seleção progressiva (com critério de dupla parada de Blanchet et al. 2008 após testar a significância do modelo global) é a mais adequada quando se deseja descrever padrões com a maior precisão possível. Assim, cada SWM foi inicialmente submetido a um teste global de análise de variância - ANOVA (i.e., contendo todas as variáveis candidatas), corrigindo os valores p de acordo com o número de SWMs testados (correção de *Sidak*). Um teste global de ANOVA também foi aplicado às variáveis ambientais e filogenéticas. Caso o teste global não fosse significativo, a seleção progressiva não seria realizada (ver também Blanchet et al. 2008).

De posse dos modelos selecionados, efetuamos a partição da variância resultante da explicação de cada um (R^2 ajustado) sobre a matriz de ocorrência de espécies (Y). Para isso, utilizamos a Randomização Espectral de Moran (MSR) proposta por Clappe et al. (2018) no pacote *adespatial*. Embora inicialmente a MSR tenha sido desenvolvida para variáveis espaciais, é possível ampliá-la para lidar com dados estruturados filogeneticamente (Braga et al. 2018). Essa nova abordagem de randomização fornece controle mais efetivo sobre as taxas de erro do tipo I e deve ser usada em estudos que abordam autocorrelações espaciais e filogenéticas (Braga et al. 2018). Neste método, as permutações padrão são substituídas por randomizações restritas, de modo que a distribuição da estatística sob a hipótese nula é construída com restrições adicionais para preservar as estruturas filogenéticas e espaciais dos dados observados. O algoritmo MSR decompõe a variância de uma variável espacial em $n - 1$ autovetores de uma matriz de pesos espaciais, sendo n o número de locais, todos usados para reproduzir a estrutura subjacente dos dados (Wagner e Dray 2015). Para a execução da MSR, geramos um objeto da classe *orthobasis*, o qual é necessário para criar repetições MSR apresentando estruturas filogenéticas e espaciais semelhantes. Assim, o método MSR gera características aleatórias que preservam a estrutura de autocorrelação filogenética original, sendo independente da distribuição das espécies (Clappe et al. 2018). A rotina

para partição de variância com três componentes explicatórios simultâneos acoplado ao método MSR é inédita e está disponível no Material Suplementar 1.

Efetuamos as análises acima para toda a região de estudo e, individualmente, para cada tipo de vegetação discriminado na Tabela 2. Esses tipos de vegetação foram considerados *proxies* dos diferentes habitats ocorrentes ao longo da transição (Passos et al. 2018). Em todos os testes aplicados neste trabalho, adotamos o nível de significância de 5%.

Resultados

O modelo contendo as variáveis filogenéticas, espaciais e ambientais selecionadas (modelo retido) explicou 20.83% da variação florística ao longo da transição Cerrado-Amazônia. Contudo, ao ser retirado o componente filogenético, a explicação do modelo retido caiu para 9.82%. O modelo retido foi composto por 22 dos 86 filtros que sumarizam as variáveis filogenéticas, por nove dos 86 filtros que sumarizam as variáveis espaciais e por seis dos 10 filtros que sumarizam as variáveis ambientais.

Quando considerados os habitats individualmente, os modelos contendo as variáveis filogenéticas, espaciais e ambientais selecionadas explicaram 27.1%, 19.8% e 16.4% da variação na composição de espécies (daqui em diante, variação florística) para Floresta Pluvial, Floresta Estacional e Floresta Ripícola, respectivamente (Figura 2). Já para os habitats savânicos, os modelos contendo os três componentes citados acima apresentaram uma menor explicação da variação florística em relação às florestas, sendo 11.4% para o Cerrado e 10.3% para o Cerrado Rupícola (Figura 2). Ao ser retirado o componente filogenético, a explicação dos modelos retidos caiu substancialmente em todos os habitats analisados, independentemente de serem florestais ou savânicos. Assim, sem o componente filogenético os modelos citados acima explicaram 11.3%, 9.58%, 10.38% da variação florística para Floresta Pluvial, Floresta Estacional e Floresta Ripícola, respectivamente. Para as savanas, os modelos sem o componente filogenético explicaram 9.35% para o Cerrado e 6.95% para o Cerrado Rupícola.

Quando considerados os habitats individualmente, a partição de variância apontou maior contribuição das variáveis filogenéticas em todos os casos (Figura 2). A Floresta Pluvial (13.8%) teve a maior contribuição filogenética e o Cerrado Rupícola, a menor contribuição (5.68%). Ao analisar essa contribuição em conjunto, a filogenia

apresentou maior contribuição nos habitats florestais (~21%) em relação aos savânicos (~11%) (Figura 3, b e c).

Por outro lado, a proporção da fração compartilhada entre o conjunto total de preditores (filogenia, espaço e ambiente) foi maior nas savanas (10%) em relação às florestas (3%) (Figura 3). Já a fração compartilhada entre filogenia e espaço não diferiu entre os habitats florestais e savânicos. No entanto, o componente espacial teve uma maior explicação para as savanas (2.48% para o Cerrado e 4.21% para o Cerrado Ripícola) em relação às florestas (2.37% para a Floresta Pluvial, 1.70% para a Floresta Estacional e 1.06% para a Floresta Ripícola). O compartilhamento entre os componentes espacial e ambiental teve contribuição semelhante (ambos, 3%) entre habitats florestais e savânicos. O componente ambiental explicou apenas 1% da variação na composição de espécies tanto para a Transição como um todo como para os habitats florestais e savânicos. No entanto, em todas as análises a maior fração foi atribuída à fração não explicada (resíduos).

Discussão

Nossos resultados apontam que a filogenia exerce um papel fundamental sobre os padrões de variação na composição de espécies arbóreas da Transição entre os maiores domínios fitogeográficos neotropicais, Cerrado e Amazônia. Tendo em vista essa influência, acreditamos que a magnitude da diferença na composição de espécies entre os sítios é, em boa medida, afetada por processos evolutivos, havendo, portanto, autocorrelação filogenética superior ao esperado por processos aleatórios. Assim, a filogenia influencia a sobreposição de nicho e, conseqüentemente, a capacidade de coexistência das espécies. Embora a relação entre divergência e distância filogenética seja obscurecida quando as taxas evolutivas entre as espécies são rápidas (Diniz-Filho et al. 2012), a compreensão das relações filogenéticas entre os organismos proporciona um novo paradigma para o entendimento da ecologia evolutiva de características funcionais (Diniz-Filho et al. 2012), de espécies (Losos 2008) e de comunidades (Tedersoo et al. 2013). Ainda que diferentes composições de comunidades sejam influenciadas por diferentes conjuntos de variáveis (Cottenie 2005, Beisner et al. 2006, Nabout et al. 2009), nossos resultados revelam o predomínio da explicação filogenética. Em outras palavras, podemos afirmar que a interpretação dos padrões de variação na composição

de espécies de comunidades não é possível sem considerar as relações evolutivas das espécies constituintes.

Nossos resultados fornecem evidências de que o componente filogenético possui grande poder preditivo sobre a variação florística das comunidades arbóreas da Transição Cerrado-Amazônia como um todo e em seus variados habitats, sejam eles savânicos ou florestais, sobre solo profundo ou raso e sob influência ou não de cursos de água. Embora houvesse variações nas porcentagens de explicação desse componente nas diferentes escalas analisadas, a filogenia foi um componente de elevada capacidade preditiva dos padrões de variação florística em todas as nossas análises, sem exceção, o que, de fato, sustenta a nossa primeira hipótese. Nossos resultados revelam que muitos padrões podem ser explicados com base nas linhagens evolutivas da comunidade e, de certa forma, esses achados superam a limitação dos estudos em ecologia de comunidades, que, em geral, se baseiam na interpretação de processos com base apenas em mecanismos contemporâneos (Cottenie 2005; López-Martínez et al. 2013). Assim, nossa abordagem possui previsões e ferramentas adicionais que possibilitam melhorar nossa compreensão sobre os processos que moldam as comunidades ecológicas.

A forte influência da filogenia na variação da composição de espécies pode estar relacionada ao compartilhamento de espécies entre domínios fitogeográficos, o que tornaria a Transição um ecossistema ainda mais singular em termos ecológicos e evolutivos. Em ambientes transicionais, como a região de contato Cerrado-Amazônia, o compartilhamento de espécies entre domínios fitogeográficos produz elevada diversidade beta (Françoso et al. 2016). Essa hipótese é congruente com os achados de Huang et al. (2014), que encontraram forte correlação entre a história evolutiva das espécies e diversidade beta, embora a investigação desses autores tivesse ocorrido apenas em ambientes florestais. Dessa forma, ressaltamos a importância de se considerar a distância filogenética com um *proxy* para a magnitude das diferenças evolutivas esperadas entre quaisquer duas espécies que compõem uma comunidade (Cavender-Bares et al. 2009). Apesar da inclusão do componente filogenético neste estudo e o fato de muitos estudos demonstrarem relações entre a composição de espécies e variáveis espaciais e/ou ambientais, somente esses fatores não explicam todas as variações observadas na composição de espécies. Disso decorre que a maior fração dessas variações foi atribuída aos resíduos (fração não explicada). A grande proporção de variação inexplicada é comumente observada (por exemplo, Legendre et al. 2009) e

pode estar relacionada a eventos não mensurados e/ou processos envolvendo variáveis ambientais que não foram analisadas.

Nossos resultados mostram que a filogenia e o ambiente não exercem papel semelhantes sobre os padrões de variação florística. No entanto, exercem um papel mais forte que o componente espacial, sendo, em parte, contrários à nossa segunda hipótese. A baixa explicação do ambiente pode estar relacionada à escala espacial de nosso estudo, tendo em vista que a comunidade é influenciada por processos que atuam em diversas escalas espaço-temporais (Chesson 2000). Nesse sentido, estudos relatam que o efeito do ambiente tende a ser mais forte em escalas espaciais maiores (Wiens e Donoghue 2004). Já em menores escalas, o conjunto de espécies, em geral, pertence a um pool de espécies regionais que tende a ser limitado por processos históricos, dentre os quais aqueles de natureza evolutiva (Emerson e Gillepsie 2000, Pavoine e Bonsall 2011). Uma hipótese alternativa à mencionada acima seria a falta de relação entre severidade ambiental e estrutura filogenética das comunidades, pois somente é razoável esperar forte ação do ambiente na composição de espécies quando os filtros abióticos são evidentes (HilleRisLambers et al. 2012).

Em relação ao fato de o componente filogenético representar a maior fração de explicação das variações florísticas em relação às variáveis ambientais e espaciais, nossos resultados demonstram que os habitats florestais e savânicos apresentam respostas similares. Entretanto, a filogenia explica em maior intensidade os padrões florísticos nos habitats florestais em relação aos savânicos. Este resultado pode ser explicado pelo fato de que as fitofisionomias florestais apresentam maior diversidade filogenética quando comparadas às fitofisionomias savânicas (Pereira et al. dados não publicados), o que suporta nossa terceira hipótese. Além disso, diversos estudos apontam para o fato dos habitats florestais (especificamente, nas florestas tropicais) apresentarem estruturas filogenéticas agrupadas; esse padrão agregado tem sido associado à Teoria de Conservadorismo de Nicho, no qual as espécies tendem a se manter na proximidade de sua origem (Webb et al. 2002). Conforme predito por essa Teoria, a história evolutiva das espécies pode ser determinante para a compreensão da formação de assembleias vegetais (Gastauer e Meira-Neto 2014). Note que essa previsão não leva em consideração que as formações savânicas se caracterizam por uma camada herbácea com predominância de gramíneas e por uma camada lenhosa que varia de 3-5m de altura, com cobertura arbórea de 10 a 60% (Staver et al. 2011).

Considerando que o nosso estudo não incluiu o componente herbáceo, qualquer conclusão sobre as fitofisionomias savânicas requer cautela. O fato de o componente espacial mostrar uma explicação maior na variação florística para os habitats savânicos pode estar associado ao fato desse subtipo vegetacional apresentar composição florística distinta dos outros tipos de habitats do Cerrado, possuindo flora típica e com particular endemismo (Harley 1995).

A principal contribuição do nosso estudo foi mostrar a importância de incorporar a história evolutiva das espécies em investigações sobre comunidades transicionais, uma vez que a magnitude das relações de parentesco das espécies parece influenciar expressivamente a composição das comunidades. Nesse sentido, o presente estudo representa uma nova contribuição para a compreensão dos principais padrões responsáveis por determinar a variação na composição de espécies arbóreas em transições biogeográficas. Além disso, nossos achados evidenciam que a filogenia foi o principal componente modulador da variação na composição da flora arbórea da Transição, fato que lança luz sobre previsões mais robustas acerca do entendimento das comunidades ecológicas e ressalta a importância de se incorporar as relações filogenéticas das espécies nos estudos ecológicos. Essa abordagem é a primeira realizada para ambientes transicionais e pode trazer contribuições inéditas não somente para a compreensão sobre os padrões de variação florística em comunidades arbóreas, mas também para a formulação de hipóteses sobre a biologia evolutiva dos mais diversos grupos biológicos, levando a uma maior compreensão e melhor interpretação de quais fatores estão mais ou melhor relacionados às variações na composição de espécies em comunidades naturais.

Referências

- Abouheif, E., 1999. A method for testing the assumption of phylogenetic independence in comparative data. *Evol. Ecol. Res.* 1, 895–909.
- Ackerly, D.D., 2003. Community Assembly, Niche Conservatism, and Adaptive Evolution in Changing Environments. *Int. J. Plant Sci.* 164, S165–S184. <https://doi.org/10.1086/368401>
- Ackerly, D.D., 2003. Community Assembly, Niche Conservatism, and Adaptive Evolution in Changing Environments. *Int. J. Plant Sci.* 164, S165–S184. <https://doi.org/10.1086/368401>
- Ab' Sáber, A. 2003. Os Domínios de Natureza no Brasil, 1st ed. São Paulo.

- Bauman, D., Drouet, T., Dray, S., Vleminckx, J., 2018. Disentangling good from bad practices in the selection of spatial or phylogenetic eigenvectors. *Ecography* (Cop.). 41, 1638–1649. <https://doi.org/10.1111/ecog.03380>
- Beisner, B.E., Peres-Neto, P.R., Lindström, E.S., Barnett, A., Longhi, M.L., 2006. The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* 87, 2985–2991. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- Blanchet, F.G., Legendre, P., Borcard, D., 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89, 2623–2632. <https://doi.org/10.1890/07-0986.1>
- Braga, J., Braak, C.J.F., Thuiller, W., Dray, S., 2018. Integrating spatial and phylogenetic information in the fourth-corner analysis to test trait–environment relationships. *Ecology* 99, 2667–2674. <https://doi.org/10.1002/ecy.2530>
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D.D., Baum, D.A., Bazzaz, F.A., 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *Am. Nat.* 163, 823–43. <https://doi.org/10.1086/386375>
- Chase, M.W., Christenhusz, M.J.M., Fay, M.F., Byng, J.W., Judd, W.S., Soltis, D.E., Mabberley, D.J., Sennikov, A.N., Soltis, P.S., Stevens, P.F., Briggs, B., Brockington, S., Chautems, A., Clark, J.C., Conran, J., Haston, E., Möller, M., Moore, M., Olmstead, R., Perret, M., Skog, L., Smith, J., Tank, D., Vorontsova, M., Weber, A., 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J. Linn. Soc.* 181, 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Chesson, P., 2000. General Theory of Competitive Coexistence in Spatially-Varying Environments. *Theor. Popul. Biol.* 58, 211–237. <https://doi.org/10.1006/TPBI.2000.1486>
- Cianciaruso, M.V., Silva, I.A., Batalha, M.A., 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotrop.* 9, 93–103. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032009000300008>
- Clappe, S., Dray, S., Peres-Neto, P.R., 2018. Beyond neutrality: disentangling the effects of species sorting and spurious correlations in community analysis. *Ecology* 99, 1737–1747. <https://doi.org/10.1002/ecy.2376>
- Cornwell, W.K., Schwilk, D.W., Ackerly, D.D., 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87, 1465–1471. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- Cottenie, K., 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol. Lett.* 8, 1175–1182. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x>
- Cottenie, K., 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol. Lett.* 8, 1175–1182. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x>

- Desdevises, Y., Legendre, P., Azouzi, L., Morand, S., 2003. Quantifying phylogenetically structured environmental variation. *Evolution* (N. Y). 57, 2647–2652. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb01508.x>
- Diniz-Filho, J.A.F., de Sant’Ana, C.E.R., Bini, L.M., 1998. An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution* (N. Y). 52, 1247–1262. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb02006.x>
- Diniz-Filho, J.A.F., Siqueira, T., Padial, A.A., Rangel, T.F., Landeiro, V.L., Bini, L.M., 2012. Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. *Oikos* 121, 201–210. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19563.x>
- Dray, S., Legendre, P., Peres-Neto, P.R., 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecol. Modell.* 196, 483–493. <https://doi.org/10.1016/J>
- Duarte, L.D.S., Prieto, P. V., Pillar, V.D., 2012. Assessing spatial and environmental drivers of phylogenetic structure in Brazilian *Araucaria* forests. *Ecography* (Cop.). 35, 952–960. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07193.x>
- Françoso, R.D., Haidar, R.F., Machado, R.B., Françoso, R.D., Haidar, R.F., Machado, R.B., 2016. Tree species of South America central savanna: endemism, marginal areas and the relationship with other biomes. *Acta Bot. Brasilica* 30, 78–86. <https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0244>
- Gastauer, M., Geobotanica, J.M.-N.-F., 2014, undefined, n.d. Interactions, environmental sorting and chance: phylostructure of a tropical forest assembly. Springer.
- Gastauer, M., Meira Neto, J.A.A., 2017. Updated angiosperm family tree for analyzing phylogenetic diversity and community structure. *Acta Bot. Brasilica* 31, 191–198. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0306>
- Gastauer, M., Meira-Neto, J.A.A., 2016. An enhanced calibration of a recently released megatree for the analysis of phylogenetic diversity1. Gastauer M, Meira-Neto JAA. An enhanced calibration of a recently released megatree for the analysis of phylogenetic diversity. *Brazilian J Biol.* 2016;76(. *Brazilian J. Biol.* 76, 619–628. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.20814>
- Huang, J.-X., Zhang, J., Shen, Y., Lian, J., Cao, H., Ye, W., Wu, L., Bin, Y., 2014. Different Relationships between Temporal Phylogenetic Turnover and Phylogenetic Similarity and in Two Forests Were Detected by a New Null Model. *PLoS One* 9, e95703. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095703>
- Kottek, M., J. Grieser, C. Beck, B. Rudolf, and F.R., 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>

- Kraft, N.J.B., Cornwell, W.K., Webb, C.O., Ackerly, D.D., 2007. Trait Evolution, Community Assembly, and the Phylogenetic Structure of Ecological Communities, *Am. Nat.*
- López-Martínez, J.O., Hernández-Stefanoni, J.L., Dupuy, J.M., Meave, J.A., 2013. Partitioning the variation of woody plant β -diversity in a landscape of secondary tropical dry forests across spatial scales. *J. Veg. Sci.* 24, 33–45. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01446.x>
- Lord, J., Leishman, M.W. e M., n.d. Tamanho de Semente e Filogenia em Seis Floras Temperadas: Constrangimentos, Conservadorismo de Nicho e Adaptação. *O Nat. Am.* <https://doi.org/10.2307/2463112>
- Losos, J.B., 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecol. Lett.* 11, 995–1003. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x>
- McCain, C.M., 2009. Global analysis of bird elevational diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 18, 346–360. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00443.x>
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., 2010. Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 174–184. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00506.x>
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S., Borcard, D., 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87, 2614–2625. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- Ricklefs, R.E., 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecol. Lett.* 7, 1–15. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00554.x>
- Ricklefs, R.E., n.d. Disintegration of the Ecological Community American Society of Naturalists Sewall Wright Award Winner Address *. <https://doi.org/10.1086/593002>
- Riffith, D.A.A.G., 2006. Spatial Modeling in Ecology : The Flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Wiley Online Libr.* 87, 2603–2613. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- Smith, T.B., Kark, S., Schneider, C.J., Wayne, R.K., Moritz, C., 2001. Biodiversity hotspots and beyond: the need for preserving environmental transitions. *Trends Ecol. Evol.* 16, 431. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02201-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02201-7)
- Swenson, N.G., 2013. The assembly of tropical tree communities - the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography (Cop.)*. 36, 264–276. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.00121.x>

Title, P., Ecography, J.B.-, 2018, U., n.d. Title & Bemmels 2018 ENVIREM - an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling.pdf. Wiley Online Libr.

Tabelas

Tabela 1: Número de sítios e espécies para os diferentes habitats encontrados ao longo da transição Cerrado-Amazônia.

Habitats	Tipo de Habitat	Nº de sítios	Nº de espécies
Floresta Pluvial	Floresta	04	515
Floresta Estacional	Floresta	26	692
Floresta Ripícola	Floresta	17	389
Cerrado	Savana	25	535
Cerrado Rupícola	Savana	15	344
<i>Total</i>	-	87	2475

Figuras

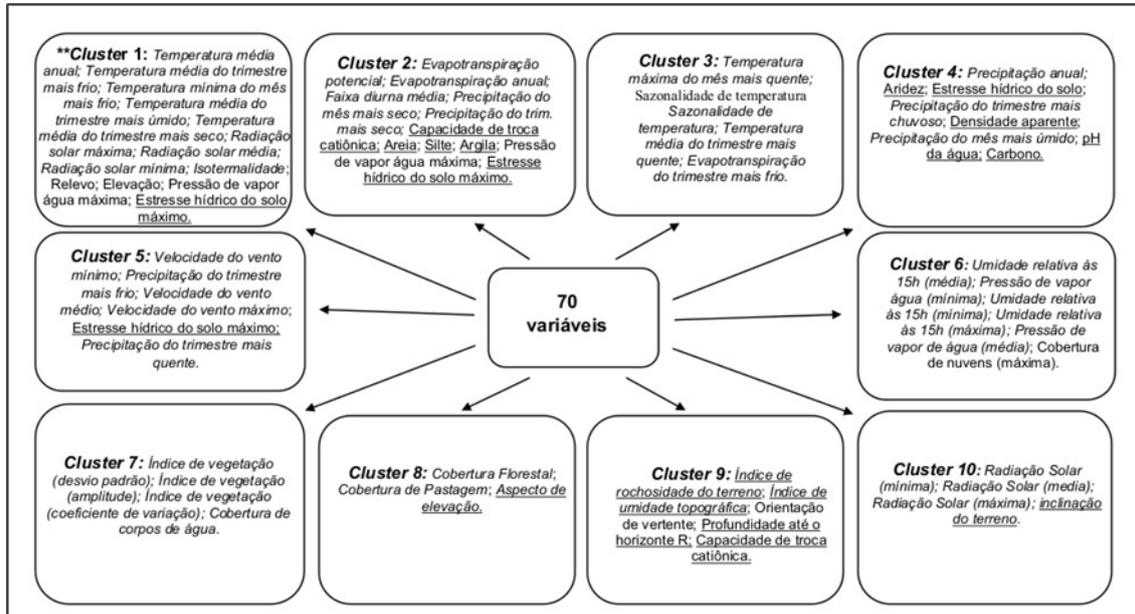


Figura 1: Clusters obtidos pelo método de Agrupamento Hierárquico de Variáveis aplicado a 70 variáveis ambientais em 87 sítios da transição Cerrado-Amazônia. Variáveis em negrito: bioclimáticas; em itálico: cobertura de vegetação; sublinhadas: solos; em itálico e sublinhadas: relevo e topografia.

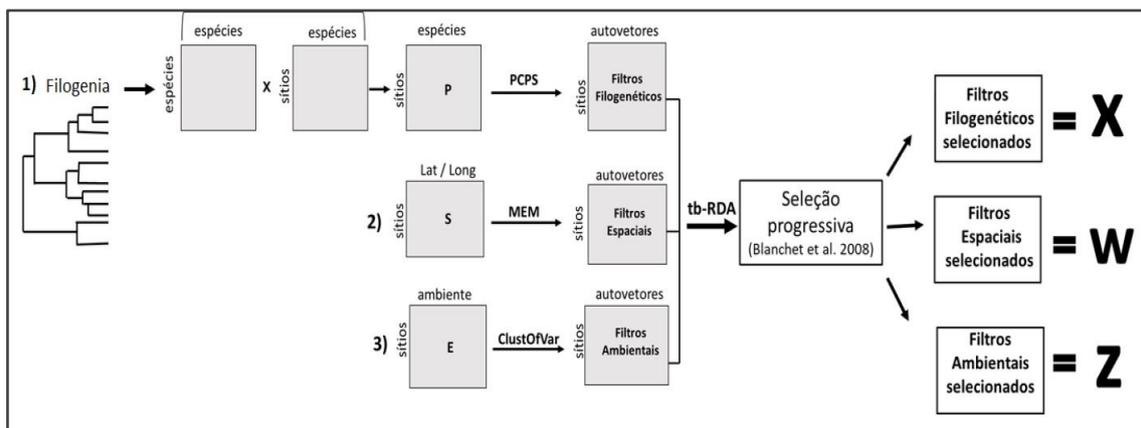


Figura 2: Diagrama esquemático representando o procedimento realizado para obtenção das matrizes X (filogenia), W (espaço) e Z (ambiente) para 87 sítios da transição Cerrado-Amazônia. PCPS: Coordenadas Principais de Estrutura Filogenética; MEM: Mapas de Autovetores de Moran; ClustOfVar: Agrupamento Hierárquico de Variáveis.

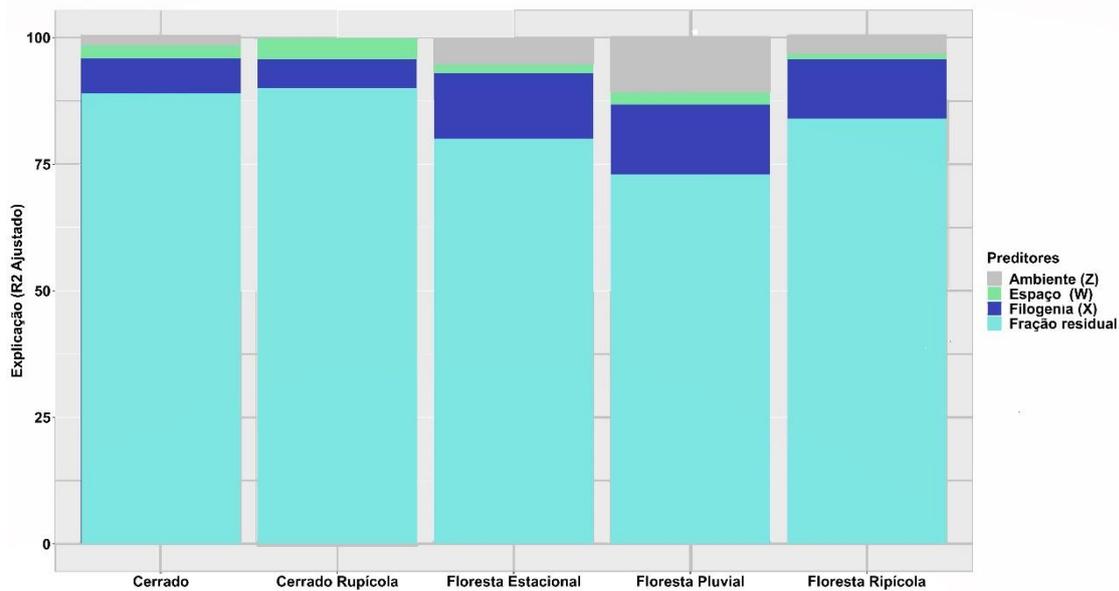


Figura 3. Partição de variância obtida por meio de Análise de Redundância Canônica baseada em transformação (tb-RDA) em diferentes habitats da Transição Cerrado-Amazônia, usando como matriz resposta (Y) a ocorrência registrada de espécies por sítio submetida à transformação de Hellinger e, como preditores, o conjunto selecionado de variáveis filogenéticas, espaciais e ambientais.

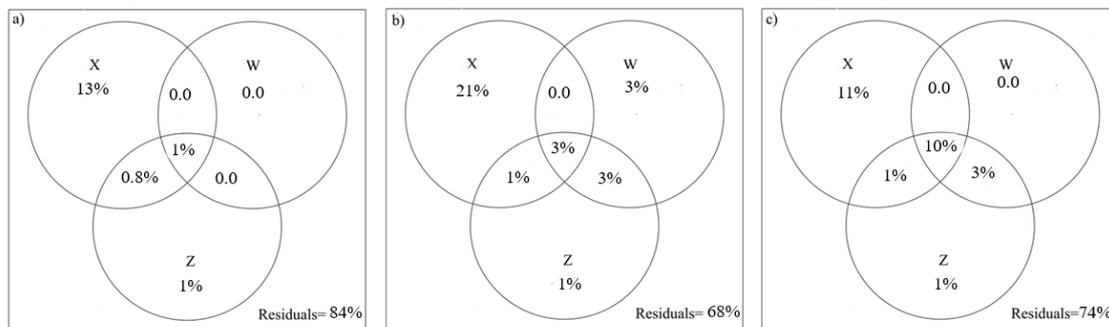


Figura 4: Porcentagem explicada (R^2 ajustado) de variação na composição de espécies arbóreas pelos preditores filogenético (X), espacial (W) e ambiental (Z) para a toda a Transição Cerrado-Amazônia (a) e, separadamente, para os habitats florestais (b) e savânicos (c). Diagramas cujo valor somado não totalizam 100% devem-se a arredondamentos nas casas decimais.

CONCLUSÕES GERAIS

Há ainda muitas questões sobre os principais fatores que determinam a diversidade e a estrutura filogenética de comunidades arbóreas distribuídas por distintos tipos de vegetação ao longo da Transição Cerrado-Amazônia, bem como também há uma escassez de estudos acerca da variação florística dessa região. Neste estudo nós fizemos a primeira tentativa de analisar a estrutura e a diversidade filogenéticas e entender os processos responsáveis por esta estruturação. Além disso, nosso trabalho fornece uma nova abordagem que possibilita um melhor entendimento dos padrões de variação florística da região. Ainda, fornecemos subsídios para implementação de novas áreas de proteção na região, tendo em vista que seria aconselhável adotar estratégias de conservação que privilegiassem reservas contendo o maior valor de diversidade filogenética ou a maior diversidade biológica possível. Seguindo esse raciocínio, embora haja avanços em relação às áreas de proteção, o cenário atual reflete falhas na proteção de áreas importantes para a conservação da diversidade biológica.

O nosso estudo pode fornecer suporte para futuras discussões de implicações para políticas de conservação da biodiversidade na transição Cerrado-Amazônia, tendo em vista o crescente uso de análises filogenéticas de comunidades como ferramenta para a elaboração de estratégias que visem minimizar a perda da história evolutiva. Os padrões gerais encontrados ao longo da Transição e nos diferentes tipos de vegetação refletem a influência da filogenia na variação da composição de espécies e traz contribuições promissoras não somente para a compreensão sobre os padrões de variação florística em comunidades de arbóreas da Transição Cerrado-Amazônia, mas para melhor compreensão dos padrões de variação de qualquer comunidade ecológica.