SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

PADRÕES DE VARIAÇÃO DA DIVERSIDADE FILOGENÉTICA EM COMUNIDADES ARBÓREAS DO BRASIL

Islandia Silva Pereira

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor(a) em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Pedro Vasconcellos Eisenlohr
Coorientador: Prof. Dr. Danilo Rafael Mesquita Neves

Nova Xavantina-MT
Novembro, 2024

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

PADRÕES DE VARIAÇÃO DA DIVERSIDADE FILOGENÉTICA EM COMUNIDADES ARBÓREAS DO BRASIL

Islandia Silva Pereira

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor(a) em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Pedro Vasconcellos Eisenlohr
Coorientador: Prof. Dr. Danilo Rafael Mesquita Neves

Nova Xavantina-MT
Novembro, 2024

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES)

This study was partially funded by CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brazilian Ministry of Education)

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Daniela Fernanda de Oliveira Matos – CRB 1/ 3075

Pereira, Islandia Silva.

P436p Padrões de Variação da Diversidade Filogenética em Comunidades Arbóreas do Brasil / Islandia Silva Pereira – Alta Floresta, 2025.

75 f.; il.

Tese (Doutorado em Ecologia e Conservação). Universidade do Estado de Mato Grosso, Campus de Nova Xavantina, 2025.

Orientador: Prof. Dr. Pedro Vasconcellos Eisenlohr.

Coorientador: Prof. Dr. Danilo R. Mesquita Neves.

1. Biodiversidade. 2. Biomas - Conservação. 3. Diversidade Filogenética – Variação Florística. I. Título.

CDD 577

TERMO DE APROVAÇÃO

PADRÕES DE VARIAÇÃO DA DIVERSIDADE FILOGENÉTICA EM COMUNIDADES ARBÓREAS DO BRASIL

Islandia Silva Pereira

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor(a) em Ecologia e Conservação.

Aprovado em [dia] de [mês por extenso] de [ano].

Banca Examinadora:

_____

Prof. Dr. Nome completo (Orientador(a))
Instituição

_____

Profa. Dra. Nome Completo (Membro titular-Externo)
Instituição

_____

Prof. Dr. Nome completo (Membro titular)
Instituição

_____

Prof. Dr. Nome completo (Membro titular)
Instituição

_____

Prof. Dr. Nome completo (Membro titular)
Instituição

_____

Profa. Dr. Nome Completo (Membro suplente-Externo)
Instituição

_____

Profa. Dra. Nome Completo (Membro suplente)
Instituição

_____

Profa. Dra. Nome Completo (Membro suplente)
Instituição

A João Vitor, meu filho amado, dedico.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de expressar minha gratidão à UNEMAT - Universidade do Estado de Mato Grosso e ao PPGEC - Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, pela oportunidade concedida para a realização do mestrado.

Agradeço à CAPES - Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pelo suporte financeiro com a bolsa de estudos.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Pedro V. Eisenlohr, por todo o suporte e direcionamento ao longo desse percurso. Sua acessibilidade, paciência em esclarecer questões e dedicação em compartilhar seus conhecimentos, tanto nas disciplinas quanto na rotina do laboratório, foram essenciais. Sinto-me imensamente grata por ter tido a honra de ser orientada por alguém que admiro tanto como profissional e, ainda mais, como pessoa. Suas contribuições foram cruciais na minha formação, e o incentivo foi inestimável.

Ao meu coorientador, Prof. Dr. Danilo Rafael Mesquita Neves, por todo suporte e direcionamento ao longo desse percurso, pela atenção e valiosa contribuição, especialmente nas fases de revisão do trabalho.

Aos docentes e colaboradores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação (PPGEC/UNEMAT).

Aos colegas do PPGEC/2020, por toda a amizade, em especial a amiga Samiele Domingues Camargo e Karla Monique, pelos momentos de conversas, apoio e descontração.

À equipe do Laboratório de Ecologia (LabEc), em especial, à Luciene Castuera, Domingos Lucas Santos, Mônica Cupertino e Sandra Gallo pela convivência diária, trocas de conhecimento, auxílio em análises, discussões científicas e pelos momentos de leveza e diversão.

Aos meus familiares, por sempre acreditarem e me apoiarem nessa trajetória, especialmente minha mãe, Maria do Carmo, pelas orações e apoio incondicional. Às minhas irmãs pelo incentivo e ao meu esposo Marcos, pelo amor, compreensão e incentivo constantes.

Aos meus amigos que me acolheram e proporcionaram momentos de conversas, apoio e leveza. Obrigada pela amizade de cada um: à Loana Araújo, ao João Carlos Pires Oliveira e, em especial, à Cleide Carnicer pelas inúmeras trocas de incentivo e apoio.

Ao meu filho João Vitor, por me mostrar o significado do amor incondicional.

Agradeço aos membros da banca de avaliação da qualificação, Prof.ª Drª Vanessa Leite Rezende e Prof. Dr. João Augusto Alves Meira-Neto, pelo tempo e dedicação destinados a melhorar este trabalho.

Aos membros da banca de avaliação da defesa, Prof. Dr. João Augusto Alves Meira-Neto, Prof.ª Drª Vanessa Pontara, Prof. Dr. Paulo Sergio Morandi, Prof.ª Drª Leticia Gomes dos Santos, agradeço o tempo e o empenho dedicados a aprimorar este trabalho.

Por fim, a todos que, de alguma forma, contribuíram para a conclusão de mais essa etapa da minha vida, deixo o meu mais sincero agradecimento.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL 1

2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS DA INTRODUÇÃO GERAL 4

CAPÍTULO 1: *NÃO É O AMBIENTE NEM O ESPAÇO, E SIM A FILOGENIA, QUE MELHOR EXPLICA A VARIAÇÃO NA COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES ARBÓREAS DO BRASIL* 6

1. INTRODUÇÃO 8

2. MATERIAL E MÉTODOS 10

2.1. Área de estudo 10

3. RESULTADOS 18

4. DISCUSSÃO 21

5. CONCLUSÃO 26

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 27

8. ANEXOS 35

CAPÍTULO 2: *PADRÕES FILOGENÉTICOS DE COMUNIDADES ARBÓREAS: IMPLICAÇÕES PARA A CONSERVAÇÃO BIOLÓGICA DOS BIOMAS TROPICAIS* 36

1. INTRODUÇÃO 38

2. MATERIAL E MÉTODOS 40

3. RESULTADOS 45

4. DISCUSSÃO 50

5. CONCLUSÃO 54

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 56

7. ANEXOS 61

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1. Localização dos 3.959 sítios do NTT que compõem nossas unidades amostrais nos diferentes biomas do território brasileiro. Cada sítio representa um inventário das plantas lenhosas que não se apoiam em outras plantas e atingem ≥ 3 mts de altura e derivam de literatura publicada e registros de herbário.....11

Figura 2. Número de sítios, número de ocorrências de espécies por sítios e número de espécies e média (± desvio padrão, DS) para os biomas que constituem o conjunto de dados utilizado no presente estudo.....14

Figura 3. Porcentagem explicada (R^2 ajustado) de variação na composição de espécies arbóreas pelos preditores filogenético (Z), ambiental (X), e espacial (W) para o Brasil.....19

Figura 4. Porcentagem explicada (R^2 ajustado) de variação na composição de espécies arbóreas apenas pelos preditores ambiental (X), e espacial (W) para o Brasil.....20

Figura 5. Partição de variância obtida por meio de Análise de Redundância Canônica baseada em transformação (tb-RDA) para os diferentes biomas do Brasil, 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.....21

Figura 6. Partição de variância obtida por meio de Análise de Redundância Canônica baseada em transformação (tb-RDA) para os diferentes biomas do Brasil, usando como matriz resposta (Y) a ocorrência registrada de espécies por sítio submetida à transformação de Hellinger e, como preditores, o conjunto selecionado apenas de variáveis espaciais e ambientais.....22

CAPÍTULO 2

Figura 1. Localização dos 3.959 sítios do NeoTropTree (Oliveira-Filho et al. 2017) que compõem nossas unidades amostrais nos diferentes biomas do território brasileiro. Cada unidade amostral representa um inventário das plantas lenhosas que não se apoiam em outras plantas e atingem ≥ 3 metros de altura.....40

Figura 2. Gradiente de variação de ses.PD, ses.MPD e ses.MNTD para as 3.959 comunidades arbóreas do Brasil.....44

Figura 3. Gradiente de variação de ses.PD para os biomas do Brasil. Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Pantanal.....46

Figura 4. Valores médios de ses.PD - tamanho padronizado do efeito da Diversidade Filogenética, ses.MPD - tamanho padronizado do efeito da Distância Média Par a Par, ses.MNTD - tamanho padronizado do efeito da Distância Média do Táxon mais Próximo para os diferentes biomas do Brasil.....46

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 2

Tabela 1: Clusters das 70 variáveis ambientais extraídas para os sítios 3.959 sítios pertencentes ao Brasil e obtidas pelo método de agrupamento hierárquico de variáveis.....43

Tabela 2: Valores médios de ses.MPD (tamanho padronizado do efeito da Distância Média Par a Par) e ses.MNTD (tamanho padronizado do efeito da Distância Média do Táxon mais Próximo) com seus respectivos desvios padrão (SD) para os diferentes biomas do Brasil. Valores *p* significativos indicam que a estrutura filogenética difere de zero de acordo com a ANOVA. AMZ = Amazônia, CAA = Caatinga, CER = Cerrado, ATL = Mata Atlântica, PAM = Pampa, PAN = Pantanal.....45

Tabela 3: Média e desvio padrão (entre parênteses) das métricas de diversidade filogenética para os biomas do Brasil. AMZ = Amazônia, CAA = Caatinga, CER = Cerrado, ATL = Mata Atlântica, PAM = Pampa, PAN = Pantanal. Valores de *P* aparecem em negrito quando significativos pela ANOVA.....48

Tabela 4: Significância da relação entre diferentes métricas de diversidade e estrutura filogenéticas e variáveis ambientais sumarizadas em *clusters* para o Brasil, obtida a partir de Modelos de Quadrados Mínimos Generalizados – GLSs. Modelos significativos ($P \leq 0,05$) em negrito.....48

RESUMO GERAL

A compreensão dos mecanismos que moldam a estrutura das comunidades arbóreas tropicais é um dos principais objetivos da ecologia, especialmente em ecossistemas ricos e complexos como os biomas brasileiros. Tradicionalmente, os estudos se concentram nos efeitos do ambiente e da estrutura espacial, mas sem integrar a influência das relações filogenéticas entre espécies. A filogenia oferece uma perspectiva única para desvendar processos ecológicos e evolutivos, especialmente em regiões biodiversas. Aqui, buscamos expandir o entendimento sobre como componentes filogenéticos, ambientais e espaciais interagem e influenciam a variação florística dos diferentes biomas do Brasil. Assim, objetivamos: (1) avaliar a importância relativa de componentes filogenéticos, ambientais e espaciais na variação florística das comunidades arbóreas; (2) investigar a estrutura e a diversidade filogenéticas das comunidades arbóreas entre os biomas, identificando padrões e processos ecológicos subjacentes; e (3) propor recomendações para a conservação das comunidades arbóreas, considerando as particularidades filogenéticas e ecológicas de cada bioma. Utilizamos dados de 9.108 espécies arbóreas em 3.959 sítios do banco de dados NeoTropTree. Construímos autovetores para representar variáveis preditoras (filogenia, ambiente e espaço), usados em modelos de particionamento de variação canônica para avaliar a contribuição de cada componente na variação florística. Analisamos a estrutura e a diversidade filogenéticas das comunidades com métricas filogenéticas para identificar padrões de sobredispersão e agrupamento filogenético nas comunidades de diferentes biomas. Ainda, utilizamos modelos de quadrados mínimos generalizados para avaliarmos a relação entre as métricas filogenéticas e as variáveis ambientais. Nossos resultados mostraram que a filogenia desempenha um papel significativo na variação florística das comunidades arbóreas, com evidências de que as relações de parentesco entre espécies influenciam a estrutura das comunidades. Observamos uma predominância de sobredispersão filogenética em diversos biomas, indicando que as comunidades arbóreas tendem a ser compostas por espécies filogeneticamente distantes. A diversidade de padrões entre biomas, como Mata Atlântica, Pantanal e Amazônia, reforça a importância de considerar especificidades filogenéticas regionais ao desenvolver estratégias de conservação. Esses achados sugerem que incorporar a dimensão filogenética em estudos ecológicos e de conservação é essencial para uma abordagem mais completa e eficaz na preservação da biodiversidade.

Palavras-chave: biodiversidade, biomas, conservação, diversidade filogenética, variação florística.

ABSTRACT

Understanding the mechanisms shaping the structure of tropical tree communities is one of the primary objectives in ecology, especially within rich and complex ecosystems such as Brazil's biomes. Traditionally, studies have focused on the effects of environmental and spatial structure, yet without integrating the influence of phylogenetic relationships between species. Phylogeny offers a unique perspective for uncovering ecological and evolutionary processes, particularly in biodiverse regions. Here, we seek to expand the understanding of how phylogenetic, environmental, and spatial components interact and influence floristic variation across Brazil's biomes. The objectives of this study are: (1) to evaluate the relative importance of phylogenetic, environmental, and spatial components in explaining floristic variation in tree communities; (2) to investigate the phylogenetic structure and diversity of tree communities among biomes, identifying underlying ecological patterns and processes; and (3) to propose recommendations for the conservation of tree communities, considering the phylogenetic and ecological particularities of each biome. We utilised data from 9,108 tree species across 3,959 sites obtained from the NeoTropTree database. Eigenvectors were constructed to represent predictive variables (phylogeny, environment, and space), which were then used in canonical variation partitioning models to assess the contribution of each component to floristic variation. We analysed the phylogenetic structure and diversity of communities through phylogenetic metrics to identify patterns of phylogenetic overdispersion and clustering within different biomes. Additionally, generalised least squares models were applied to evaluate the relationship between phylogenetic metrics and environmental variables. Our findings indicate that phylogeny plays a significant role in floristic variation within tree communities, with evidence that kinship relationships among species influence community structure. A predominance of phylogenetic overdispersion was observed across various biomes, suggesting that tree communities tend to consist of phylogenetically distant species. The diversity of patterns among biomes, such as the Atlantic Forest, Pantanal, and Amazon, underscores the importance of considering regional phylogenetic specificities when developing conservation strategies. These findings suggest that incorporating the phylogenetic dimension into ecological and conservation studies is essential for a more comprehensive and effective approach to biodiversity preservation.

Keywords: biodiversity, biomes, conservation, floristic variation, phylogenetic diversity.

1. INTRODUÇÃO GERAL

A abordagem filogenética de comunidades oferece uma perspectiva inovadora na ecologia, ao integrar dados evolutivos e relacionamentos filogenéticos entre espécies para entender a estrutura e dinâmica das comunidades ecológicas (Cianciaruso et al., 2009). Em vez de considerar apenas fatores ambientais e espaciais, essa metodologia investiga como as relações evolutivas influenciam a composição das comunidades, revelando padrões de diversidade e coexistência de espécies (De Matos et al., 2019). Tal abordagem é particularmente valiosa em ecossistemas biodiversos, como os tropicais, onde a história evolutiva das espécies desempenha um papel crucial na manutenção da estrutura comunitária. No entanto, apesar da importância notória das relações filogenéticas na estruturação das assembleias, ainda é relativamente baixo o número de estudos que as incorporaram em análises de ecologia de comunidades (Li et al., 2020). Grande parte disso se deve à falta de ferramentas acessíveis que possibilitam aos ecólogos utilizarem filogenias para compreender e prever a composição da comunidade e outros fenômenos ecológicos e evolutivos (Li et al., 2020). Contudo, é urgente a necessidade de se levar em consideração outras dimensões da biodiversidade nos estudos de comunidades ecológicas, pois estudos que abordam os contextos ecológico e evolutivo aliados a dados ambientais são críticos para um melhor entendimento das comunidades, uma vez que fornecem suporte mais robusto para as predições dos principais fatores que estruturam essas comunidades.

Quando incorporamos as informações filogenéticas em nossas análises, conseguimos buscar padrões e investigar processos entre as diferentes linhagens, o que aumenta nosso poder de predição (Ives e Helmus, 2011; Silva Pereira et al., 2020). Além disso, ajuda a superar, em grande parte, a limitação dos estudos em ecologia de comunidades, que, em geral, se baseiam na interpretação de processos com base apenas em mecanismos contemporâneos. A inclusão tanto da diversidade quanto da estrutura filogenética pode contribuir para o melhor entendimento de comunidades ecológicas e, consequentemente, fornece importantes contribuições para a conservação da diversidade biológica, uma vez 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). Assim, é 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).

A compreensão dos fatores que moldam a distribuição das espécies no espaço e no tempo é extremamente importante para subsidiar medidas de conservação (Saraiva et al., 2018). 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 diferentes escalas. 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). 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). De maneira alternativa, 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).

Associada à enorme diversidade climática, edáfica e morfológica, a vegetação brasileira forma uma ampla série de tipos vegetacionais, os quais se distinguem em seis diferentes biomas (Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Pantanal; IBGE, 2020) que constituem patrimônio natural de importância global para conservação da biodiversidade (Mittermeier et al., 2005; da Silva et al., 2018). No entanto, embora a biodiversidade brasileira seja impressionante, estudos indicam que ela é, sem dúvida, mais notável do que nós sabemos atualmente. Evidentemente, ainda existem grandes lacunas a respeito do conhecimento que temos sobre a biodiversidade do Brasil, especialmente sobre os aspectos filogenéticos e funcionais das espécies que, muitas vezes, são praticamente inexistentes (Cianciaruso et al., 2009). Aqui, focaremos em análises filogenéticas de

comunidades arbóreas do Brasil. 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).

Nesse contexto, nosso trabalho teve como principal objetivo investigar variações filogenéticas entre espécies arbóreas que ocorrem no Brasil, abordando: (a) o papel da história evolutiva das espécies em função da variação florística dos distintos biomas, (b) a variação na diversidade e estrutura filogenética da vegetação arbórea do Brasil e de seus respectivos biomas. Ao longo do desenvolvimento da tese fomos guiados pelas seguintes perguntas:

Capítulo 1: i) Como e qual é a intensidade do componente filogenético sobre os padrões de variação na composição de espécies arbóreas do Brasil? ii) O componente filogenético poderia representar um papel mais forte nesses padrões do que o exercido pelos componentes ambiental e espacial? iii) Os diferentes biomas apresentam respostas similares frente às questões acima?

Capítulo 2: iv) Como as comunidades arbóreas que ocorrem no Brasil estão estruturadas filogeneticamente: de forma agrupada, sobredispersa ou aleatória? v) Qual dos principais processos ecológicos responsáveis pela estruturação das comunidades é o que melhor explica os padrões filogenéticos encontrados? vi) A diversidade e estrutura filogenéticas variam em resposta às variáveis ambientais dos diferentes biomas?

2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS DA INTRODUÇÃO GERAL

ACKERLY, D. D. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, p. 165–184, 2003. https://doi.org/10.1086/368401.

BLANCHET, F. G.; LEGENDRE, P.; BORCARD, D. Forward selection of explanatory variables. **Ecology**, v. 89, p. 2623–2632, 2008. https://doi.org/10.1890/07-0986.1.

BORCARD, D.; GILLET, F.; LEGENDRE, P. Unconstrained ordination. In: Numerical ecology with R. New York, NY: Springer, 2011.

CASSINO, R. F.; MARTINHO, C. T.; DA SILVA CAMINHA, S. A. F. A Late Quaternary palynological record of a palm swamp in the Cerrado of central Brazil interpreted using modern analog data. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 490, p. 1–16, 2018. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.08.036.

CASTUERA-OLIVEIRA, L.; DE OLIVEIRA-FILHO, A. T.; EISENLOHR, P. V. Emerging hotspots of tree richness in Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 34, p. 117–134, 2020. https://doi.org/10.1590/0102-33062019abb0152.

CAVENDER-BARES, J.; KEEN, A.; MILES, B. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. **Ecology**, v. 87, p. S109–S122, 2006. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[109:PSOFPC]2.0.CO;2.

CAVENDER-BARES, J.; ACKERLY, D. D.; BAUM, D. A.; BAZZAZ, F. A. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. **The American Naturalist**, v. 163, p. 823–843, 2004. https://doi.org/10.1086/386375.

CHAVENT, M.; KUENTZ, V. ClustOfVar: An R Package for the Clustering of Variables. **Journal of Statistical Software**, 2012.

CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Phylogenetic and functional diversities: New approaches to community Ecology. **Biota Neotropica**, v. 9, p. 93–103, 2009. https://doi.org/10.1590/s1676-06032009000300008.

CORNWELL, W. K.; SCHWILK, D. W.; ACKERLY, D. D. A Trait-Based Test for Habitat Filtering: Convex Hull Volume. **Ecology**, v. 87, p. 1465–1471, 2006. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2.

COUTINHO, L. M. O conceito de bioma. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, p. 13–23, 2006. https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000100002.

DE OLIVEIRA, G.; ARAÚJO, M. B.; RANGEL, T. F.; ALAGADOR, D.; DINIZ-FILHO, J. A. F. Conserving the Brazilian semiarid (Caatinga) biome under climate change. **Biodiversity and Conservation**, v. 21, p. 2913–2926, 2012. https://doi.org/10.1007/s10531-012-0346-7.

DINIZ-FILHO, J. A. F.; LOYOLA, R. D.; RAIA, P.; MOOERS, A. O.; BINI, L. M. Darwinian shortfalls in biodiversity conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 28, p. 689–695, 2013. https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.09.003.

EFRON, B. Bootstrap Methods: Another Look at the Jackknife. **Annals of Statistics**, v. 7, p. 1–26, 1979.

FAITH, D. P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. **Biological Conservation**, v. 61, p. 1-10, 1992. https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3.

FAITH, D. P.; WALKER, P. A. The role of trade-offs in biodiversity conservation planning: Linking local management, regional planning, and global conservation efforts. **Journal of Biosciences**, v. 27, p. 393–407, 2002. https://doi.org/10.1007/BF02704968.

GASTAUER, M.; MEIRA-NETO, J. A. A. An enhanced calibration of a recently released megatree for the analysis of phylogenetic diversity. **Brazilian Journal of Biology**, v. 76, p. 619–628, 2016. https://doi.org/10.1590/1519-6984.20814.

HARVEY, P. H.; PAGEL, M. D. The comparative method in evolutionary biology. Oxford: Oxford University Press, 1991.

HENGL, T. et al. SoilGrids1km—global soil information based on automated mapping. **PloS One**, v. 9, p. e105992, 2014. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114788.

HIJMANS, R. J.; VAN ETTEN, J. Raster: geographic data analysis and modeling. R package version, 2015.

HUBBELL, S. P. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. **Ecology**, v. 87, p. 1387-1398, 2006. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1387:NTATEO]2.0.CO;2.

JOLY, C. A. et al. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. **Ciência e Cultura**, 1999.

JOMBART, T.; DRAY, S. adephylo: exploratory analyses for the phylogenetic comparative method, 2013.

KARGER, D. N. et al. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. **Scientific Data**, v. 4, 170122, 2017. https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122.

KRITICOS, D. J. et al. CliMond: Global high-resolution historical and future scenario climate surfaces for bioclimatic modelling. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, p. 53–64, 2012. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00134.x.

MITTERMEIER, R. A. et al. A brief history of biodiversity conservation in Brazil. **Conservation Biology**, 2005. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00709.x.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853–858, 2000. https://doi.org/10.1038/35002501.

CAPÍTULO 1: NÃO É O AMBIENTE NEM O ESPAÇO, E SIM A FILOGENIA, QUE MELHOR EXPLICA A VARIAÇÃO NA COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES ARBÓREAS DO BRASIL

A ser submetido para publicação no periódico: *Revista de Gestão Social e Ambiental*

RESUMO

Um dos objetivos centrais da ecologia é quantificar a importância relativa de diferentes mecanismos de montagem comunitária em comunidades de árvores tropicais. Trabalhos recentes neste campo têm focado apenas na importância do ambiente e do espaço. Embora importantes, esses trabalhos não abordam simultaneamente o papel das relações de parentesco entre as espécies, do ambiente e do espaço na explicação da variação florística. A estrutura filogenética oferece importantes insights sobre os diferentes processos que moldam a comunidade. Avaliamos a importância relativa dos componentes filogenéticos, ambientais e espaciais na explicação da variação florística das arbóreas do Brasil. Construímos autovetores para operacionalizar as variáveis preditoras (filogenia, ambiente e espaço) dos nossos modelos. Utilizamos o particionamento da variação a partir de modelos canônicos, prevendo que o componente filogenético exerceria um papel mais forte sobre a variação florística em relação ao ambiente e ao componente espacial, e explicaria melhor a variação florística nos diferentes biomas do Brasil. Nossos resultados confirmaram essas hipóteses, evidenciando que as variações na composição de espécies em comunidades arbóreas são fortemente influenciadas pelas relações de parentesco entre as espécies. Essas evidências constituem elementos para recomendar a incorporação das relações filogenéticas das espécies nos estudos ecológicos que objetivam entender as causas que influenciam os padrões de variação na composição de espécies em comunidades arbóreas.

Palavras-chave: biomas brasileiros, filtragem ambiental, história evolutiva, limitação de dispersão, partição de variação.

ABSTRACT

One of the central goals of ecology is to quantify the relative importance of different community assembly mechanisms in tropical tree communities. Recent work in this field has focused solely on the importance of environment and space. However, these works do not simultaneously address the role of relationships between species, the environment and space in explaining floristic variation. Phylogenetic structure offers important insights into the different processes that shape the community. We assessed the relative importance of phylogenetic, environmental and spatial components in explaining the floristic variation of trees in Brazil. We constructed eigenvectors to operationalize the predictor variables of our models. We used variation partition based on canonical models, hypothesizing that the phylogenetic component would play a stronger role on floristic variation in relation to the environment and the spatial component, and would better explain floristic variation in the different biomes of Brazil. Our results confirmed these hypotheses, showing that variations in species composition in tree communities are strongly influenced by relationships between species. This evidence constitutes elements to recommend the incorporation of the phylogenetic relationships of species in ecological studies that aim to understand the causes that influence patterns of variation in species composition in tree communities.

Keywords: brazilian biomes, dispersion limitation, evolutionary history, environmental filtration, variation partition

1. INTRODUÇÃO

Entender os fatores que influenciam a montagem das comunidades com base nos padrões de composição das espécies tem sido um foco essencial na Ecologia. A distribuição geográfica de diferentes grupos taxonômicos depende de processos evolutivos que promovem a especiação e a dispersão (Antonelli et al. 2018). Portanto, as condições ecológicas passadas podem, de fato, explicar melhor os padrões de diversidade de determinadas linhagens do que os atuais gradientes ambientais (Slik et al. 2018).

Nas comunidades locais, as espécies que ocorrem em coexistência podem estar evolutivamente próximas ou distantes, resultando em baixa ou alta diversidade filogenética, respectivamente (Vamosi et al. 2009). A diversidade filogenética pode ser baixa, por exemplo, em áreas com endemismos e linhagens recentemente irradiadas (Tucker et al. 2018). Por outro lado, a diversidade filogenética pode ser alta em áreas com estabilidade climática de longo prazo que devem incluir linhagens mais basais (maior especiação e baixas taxas de extinção) (Wiens et al. 2010). A análise da estrutura filogenética em gradientes ambientais fornece insights sobre o processo ecológico atual e o legado do processo histórico, incluindo os condutores evolutivos (Giehl e Jarenkow 2012).

Desde o surgimento da filogenética comunitária, diversos estudos (e.g., Wiens e Donoghue 2004; Cavender-Bares et al. 2009; Götzenberger et al. 2012; Giehl e Jarenkow 2015; Li et al. 2016; Loyola-Bartra et al. 2022) têm utilizado a abordagem filogenética para desvendar a importância relativa dos processos determinísticos e estocásticos envolvidos na coexistência de espécies dentro de uma comunidade. Esse debate tem ganhado relevância devido à importância notável das relações filogenéticas na estruturação das assembleias (Cadotte et al. 2017; Li 2020; Qian e Jin 2021). No entanto, até onde sabemos, não há estudos ecológicos sobre a flora arbórea do Brasil que tenham analisado os principais fatores que moldam a composição florística em escala regional utilizando simultaneamente abordagens ambientais, espaciais e históricas.

Evidências sugerem que, quando incorporamos as informações filogenéticas em nossas análises, conseguimos buscar padrões e investigar processos entre as diferentes linhagens, o que aumenta nosso poder de predição (Ives e Helmus 2011; Silva Pereira et al. 2020). Além disso, essa abordagem ajuda a superar, em grande parte, a limitação dos estudos em ecologia de comunidades que, em geral, se baseiam na interpretação de processos com base apenas em mecanismos contemporâneos (Cianciaruso et al. 2009; De Matos et al. 2019),

desconsiderando assim a compreensão e previsão da composição da comunidade e outros fenômenos ecológicos e evolutivos a partir de ferramentas filogenéticas (Li et al. 2020).

Dessa forma, é necessário levar em consideração múltiplas dimensões da biodiversidade nos estudos de comunidades ecológicas, pois estudos que abordam contextos ecológicos e evolutivos aliados a dados ambientais são críticos para um melhor entendimento das comunidades, uma vez que fornecem suporte mais robusto para as predições dos principais fatores que estruturam essas comunidades (Silva Pereira et al. 2020, Loyola-Bartra et al. 2022). Assim, é 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), especialmente em áreas de grande relevância biológica, como as áreas de vegetação do Brasil, que possuem diferentes particularidades ecológicas e evolutivas. Essas, associadas à enorme diversidade climática, edáfica e morfológica, formam uma ampla série de tipos vegetacionais, os quais se distinguem em seis diferentes biomas (Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Pantanal; IBGE 2020) que constituem patrimônio natural de importância global para conservação da biodiversidade (Mittermeier et al. 2005; da Silva et al. 2018).

O Brasil se destaca por ser o país de maior biodiversidade do planeta (Giulietti et al. 2005) e tal diversidade pode ganhar ainda mais valor quando devidamente identificada. Estudos anteriores (Joly et al. 1999, Cassino et al. 2018) revelaram que as paisagens atuais da vegetação brasileira foram significativamente moldadas pela retração e expansão das florestas e savanas tropicais, no Quaternário, e que atualmente a dispersão e o intercâmbio de espécies entre biomas continuam e são dependentes das configurações geográficas e de eventos históricos, os quais são importantes mecanismos reguladores de riqueza de espécies nas comunidades (Beech et al. 2017). As diferenças estruturais entre habitats e variação sazonal podem atuar como importantes mecanismos de montagem para as comunidades biológicas. As características da vegetação podem determinar diferenças na disponibilidade de microhábitat e nas condições climáticas, limitando a ocorrência de espécies dependentes de recursos específicos (Lessard et al. 2011). Em ambientes com variação sazonal acentuada, mudanças nas condições ambientais podem provocar diferentes respostas comportamentais e fisiológicas em organismos (Ricklefs 1987) e influenciam padrões de diversidade filogenética em comunidades biológicas (Cavender-Bares et al. 2009).

Focaremos aqui em análises filogenéticas de comunidades arbóreas do Brasil. 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). Nesta perspectiva, objetivamos responder às seguintes perguntas: i) Como e qual é a intensidade do componente filogenético sobre os padrões de variação na composição de espécies arbóreas do Brasil? O componente filogenético poderia representar um papel mais forte nesses padrões do que o exercido pelos componentes ambiental e espacial? ii) Os diferentes biomas apresentam respostas similares frente às questões acima?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

A área de estudo aqui investigada foi o território brasileiro, para o qual utilizamos as delimitações do IBGE (2019) para os biomas Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Pantanal (Fig. 1). Em conjunto, esses biomas são estruturados por uma vasta flora arbórea e diversas fitofisionomias associadas à enorme diversidade climática, edáfica e geomórfica (Joly et al. 1999; Giulietti et al. 2009) no Brasil.

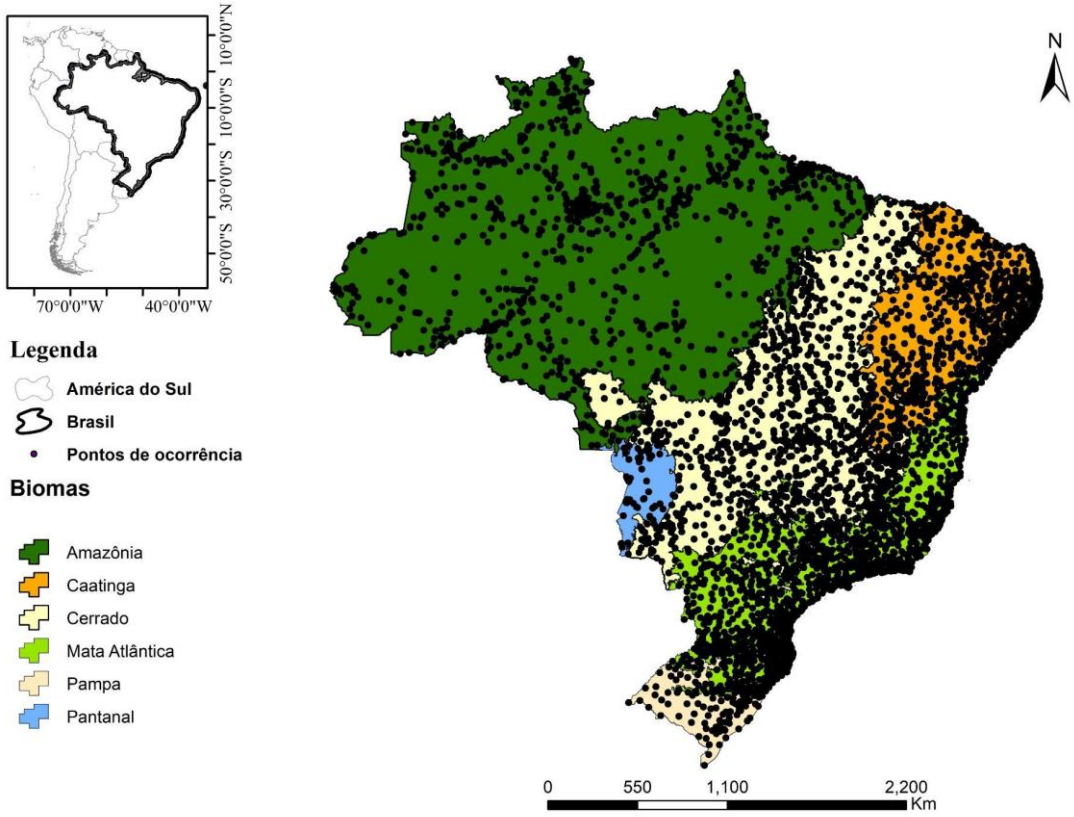


Fig. 1: Localização dos 3.959 sítios do NeoTropTree (Oliveira-Filho et al. 2017) que compõem nossas unidades amostrais nos diferentes biomas do território brasileiro. Cada sítio

representa um inventário das plantas lenhosas que não se apoiam em outras plantas e atingem ≥ 3 metros de altura.

A Amazônia compreende uma grande área de floresta de terra firme e diversas fitofisionomias florestais e não florestais, possuindo padrão florístico variado, com grande diversidade de espécies da fauna e flora (Leitão-Filho 1987; Fearnside 2015), sendo considerado o maior bioma do Brasil, representando cerca de 40% de seu território (Coutinho 2016). O bioma amazônico situa-se na região equatorial e possui clima quente e úmido com temperaturas médias anuais entre 21,5 ºC e 27,8 ºC (Oliveira-Filho 2017).

O Cerrado contém a savana mais diversa do mundo, sendo o segundo maior bioma 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 por fatores edáficos, topografia, fogo e pelos fatores antrópicos (Ribeiro e Walter 2001). O Cerrado situa-se no Brasil central e possui um clima tropical sazonal (Fiaschi & Pirani 2009; Coutinho 2016), com temperaturas médias anuais variando de 17 ºC a 27,9 ºC (Oliveira-Filho 2017).

A Mata Atlântica contém a segunda maior floresta tropical da América do Sul, além de campos e encraves savânicos, cobrindo cerca de 15% do território brasileiro, abrangendo a costa leste, sudeste e sul do Brasil. Possui diversidade de climas (tropical úmido, subtropical de altitude, inverno seco subtropical e temperado) devido à sua extensão latitudinal (Venegas-González et al. 2018), com temperaturas médias anuais variando entre 11,3 ºC a 27,9 ºC (Oliveira-Filho 2017).

A Caatinga, em que se destaca a savana estépica sob clima semiárido quente, detém a maior área contínua de Floresta Tropical Seca Sazonal (SDTF) da América do Sul, constitui o único bioma exclusivamente brasileiro (Joly et al. 1999) e consiste principalmente de vegetação espinhosa e decídua que varia de arbustos a árvores (De Oliveira et al. 2012). As temperaturas médias anuais variam de 19,6 ºC a 27,8 ºC (Oliveira-Filho 2017), com concentração de 50 a 70% da precipitação em três meses consecutivos; entretanto, em áreas mais secas, a precipitação pode ser inferior a 300 mm por ano (Araújo et al. 2007).

O Pampa cobre cerca de 2% do território brasileiro e consiste principalmente de vegetação campestre, mas árvores e arbustos também podem ser encontrados na região de maneira esparsa (Roesch et al. 2009). Possui clima quente, úmido e temperado, com temperaturas médias anuais variando de 16,8 ºC a 20,7 ºC (Coutinho 2016; Oliveira-Filho 2017).

Por fim, o Pantanal, que ocupa aproximadamente 2% do território brasileiro, é reconhecido como a maior planície de inundação contínua do Planeta Terra, o que constitui o principal fator para a sua formação e diferenciação em relação aos demais biomas. O clima é predominantemente tropical, com diferenças bem marcantes entre as estações seca e chuvosa, com temperaturas médias anuais variando de 15 °C a 34 °C (Coutinho 2016; De Oliveira et al. 2019).

2.2. Banco de dados

2.2.1. Dados de composição florística

Utilizamos os registros de ocorrência de espécies arbóreas para todo o Brasil 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 (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 3.959 sítios distribuídos nos diferentes biomas pertencentes ao território brasileiro (143 famílias, 1.011 gêneros e 9.108 espécies em 698.490 registros de ocorrência) (Fig. 2). O NeoTropTree não inclui registros de ocorrências com dúvidas de identificação, localização ou habitat, nem sítios com indicação de alto grau de distúrbio antropogênico (Neves et al. 2017). Verificamos todas as espécies e seus registros de ocorrência quanto às circunscrições taxonômicas com base nas bases de dados Flora do Brasil 2020 (http://floradobrasil.jbrj.gov.br/) e Trópicos (http://www.tropicos.org/).

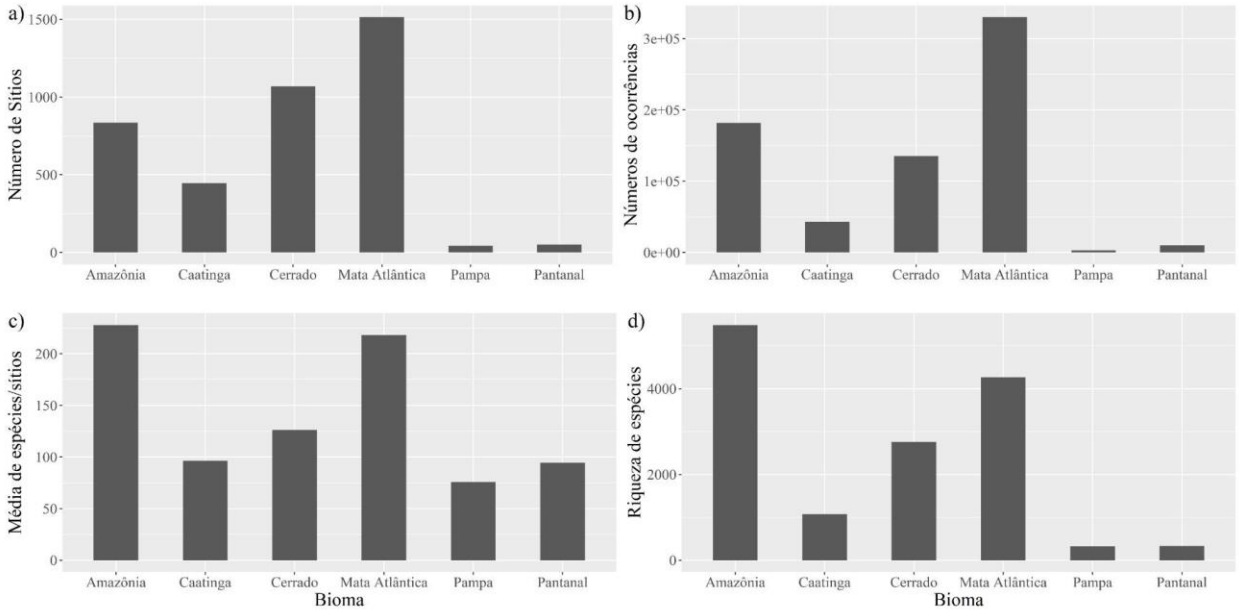


Fig. 2: Dados florísticos do Brasil obtidos do NeoTropTree utilizados neste trabalho, separados por biomas - Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampa e Pantanal - A) número de sítios por biomas. B) Número de registros de ocorrências por biomas. C) Média do número de espécies por biomas. D) Riqueza de espécies por bioma.

2.3. Dados filogenéticos

Usamos a função *phylo.maker* do pacote V.PhyloMaker (Jin e Qian 2019) e a megaárvore datada GBOTB de Smith e Brown (2018) como referência para gerar uma filogenia representando as 9.108 espécies arbóreas do Brasil. Utilizamos a hipótese filogenética proposta pelo cenário 3 da função acima (Jian e Qian 2019). Adicionamos gêneros e espécies ausentes desta filogenia às suas respectivas famílias ou gêneros, respectivamente, colocando os nós dos táxons adicionados uniformemente entre os nós datados e as pontas dentro da família (no caso de gênero) ou dentro do gênero (no caso de espécies). Neste caso, as espécies foram adicionadas para o gênero como politomias no ponto médio do comprimento do ramo do gênero usando a mesma abordagem usada em Phylomatic e BLADJ (Wikström et al. 2001; Webb et al. 2008). Esta é uma abordagem comumente usada para gerar filogenias para angiospermas (para mais detalhes, ver Yue e Li, 2020; Zhang et al. 2020). Filogenias que são resolvidas no nível de espécie para todas ou a maioria das espécies de uma região raramente estão disponíveis, de modo que filogenias resolvidas apenas no nível de gênero são comumente usadas em estudos sobre filogenética comunitária (Miller et al.

2018; Molina-Venegas et al. 2015; Segovia et al. 2020). As métricas de estrutura filogenética estimadas em uma árvore resolvida em gêneros são quase indistinguíveis daquelas estimadas em uma árvore resolvida no nível de espécie (Qian e Jin 2021).

2.4. Dados ambientais

Obtivemos os dados ambientais por meio da compilação de 70 variáveis ambientais obtidas através de diferentes fontes: a) 19 camadas bioclimáticas de temperatura e precipitação do banco de dados WordClim 2.1 (Fick e Hijmans 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 2.1 (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-climatedatabase); 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 HighResolution 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.

2.5. Dados espaciais

Para cada sítio, obtivemos as coordenadas geográficas de latitude e longitude para o ponto central do sítio.

2.5.1. Construção de autovetores para os modelos

Construímos autovetores para operacionalizar as variáveis preditoras (filogenia, ambiente e espaço) dos nossos modelos. A abordagem baseada em autovetores 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 variação (Desdevises et al. 2003; Dray et al. 2006; Peres-Neto et al. 2006). Consideramos como candidatos a compor os modelos os autovetores ambientais, espaciais e filogenéticos gerados para as comunidades arbóreas do Brasil. A variável resposta desses modelos foi sempre a matriz de ocorrência de espécies após transformação de Hellinger (Legendre e Gallagher 2001).

2.6. Autovetores filogenéticos

Obtivemos os autovetores filogenéticos através da função *orthobasis.phylo*, que calcula os autovetores de Moran (ME) associados a uma árvore filogenética. Se a árvore tiver n terminais, n-1 vetores serão produzidos. Esses vetores formam uma base ortonormal: eles são centrados para significar zero, têm variância unitária e não são correlacionados. Cada autovetor modela um padrão diferente de autocorrelação filogenética (Jombart e Dray 2010). Assim, usamos os ME como preditores dos modelos de variação florística. A ideia aqui é que, quanto maior for a diferença entre os valores de ME entre diferentes sítios, maior será a distância filogenética entre as espécies que compõem tais sítios.

2.7. Autovetores ambientais

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). 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, checamos se os clusters resultantes não eram colineares entre si, ou seja, se apresentam fator de inflação da variância (VIF) superior a 10 (Borcard et al. 2011). Usamos a função “vifcor” do pacote usdm (Naimi 2017) que analisa par a par as correlações

entre variáveis e, quando necessário, exclui aquela que possui o maior VIF. Nessa análise, não detectamos VIFs superiores a 10.

2.8. Autovetores espaciais

Utilizando como ponto de partida as coordenadas geográficas (latitude e longitude) obtidas do centro de cada sítio, aplicamos 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). Utilizamos apenas os autovetores cujos autovalores eram positivos por duas razões: (i) utilizar todos os autovetores (tanto positivos quanto negativos) poderia tornar os resultados dos nossos modelos instáveis e sem sentido, pois misturaria as escalas espaciais amplas e finas no mesmo modelo (Dray et al. 2012); (ii) estamos interessados somente em variações em ampla escala, e são justamente os autovetores com autovalores positivos que atuam nessa escala (Dray et al. 2012).

2.9. Modelando a influência dos preditores filogenéticos, ambientais e espaciais na variação florística

Submetemos cada componente (filogenético, ambiental e espacial) à seleção progressiva conforme proposto por Blanchet et al. (2008). No caso das variáveis espaciais, como diferentes matrizes 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). Nesta etapa, escolhemos o SWM que selecionou progressivamente o conjunto de variáveis mais ajustado à matriz 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 F global (ANOVA) também foi aplicado às variáveis ambientais e filogenéticas.

De posse dos autovetores filogenéticos, espaciais e ambientais selecionados, efetuamos o particionamento da variação resultante da explicação de cada um dos três componentes preditores (R^2 ajustado) sobre a matriz de ocorrência de espécies (Y) previamente transformada (Hellinger), separando os componentes que explicam os padrões florísticos nas seguintes frações: [a] apenas variáveis filogenéticas; [b] apenas variáveis ambientais; [c] apenas variáveis espaciais; [d] compartilhamento entre variáveis filogenéticas e ambientais; [e] compartilhamento entre variáveis filogenéticas e espaciais; [f] compartilhamento entre variáveis ambientais e espaciais; [g] compartilhamento entre variáveis filogenéticas, ambientais e espaciais; [h] variação não explicada (resíduo). Maiores detalhes sobre as frações podem ser obtidos no anexo – Figura S2.

Para o particionamento da variação, 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, Pereira et al. 2021). Essa 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 variação de uma variável espacial em n - 1 autovetores de uma matriz de pesos espaciais, sendo n o número de locais, com todos os autovetores 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, Pereira et al. 2021). Maiores detalhes sobre o procedimento metodológico podem ser obtidos no anexo – Figura S1.

3. RESULTADOS

O componente filogenético foi o preditor mais forte da variação florística, explicando 14,22% da variação total na ocorrência de espécies em todo o Brasil, contra 9,28% para o componente espacial e 6,33% para o componente ambiental (Fig. 3). A proporção da fração compartilhada entre o conjunto total de preditores (filogenético, ambiental e espacial) foi relativamente baixa (0,01%) quando comparada às proporções das frações puras (Figura 3). Além disso, as frações compartilhadas (i) entre o componente filogenético e o componente espacial, (ii) entre o componente filogenético e o componente ambiental, (iii) e entre o componente ambiental e o componente espacial não tiveram contribuição (todas, 0,0%).

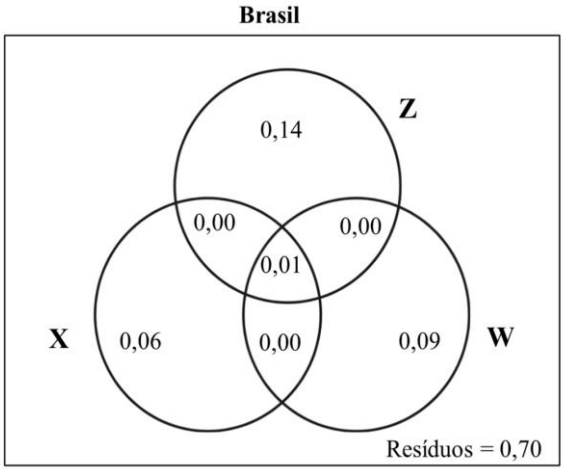


Figura 3: Porcentagem explicada (R^2 ajustado) de variação na composição de espécies arbóreas pelos preditores filogenéticos (Z), ambientais (X) e espaciais (W) para o Brasil.

O modelo contendo as variáveis filogenéticas, ambientais e espaciais selecionadas explicou 29,83% da variação florística no Brasil. Quando o componente filogenético foi removido, a explicação deste modelo caiu substancialmente (de 29,83% para 19,23%; Fig. 4). No entanto, quando o componente filogenético foi retirado do modelo, a contribuição da fração compartilhada entre os componentes ambiental e espacial aumentou ligeiramente (de 0,0% para 0,06%, Fig. 3 e Fig. 4).

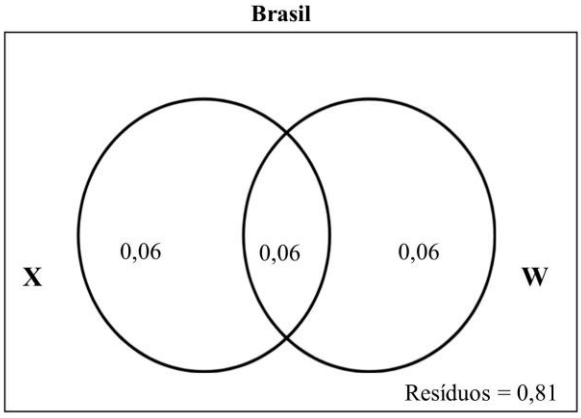


Figura 4: Porcentagem explicada (R^2 ajustado) de variação na composição de espécies arbóreas apenas pelos preditores ambientais (X) e espaciais (W) para o Brasil.

Ao considerar os biomas individualmente, o componente filogenético permaneceu o mais explicativo (Fig. 5). A Amazônia apresentou a maior contribuição do componente filogenético (0,24%, Fig. 5 - a) e o Pantanal, a menor contribuição (0,11%, Fig. 5 - f). Além disso, a proporção da fração compartilhada entre o conjunto total de preditores (filogenético, ambiental e espacial) foi maior no Cerrado (0,08%, Fig. 5 - c) em relação aos outros biomas (0,3%, Fig. 5 - a, b, d, e, f). A fração compartilhada entre os componentes filogenético e espacial não diferiu entre os biomas Amazônia, Caatinga, Pampa e Pantanal (0,02%, Fig. 5 - a, b, e, f), sendo maior para o bioma Mata Atlântica (0,03%, Fig. 5 - d) e a menor para o bioma Cerrado (0,01%, Fig. 5 - c).

O compartilhamento entre os componentes filogenético e ambiental explicou apenas 0,01% da variação na composição de espécies para todos os biomas, com exceção do bioma Caatinga (0,03%, Fig. 5 - b). O compartilhamento entre os componentes espacial e ambiental teve uma contribuição semelhante para os biomas Amazônia e Pampa (ambos, 0,02%, Fig. 5 - a, e). Os outros biomas apresentaram a mesma contribuição (0,01%, Fig. 5 - b, c, d, f).

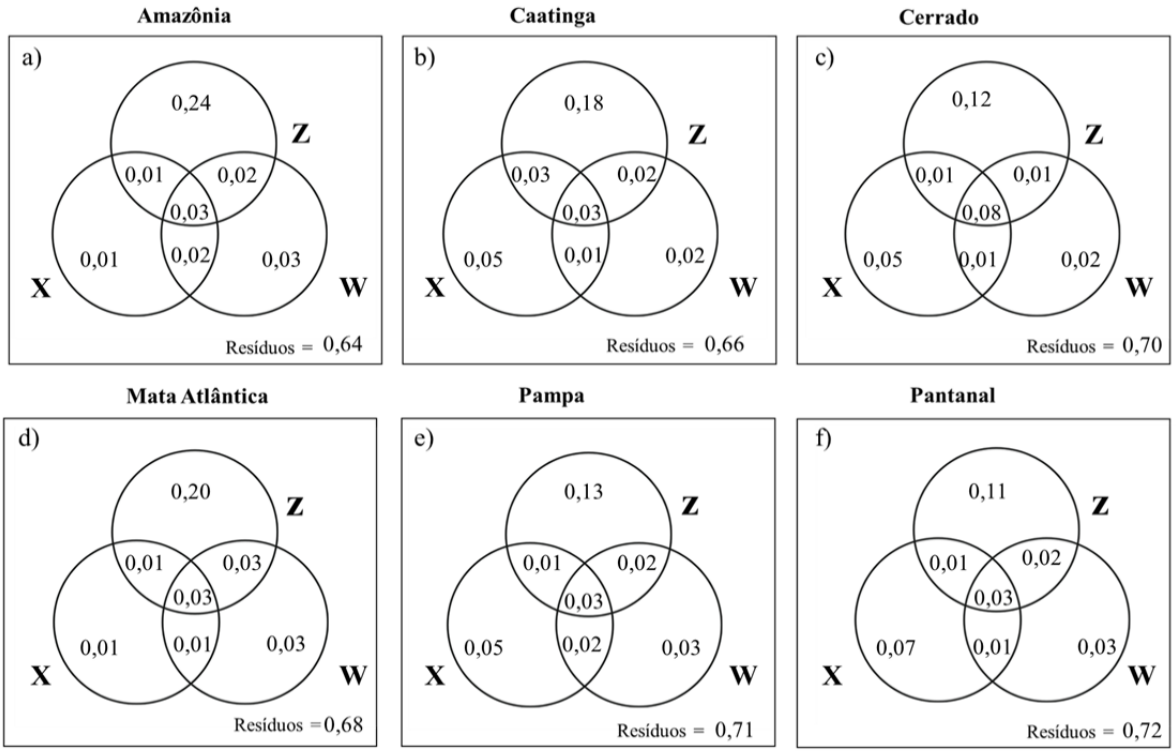


Figura 5: Partição de variação obtida por meio de Análise de Redundância Canônica baseada em transformação (tb-RDA) nos diferentes biomas do Brasil, usando como matriz resposta (Y) a ocorrência registrada de espécies por sítio submetida à transformação de Hellinger e, como preditores, o conjunto selecionado de variáveis filogenéticas (Z), espaciais (W) e ambientais (X).

Quando o componente filogenético foi removido, a explicação dos modelos caiu substancialmente em todos os biomas analisados (Fig. 6). Nos biomas Amazônia, Caatinga e Cerrado, essa queda foi mais acentuada (Fig. 6 - a, b, c) do que nos biomas Mata Atlântica, Pampa e Pantanal (Fig. 6 - d, e, f). No entanto, quando o componente filogenético foi removido dos modelos, a explicação da fração compartilhada entre os componentes ambiental e espacial aumentou consideravelmente, especialmente no bioma Caatinga (de 0,01% para 0,07%, Fig. 5 - b e Fig. 6 - b).

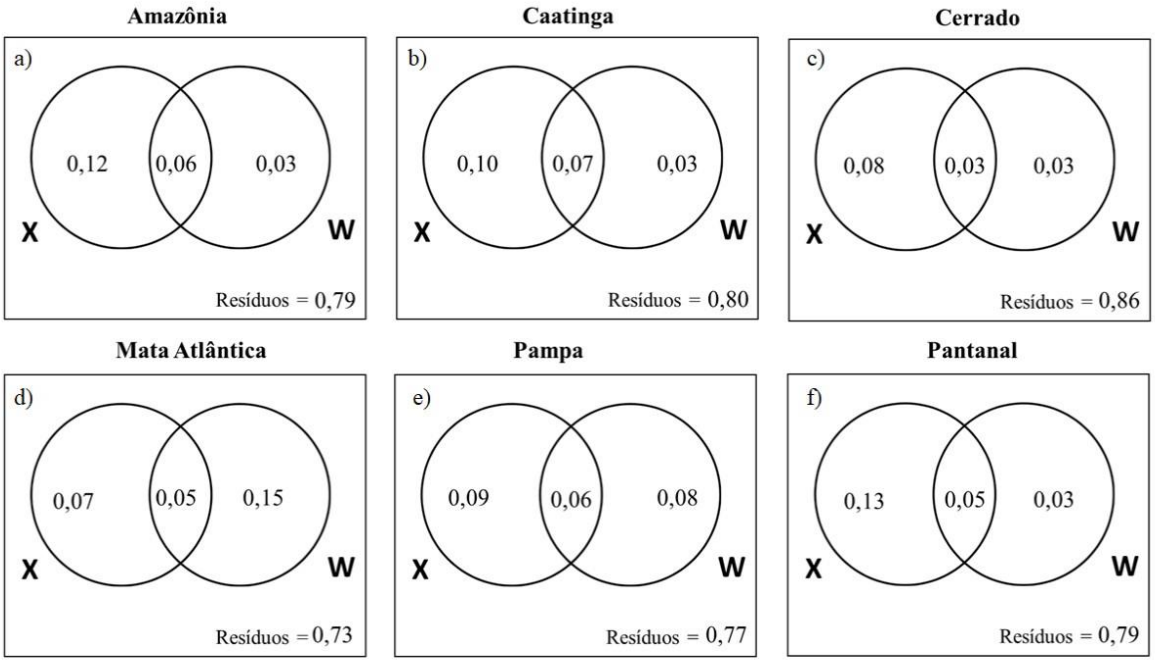


Figura 6: Partição de variação obtida por meio de Análise de Redundância Canônica baseada em transformação (tb-RDA) nos diferentes biomas do Brasil, usando como matriz resposta (Y) a ocorrência registrada de espécies por sítio submetida à transformação de Hellinger e, como preditores, o conjunto selecionado apenas de variáveis espaciais (W) e ambientais (X).

4. DISCUSSÃO

Analisamos os componentes que melhor explicam a variação florística dos táxons arbóreos do Brasil para obter uma visão de quais fatores são mais determinantes na formação das comunidades. Utilizamos um extenso conjunto de dados para avaliar a importância relativa dos componentes filogenéticos, ambientais e espaciais na explicação dessa variação. Nossos resultados corroboraram as previsões das hipóteses propostas. Identificamos que a variação na composição florística das espécies arbóreas do Brasil é explicada de forma significativa pelo componente filogenético.

Esse resultado já havia sido observado por Silva-Pereira et al. (2021) e Loyola-Bartra et al. (2022), embora em escalas menores que a do nosso estudo. Considerando a vasta extensão territorial do Brasil, podemos afirmar que, conforme nosso conhecimento, nosso estudo é pioneiro em demonstrar um papel tão relevante da filogenia sobre os padrões florísticos em tal escala. Além disso, nossos resultados mostram que o componente filogenético exerce um papel semelhante nos diferentes biomas analisados, embora com expressivas variações no padrão observado. O fato de a porção de variação inexplicada ser

maior quando retiramos o componente filogenético do modelo sugere que a magnitude da diferença na composição de espécies entre os diferentes biomas é, em boa parte, afetada por processos evolutivos, havendo, portanto, autocorrelação filogenética superior ao esperado por processos aleatórios. Assim, a filogenia influencia a sobreposição de nicho e, consequentemente, a capacidade de coexistência das espécies (Wiens, 2004). Portanto, nossos resultados destacam a necessidade de considerar as relações filogenéticas nas investigações sobre a variação na composição das comunidades ecológicas.

A magnitude das diferenças na composição das espécies ao longo do Brasil é, substancialmente, afetada pelas relações de parentesco, tendo assim uma estrutura filogenética superior à esperada ao acaso. Aqui, acreditamos que a estrutura filogenética esteja diretamente relacionada à sobreposição do nicho e, consequentemente, à capacidade das espécies de coexistir, pois a sobreposição do nicho está relacionada à estrutura filogenética, uma vez que espécies com diferentes histórias evolutivas tendem a explorar diferentes recursos (Di Cecco et al. 2022). Além disso, é provável que a larga explicação do componente filogenético aqui relatada possa ser explicada pela combinação de diversos processos intrinsecamente ligados à ecologia das plantas, tais como competição, filtros ambientais e limitação de dispersão. Por exemplo, sabe-se que a habilidade de aquisição de recursos de uma planta depende de seus atributos funcionais, como densidade da madeira, área foliar específica, porte e massa da semente (Westoby et al. 2002).

Em geral, as plantas tropicais apresentam muitos atributos conservados filogeneticamente (Chazdon et al. 2003), ou seja, mais semelhantes do que o esperado pelo acaso, considerando a presença de um ancestral comum (Losos 2008). Dessa forma, espécies mais próximas filogeneticamente devem competir mais intensamente por recursos do que espécies mais distantes filogeneticamente (Ricklefs 1987). Assim, é esperado que os efeitos da competição sejam mais intensos conforme a distância filogenética entre as espécies diminui.

A contribuição do componente filogenético e dos resíduos também pode ser explicada por eventos passados, como por exemplo, pelas mudanças geológicas e climáticas históricas na formação dos padrões filogeográficos das plantas dentro dos biomas brasileiros. A menor explicação dos componentes ambientais e espaciais, que confirma nossa segunda hipótese, sugere que a filtragem ambiental e a limitação de dispersão explicam pouco da variação na composição florística das arbóreas do Brasil.

A partição de variação estima contribuições únicas e compartilhadas entre os preditores, aumentando nossa capacidade de compreender as complexas relações entre as

variáveis preditoras e a resposta. A presença de padrões espaciais significativos na variação da composição florística pode ser, ao menos em certa medida (Diniz-Filho et al. 2012), explicada pelo modelo neutro (Hubbell 2001). Já a presença de relações significativas entre a composição de espécies e as variáveis ambientais apoiaria fortemente a hipótese de controle ambiental. Embora tenhamos descoberto que a variação na composição de arbóreas do Brasil é determinada especialmente pelo componente filogenético, nossos resultados também destacam uma grande porção de variação inexplicada nos padrões de variação. A grande proporção de variação inexplicável é comumente observada (por exemplo, Legendre et al. 2009), o que sugere que outros processos não inseridos no modelo podem estar agindo na determinação dos padrões de variação.

Nossos resultados fornecem evidências de que o componente filogenético possui grande poder preditivo sobre a variação florística das comunidades arbóreas do Brasil como um todo e em seus diferentes biomas. Embora houvesse variações nas porcentagens de explicação desse componente nos diferentes biomas analisados, o componente filogenético teve elevada capacidade preditiva dos padrões de variação florística em todas as nossas análises, sem exceção. Diferentes biomas podem apresentar variações em suas estruturas filogenéticas, e isso pode ser determinante para encontrar diferentes padrões de influência dessas estruturas na variação florística. O Brasil apresenta elevada heterogeneidade climática em seus diversos biomas, com complexos padrões geomorfológicos (Fittkau et al. 1969).

Notavelmente, a força do componente filogenético foi evidente em todos os biomas. Curiosamente, nos biomas Amazônia, Caatinga e Cerrado, essa explicação foi mais acentuada, o que possivelmente sugere um padrão de conservadorismo de nicho atuando de maneira mais evidente nos biomas mencionados acima do que nos outros biomas analisados (Pantanal, Mata Atlântica e Pampa). Isso advém do fato de que o grau de conservadorismo de nicho pode variar para diferentes gradientes ambientais, sendo, inclusive, considerado um fator determinante para quais espécies ocorrem em um determinado habitat dentro de clados específicos e através de gradientes ambientais específicos (Wiens e Donoghue 2004). Além disso, é importante mencionar que a Mata Atlântica brasileira tem sido significativamente impactada por flutuações climáticas históricas, incluindo ciclos glaciais/interglaciais.

Por conta do conservadorismo evolutivo de traços, os nichos das espécies são, em grande parte, resultado de sua história evolutiva e, portanto, espécies mais proximamente relacionadas tendem a ser mais similares quanto aos seus requisitos ecológicos e, por isso, tendem a apresentar padrões similares de ocorrência (Kraft et al. 2007; Webb 2000, Pillar e Duarte 2010). Por exemplo, o bioma amazônico se caracteriza pela sua enorme biodiversidade

e inúmeras justificativas podem explicar esse fato, como, por exemplo, a da Cordilheira dos Andes levando a grandes mudanças na drenagem da Bacia Amazónica, modificando drasticamente o solo, originando novos hábitats com possíveis processos de especiação e, também, o intercâmbio de espécies pelo Istmo do Panamá (Fiaschi e Pirani 2009) e a possível tendência para ocorrência de especiação em ambientes florestais (Gentry 1989). Ainda, as barreiras físicas e climáticas constituídas pelo bioma Cerrado, com a frequência de fogo ocorrendo em média a cada dois anos (Eiten 1972), juntamente com o clima seco e a formação do corredor xérico, somadas à diminuição da temperatura (Nimer 1979) quando comparada aos demais biomas brasileiros, podem ter contribuído para a limitação da dispersão da flora arbórea do bioma amazônico. Nesse sentido, a maioria das espécies da Amazônia é tida como mais sensível ao clima seco e frio (Esquivel-Muelbert et al. 2019), o que possivelmente limitou o estabelecimento e a colonização dessa vegetação em outros biomas. A incapacidade de se adaptar a novas condições abióticas, favorecida pelo conservadorismo de nicho, promove o isolamento climático inicial das espécies, sendo um fator chave nos processos de especiação alopátrica (Wiens 2004). A principal força que promove a diversificação em alopatria é a evolução neutra, onde existe um acúmulo gradual de mutações ao longo do tempo (Wolf et al. 2010). Assim, o conservadorismo do nicho pode promover a diversificação das espécies de forma gradual e lenta.

Nesta perspectiva, a forte influência do componente filogenético pode ser explicada por três aspectos principais envolvendo o conservadorismo de nicho: i) Grinnelliano, ii) Eltoniano, iii) o espaço evolutivo biogeográfico, considerando o papel das interações ecológicas e fatores ambientais. O nicho grinnelliano aborda as condições abióticas que moldam a ocupação de nicho. Por exemplo, a influência climática e do solo pode definir a capacidade de dispersão e estabelecimento de espécies, como ocorre na Amazônia, onde as espécies são adaptadas a alta umidade e solos ricos. Em biomas mais secos, como o Cerrado, essa limitação é ainda mais acentuada, evidenciando que fatores abióticos, como umidade e temperatura, impõem barreiras à adaptação e migração de espécies, favorecendo a persistência em habitats específicos devido à sua história evolutiva (Kraft et al. 2007)

Por outro lado, a perspectiva do nicho Eltoniano considera as relações tróficas e interações entre espécies, tais como, interações como predação, competição e mutualismo influenciam a ocorrência e distribuição de espécies, podendo reforçar padrões de isolamento em certos biomas. Por exemplo, na Amazônia, interações tróficas complexas favorecem a especialização de nichos e restringem o estabelecimento de espécies de outros biomas,

contribuindo para a diversidade e o isolamento em nível funcional e ecológico (Webb 2000, Pillar e Duarte 2010).

Em paralelo a isso, a forte explicação do componente filogenético pode ser devido ao espaço evolutivo biogeográfico que enfoca o papel de barreiras geográficas e do isolamento evolutivo na diversificação de espécies. Por exemplo, barreiras como a Cordilheira dos Andes e o clima seco do Cerrado limitam o fluxo gênico, promovendo a especiação alopátrica. Esse isolamento geográfico, associado ao conservadorismo filogenético, impede que espécies se adaptem facilmente a novos ambientes, perpetuando padrões de diversidade dentro de clados evolutivos específicos (Wiens, 2004; Wolf et al., 2010). Aqui, acreditamos que os três aspectos de conservadorismo mencionados acima interagem para moldar a biodiversidade nos biomas. Assim, a combinação entre o papel limitante do ambiente, as interações bióticas e as barreiras geográficas podem favorecer adaptações específicas e a especialização em cada bioma

As plantas da Caatinga são limitadas principalmente pela disponibilidade de água, já que as chuvas anuais estão concentradas em apenas três ou quatro meses consecutivos. Uma consequência da seca anual é que a maioria das plantas que crescem nessas regiões semiáridas desenvolveram meios que permitiram evitar ou tolerar a perda de água (Moro et al. 2015). Por exemplo, algumas plantas evitam o estresse do déficit hídrico passando pelos períodos secos como sementes tolerantes à seca. Se essas estratégias ecológicas forem conservadas na evolução das linhagens vegetais (ou seja, espécies intimamente relacionadas compartilham estratégias ecológicas semelhantes; Losos 2008), espera-se que a seca prolongada na Caatinga possa reunir espécies intimamente relacionadas (Forest et al. 2007), novamente sugerindo conservadorismo de nicho.

Nossos resultados corroboram com a proposta de que as comunidades de Caatinga podem mostrar mais conservadorismo de nicho filogenético do que outros biomas que ocorrem em escala espacial semelhante (Oliveira-Filho et al. 2013). Além disso, processos históricos de aridificação e períodos secos e frios do Pleistoceno podem terem influenciado a assembleia de plantas antigas e a evolução de longo prazo da Floresta Tropical Sazonalmente Seca (SDTF) no bioma Caatinga.

Em relação ao Cerrado, a alta heterogeneidade ambiental causada principalmente por diferenças na fertilidade e geomorfologia do solo, além do clima (Furley e Ratter 1988), configurou um bioma florísticamente diversificado com diferentes fitofisionomias, tais como florestas, zonas úmidas e savanas (Oliveira-Filho e Ratter 1995), cada um com a sua peculiaridade sobre composição taxonômica e filogenética (Souza-Neto et al. 2016). Ainda,

tanto os eventos geológicos quanto os paleoclimáticos têm contribuído significativamente para a diversificação das linhagens vegetais dentro do bioma Cerrado, por meio das oscilações climáticas do Quaternário moldando a estrutura filogeográfica das espécies.

O Cerrado é considerado um exemplo em que as mudanças entre os principais tipos de vegetação podem desempenhar papel importante na geração de diversidade de espécies, o que vem sendo relacionado com a prevalência do conservadorismo filogenético de nicho (Simon 2009 e Pennington et al. 2012). Do mesmo modo, a diversificação de espécies na vegetação do Pampa tem sido influenciada por uma variedade de fatores históricos, incluindo mudanças na distribuição das florestas e eventos climáticos, como os avanços e retrações das camadas de gelo durante as eras glaciais. Essas mudanças históricas no ambiente podem ter moldado a composição das comunidades vegetais ao longo do tempo, resultando na diversificação das espécies características dessa região.

5. CONCLUSÃO

A análise da estrutura filogenética de uma comunidade fornece valiosas evidências sobre a importância dos processos que moldam essa comunidade. Ao avaliar a importância relativa dos componentes filogenéticos, ambientais e espaciais na variação das árvores no Brasil, nossos resultados indicaram que os padrões gerais da vegetação arbórea brasileira e seus biomas refletem a influência da filogenia na composição das espécies. Incorporar relações filogenéticas em análises de padrões ecológicos permite conclusões mais robustas sobre os mecanismos subjacentes que determinam os padrões observados em diferentes escalas espaciais (Webb et al. 2002; Cavender-Bares et al. 2009). Portanto, é crucial integrar informações de diferentes análises para uma compreensão mais profunda das regras de montagem responsáveis pelos atuais padrões globais de biodiversidade. Este estudo contribui para a compreensão dos principais fatores que determinam a variação na composição das espécies arbóreas no Brasil e seus biomas. Nossos resultados mostraram claramente que o componente filogenético é o principal modulador da variação florística, de modo que a interpretação da variação na composição de espécies requer a consideração das relações evolutivas das linhagens.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ackerly, D.D., 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. Int. J. Plant Sci. 164, 165–184. https://doi.org/10.1086/ 368401.

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

Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P., 2011. Unconstrained ordination. In Numerical ecology with R. Springer, New York, NY.

Cassino, R.F., Martinho, C.T., da Silva Caminha, S.A.F., 2018. A Late Quaternary palynological record of a palm swamp in the Cerrado of central Brazil interpreted using modern analog data. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 490, 1–16. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.08.036

Castuera-Oliveira, L., de Oliveira-Filho, A.T., Eisenlohr, P. V., 2020. Emerging hotspots of tree richness in Brazil. Acta Bot. Brasilica 34, 117–134. https://doi.org/10.1590/0102-33062019abb0152

Cavender-Bares, J., Keen, A., Miles, B., 2006. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. Ecology 87, S109–S122. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[109:PSOFPC]2.0.CO;2.

Cavender-Bares, J., Ackerly, D.D., Baum, D.A., Bazzaz, F.A., 2004. Phylogenetic overldispersion in floridian oak communities. Am. Nat. 163, 823–843. https://doi.org/10. 1086/386375.

Chavent, M., Kuentz, V., 2012. Journal of Statistical Software ClustOfVar: An R Package for the Clustering of. J. Stat. Softw.

Cianciaruso, M.V., Silva, I.A., Batalha, M.A., 2009. Phylogenetic and functional diversities: New approaches to community Ecology. Biota Neotrop. 9, 93–103. https://doi.org/10.1590/s1676-06032009000300008

Coutinho, L.M., 2006. O conceito de bioma. Acta Bot. Brasilica 20, 13–23. https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000100002

Coutinho, L.M., 2006. O conceito de bioma. Acta Bot. Brasilica 20, 13–23. https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000100002

De Oliveira, E. C., Pla-Pueyo, S., Hackney, C. R. 2019. Natural and anthropogenic influences on the Nhecolândia wetlands, SE Pantanal, Brazil. Geological Society, London, Special Publications, 488, 167-180. https://doi.org/10.1144/SP488.5

De Oliveira, G., Araújo, M.B., Rangel, T.F., Alagador, D., Diniz-Filho, J.A.F., 2012. Conserving the Brazilian semiarid (Caatinga) biome under climate change. Biodivers. Conserv. 21, 2913–2926. https://doi.org/10.1007/s10531-012-0346-7

Di Cecco, G. J., Hurlbert, A. H. 2022. Multiple dimensions of niche specialization explain changes in species' range area, occupancy, and population size. Front. ecol. Evol. 10, 921480. https://doi.org/10.3389/fevo.2022.921480

Diniz-Filho, J. A. F. et al. 2012. Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. Oikos, v. 121, n. 2, p. 201-210. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19563.x

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

Efron, Bradley., 1979. Bootstrap Methods: Another Look at the Jackknife. Annals of Statistics, 7: 1–26.

Faith, D. P., 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. Biological conservation, 61, 1-10. https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3

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

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

Hijmans, R. J., & van Etten, J., 2014. Raster: geographic data analysis and modeling. 2015. R package version, 2, 4-18.

Hubbell, S. P., 2006. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. Ecology, 87, 1387-1398. https://doi.org/10.1890/0012- 9658(2006)87[1387:NTATEO]2.0.CO;2

Joly, C.A., Aidar, Klink, Mcgrath, Moreira, Moutinho, Nepstad, Oliveira, Pott, Rodal, Sampaio, &, 1999. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation, Ciência e Cultura.

Jombart, T., Dray, S., 2013. adephylo: exploratory analyses for the phylogenetic comparative method.

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

Karger, D., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Data, H.K.-S., 2017, U., n.d. Chelsa Climate – Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas [WWW Document]. nature.com. URL https://www.nature.com/articles/sdata2017122 (accessed 11.14.18).

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

Loyola-Bartra, O., Landeiro, V.L., Dala-Corte, R.B. et al. 2022. Historical processes explain fish diversity in the upper Amazon River basin. Hydrobiologia, 849, 3449–3462 https://doi.org/10.1007/s10750-022-04895-9

Mittermeier, R.A., Da Fonseca, G.A.B., Rylands, A.B., Brandon, K., 2005. A brief history of biodiversity conservation in Brazil. Conserv. Biol. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00709.x

Myers, N., Mittermeler, R.A., Mittermeler, 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

Neves, D.M., Dexter, K.G., Pennington, R.T., Valente, A.S.M., Bueno, M.L., Eisenlohr, P. V., Fontes, M.A.L., Miranda, P.L.S., Moreira, S.N., Rezende, V.L., Saiter, F.Z., Oliveira-Filho, A.T., 2017. Dissecting a biodiversity hotspot: The importance of environmentally marginal habitats in the Atlantic Forest Domain of South America. Divers. Distrib. 23, 898–909. https://doi.org/10.1111/ddi.12581

Oliveira-Filho AT., 2017. NeoTropTree: tree flora of the neotropical region: a database involving biogeography, diversity and conservation. Universidade Federal de Minas Gerais. http://www.neotroptree.info.

Pavoine, S., 2018. Package “adiv” Type Package Title Analysis of Diversity Version 2.0.1.

Pavoine, S., 2016. A guide through a family of phylogenetic dissimilarity measures among sites. Oikos 125, 1719–1732. https://doi.org/10.1111/oik.03262

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.

Roesch, L.F.W., Vieira, F.C.B., Pereira, V.A., Schünemann, A.L., Teixeira, I.F., Senna, A.J.T., Stefenon, V.M., 2009. The Brazilian Pampa: A fragile biome. Diversity. https://doi.org/10.3390/d1020182

Segovia, R.A., Pennington, R.T., Baker, T.R., de Souza, F.C., Neves, D.M., Davis, C.C., Armesto, J.J., Olivera-Filho, A.T., Dexter, K.G., 2020. Freezing and water availability structure the evolutionary diversity of trees across the Americas. Sci. Adv. 6, 5373–5379. https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz5373

Swenson, N. G., 2009. Phylogenetic resolution and quantifying the phylogenetic diversity and dispersion of communities. PloS one, 4, e4390. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004390

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

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.

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

Trabucco, A., & Zomer, R. J., 2009. Global aridity index (global-aridity) and global potential evapo-transpiration (global-PET) geospatial database. CGIAR Consortium for Spatial Information.

Trabucco, A., & Zomer, R. J., 2010. Global High-Resolution Soil-Water Balance Geospatial Database. CGIAR-CSI GeoPortal Available: http://www.cgiar.csi.org.

Venegas-González, A., Roig, F.A., Lisi, C.S., Junior, A.A., Alvares, C.A., Tomazello-Filho, M., 2018. Drought and climate change incidence on hospot Cedrela forests from the Mata Atlântica biome in southeastern Brazil. Glob. Ecol. Conserv. 15, e00408. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00408

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

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., McPeek, 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

Xavier da Silva, M., Paviolo, A., Tambosi, L.R., Pardini, R., 2018. Effectiveness of Protected Areas for biodiversity conservation: Mammal occupancy patterns in the Iguaçu National Park, Brazil. J. Nat. Conserv. 41, 51–62. https://doi.org/10.1016/j.jnc.2017.11.001

7. APÊNDICES

Tabela S1: 70 Variáveis ambientais extraídas para os 3.959 sítios localizados no Brasil.

ABBREVIATION	ENVIRONMENTAL VARIABLES	SOURCE
Bio1	Annual Mean Temperature	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Bio2	Mean Diurnal Range	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Bio3	Isothermality	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Bio4	Temperature Seasonality	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Bio5	Max Temperature of Warmest Month	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Bio6	Min Temperature of Coldest Month	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Bio7	Temperature Annual Range	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Bio8	Mean Temperature of Wettest Quarter	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Bio9	Mean Temperature of Driest Quarter	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Bio10	Mean Temperature of Warmest Quarter	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Bio11	Mean Temperature of Coldest Quarter	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Bio12	Annual Precipitation	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Bio13	Precipitation of Wettest Month	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Bio14	Precipitation of Driest Month	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Bio15	Precipitation Seasonality	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Bio16	Precipitation of Wettest Quarter	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Bio17	Precipitation of Driest Quarter	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Bio18	Precipitation of Warmest Quarter	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Bio19	Precipitation of Coldest Quarter	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Solar.Rad_Mean	Solar Radiation Mean	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Solar.Rad_Max	Solar Radiation Maximum	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Solar.Rad_Min	Solar Radiation Minimum	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Water.Vapor.Press_Mean	Water Vapor Pressure Mean	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Water.Vapor.Press_Max	Water Vapor Pressure Maximum	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Water.Vapor.Press_Min	Water Vapor Pressure Minimum	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Wind.Speed_Mean	Wind Speed Mean	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Wind.Speed_Max	Wind Speed Maximum	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Wind.Speed_Min	Wind Speed Minimum	WorldClim 2.1 (http://worldclim.org/version2)
Cloud.Cover_Mean	Cloud Cover Mean	(http://www.cgiar-csi.org/data/uea-cru-ts-v3-10-01-historic-climate-database)
Cloud.Cover_Max	Cloud Cover Maximum	(http://www.cgiar-csi.org/data/uea-cru-ts-v3-10-01-historic-climate-database)
Cloud.Cover_Min	Cloud Cover Minimum	(http://www.cgiar-csi.org/data/uea-cru-ts-v3-10-01-historic-climate-database)
EVI_cv	Coefficient of variation of Enhanced Vegetation Index	http://www.earthenv.org/.
EVI_rng	Range of Enhanced Vegetation Index	http://www.earthenv.org/.
EVI_std	Standard deviation of Enhanced Vegetation Index	http://www.earthenv.org/.
FOREST_cov	Forest land, calibrated to FRA2000 land statistics	http://www.fao.org/soils-portal/soil-survey/soil-maps-and-databases/harmonized-world-soil-database-v12/en/.

GRASS_cov	Grassland/Scrub/Woodland Coverage	http://www.fao.org/soils-portal/soil-survey/soil-maps-and-databases/harmonized-world-soil-database-v12/en/
WATBODIES_cov	Water Bodies Coverage	http://www.fao.org/soils-portal/soil-survey/soil-maps-and-databases/harmonized-world-soil-database-v12/en/
Elevation	Elevation	CGIAR-CSI (2006): NASA Shuttle Radar Topographic Mission (SRTM) (http://srtm.csi.cgiar.org/)
Relief	Global Relief Model	UNEP - http://geodata.grid.unep.ch/results.php
Slope	Slope	Topographic variables obtained by applying 'terrain' function of 'raster' package
Aspect	Aspect	Topographic variables obtained by applying 'terrain' function of 'raster' package
Roughness	Terrain Roughness Index	ENVIREM - Environmental Rasters for Ecological Modeling
TopoWet	Topographic Wetness Index	ENVIREM - Environmental Rasters for Ecological Modeling
Annual.PET	Annual Potential Evapotranspiration (PET)	Global Aridity and PET Database
PET_ColdQuart	Mean Monthly PET of Coldest Quarter	Global Aridity and PET Database
PET_DriQuart	Mean Monthly PET of Driest Quarter	Global Aridity and PET Database
PET_WarmQuart	Mean Monthly PET of Warmest Quarter	Global Aridity and PET Database
PET_WetQuart	Mean Monthly PET of Wettest quarter	Global Aridity and PET Database
PET_Seas	PET Seasonality: monthly variability in potential evapotranspiration	Global Aridity and PET Database
Aridity	Global Annual Aridity Index	Global Aridity and PET Database
AET	Mean Annual Actual Evapotranspiration	Global High-Resolution Soil-Water Balance
SWS_mean	Soil Water Stress Mean	Global High-Resolution Soil-Water Balance
SWS_min	Soil Water Stress Minimum	Global High-Resolution Soil-Water Balance
SWS_max	Soil Water Stress Maximum	Global High-Resolution Soil-Water Balance
Humidity3pm_mean	Relative Humidity at 3 pm: Mean	Climond (https://www.climond.org/RawClimateData.aspx)
Humidity3pm_min	Relative Humidity at 3 pm: Minimum	Climond (https://www.climond.org/RawClimateData.aspx)
Humidity3pm_max	Relative Humidity at 3 pm: Maximum	Climond (https://www.climond.org/RawClimateData.aspx)
Humidity9am_mean	Relative Humidity at 9 am: Mean	Climond (https://www.climond.org/RawClimateData.aspx)
Humidity9am_max	Relative Humidity at 9 am: Maximum	Climond (https://www.climond.org/RawClimateData.aspx)
Humidity9am_min	Relative Humidity at 9 am: Minimum	Climond (https://www.climond.org/RawClimateData.aspx)
BulkDensity	Bulk density (fine earth) in kg/cubic–meter	Soil grids (https://soilgrids.org)
Clay	Clay content (0–2 micro meter) mass fraction in %	Soil grids (https://soilgrids.org)
Coarse	Coarse fragments volumetric in %	Soil grids (https://soilgrids.org)
Sand	Sand content (50–2000 micro meter) mass fraction in %	Soil grids (https://soilgrids.org)
Silt	Silt content (2–50 micro meter) mass fraction in %	Soil grids (https://soilgrids.org)
BDRLOG	Predicted probability of occurrence (0–100%) of R horizon	Soil grids (https://soilgrids.org)
BDRICM	Depth to bedrock (R horizon) up to 200 cm	Soil grids (https://soilgrids.org)
CARBON	Soil organic carbon content (fine earth fraction) in g per kg	Soil grids (https://soilgrids.org)

pH_H20	Soil pH x 10 in H2O	Soil grids (https://soilgrids.org)
CEC	Cation exchange capacity of soil in cmolc/kg	Soil grids (https://soilgrids.org)

Tabela S1: Clusters das 70 variáveis ambientais extraídas para os sítios 3.959 sítios pertencentes ao Brasil e obtidas pelo método de agrupamento hierárquico de variáveis.

Cluster	**Variáveis ambientais**
1	Temperatura média anual; Precipitação do mês mais chuvoso; Pressão de vapor de água (mínima); precipitação do trimestre mais seco; Pressão de vapor de água (média); Radiação solar (máxima);
2	Velocidade máxima do vento; Amplitude diurna média; Precipitação do trimestre mais frio; Radiação solar (mínima); Profundidade ao leito rochoso (horizonte R) até 200 cm; Velocidade do vento (média); Amplitude do EVI;
3	Pressão máxima de vapor de água; Temperatura máxima do mês mais quente; Umidade relativa do ar às 15h: Média; Evapotranspiração potencial anual (PET); Precipitação do trimestre mais quente; Sazonalidade da evapotranspiração potencial; Temperatura média do quarto mais frio;
4	Evapotranspiração potencial do trimestre mais úmido; Estresse hídrico do solo (máximo); Estresse hídrico do solo (mínimo) ; Densidade aparente de solo; Conteúdo de argila; Conteúdo de areia; Conteúdo de silte
5	Isotermalidade; Cobertura de Nuvens (máxima); Temperatura média do trimestre mais seco; Temperatura média do quarto mais frio; Cobertura de nuvens (média); Umidade relativa do ar às 9h (média) ; Cobertura de Nuvens (mínima);
6	Sazonalidade de temperatura; Temperatura mínima do mês mais frio; Faixa anual de temperatura; Precipitação anual;
7	Sazonalidade da evapotranspiração potencial; Variabilidade mensal da evapotranspiração potencial; Densidade Aparente de Solo; Estresse hídrico do solo (média anual)
8	Umidade relativa do ar às 9h (mínima); Evapotranspiração potencial do trimestre mais seco; Sazonalidade da evapotranspiração potencial; Evapotranspiração real média anual; Índice de rochosidade do terreno;
9	Altitude; Orientação de vertente; Inclinação do terreno; Índice de umidade topográfica; Modelo de relevo global; Índice de aridez Anual; Umidade relativa às 15h (mínima); Umidade relativa às 15h (máxima); Pressão de vapor de água (mínima);

10	Pressão de vapor de água (máxima); Umidade relativa do ar às 15h (mínima); Temperatura média do quarto mais chuvoso; Temperatura média do quarto mais quente; Sazonalidade da precipitação.

8. ANEXOS

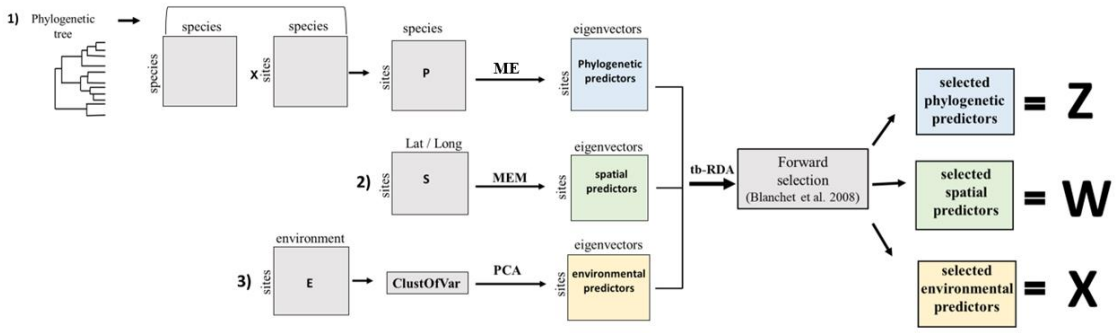
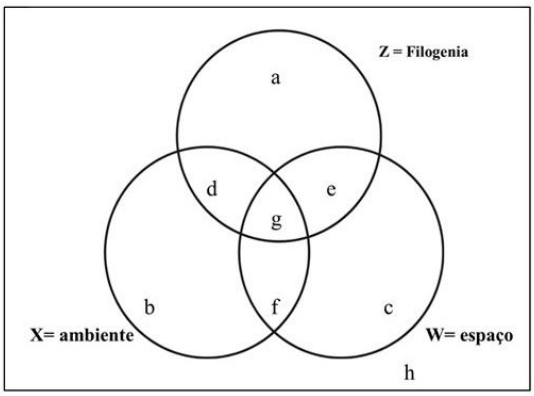


Figura S1: Diagrama esquemático representando o procedimento realizado para obtenção das matrizes Z (filogenia), W (espaço) e X (ambiente) para 3.958 sítios que ocorrem no Brasil. ME: Autovetores filogenéticos; MEM: Mapas de Autovetores de Moran; ClustOfVar: Agrupamento Hierárquico de Variáveis.



[a] apenas variáveis filogenéticas
[b] apenas variáveis ambientais
[c] apenas variáveis espaciais
[d] compartilhamento entre variáveis filogenéticas e ambientais
[e] compartilhamento entre variáveis filogenéticas e espaciais
[f] compartilhamento entre variáveis ambientais e espaciais
[g] compartilhamento entre variáveis filogenéticas, ambientais, espaciais
[h] variância não explicada (resíduo).

Figura S2: Representação do particionamento da variação resultante da explicação de cada um dos três componentes preditores (R^2 ajustado) sobre a matriz de ocorrência de espécies. Variáveis filogenéticas (Z), espaciais (W) e ambientais (X).

CAPÍTULO 2: PADRÕES FILOGENÉTICOS DE COMUNIDADES ARBÓREAS: IMPLICAÇÕES PARA A CONSERVAÇÃO BIOLÓGICA DOS BIOMAS TROPICAIS

A ser submetido para publicação no periódico: *Folia Geobotanica*

RESUMO

Estudos que subsidiam estratégias de conservação entre os distintos biomas do Brasil são de suma importância, considerando as características únicas tanto do ponto de vista ecológico quanto evolutivo desses ambientes. Estudos sobre a história evolutiva, por exemplo, têm o potencial de impactar a seleção de áreas prioritárias para a conservação biológica, proporcionando uma compreensão mais profunda dos processos que influenciam a formação e evolução das comunidades ao longo do espaço e do tempo. Utilizamos os dados de ocorrência de 9.108 espécies arbóreas disponíveis em 3.959 sítios do banco de dados NeoTropTree, juntamente com variáveis ambientais, e investigamos os padrões de diversidade e estrutura filogenética no Brasil. Avaliamos como as comunidades arbóreas estão estruturadas filogeneticamente, identificando os processos ecológicos responsáveis por essa estrutura. Avaliamos a relação entre as métricas filogenéticas e as variáveis ambientais, utilizando modelos de quadrados mínimos generalizados. De maneira geral, observamos maior incidência de sítios com sobredispersão filogenética nos biomas estudados, indicando que as comunidades arbóreas são predominantemente distantes filogeneticamente. Nossos resultados indicam complexidades na estrutura filogenética das comunidades arbóreas brasileiras, com padrões distintos entre os biomas. A complexidade dos padrões filogenéticos divergentes, especialmente na Mata Atlântica e entre o Pantanal e a Amazônia, enfatizam a importância de considerar a singularidade de cada bioma ao desenvolver estratégias de conservação. Destacamos a importância de compreender os processos ecológicos e evolutivos para o desenvolvimento de estratégias eficazes de conservação em diferentes regiões do Brasil.

Palavras-chave: diversidade filogenética, filtragem ambiental e competição, processos ecológicos.

ABSTRACT

Studies that provide support for conservation strategies across different biomes are essential, considering the unique characteristics of these environments from both an ecological and evolutionary perspective. Studies on evolutionary history, for example, have the potential to impact the selection of priority areas for biological conservation, providing a deeper understanding of the processes that influence the formation and the evolution of the communities over space and time. We used occurrence data for 9,108 tree species available in 3,959 sites, together with environmental variables, and investigated patterns of diversity and phylogenetic structure in Brazil. We assessed how tree communities are phylogenetically structured, identifying the ecological processes responsible for this structure. We evaluated the relationship between phylogenetic metrics and environmental variables. In general, we observed a higher incidence of sites with phylogenetic overdispersion in the studied biomes, indicating that tree communities are predominantly phylogenetically distant. Our results indicate complexities in the phylogenetic structure of Brazilian tree communities, with distinct patterns among biomes. The diversity and complexity of the phylogenetic patterns observed, especially in the Atlantic Forest and in comparisons between the Pantanal and the Amazon biomes, highlight the need for a biome-specific approach in conservation planning. Each biome presents unique ecological and evolutionary characteristics that directly influence the composition of its species. Therefore, conservation strategies need to be developed based on a deep understanding of the ecological and historical processes that shape these communities. By aligning these strategies, it will be possible to ensure the efficient conservation of the Brazilian biodiversity.

Keywords: competition, ecological processes, environmental filtering, phylogenetic diversity.

1. INTRODUÇÃO

A compreensão dos padrões ecológicos e evolutivos, assim como dos mecanismos subjacentes aos padrões de montagem das comunidades, permanece uma área de interesse crucial, especialmente na região neotropical (Antonelli e Sanmartín 2011). Os ecossistemas neotropicais estão entre os ambientes mais importantes do mundo devido à sua alta biodiversidade e provisão de serviços ecossistêmicos essenciais, como, por exemplo, recursos hídricos e alimentares, sequestro de carbono e conservação do solo (Vargas et al. 2023). A alta biodiversidade desses ambientes está ligada à multiplicidade de habitats únicos criados pela variação das condições abióticas ao longo de seus gradientes (Antonelli e Sanmartín 2011). No Brasil, a notável diversidade florística se manifesta na multiplicidade de ecossistemas naturais presentes em seu território, abrangendo uma ampla gama de famílias, gêneros e espécies (Castuera-Oliveira et al. 2020).

A vegetação do Brasil forma uma ampla série de tipos vegetacionais, abrangendo seis biomas distintos: Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Pantanal (IBGE 2020). Essa multiplicidade de formações fitogeográficas, esculpida por milhões de anos de evolução, configura um patrimônio natural de valor inestimável para a conservação da biodiversidade global (Mittermeier et al. 2005; da Silva et al. 2018). A conservação da biodiversidade centra-se na proteção das espécies (Oliveira et al. 2017). No entanto, tem sido cada vez mais debatido que as abordagens que não consideram dados filogenéticos não são eficazes na proteção de linhagens evolutivas, que são essenciais para preservar a história da vida, bem como a ampla gama de serviços ecossistêmicos fornecidos pela biodiversidade (Oliveira et al. 2017; Brum et al. 2017). A escassez geral de conhecimento biológico (Oliveira et al. 2017), juntamente com a elevada ameaça de desmatamento ainda representada nos biomas brasileiros (Banda et al. 2016), apelam para a necessidade de desenvolver estratégias de conservação diferenciadas em todo o país (Oliveira et al. 2017).

A composição atual de espécies em uma região reflete a interação entre processos ecológicos e evolutivos (Ricklefs 2004; Qian et al. 2019). Portanto, além da diversidade taxonômica, deve-se atentar para a variação da diversidade filogenética ao longo dos gradientes ambientais (Brum et al. 2017). A avaliação da biodiversidade de comunidades ecológicas entre diferentes hábitats comumente avaliadas por meio da riqueza de espécies tende a ser estendida para incluir medidas de diversidade filogenética (Cianciaruso et al. 2009). O conhecimento dos padrões geográficos de diversidade filogenética para grupos de organismos, especialmente das plantas, é importante para entender a formação e manutenção

da biodiversidade em uma determinada região e sua variação entre as regiões (Oliveira et al. 2017).

Os táxons arbóreos são importantes na determinação da diversidade de muitos outros grupos de organismos (Pimm e Joppa 2015), sendo considerados componentes cruciais em quase todos os habitats terrestres. No entanto, essa diversidade de plantas arbóreas varia muito entre as regiões (Rosenzweig 1995), sendo grande parte da variação na riqueza de espécies explicada pelo clima contemporâneo (Qian et al. 2019). No entanto, também existem quantidades substanciais da variação na riqueza de espécies que não são explicadas por fatores contemporâneos e são comumente atribuídas aos efeitos da história evolutiva (Ricklefs 1987), que incluem as diferenças nos processos de diversificação e dispersão entre regiões (Fritz e Rahbek 2012). Desse modo, os padrões geográficos de variação na diversidade de espécies são moldados pela interação de processos ecológicos e evolutivos. Assim, para uma maior compreensão de como as comunidades variam em relação à sua estrutura e composição, aspectos históricos também precisam ser compreendidos (Ricklefs 2006, Moro et al. 2015). O conhecimento de maior ou menor diversidade filogenética de uma área em relação à riqueza de espécies da área pode lançar luz sobre os processos evolutivos que geram os padrões de biodiversidade.

Os métodos filogenéticos viabilizam a obtenção de informações sobre as relações históricas das espécies e são utilizados para observar o agrupamento, a dispersão ou a uniformidade filogenética das espécies que ocorrem em escalas espaciais, podendo ir de escalas locais a regionais (Webb et al. 2002), e nos fornecem respostas relacionadas aos mecanismos de montagem e estrutura filogenética das comunidades (Webb et al. 2002; Cavender-Bares et al. 2009). A estrutura filogenética de uma comunidade ecológica pode ser agrupada, sobredispersa ou aleatória (Webb et al. 2002). Se traços funcionais são conservados dentro de linhagens evolutivas (Gastauer et al. 2018), o ambiente pode filtrar certas características compartilhadas entre parentes e através desse processo pode promover a coexistência de espécies ecologicamente semelhantes e filogeneticamente relacionadas, causando agrupamento filogenético (Webb et al. 2002; Hardy e Jost 2008). Por outro lado, o ambiente pode atuar filtrando características conservadas compartilhadas entre clados convergentes, levando à sobredispersão filogenética (Cavender-Bares et al. 2009). A sobredispersão filogenética também se torna provável quando os efeitos semelhantes aos da competição predominam, levando à exclusão competitiva de parentes próximos (Cavender-Bares et al. 2004; Violle et al. 2011).

Estudos que auxiliam na conservação de áreas de relevância biológica, como o Brasil, são muito importantes, 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 melhor entendimento dos processos que moldam as comunidades no espaço e no tempo (Brum et al. 2017). Conhecer as diferentes facetas da biodiversidade como composição, distribuição e nicho ecológico das espécies é fundamental para a construção de hipóteses biogeográficas e estratégias de conservação (Brum et al. 2017; Silva-Pereira et al. 2020). Assim, mapear áreas de relevância biológica junto com seus respectivos graus de conhecimento é um importante passo para um planejamento de conservação eficaz (Oliveira et al. 2019). Até o presente momento, nenhum estudo investigou a variação na estrutura filogenética em comunidades arbóreas do Brasil levando em consideração os diferentes biomas, embora haja estudos com foco no conhecimento dos mecanismos determinantes da distribuição de espécies e padrões de comunidades vegetais do Brasil (Castuera-Oliveira et al. 2020).

Utilizamos uma filogenia de 9.108 espécies arbóreas que ocorrem no Brasil, distribuídas em 3.959 sítios e verificamos os padrões de diversidade e estrutura filogenéticas objetivando responder, especificamente, às seguintes perguntas: i) Como as comunidades arbóreas que ocorrem no Brasil estão estruturadas filogeneticamente: de forma agrupada, sobredispersa ou aleatória? ii) Quais dos principais processos ecológicos responsáveis pela estruturação das comunidades é o que melhor explica os padrões filogenéticos encontrados? iii) A diversidade e estrutura filogenéticas variam em resposta às variáveis ambientais dos diferentes biomas?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

A área de estudo aqui investigada foi o território brasileiro, para o qual utilizamos as delimitações do IBGE para os biomas: Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Pantanal (figura 1).

2.2. Banco de dados

2.2.1. Dados bióticos

Utilizamos os registros de ocorrência de espécies arbóreas para todo o Brasil 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 ocorrência e de espécimes depositados em herbário.

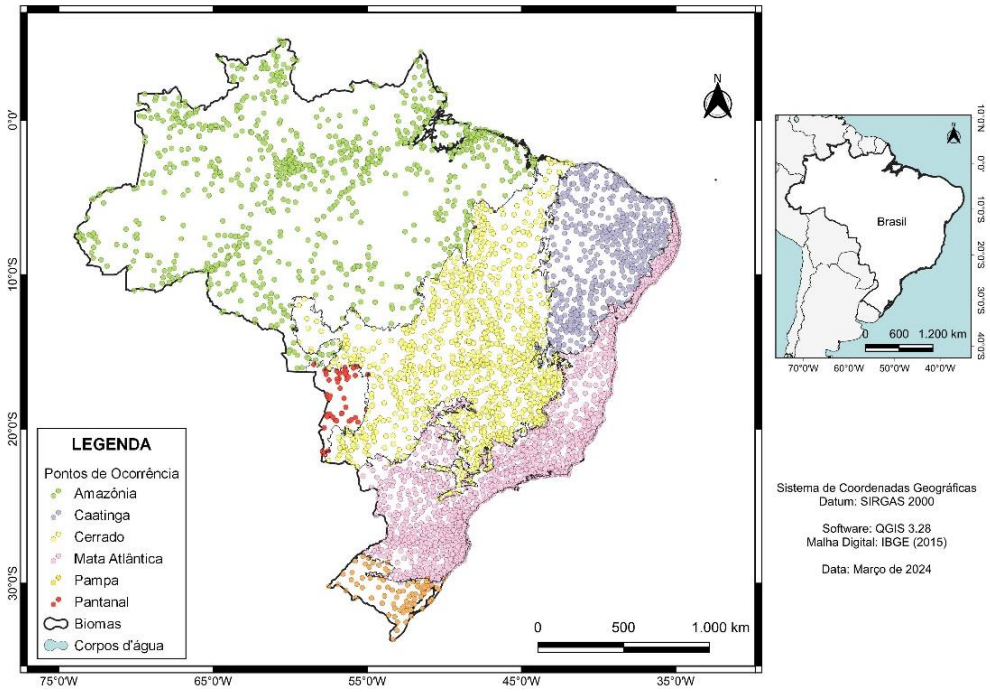


Figura 1: Localização dos 3.959 sítios do NeoTropTree (Oliveira-Filho et al. 2017) que compõem nossas unidades amostrais nos diferentes biomas do território brasileiro. Cada unidade amostral representa um inventário das plantas lenhosas que não se apoiam em outras plantas e atingem ≥ 3 metros de altura**.**

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 3.959 sítios pertencentes ao território brasileiro (143 famílias, 1.011 gêneros e 9.108 espécies em 698.490 registros de ocorrência). O NeoTropTree não inclui registros de ocorrências com dúvidas de localização ou habitat, nem sítios com indicação de alto distúrbio antropogênico (Neves et al. 2017). Todas as espécies e seus registros de ocorrência foram verificados quanto às circunscrições taxonômicas, com base nos bancos mundiais Flora do Brasil 2020 (http://floradobrasil.jbrj.gov.br/) e Trópicos (http://www.tropicos.org/).

2.3. Dados abióticos

Obtivemos os dados ambientais por meio da compilação de 70 variáveis ambientais: a) 19 camadas bioclimáticas de temperatura e precipitação do banco de dados WordClim 2.1 (Fick e Hijmans 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-climatedatabase); 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) e a altitude obtida do CGIAR-CSI (2006), a orientação de vertente (aspect) e a inclinação do terreno (slope) 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.

2.4. Árvore filogenética

Usamos a função *phylo.maker* do pacote V.PhyloMaker (Jin e Qian 2019) e a megaárvore datada GBOTB de Smith e Brown (2018) como referência para gerar uma filogenia representando as 9.108 espécies arbóreas do Brasil. Gêneros e espécies ausentes desta filogenia foram adicionados às suas respectivas famílias ou gêneros, respectivamente, usando a opção do cenário 3 do V.PhyloMaker, colocando os nós dos táxons adicionados uniformemente entre os nós datados e as pontas dentro da família (no caso de gênero) ou dentro do gênero (no caso de espécies). Neste caso, as espécies foram adicionadas para o gênero como politomias no ponto médio do comprimento do ramo do gênero, usando a

mesma abordagem usada em Phylomatic e BLADJ (Wikström et al. 2001; Webb et al. 2008). Esta é uma abordagem comumente usada para gerar filogenias para angiospermas (para mais detalhes, ver Yue e Li 2020; Zhang et al. 2020), pois filogenias que são resolvidas no nível de espécie para todas ou para a maioria das espécies de uma região raramente estão disponíveis. Assim, filogenias resolvidas apenas no nível de gênero são comumente usadas em estudos sobre filogenética comunitária (Miller et al. 2018; Molina-Venegas et al. 2015; Segovia et al. 2020). Estudo recente (Qian e Jin 2021) mostrou que as métricas de estrutura filogenética estimadas em uma árvore resolvida em gêneros são quase indistinguíveis daquelas estimadas em uma árvore resolvida no nível de espécie.

2.5. Análises de Estrutura e Diversidade Filogenéticas

Verificamos a variação da estrutura e diversidade filogenética ao longo dos biomas do Brasil por meio das seguintes métricas: i) diversidade filogenética (PD); ii) distâncias médias de pares (MPD); iii) distância filogenética entre os vizinhos mais próximos (MNTD); iv) tamanho padronizado do efeito da Diversidade Filogenética (ses.PD); v) tamanho padronizado do efeito da Distância Média Par a Par (ses.MPD), que reflete as relações filogenéticas mais profundas, isto é, entre clados mais antigos; vi) tamanho padronizado do efeito da Distância Média do Táxon mais Próximo (ses.MNTD), que reflete as relações mais próximas às extremidades da filogenia (Webb 2000; Webb et al. 2002). As métricas ses.MPD e ses.MNTD são equivalentes ao complemento do Índice de Parentesco Líquido (1-NRI) e ao complemento do Índice do Táxon mais Próximo (1-NTI), respectivamente (Webb et al. 2002; Kembel et al. 2010). Valores positivos dessas métricas indicam sobredispersão filogenética, enquanto valores negativos indicam agrupamento filogenético e valores que não desviam significativamente de zero indicam comunidades aleatórias de espécies (Webb et al. 2002; Swenson 2014). Comparamos a significância das médias das métricas filogenéticas entre os biomas por meio de uma ANOVA. Verificamos a normalidade dos resíduos por meio do teste Shapiro-Wilk e, quando necessário, efetuamos transformação logarítmica para atender às premissas da estatística paramétrica. A distinção entre esses locais foi determinada pelo teste de Tukey a posteriori, adequado para amostras de tamanhos desiguais.

Para o cálculo de todas as métricas acima utilizamos o pacote ‘picante’ no R (The R Foundation For Statistical Computing 2016). Utilizamos o modelo nulo taxa.labels, com 10.000 randomizações (Swenson 2014) para o cálculo das métricas ses (ses.PD; ses.MPD e ses.MNTD). Examinamos como as composições de comunidades variam nos diferentes biomas, avaliando a estrutura filogenética (agrupamento vs sobredispersão) de comunidades

locais (sítios pertencentes aos biomas) em relação ao conjunto de espécies regionais (Brasil como um todo) usando as métricas para verificar se a estrutura e a diversidade filogenéticas local difere da estrutura e diversidade filogenéticas regional.

2.6. Predição das variações filogenéticas por fatores ambientais

Utilizamos cada métrica filogenética acima como uma variável resposta e os tipos de vegetação (variável categórica) e as variáveis ambientais (variáveis contínuas) como variáveis preditoras em Modelos de Quadrados Mínimos Generalizados (GLSs) para testar a relação entre as métricas filogenéticas e o nosso conjunto de variáveis preditoras. Para cada modelo, seguimos esses passos: i) eliminamos as multicolinearidades entre as variáveis ambientais por meio de uma análise de agrupamento hierárquico (Chavent al. 2012), submetendo cada um desses grupos a uma Análise de Componentes Principais (PCA) e retendo o primeiro componente ("cluster"), o qual foi utilizado como variável sintética das variáveis do grupo – ver Tabela 1 (Chavent et al. 2012); ii) checamos se os clusters resultantes apresentaram fator de inflação da variância (Borcard et al. 2011) inferior a 10 (VIF>10) por meio da função "vifcor"; iii) testamos a significância de cada modelo GLS completo contra o modelo nulo correspondente; iv) para os modelos completos significativos, selecionamos os clusters a partir do critério de Akaike (AIC); e v) consideramos a autocorrelação espacial mediante a adição de várias estruturas espaciais alternativas nos modelos, tais como exponencial, esférica e gaussiana, checando qual delas produziu o melhor modelo (menor AIC).

Tabela 1: Clusters das 70 variáveis ambientais extraídas para os sítios 3.959 sítios pertencentes ao Brasil e obtidas pelo método de agrupamento hierárquico de variáveis.

Cluster	**Variáveis ambientais**
1	Temperatura média anual; Precipitação do mês mais chuvoso; Pressão de vapor de água (mínima); precipitação do trimestre mais seco; Pressão de vapor de água (média); Radiação solar (máxima);
2	Velocidade máxima do vento; Amplitude diurna média; Precipitação do trimestre mais frio; Radiação solar (mínima); Profundidade ao leito rochoso (horizonte R) até 200 cm; Velocidade do vento (média); Amplitude do EVI;

3	Pressão máxima de vapor de água; Temperatura máxima do mês mais quente; Umidade relativa do ar às 15h: Média; Evapotranspiração potencial anual (PET); Precipitação do trimestre mais quente; Sazonalidade da evapotranspiração potencial; Temperatura média do quarto mais frio;
4	Evapotranspiração potencial do trimestre mais úmido; Estresse hídrico do solo (máximo); Estresse hídrico do solo (mínimo) ; Densidade aparente de solo; Conteúdo de argila; Conteúdo de areia; Conteúdo de silte
5	Isotermalidade; Cobertura de Nuvens (máxima); Temperatura média do trimestre mais seco; Temperatura média do quarto mais frio; Cobertura de nuvens (média); Umidade relativa do ar às 9h (média) ; Cobertura de Nuvens (mínima);
6	Sazonalidade de temperatura; Temperatura mínima do mês mais frio; Faixa anual de temperatura; Precipitação anual;
7	Sazonalidade da evapotranspiração potencial; Variabilidade mensal da evapotranspiração potencial; Densidade Aparente de Solo; Estresse hídrico do solo (média anual)
8	Umidade relativa do ar às 9h (mínima); Evapotranspiração potencial do trimestre mais seco; Sazonalidade da evapotranspiração potencial; Evapotranspiração real média anual; Índice de rochosidade do terreno;
9	Altitude; Orientação de vertente; Inclinação do terreno; Índice de umidade topográfica; Modelo de relevo global; Índice de aridez Anual; Umidade relativa às 15h (mínima); Umidade relativa às 15h (máxima); Pressão de vapor de água (mínima);
10	Pressão de vapor de água (máxima); Umidade relativa do ar às 15h (mínima); Temperatura média do quarto mais chuvoso; Temperatura média do quarto mais quente; Sazonalidade da precipitação.

3. RESULTADOS

De forma geral, no Brasil, encontramos maior incidência de sítios com sobredispersão do que seria esperado ao acaso, o que indica que as comunidades arbóreas são predominantemente mais distantes filogeneticamente entre si (Figura 2).

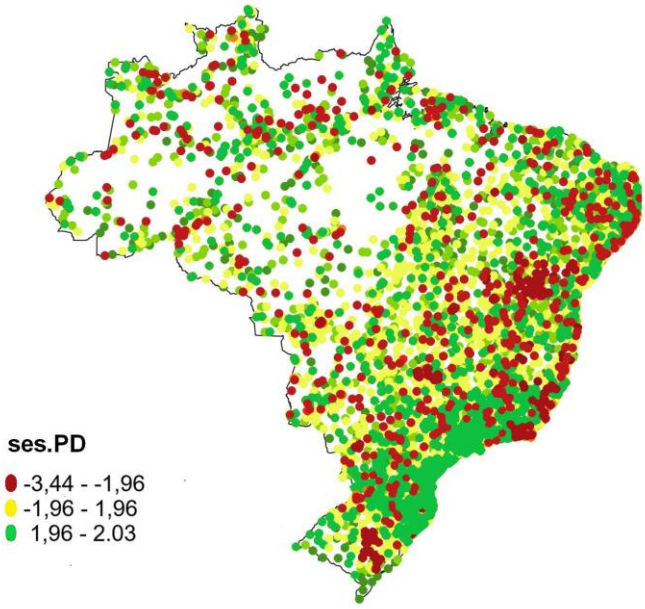


Figura 2: Gradiente de variação do tamanho padronizado do efeito da Diversidade Filogenética - ses.PD para as 3.959 comunidades arbóreas do Brasil.

O padrão mais notável de sobredispersão foi observado no bioma Mata Atlântica, onde tanto os valores médios de ses.MPD quanto os valores médios de ses.MNTD foram positivos e mostraram-se estatisticamente significativos (Tabela 2). O bioma amazônico apresentou agrupamento significativo para os valores médios da métrica ses.MPD, que reflete as relações filogenéticas mais profundas, isto é, clados mais antigos, e sobredispersão significativa para a métrica ses.MNTD, que reflete as relações mais próximas às extremidades da filogenia, isto é, os clados mais recentes.

Tabela 2: Valores médios de ses.MPD (tamanho padronizado do efeito da Distância Média Par a Par) e ses.MNTD (tamanho padronizado do efeito da Distância Média do Táxon mais Próximo) com seus respectivos desvios padrão (SD) para os diferentes biomas do Brasil. Valores *p* significativos indicam que a estrutura filogenética difere de zero de acordo com a ANOVA. AMZ = Amazônia, CAA = Caatinga, CER = Cerrado, ATL = Mata Atlântica, PAM = Pampa, PAN = Pantanal.

Biomas	Nº de sítios	Ses.MPD			Ses.MNTD		
		Média	SD	P	Média	SD	P
AMZ	835	**-1,221**	**0,815**	**<0,001**	**2,200**	**1,375**	**<0,001**
CAA	447	-0,777	1,328	0,326	1,258	1,892	0,275
CER	1070	**-0,090**	**1,041**	**0,020**	0,625	1,626	0,111
ATL	1514	**1,180**	**1,174**	**0,05**	**1,171**	**0,788**	**0,002**
PAM	42	-0,807	-0,815	0,062	**-2,218**	**0,477**	**<0,001**
PAN	51	**0,630**	**0,836**	**0,041**	**-3,043**	**2,808**	**0,007**

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

O padrão encontrado para o bioma Pantanal foi o inverso do encontrado para o bioma Amazônico, ou seja, apresentou agrupamento significativo nos valores médios da métrica ses.MNTD e sobredispersão significativa para os valores médios da métrica ses.MPD. Além disso, descobrimos que há um maior número de valores médios com sobredispersão significativa em comparação com o agrupamento significativo quando consideramos todos os biomas (Tabela 2).

Quando consideramos a diversidade de linhagens (ses.PD) por sítios entre os biomas, o padrão de sobredispersão é mais evidente para o bioma Mata Atlântica e menos evidente para o bioma Pampa. Os biomas Amazônia e Caatinga tiveram padrões semelhantes de diversidade de linhagens. Já o Cerrado mostrou um padrão de agrupamento mais evidente (Figura 3). Os biomas Pampas e Pantanal foram os biomas com menos sítios mostrando sobredispersão filogenética (Figura 3).

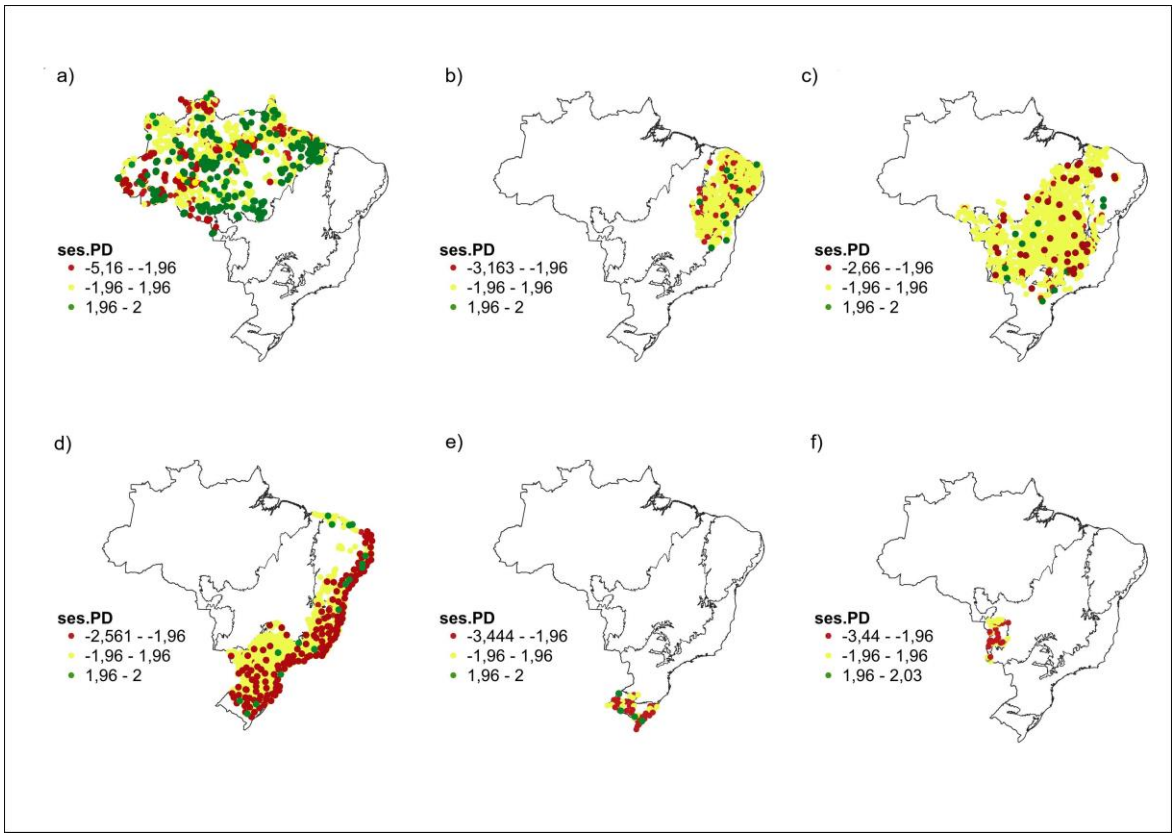


Figura 3: Gradiente de variação de ses.PD para os biomas do Brasil. Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Pampa e Pantanal.

Os valores médios de PD sempre foram menores do que ses.MPD e ses.MNTD para todos os biomas, com exceção do bioma Pampa onde os valores de ses.MNTD foram bem próximos de ses.PD. De modo geral, as métricas ses.PD, ses.MPD e ses.MNTD diferiram bastante entre si, especialmente nos biomas Caatinga e Mata Atlântica (Figura 4).

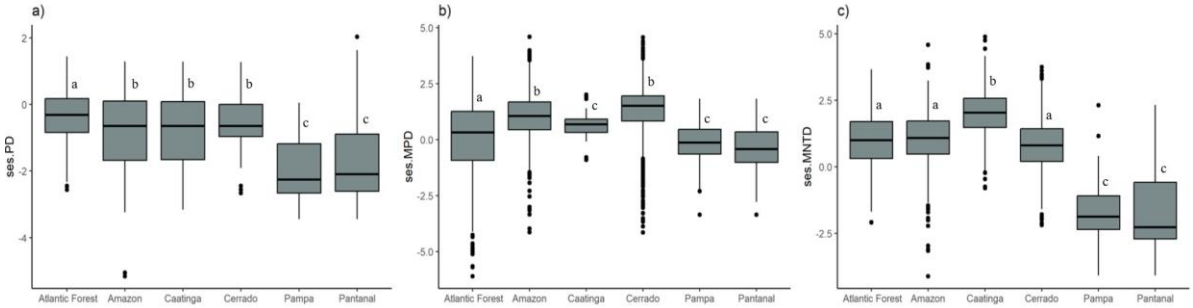


Figura 4: Valores médios de ses.PD - tamanho padronizado do efeito da Diversidade Filogenética, ses.MPD - tamanho padronizado do efeito da Distância Média Par a Par, ses.MNTD - tamanho padronizado do efeito da Distância Média do Táxon mais Próximo para os diferentes biomas do Brasil.

Os valores médios dos parâmetros filogenéticos do Brasil foram diferentes entre os biomas analisados, sendo que o MPD foi menor (221,56 Myrs) para o Pantanal e maior para a Amazônia (237,43 Myrs), com valores intermediários para os biomas Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga e Pampa (Tabela 3). Já para a métrica MNTD, o bioma Pampa apresentou uma menor estimativa (68,54 Myrs), e a maior estimativa (76,99 Myrs) encontrada foi para as comunidades do bioma amazônico (Tabela 3). Já para a métrica PD a maior estimativa foi a do bioma Amazônia e a menor estimativa foi do bioma Pampa (Tabela 3).

Tabela 3: Média e desvio padrão (entre parênteses) das métricas de diversidade filogenética para os biomas do Brasil. AMZ = Amazônia, CAA = Caatinga, CER = Cerrado, ATL = Mata Atlântica, PAM = Pampa, PAN = Pantanal. Valores de *P* aparecem em negrito quando significativos pela ANOVA.

	AMZ	**CAA**	**CER**	**ATL**	**PAM**	**PAN**	***P***
MPD	237,43[a] (8,61)	226,73[b] (9,56)	232,41[a] (1,81)	229,43[a] (7,41)	222,40[b] (9,01)	221,53[c] (6,61)	< **0,001**
MNTD	76,999[a] (5,56)	66,864[b] (6,17)	97,625[a] (5,32)	72,430[a] (8,61)	62,403[b] (7,91)	68,543[b] (8,58)	< **0,001**
PD	9096,74[a] (6,57)	7664,86[b] (8,11)	9031,56[a] (6,31)	8096,74[a] (7,81)	6265,40[b] (7,99)	6898,54[b] (8,97)	< **0,001**

*Diferentes letras nas mesmas linhas indicam diferenças significativas das métricas filogenéticas pelo teste a posteriori de Tukey-Kramer HSD.

Nossos modelos utilizando variáveis ambientais para predizer as variações filogenéticas das comunidades arbóreas do Brasil mostram que as variáveis climáticas (representada de forma sintética pelos clusters 1, 2, 3 e 6; Tabela 1) foram as que mais se correlacionaram com as métricas filogenéticas (tabela 4).

Tabela 4: Significância da relação entre diferentes m de diversidade e estrutura filogenéticas e variáveis ambientais sumarizadas em *clusters* para o Brasil, obtida a partir de Modelos de Quadrados Mínimos Generalizados – GLSs. Modelos significativos (P≤0,05) em negrito.

Métrica Filogenética	**Clusters* selecionados	*T*	*P*
ses.MPD	*cluster 1*	73,21	**0,002**
ses.MNTD	*cluster 3*	71,60	**<0,001**
MPD	*cluster 6*	34,16	**0,002**
MNTD	*cluster 2*	77,41	**<0,001**
ses.PD	*cluster 3*	14,13	**0,033**

* Todos os clusters selecionados são constituídos principalmente por variáveis climáticas (ver Tabela 1).

Os modelos utilizando variáveis ambientais para predizer as variações filogenéticas das comunidades arbóreas dos diferentes biomas do Brasil evidenciam que as variáveis climáticas foram as que mais se correlacionaram com as métricas filogenéticas, tanto para as métricas de estrutura quanto para as métricas de diversidade filogenéticas (Tabela 4). Para a Caatinga e para o Pantanal, além das variáveis climáticas, as variáveis de solos (cluster 4, Tabela 1) também foram selecionadas. Outro fato que chama a atenção é que o cluster 3 foi o que mais se correlacionou com a métrica ses.MNTD em todos os biomas analisados (ver Material suplementar, tabelas s1, s2, s3, s4, s5, s6).

4. DISCUSSÃO

Investigamos a variação na estrutura e diversidade filogenéticas das comunidades arbóreas no Brasil e nos diferentes biomas e as variáveis que se espera que estejam envolvidas na estruturação dessas comunidades, inferindo processos importantes a partir dos padrões emergentes. Utilizando um grande conjunto de dados, descobrimos que no Brasil: i) de modo geral, as comunidades arbóreas estão estruturadas filogeneticamente de forma sobredispersa; ii) a filtragem de habitat desempenha um papel dominante na estruturação das comunidades arbóreas, mas há uma variação na estrutura filogenética de comunidades em diferentes sítios dentro de cada bioma; e iii) que as métricas estão correlacionadas, especialmente, com as variáveis climáticas.

O padrão de sobredispersão filogenética encontrado para a maior parte das comunidades pode ser explicado por vários fatores ecológicos e evolutivos que agem sinergicamente, por exemplo, a competição, na qual espécies intimamente relacionadas podem ser excluídas, abrindo espaço para aquelas mais distantes filogeneticamente (Garcia et al. 2016). Todavia, sugestões acerca de processos ecológicos complexos e de difícil mensuração como a competição devem ser cautelosas, visto a diversidade de fatores que podem levar indivíduos a competirem (Mouquet et al. 2012).

Fatores ambientais também desempenham esse papel, selecionando espécies adaptadas a condições específicas (Bemmels et al. 2018). A limitação na dispersão de espécies intimamente relacionadas também pode impedir que colonizem a mesma comunidade (Coronado et al. 2015). Ainda, a história evolutiva das espécies, incluindo eventos de especiação e migração, influencia a composição filogenética (Dexter et al. 2017). Por último, mas não menos importante, as interações ecológicas, como mutualismo ou predação, podem favorecer a coexistência de espécies distantes filogeneticamente que desempenham papéis complementares (Villa et al. 2021; Diniz et al. 2021).

O padrão notável de sobredispersão na Mata Atlântica, evidenciado pelos valores de ses.MPD e ses.MNTD, pode ser interpretado à luz das características únicas desse bioma. A Mata Atlântica apresenta uma complexidade ecológica única (Myers et al. 2000). Suas variadas fitofisionomias, que vão desde florestas densas até formações mais abertas, oferecem uma ampla gama de nichos ecológicos (Oliveira-Filho e Fontes 2000). Além disso, a Mata Atlântica é caracterizada por sua heterogeneidade ambiental, com diferenças marcantes em termos de altitude, tipo de solo e regime de chuvas. Essa heterogeneidade ambiental pode explicar a sobredispersão observada (Diniz et al. 2021). Em ambientes heterogêneos, as espécies podem responder de maneira variada às condições locais, resultando em padrões de distribuição mais dispersos do que o esperado ao acaso (Vamosi et al. 2009), pois fatores ambientais como variações topográficas e diferentes regimes climáticos podem criar microambientes específicos, cada um dos quais favorecendo determinadas espécies (Rezende et al. 2018).

O agrupamento significativo médio para a métrica ses.MPD na Amazônia revela informações valiosas sobre a estrutura filogenética desse bioma único e complexo. A Amazônia abriga uma vasta gama de espécies que evoluíram ao longo de milhões de anos (Antonelli et al. 2018). O agrupamento significativo observado na métrica ses.MPD pode ser resultado do conservantismo de nicho. Na Amazônia, esse resultado pode ser interpretado como a ideia de que espécies relacionadas evolutivamente têm nichos ecológicos semelhantes.

Por exemplo, duas espécies arbóreas que compartilham um ancestral comum podem ter adaptações ecológicas semelhantes, como preferência por determinadas condições de solo e tolerância a certas condições de luz (Honorio-Coronado et al. 2015). Outra hipótese para esse resultado é que a Amazônia possa ter uma elevada resiliência e capacidade de recuperação após perturbações, o que de fato contribui para a manutenção de linhagens filogenéticas antigas (Antonelli et al. 2018).

A observação de um padrão inverso entre o bioma Pantanal e o bioma Amazônico em relação às métricas ses.MNTD e ses.MPD é um achado intrigante e sugere dinâmicas únicas na estruturação filogenética desses ecossistemas contrastantes. O padrão de sobredispersão da métrica ses.MPD no Pantanal pode ser resultado de condições ambientais heterogêneas nesse bioma, onde diferentes linhagens evolutivas podem ter se adaptado a microambientes específicos (dos Santos Vila da Silva et al. 2021). Por outro lado, o padrão de agrupamento da métrica ses.MNTD sugere que, apesar da topografia heterogênea e das variações ambientais, existe uma tendência para que espécies mais próximas filogeneticamente coexistam em determinadas áreas do Pantanal. Do ponto de vista da conservação, nossos resultados destacam a necessidade de abordagens diferenciadas. Por exemplo, no Pantanal, onde encontramos sobredispersão nos clados mais antigos, estratégias que consideram a variedade de microambientes podem ser essenciais. Já no bioma amazônico, onde há um padrão de agrupamento filogenético, a conservação pode se beneficiar de abordagens que visam preservar áreas que representam linhagens evolutivas específicas.

O padrão notável de variação na diversidade de linhagens (ses.PD) entre os biomas revela aspectos importantes na estrutura filogenética das comunidades arbóreas do Brasil. A elevada diversidade de linhagens na Mata Atlântica sugere uma história evolutiva rica e complexa, possivelmente influenciada por eventos históricos e mudanças climáticas, evidenciados também em estudos anteriores (Rezende et al. 2018). Já a similaridade dos padrões de diversidade de linhagens entre os biomas Amazônia, Caatinga e Cerrado, embora inesperada, destaca a necessidade de investigações mais aprofundadas para compreender os fatores subjacentes a essa similaridade. A menor estimativa no Pantanal indica singularidades na composição filogenética dessa região (Maltchik et al. 2007).

Tomados em conjunto, nossos resultados mostram variações na estrutura filogenética nos diferentes biomas refletidas pelas métricas ses.MPD e ses.MNTD, indicando diferenças na estrutura filogenética das comunidades entre os fins evolutivos e os pares médios de espécies. Assim, biomas com ses.MPD e ses.MNTD inconsistentes podem ser afetados pela

filtragem de habitat e efeitos competitivos que precisam ser combinados para explicar os processos que mantêm a diversidade regional de espécies (Tian 2021). Nossos resultados indicam que a filtragem de habitat desempenha um papel dominante na construção de comunidades arbóreas, mas há uma variação na estrutura filogenética de comunidades em diferentes sítios dentro de cada bioma (Bai 2019), ou seja, a importância relativa de processos determinísticos como filtragem de habitat e competição interespecífica varia entre biomas diferentes (Kembel e Hubbell 2006).

O clima desempenha um papel fundamental na evolução e diversidade das árvores, moldando suas adaptações e influenciando suas interações ecológicas ao longo do tempo, por meio de diferentes processos, dentre os quais a limitação da sobrevivência das espécies causada por condições climáticas extremas, como temperaturas muito baixas ou muito altas, que podem levar à extinção local gradual (Rezende et al. 2020). Isso afeta a diversidade evolutiva, pois algumas linhagens podem ser perdidas (Honorio Coronado et al. 2015). Além disso, mudanças climáticas ao longo do tempo podem criar barreiras geográficas para o movimento de espécies (Donoghue 2008). Outro processo que desempenha esse mesmo papel é a pressão seletiva sobre as espécies, desencadeado por condições climáticas como precipitação, disponibilidade de água e temperatura. Isso pode levar à evolução de características específicas que permitem a sobrevivência em determinados climas, resultando em diferentes linhagens evolutivas (Segovia et al. 2020). Além do clima, a profundidade ao leito rochoso, ou horizonte R, que é a distância entre a superfície do solo e a camada de rocha subjacente, também desempenha um papel crucial para as plantas, pois pode influenciar na capacidade de retenção de água, uma vez que solos mais profundos, acima do leito rochoso, podem reter mais água, fornecendo uma reserva maior para as árvores durante períodos de seca. Quando o leito rochoso está próximo, a capacidade do solo de armazenar água é reduzida, o que pode afetar o crescimento da árvore, especialmente em climas mais secos. Além disso, nossos resultados mostram que a amplitude do EVI – (Enhanced Vegetation Index) também influencia as métricas filogenéticas, refletindo assim as mudanças sazonais na vegetação. Grandes variações na amplitude do EVI podem indicar mudanças significativas para as árvores, como aquelas associadas a ciclos de crescimento e dormência, ou respostas a eventos climáticos como secas ou chuvas intensas.

A diversidade evolutiva pode ser influenciada por uma série de fatores, que inclui desde a história geológica e climática de uma região, eventos de dispersão de espécies, até as adaptações a diferentes ambientes ao longo do tempo (Wiens e Donoghue 2004). Desse modo, a diversidade evolutiva contribui para a resiliência e estabilidade dos ecossistemas, já que

diferentes linhagens de espécies podem responder de maneira diversa a perturbações ambientais, e é nesse sentido que essa medida de diversidade se destaca em relação as outras medidas existentes, pois revelam aspectos que os outros índices não podem revelar.

Tomados em conjunto, nossos resultados mostram variações dos padrões filogenéticos entre e dentro dos biomas analisados, o que nos leva a supor que a filtragem ambiental é o processo que melhor explica a formação de comunidades arbóreas. Contudo, observa-se variação na estrutura filogenética dessas comunidades em diferentes locais dentro de cada bioma. Assim, a importância relativa de processos determinísticos como filtragem de habitat e competição interespecífica no processo de comunidade varia entre biomas diferentes. Além disso, destacamos que as variáveis climáticas são as que mais se correlacionam com as métricas filogenéticas, o que nos leva a fazer um alerta, pois as mudanças climáticas podem desencadear uma série de efeitos indiretos que afetam a diversidade evolutiva das árvores do Brasil, tornando o estudo desse fenômeno fundamental para a compreensão e a conservação da biodiversidade.

A complexidade dos padrões filogenéticos divergentes entre os diferentes biomas enfatiza a importância de considerar a singularidade de cada bioma ao desenvolver estratégias de conservação. Ressaltamos a necessidade de estratégias de conservação específicas e adaptadas à heterogeneidade dos biomas, ou seja, a preservação eficaz deve exigir abordagens diferenciadas para os diferentes biomas dentro desse país extraordinariamente diversificado.

5. CONCLUSÃO

Nossos resultados revelaram diferenças significativas nos padrões filogenéticos entre os biomas do Brasil, sugerindo que, além dos processos históricos, os gradientes ambientais desempenham um papel crucial. Gradientes ambientais, como variações de temperatura, precipitação e tipos de solo, influenciam a disponibilidade de recursos e a pressão de seleção em diferentes biomas, impactando diretamente os padrões filogenéticos. Em ambientes com fortes gradientes ambientais, as espécies são filtradas com base em suas adaptações a essas condições, resultando em padrões filogenéticos distintos. Por exemplo, pode ocorrer o agrupamento de espécies evolutivamente relacionadas em condições ambientais semelhantes ou a sobredispersão, onde espécies filogeneticamente distantes coexistem devido às suas adaptações a diferentes nichos.

Esperamos que nossos resultados possam auxiliar no planejamento e gestão da conservação em cada um dos diferentes biomas brasileiros. Especificamente, demonstramos que:

a) Biomas mais florestais, como a Amazônia, apresentaram um valor médio de agrupamento filogenético, enquanto outros biomas, como o Pantanal, apresentaram um valor médio de estrutura sobredispersa. Dessa forma, o conservadorismo de nicho e os processos de filtragem ambiental podem estar associados à estruturação distinta dessas comunidades.
b) As variáveis climáticas foram as que mais se correlacionaram com os padrões de diversidade filogenética do Brasil e dos seus diferentes biomas.

Destacamos que a vulnerabilidade da diversidade filogenética pode se agravar diante do aquecimento climático previsto para os próximos anos (Yang et al. 2020), especialmente no Brasil, que atualmente enfrenta a maior crise climática dos últimos tempos (INMET, 2024). Esses insights são fundamentais para o desenvolvimento de estratégias de conservação mais eficazes e adaptadas às necessidades específicas de cada bioma.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Antonelli A, Sanmartín I (2011) Why are there so many plant species in the Neotropics? TAXON 60:403–414. https://doi.org/10.1002/tax.602010

Antonelli A, Zizka A, Carvalho FA, Scharn R, Bacon CD, Silvestro D, Condamine FL (2018) Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. Proceedings of the National Academy of Sciences 115:6034–6039. https://doi.org/10.1073/pnas.1713819115

Antonelli A, Zizka A, Silvestro D, Scharn R, Cascales-Miñana B, Bacon CD (2015) An engine for global plant diversity: highest evolutionary turnover and emigration in the American tropics. Front Genet 6. https://doi.org/10.3389/fgene.2015.00130

Bai K, Lv S, Ning S, Zeng D, Guo Y, Wang B (2019) Leaf nutrient concentrations associated with phylogeny, leaf habit and soil chemistry in tropical karst seasonal rainforest tree species. Plant Soil 434:305–326. https://doi.org/10.1007/s11104-018-3858-4

Banda KR, Delgado-Salinas A, Dexter KG, Linares-Palomino R, Oliveira-Filho A, Prado D, Pullan M, Quintana C, Riina R, Rodríguez GM, Weintritt J, Acevedo-Rodríguez P, Adarve J, Álvarez E, Aranguren AB, Arteaga JC, Aymard G, Castaño A, Ceballos-Mago N, Cogollo Pacheco Á, Cuadros H, Delgado Ferrer F, Devia W, Dueñas H, Fajardo L, Fernández Á, Fernández MÁ, Franklin J, Freid EH, Galetti LA, Gonto R, González RM, Graveson R, Helmer EH, Idárraga Piedrahita A, López R, Marcano-Vega H, Martínez OG, Maturo HM, McDonald M, McLaren K, Melo O, Mijares F, Mogni V, Molina D, Moreno NDP, Nassar JM, Neves DM, Oakley LJ (2016) Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. https://doi.org/10.1126/science.aaf5080

Bemmels JB, Wright SJ, Garwood NC, Queenborough SA, Valencia R, Dick CW (2018) Filter-dispersal assembly of lowland Neotropical rainforests across the Andes. Ecography 41:1763–1775. https://doi.org/10.1111/ecog.03473

Brasil. Ministério da Agricultura Pecuária e Abastecimento. Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). Disponível em: http://www.inmet.gov.br. Acesso em: 04/04/2024.

Brum FT, Graham CH, Costa GC, Hedges SB, Penone C, Radeloff VC, Rondinini C, Loyola R, Davidson AD (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

Castuera-Oliveira, L, AT Oliveira-Filho, P V, Eisenlohr (2020) Emerging hotspots of tree richness in Brazil. Acta Botanica Brasilica 34:117-134. https://doi.org/10.1590/0102-33062019abb0152

Cianciaruso MV, Silva IA da, Batalha MA (2009) Phylogenetic and functional diversities: new approaches to community ecology. Biota Neotropica 9:3 https://doi.org/10.1590/S1676-06032009000300008

Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes | Science. https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.235.4785.167. Accessed 16 Oct 2024

Coutinho L (2016) Biomas brasileiros. Oficina de Textos

Dexter KG, Lavin M, Torke BM, Twyford AD, Kursar TA, Coley PD, Drake C, Hollands R, Pennington RT (2017) Dispersal assembly of rain forest tree communities across the Amazon basin. Proceedings of the National Academy of Sciences 114:2645–2650. https://doi.org/10.1073/pnas.1613655114

Diniz ÉS, Gastauer M, Thiele J, Meira-Neto JAA (2021) Phylogenetic dynamics of Tropical Atlantic Forests. Evol Ecol 35:65–81. https://doi.org/10.1007/s10682-020-10094-6

Donoghue MJ (2008) A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. Proceedings of the National Academy of Sciences 105:11549–11555. https://doi.org/10.1073/pnas.0801962105

dos Santos Vila da Silva J, Pott A, Chaves JVB (2021) Classification and Mapping of the Vegetation of the Brazilian Pantanal. In: Damasceno-Junior GA, Pott A (eds) Flora and Vegetation of the Pantanal Wetland. Springer International Publishing, Cham, pp 11–38

Eisenlohr PV, de Oliveira-Filho AT (2015) Revisiting Patterns of Tree Species Composition and their Driving Forces in the Atlantic Forests of Southeastern Brazil. Biotropica 47:689–701. https://doi.org/10.1111/btp.12254

Fiaschi P, Pirani JR (2009) Review of plant biogeographic studies in Brazil. Journal of Systematics and Evolution 47:477–496. https://doi.org/10.1111/j.1759-6831.2009.00046.x

Fick S, Hijmans R (2017) WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology 37. https://doi.org/10.1002/joc.5086

Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology 37:4302–4315. https://doi.org/10.1002/joc.5086

Fortney RH, Benedict M, Gottgens JF, Walters TL, Leady BS, Rentch J (2004) Aquatic plant community composition and distribution along an inundation gradient at two ecologically distinct sites in the Pantanal region of Brazil. Wetlands Ecol Manage 12:575–585. https://doi.org/10.1007/s11273-005-1763-0

Fritz SA, Rahbek C (2012) Global patterns of amphibian phylogenetic diversity. Journal of Biogeography 39:1373–1382. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02757.x

Gastauer M, Silva JR, Caldeira Junior CF, Ramos SJ, Souza Filho PWM, Furtini Neto AE, Siqueira JO (2018) Mine land rehabilitation: Modern ecological approaches for more sustainable mining. Journal of Cleaner Production 172:1409–1422. https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2017.10.223

Giulietti AM, Harley RM, De Queiroz LP, Wanderley MDGL, Van Den Berg C (2005) Biodiversity and Conservation of Plants in Brazil. Conservation Biology 19:632–639. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00704.x

Hengl T, Jesus JM de, MacMillan RA, Batjes NH, Heuvelink GBM, Ribeiro E, Samuel-Rosa A, Kempen B, Leenaars JGB, Walsh MG, Gonzalez MR (2014) SoilGrids1km — Global Soil

Information Based on Automated Mapping. PLOS ONE 9:e105992. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105992

Honorio Coronado EN, Dexter KG, Pennington RT, Chave J, Lewis SL, Alexiades MN, Alvarez E, Alves de Oliveira A, Amaral IL, Araujo-Murakami A, Arets EJMM, Aymard GA, Baraloto C, Bonal D, Brienen R, Cerón C, Cornejo Valverde F, Di Fiore A, Farfan-Rios W, Feldpausch TR, Higuchi N, Huamantupa-Chuquimaco I, Laurance SG, Laurance WF, López-Gonzalez G, Marimon BS, Marimon-Junior BH, Monteagudo Mendoza A, Neill D, Palacios Cuenca W, Peñuela Mora MC, Pitman NCA, Prieto A, Quesada CA, Ramirez Angulo H, Rudas A, Ruschel AR, Salinas Revilla N, Salomão RP, Segalin de Andrade A, Silman MR, Spironello W, ter Steege H, Terborgh J, Toledo M, Valenzuela Gamarra L, Vieira ICG, Vilanova Torre E, Vos V, Phillips OL (2015) Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities. Diversity and Distributions 21:1295–1307. https://doi.org/10.1111/ddi.12357

Jin Y, Qian H (2019) V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. Ecography 42:1353–1359. https://doi.org/10.1111/ecog.04434

Kembel SW, Hubbell SP (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

Kriticos DJ, Webber BL, Leriche A, Ota N, Macadam I, Bathols J, Scott JK (2012) CliMond: global high-resolution historical and future scenario climate surfaces for bioclimatic modelling. Methods in Ecology and Evolution 3:53–64. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00134.x

Le Saout S, Hoffmann M, Shi Y, Hughes A, Bernard C, Brooks TM, Bertzky B, Butchart SHM, Stuart SN, Badman T, Rodrigues ASL (2013) Protected Areas and Effective Biodiversity Conservation. Science 342:803–805. https://doi.org/10.1126/science.1239268

Maltchik L, Rolon AS, Schott P (2007) Effects of hydrological variation on the aquatic plant community in a floodplain palustrine wetland of southern Brazil. Limnology 8:23–28. https://doi.org/10.1007/s10201-006-0192-y

Miller JT, Jolley-Rogers G, Mishler BD, Thornhill AH (2018) Phylogenetic diversity is a better measure of biodiversity than taxon counting. Journal of Systematics and Evolution 56:663–667. https://doi.org/10.1111/jse.12436

Molina-Venegas R, Aparicio A, Lavergne S, Arroyo J (2015) The building of a biodiversity hotspot across a land-bridge in the Mediterranean. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 282:20151116. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1116

Mouquet N, Devictor V, Meynard CN, Munoz F, Bersier L-F, Chave J, Couteron P, Dalecky A, Fontaine C, Gravel D, Hardy OJ, Jabot F, Lavergne S, Leibold M, Mouillot D, Münkemüller T, Pavoine S, Prinzing A, Rodrigues ASL, Rohr RP, Thébault E, Thuiller W (2012) Ecophylogenetics: advances and perspectives. Biological Reviews 87:769–785. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00224.x

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403:853–858. https://doi.org/10.1038/35002501

Neves DM, Dexter KG, Pennington RT, Valente ASM, Bueno ML, Eisenlohr PV, Fontes MAL, Miranda PLS, Moreira SN, Rezende VL, Saiter FZ, Oliveira-Filho AT (2017) Dissecting a biodiversity hotspot: The importance of environmentally marginal habitats in the Atlantic Forest Domain of South America. Diversity and Distributions 23:898–909. https://doi.org/10.1111/ddi.12581

Oliveira U, Soares-Filho BS, Paglia AP, Brescovit AD, de Carvalho CJB, Silva DP, Rezende DT, Leite FSF, Batista JAN, Barbosa JPPP, Stehmann JR, Ascher JS, de Vasconcelos MF, De Marco P, Löwenberg-Neto P, Ferro VG, Santos AJ (2017) Biodiversity conservation gaps in the Brazilian protected areas. Sci Rep 7:9141. https://doi.org/10.1038/s41598-017-08707-2

Oliveira-Filho AT, Fontes MAL (2000) Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate1. Biotropica 32:793–810. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00619.x

Oliveira-Filho, AT, (2017) NeoTropTree, Flora arbórea da Região NeoTropical: Um banco de dados envolvendo biogeografia, diversidade e conservação. Disponivel em: http://www.neotroptree.info.

Pimm SL, Joppa LN (2015) How Many Plant Species are There, Where are They, and at What Rate are They Going Extinct? mobt 100:170–176. https://doi.org/10.3417/2012018

Qian H, Deng T, Jin Y, Mao L, Zhao D, Ricklefs RE (2019) Phylogenetic dispersion and diversity in regional assemblages of seed plants in China. Proceedings of the National Academy of Sciences 116:23192–23201. https://doi.org/10.1073/pnas.1822153116

Qian H, Jin Y (2021) Are phylogenies resolved at the genus level appropriate for studies on phylogenetic structure of species assemblages? Plant Diversity 43:255–263. https://doi.org/10.1016/j.pld.2020.11.005

Rezende VL, Bueno ML, Eisenlohr PV, Oliveira-Filho AT (2018) Patterns of tree species variation across southern South America are shaped by environmental factors and historical processes. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 34:10–16. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.002

Rezende VL, Pontara V, Bueno ML, van den Berg E, de Oliveira-Filho AT (2020) Climate and evolutionary history define the phylogenetic diversity of vegetation types in the central region of South America. Oecologia 192:191–200. https://doi.org/10.1007/s00442-019-04561-3

Ricklefs RE (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. Ecology Letters 7:1–15. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00554.x

Segóvia RA, Pennington RT, Padeiro TR, Coelho de Souza F, Neves DM, Davis CC, Armesto JJ, Olivera-Filho AT, Dexter KG (2020) Freezing and water availability structure the evolutionary diversity of trees across the Americas. Science Advances 6:eaaz5373. https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz5373

SoilGrids: a system for automated global soil mapping. https://library.wur.nl/WebQuery/wurpubs/datasets/489422. Accessed 16 Oct 2024

Tian C, Xi J, Ju M, Li Y, Guo Q, Yao L, Wang C, Lin Y, Li Q, Williams WJ, Bu C (2021) Biocrust microbiomes influence ecosystem structure and function in the Mu Us Sandland, northwest China. Ecological Informatics 66:101441. https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2021.101441

Title PO, Bemmels JB (2018) ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. Ecography 41:291–307. https://doi.org/10.1111/ecog.02880

Vamosi SM, Heard SB, Vamosi JC, Webb CO (2009) Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. Molecular Ecology 18:572–592. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.04001.x

Vargas G, Rivera-Pedroza LF, García LF, Jahnke SM (2023) Conservation Biological Control as an Important Tool in the Neotropical Region. Neotrop Entomol 52:134–1. https://doi.org/10.1007/s13744-022-01005-1

Villa PM, Martins SV, Diniz ÉS, Nolasco de Oliveira Neto S, Neri AV, Pinto-Junior H, Nunes JA, Bueno ML, Ali A (2021) Taxonomic and functional beta diversity of woody communities along Amazon forest succession: The relative importance of standage, soil properties and spatial factor. Forest Ecology and Management 482:118885. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118885

Violle C, Nemergut DR, Pu Z, Jiang L (2011) Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. Ecology Letters 14:782–787. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01644.x

Webb CO, Ackerly DD, McPeek MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and Community Ecology. Annual Review of Ecology and Systematics 33:475–505. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448

Wiens JJ, Donoghue MJ (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. Trends in Ecology & Evolution 19:639–644. https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.011

Yang M, Mou Y, Meng Y, Liu S, Peng C (2020) Modeling the effects of precipitation and temperature patterns on agricultural drought in China from 1949 to 2015. Science of the Total Environment, 711:135-139. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135139

7. ANEXOS

Tabela S1: Significância da relação entre diferentes medidas de diversidade e estrutura filogenéticas e variáveis ambientais sumarizadas em *clusters* para o bioma Amazônia, obtida a partir de Modelos de Quadrados Mínimos Generalizados – GLSs. Modelos significativos (P≤0,05) em negrito.

Métrica Filogenética do bioma Amazônia	**Clusters* selecionados	*T*	*P*
ses.MPD	*cluster 2*	86,21	**0,001**
ses.MNTD	*cluster 3*	61,69	**<0,001**
MPD	*cluster 1*	56,16	**0,005**
MNTD	*cluster 3*	68,62	**<0,001**
ses.PD	*cluster 6*	31,12	**0,030**

*Todos os clusters selecionados são constituídos principalmente por variáveis climáticas (ver Tabela 1).

Tabela S2: Significância da relação entre diferentes medidas de diversidade e estrutura filogenéticas e variáveis ambientais sumarizadas em *clusters* para o bioma Caatinga, obtida a partir de Modelos de Quadrados Mínimos Generalizados – GLSs. Modelos significativos (P≤0,05) em negrito.

Métrica Filogenética do bioma Caatinga	**Clusters* selecionados	*T*	*P*
ses.MPD	*cluster 1*	74,21	**0,001**
ses.MNTD	*cluster 3*	61,69	**<0,001**
MPD	*cluster 1*	54,16	**0,005**
MNTD	*cluster 6*	67,42	**<0,001**
ses.PD	*cluster 4*	31,15	**0,041**

Tabela S3: Significância da relação entre diferentes medidas de diversidade e estrutura filogenéticas e variáveis ambientais sumarizadas em *clusters* para o bioma Cerrado, obtida a partir de Modelos de Quadrados Mínimos Generalizados – GLSs. Modelos significativos (P≤0,05) em negrito.

Métrica Filogenética do bioma Cerrado	**Clusters* selecionados	*T*	*P*
ses.MPD	*cluster 1*	74,23	**0,001**
ses.MNTD	*cluster 3*	63,69	**<0,001**
MPD	*cluster 1*	54,36	0,006
MNTD	*cluster 3*	67,42	**<0,001**
ses.PD	*cluster 3*	33,35	**0,021**

Tabela S4: Significância da relação entre diferentes medidas de diversidade e estrutura filogenéticas e variáveis ambientais sumarizadas em *clusters* para o bioma Mata Atlântica, obtida a partir de Modelos de Quadrados Mínimos Generalizados – GLSs. Modelos significativos (P≤0,05) em negrito.

Métrica Filogenética do bioma Mata Atlântica	**Clusters* selecionados	*T*	*P*
ses.MPD	*cluster 1*	73,22	**0,001**
ses.MNTD	*cluster 3*	62,69	**<0,001**
MPD	*cluster 1*	53,26	0,007
MNTD	*cluster 1*	67,32	**<0,001**
ses.PD	*cluster 1*	32,25	**0,041**

Tabela S5: Significância da relação entre diferentes medidas de diversidade e estrutura filogenéticas e variáveis ambientais sumarizadas em *clusters* para o bioma Pampa, obtida a partir de Modelos de Quadrados Mínimos Generalizados – GLSs. Modelos significativos (P≤0,05) em negrito.

Métrica Filogenética do bioma Pampa	**Clusters* selecionados	*T*	*P*
ses.MPD	*cluster 1*	74,21	0,006
ses.MNTD	*cluster 3*	61,69	**<0,001**

MPD	*cluster 6*	54,16	**0,005**
MNTD	*cluster 6*	67,42	**<0,001**
ses.PD	*cluster 1*	31,15	0,061

Tabela S6: Significância da relação entre diferentes medidas de diversidade e estrutura filogenéticas e variáveis ambientais sumarizadas em *clusters* para o bioma Pantanal, obtida a partir de Modelos de Quadrados Mínimos Generalizados – GLSs. Modelos significativos (P≤0,05) em negrito.

Métrica Filogenética do bioma Pantanal	**Clusters* selecionados	*T*	*P*
ses.MPD	*cluster 3*	64,21	**0,001**
ses.MNTD	*cluster 3*	61,69	**<0,001**
MPD	*cluster 6*	44,16	**0,005**
MNTD	*cluster 3*	66,42	**<0,001**
ses.PD	*cluster 4*	31,14	**0,041**