



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE FLORESTAS
CURSO DE GRADUAÇÃO EM ENGENHARIA FLORESTAL

PEDRO HENRIQUE MEDEIROS RAJÃO

**VARIAÇÃO DA ESTRUTURA FILOGENÉTICA DE UMA COMUNIDADE
ARBÓREA TROPICAL EM ESCALA LOCAL SOBRE DIFERENTES GRADIENTES
TOPOGRÁFICOS**

Prof. Msc. MARILENA MENEZES DA SILVA CONDE
Orientador

Msc. FELIPE CITO NETTSHEIM
Co-Orientador

SEROPÉDICA, RJ
JUNHO – 2015



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE FLORESTAS
CURSO DE GRADUAÇÃO EM ENGENHARIA FLORESTAL

PEDRO HENRIQUE MEDEIROS RAJÃO

**VARIAÇÃO DA ESTRUTURA FILOGENÉTICA DE UMA COMUNIDADE
ARBÓREA TROPICAL EM ESCALA LOCAL SOBRE DIFERENTES GRADIENTES
TOPOGRÁFICOS**

Monografia apresentada ao Curso de Engenharia Florestal, como requisito parcial para a obtenção do Título de Engenheiro Florestal, Instituto de Florestas da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro.

Prof. Msc. MARILENA MENEZES DA SILVA CONDE
Orientador

Msc. FELIPE CITO NETTSHEIM
Co-Orientador

SEROPÉDICA, RJ
JUNHO – 2015

**VARIAÇÃO DA ESTRUTURA FILOGENÉTICA DE UMA COMUNIDADE
ARBÓREA TROPICAL EM ESCALA LOCAL SOBRE DIFERENTES GRADIENTES
TOPOGRÁFICOS**

PEDRO HENRIQUE MEDEIROS RAJÃO

Monografia aprovada em 29 de junho de 2015.

Banca Examinadora:

Msc. Marilena Menezes da Silva Conde - UFRRJ
Orientador

Msc. Felipe Cito Nettesheim - UFRJ
Co-Orientador

Prof. Dr. André Felipe Nunes de Freitas – UFRRJ
Membro

Msc. Thiago de Azevedo Amorim – UFRRJ
Membro

AGRADECIMENTOS

À minha família, pela superação conjunta e apoio incondicional.

À minha esposa-namorada, Maria Fernanda Affonso Penna, por me completar sentimentalmente, ampliar minha visão conceitualmente em diversos campos científicos ou não. Ser minha amiga, minha parceira, minha mulher, me fazendo cada dia um homem mais perceptível, mais consciente, mais realizado.

Aos grandes amigos que fiz durante o curso.

Aos meus livros – representando ídolos, seus autores -, meus óculos e meu computador por permitirem alcançar cada vez mais o conhecimento científico.

À UFRRJ, por viabilizar conhecer minhas atuais referências científicas, que por sorte se tornaram meus amigos, seja me orientando (Prof. Marilena e Felipe Cito) e me avaliando (André Felipe e Thiago Amorim) compondo a banca.

À Ilha da Marambaia onde tudo aprendi e tudo venho aprendendo. Aqui sonhei e conquistei projetos dos mais inimagináveis com pessoas extraordinárias.

Ao quarto 326 – Gustavo-Kiko, Rodrigo-Rodney, Pablo-Zé, Vinicius-Depaula, Victor-Marronê, João-Joãozinho, Raúl-Raulzinho!

FAMÍLIA 2008-I, vos amo!

Resumo - A inclusão das relações evolutivas das espécies na forma de árvores filogenéticas vem ampliando nossa compreensão dos mecanismos e processos naturais que modelam as comunidades ecológicas. Processos ambientais relacionados às Teorias do Nicho e a Teoria Neutra Unificada da Biogeografia e Biodiversidade têm sido particularmente importantes para explicar padrões de coexistência de espécies em florestas tropicais sobre gradientes topográficos. Nosso estudo teve o objetivo de identificar padrões de estrutura filogenética e identificar a contribuição relativa de processos ambientais e estocásticos em uma comunidade arbórea tropical em área de topografia heterogênea. Para tal avaliamos a estrutura filogenética (NRI – *net relatedness index*; e NTI – *nearest taxon index*) da comunidade arbórea em três classes topográficas a partir de 40 parcelas (50x2 m) na Ilha da Marambaia-RJ. Fatores ambientais relacionados a topografia, ao solo e a serapilheira foram medidos para representar a heterogeneidade ambiental, enquanto que a estrutura espacial da comunidade, através das coordenadas geográficas de cada parcela, representando forças estocásticas. Relacionamos o NRI e o NTI aos atributos ambientais e espaciais através de regressões múltiplas, utilizando uma partição de variância para definir a contribuição relativa do ambiente e do espaço. Detectamos uma ausência de estrutura filogenética, indicando possível balanço entre os processos determinísticos e/ou processos neutros sobre as classes de topografia. Entretanto, notamos que existe tendência a um padrão de *dispersão* filogenética, corroborando a ação de processos associados a densidade de indivíduos, como exclusão competitiva. Finalmente, demonstramos que o ambiente tem um efeito particularmente importante sobre a variação da estrutura filogenética da comunidade arbórea. Ressaltamos a necessidade de estudos que definam se existe diferença entre o efeito do ambiente e do espaço sobre a variação da estrutura filogenética em áreas com topografia homogênea em relação a áreas de topografia heterogênea.

Palavras-chave: Floresta Atlântica, Heterogeneidade, Processos ambientais, Processos estocásticos, Competição, Coexistência, Partição de variância.

Abstract - The inclusion of the evolutionary relationships of species as phylogenetic trees has increased our understanding of the mechanisms and natural processes that shape ecological communities. Environmental processes related to Niche Theories and the Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography have been particularly important to explain species coexistence patterns in tropical forests on topographic gradients. Our study aimed to identify patterns of phylogenetic structure and identify the relative contribution of environmental and stochastic processes on a tropical tree community in heterogeneous topography. We evaluate the phylogenetic structure (NRI - net relatedness index, and NTI - nearest taxon index) of the tree community in three topographical classes from 40 plots (50x2 m) in Marambaia Island, RJ. Environmental factors as topography, soil and leaf litter were measured to represent the environmental heterogeneity, while the spatial structure of community, through the geographic coordinates of each plot, representing stochastic forces. NRI relate to environmental and NTI and spatial attributes by multiple regression using a partition variance to define the relative contribution of the environment and space. We detected a lack of phylogenetic structure indicating possible balance between deterministic processes and/or neutral processes on the topography classes. However, we note that there is a tendency to a standard of phylogenetic dispersion, supporting the action of processes associated with density of individuals, such as competitive exclusion. Finally, we demonstrate that the environment has a particularly important effect on the variation of the phylogenetic structure of the tree community. We emphasize the need for studies to define whether there is difference between the effect of environment and space on the variation of the phylogenetic structure in areas with homogeneous topography in relation to areas of heterogeneous topography.

Keywords: Atlantic Rainforests, Heterogeneity, Environmental process, Stochastic process, Competition, Coexistence, Variance Partition.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	vi
LISTA DE FIGURAS	vii
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	2
2.1. Processos determinísticos: filtros ambientais e/ou densidade de indivíduos	2
2.2. Processos neutros	3
2.3. Processos históricos: escala espacial e temporal	3
2.4. Diversidade e Estrutura Filogenética.....	4
3. METODOLOGIA	5
3.1. Área de estudo	5
3.2. Dados resposta.....	6
3.3. Dados explanatórios	7
3.4. Análise dos Dados	8
4. RESULTADOS	9
5. DISCUSSÕES	11
6. CONCLUSÃO	12
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	13
8. ANEXO	19

LISTA DE TABELAS

	Pág.
Tabela 01. Valores médios das métricas de estrutura filogenética entre os sítios A e B (cenário I); no dentro do sítio A (cenário II); e dentro do sítio B (cenário III)	09
Tabela 02. Resultados da partição de variância para explicar a variação da estrutura filogenética segundo as métricas NRI e NTI entre os sítios A e B (cenário I); no dentro do sítio A (cenário II); e dentro do sítio B (cenário III)	10
Tabela 03. Modelos completos e reduzidos construídos entre a variação de NRI e heterogeneidade ambiental e estrutura espacial nos três cenários topográficos. Modelos foram classificados e selecionados de acordo com Δ AIC (do melhor ao pior)	19
Tabela 04. Modelos completos e reduzidos construídos entre a variação de NTI e heterogeneidade ambiental e estrutura espacial nos três cenários topográficos. Modelos foram classificados e selecionados de acordo com Δ AIC (do melhor ao pior)	20

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 01: Localização da Ilha da Marambaia e espacialização dos sítios A e B	06
Figura 02: Distribuição dos valores de NRI e NTI pelos transectos. Sítio A: pontos pretos. Sítio B: pontos cinza	10

VARIAÇÃO DA ESTRUTURA FILOGENÉTICA DE UMA COMUNIDADE ARBÓREA TROPICAL EM ESCALA LOCAL SOBRE DIFERENTES GRADIENTES TOPOGRÁFICOS

1. INTRODUÇÃO

Um dos grandes desafios na ecologia é compreender processos e mecanismos que determinam a coexistência de espécies. Diferentes conjuntos de ideias e ferramentas continuam a ser concebidos buscando esclarecer essa questão. Em particular, o desenvolvimento tecnológico ao longo das últimas duas décadas permitiu amadurecer abordagens que dependem de relações evolutivas das espécies. O refinamento de técnicas laboratoriais e da capacidade analítica dos equipamentos vem auxiliando a esclarecer cada vez melhor o parentesco entre as espécies. Com base nessas informações os estudos tem sido capazes de resolver incertezas sobre a evolução dos mais variados clados e produzir árvores evolutivas cada vez mais acuradas (APG, 2009; GASTAUER & MEIRA-NETO, 2013; MAGALLÓN et al. 2015).

Um avanço que se valeu do refinamento das árvores evolutivas e obteve popularidade recentemente foi a elaboração de medidas que avaliam comunidades naturais segundo o grau de parentesco de suas espécies (ELTON, 1946; FAITH, 1992; WEBB 2000; HARDY, 2008). Isso fomentou a abordagem que permite identificar a estruturação filogenética da comunidade. Essa retrata o padrão das relações evolutivas entre as espécies da comunidade natural avaliada (WEBB et al. 2002; KEMBEL & HUBBELL, 2006; CAVENDER-BARES et al. 2009). É possível distinguir entre padrão de agregação, dispersão ou aleatoriedade da estrutura filogenética. Agregação denota uma comunidade com espécies muito relacionadas filogeneticamente. Por sua vez, dispersão retrata uma comunidade onde as espécies são pouco relacionadas filogeneticamente e aleatoriedade indica a ausência desses dois padrões (WEBB, 2000; WEBB et al. 2002; KEMBEL & HUBBELL, 2006; CAVENDER-BARES et al. 2009). Identificar o padrão de estrutura filogenética da comunidade natural é importante pois permite investigar como sucedeu a evolução e co-existência das espécies contextualizando com processos que as governam.

Atualmente, duas teorias difundidas na literatura podem ajudar a compreender os padrões de estrutura filogenética podem ser formados. São elas a Teoria de Nicho (*sensu* HUTCHINSON, 1957) e a Teoria Neutra Unificada da Biogeografia e Biodiversidade - TNUBB (HUBBELL, 2001). A Teoria do Nicho, baseia-se na ideia de que o ambiente selecionaria as espécies a partir das características dos habitats seja atuando como filtro - habitats com características menos favoráveis - onde se esperam espécie mais semelhantes ecologicamente, ou atuando como suporte a maior número de espécies - habitats mais favoráveis - favorecendo interações inter e intra espécies, como princípio da exclusão competitiva, onde esperam-se espécies menos similares ecologicamente (*sensu* HUTCHINSON, 1957; DIAMOND, 1975; MACARTHUR & WILSON, 1967). Em contrapartida, TNUBB considera que as espécies são ecologicamente equivalentes e que a composição de espécies das comunidades dependeriam de eventos estocásticos como dispersão e especiação (HUBBELL, 2001).

Admitindo que os processos e mecanismos dessas duas teorias atuem concomitantemente, identificar suas contribuições relativas ajuda a definir em que local a comunidade natural está ao longo do contínuo nicho-neutro (TILMAN, 2004; LEIBOLD & MCPPEEK, 2006; LETCHER et al. 2012; BAR-MASSADA et al. 2014). Estudos tem obtido sucesso em expandir sua capacidade explanatória ao associar os padrões de estrutura filogenética a processos relativos a essas duas teorias. Articular a compreensão dos padrões de estrutura filogenética a esses processos pode ser particularmente interessante em áreas tropicais que apresentam topografia reconhecidamente heterogênea (OLIVEIRA-FILHO & FONTES, 2000; SANCHEZ et al. 2013, JOLY et al. 2014; LEHTONEN et al. 2015; ROEDER et al. 2015). Algumas florestas tropicais sobre topografia heterogênea são reconhecidas como detentoras das maiores riquezas de espécies vegetais já registradas e estudá-las sob esta perspectiva pode trazer informações importantes sobre as causas por trás dessa elevada diversidade.

Estudos já vêm demonstrando que mudanças topográficas são relevantes e afetam de formas diferentes a estruturação de comunidades vegetais naturais. A heterogeneidade do relevo pode ser atribuída a variações do clima e do solo que afetam a ocorrência de diferentes espécies de plantas (RICHTER, 2008; JONES et al. 2011; GASTAEUR & MEIRA-NETO, 2014). Além disso, a variação espacial da topografia e as distâncias entre as comunidades também podem impor barreiras físicas a dispersão de muitas espécies vegetais. Portanto, a maior variação ambiental do relevo impõe uma maior variação topográfica onde ocorrem situações ecológicas mais e menos favoráveis para as espécies (BIN et al., 2010; POULOS & CAMP 2010; SUZUKI 2011; ZELENÝ et al., 2010; GASTAEUR & MEIRA-NETO, 2014). Habitats com diferentes graus de limitação ambiental relacionados a fertilidade e acidez do solo, disponibilidade de água e exposição solar, podem ser identificados ao longo de um gradiente topográfico em florestas tropicais (NERI et al., 2012; SAPORETTI JR et al., 2012; QUESADA et al., 2012). Dessa forma, parece intuitivo que a variação da estrutura filogenética em áreas de floresta tropical com topografia heterogênea pode ser predominantemente afetada pelo ambiente. Porém, esforços com este viés em áreas de topografia heterogênea ainda são raros.

O atual estudo se propõe a investigar qual é a estrutura filogenética de uma comunidade arbórea tropical sobre área de relevo heterogêneo e se sua variação é afetada de forma equivalente pelo ambiente e pelo espaço em diferentes variações topográficas. Nossa hipótese é que o ambiente terá contribuição fundamental para explicar a variação da estrutura filogenética da comunidade e que a alta heterogeneidade do relevo provoque padrão de dispersão da estrutura filogenética. Desta forma avaliaremos se (a) a comunidade arbórea sobre topografia heterogênea apresenta um padrão de estrutura filogenética dispersa e se (b) a contribuição do ambiente para explicar a variação da estrutura filogenética é coerentemente maior do que a do espaço em diferentes cenários topográficos em escala local.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Processos determinísticos: filtros ambientais e/ou densidade de indivíduos

Muitos naturalistas e ecologistas, incluindo Darwin, perceberam que atributos específicos das espécies influenciam as interações interespecíficas, intraespecíficas e com o ambiente. Em seu livro *A Origem das Espécies*, Darwin relata um paradoxo inerente à similaridade fenotípica das espécies com compartilhamento de ancestrais. Espécies mais

relacionadas são fenotipicamente mais similares, onde compartilham nichos ou condições ambientais semelhantes, sendo esperado então que não coexistam. Por outro lado, se as espécies são menos relacionadas, são menos similares fenotipicamente, são esperadas que co-existam e onde as interações associadas a densidade de indivíduos, como exclusão competitiva, passariam a limitar a coexistência (CAVENDER-BARES et al. 2009).

Eugenius Warning, em 1895, evidenciou que as semelhanças e diferenças entre espécies eram percebidas também fisiologicamente. Essas habilidades fisiológicas, assim como fenotípicas e ecológicas, podem ser determinantes no entendimento dos processos que modelam a coexistência de espécies (COLLINS, BEATTY & MAIENSCHEIN, 1986). Posteriormente, foram integrados princípios ecológicos e evolutivos, a partir do experimento de Gause, adotando a noção de “exclusão competitiva”, onde espécies ecologicamente similares não suportariam compartilhar recursos (RICKLEFS, 1987; RICKLEFS & SCHLUTER, 1993).

Essas ideias e observações formam a base da teoria determinística, ou teoria de nicho, onde similaridades e diferenças entre espécies nos habitats e o impacto do ambiente sobre as espécies são a chave pra determinar as interações entre as mesmas (GRINNELL, 1924; HUTCHINSON, 1957; CHASE & LEIBOLD, 2003).

2.2. Processos neutros

O papel da dispersão, distúrbios e processos estocásticos nas assembleias de comunidades compõe a ideia central da *Teoria de Biogeografia de Ilhas* de MacArthur & Wilson (1967). Essas ideias ganharam destaque novamente por Hubbell (2001) em *Teoria Neutra Unificada da Biogeografia e Biodiversidade* (Unified Neutral Theory of biogeography and biodiversity – UNTBB). Hubbell, influenciado por MacArthur & Wilson, considera que comunidades são abertas e estão em constante transformações sempre em desequilíbrio quanto a presença, ausência e abundância das espécies. Sendo então governadas por eventos aleatórios de especiação, extinção e/ou limitações de dispersão, polinização (SARGENT & ACKERLY, 2008)

De acordo com essa ideia, as espécies não se especializariam segundo os habitats e as interações entre espécies e ambiente seriam irrelevantes para determinar as assembleias e comunidades (HUBBELL, 2001).

2.3. Processos históricos: escala espacial e temporal

Ricklefs (1987) colocou no centro do debate ecológico que processos e informações históricas, sistemáticas e biogeográficas contemplam as comunidades ecológicas. Ricklefs (1987) percebeu que o equilíbrio da teoria de biogeografia de ilhas estava baseado no balanço entre processos regionais e locais, onde argumenta que similaridade ecológica limitante responde de formas distintas localmente (extinção local) e regionalmente (especiação). De acordo com essa visão, comunidades regionais estavam raramente saturadas, porém comunidades locais responderiam a um banco (*pool*) de espécies regionais.

Assim abriram-se as portas para a inserção da perspectiva evolucionária em comunidades ecológicas enfatizando que mudanças naturais no banco (*pool*) de espécies e rumos dos processos é diferente ao longo do tempo e do espaço (TILMAN, 1982; DAVIES et al. 2005; SILVERTOWN et al. 2006; GASTAUER & MEIRA-NETO, 2014). Com isso, comunidades passam a ser vistas a partir da importância relativa entre os processos determinísticos e neutros dentro de uma escala espacial e temporal.

2.4. Diversidade e Estrutura Filogenética

Medir as relações filogenéticas entre as espécies significa validar como o teor das relações evolutivas entre elas contempla a diversidade total e sua coexistência em uma comunidade (ELTON, 1946). Tais medidas podem ser divididas em duas categorias: uma medindo o nível das relações das espécies ocorrendo juntas numa comunidade e a outra avaliando a dissimilaridade evolutiva e ecológica entre as espécies (HARDY, 2008; VAMOSI et al. 2008).

Faith (1992) propôs a primeira medida filogenética quantitativa (PD) baseada na distância dos braços de um dendrograma (*cluster*) evolutivo das espécies (CAVENDER-BARES et al. 2009). Posteriormente, Webb (2000) propôs uma medida mais consistente ao desenvolver medidas filogenéticas de diversidade – MPD (*mean pairwise distance*) e MNND (*mean nearest neighbor distance*) – e de estrutura filogenética – NRI (*net relatedness index*) e NTI (*nearest taxon index*). Outras medidas foram desenvolvidas como índices baseados na forma da árvore filogenética (HEARD & COX, 2007), nas relações entre diversidade filogenética e traços funcionais (PRINZING et al., 2008), diversidade filogenética BETA (GRAHAM & FINE, 2008), PD dissimilaridade (FERRIER et al., 2007) e índice filogenético de Sorensen (BRYANT et al., 2008), entre outros. Entretanto, nenhuma foi tão promissora quanto a proposta por WEBB (2000).

Webb (2000) propõe que diversidade filogenética pode ser medida semelhantemente ao que propôs Faith (1992), porém de duas maneiras: MPD seria a média par a par da distância evolutiva segundo um dendrograma entre espécies ao acaso da comunidade, enquanto que MNND seria a média par a par da distância evolutiva entre espécies vizinhas. Webb (2000) então foi além ao comparar esses índices a modelos nulos gerando os índices de estrutura filogenética conhecidos como NRI e NTI, respectivamente (WEBB, 2000; WEBB et al., 2002). De forma simples, índices de diversidade dizem que quanto maior são seus valores maior a diversidade de linhagens evolutivas, portanto menor a relação entre as espécies.

Esses índices comparados a modelos nulos geram padrões conhecidos como estrutura filogenética. Seus resultados ajudam a inferir sobre o comportamento das relações de diversidade entre linhagens sendo que quanto maior a diversidade, menor a relação, menor são os valores de estrutura. Muitos dos modelos nulos são baseados no conceito de aleatorização (*randomization*) das espécies pelos tipos filogenéticos (GOTELLI, 2000; KEMBEL & HUBBELL, 2006; HARDY, 2008). Com isso pode-se interpretar os padrões observados através dos resultados de NRI e NTI. Valores negativos de NRI/NTI indicam presença de espécies pouco relacionadas filogeneticamente, o que foi definido como dispersão filogenética (*phylogenetic overdispersion*). Por sua vez, valores positivos indicam espécies mais relacionadas filogeneticamente, definido como agregação filogenética (*phylogenetic clustering*).

Webb et al. (2002) então propuseram, com base na estrutura filogenética, como atuariam os processos que determinam a coexistência de espécies. Ao apresentar espécies mais semelhantes ecologicamente, com semelhança fisiológica refletida na proximidade evolutiva, comunidades com agregação filogenética estariam sendo afetadas majoritariamente por filtros ambientais. Por outro lado, comunidades com dispersão filogenética apresentariam baixa relação ecológica e fisiológica entre as espécies. Neste caso o processo dominante é a competição exclusiva, ou algum outro processo associado a densidade de indivíduos (WEBB et al. 2002; CHASE & LEIBOLD, 2003; CAVENDER-BARES et al. 2009; PIGOT & ETIENNE, 2014). Kembel & Hubbell (2006) acrescentaram ainda que padrões aleatórios, ou seja, valores de NRI/NTI muito próximos a zero poderiam ser entendidos como dominância de processos neutros.

Essas interpretações vêm estimulando muitas pesquisas. Essas têm sido responsáveis por evidenciar diferentes padrões de estrutura filogenética em variadas escalas espaciais e temporais e em gradientes ambientais distintos. Juntas elas tem sido capazes de (re)construir como são montadas as comunidades e assembleias nos mais diferentes ecossistemas, auxiliando a desvendar a influência de determinado processo sobre a co-existência das espécies em diferentes escalas (KEMBEL & HUBBELL, 2006; LOVETTE & HOCHACHKA, 2006; Davies et al. 2007; VERDÚ & PAUSAS, 2007; EMERSON & GILLESPIE, 2008; VAMOSI et al. 2008; SWENSON et al. 2009; LETCHER et al. 2012; PYRON et al. 2014; GASTAUER & MEIRA-NETO, 2014; TANG et al. 2014; SANTOS et al. 2014; LEHTONEN et al. 2015).

3. METODOLOGIA

3.1. Área de estudo

Nosso estudo foi desenvolvido na Ilha da Marambaia (IMA), localizada no município de Mangaratiba, sul do estado Rio de Janeiro (Figura 01 – 23° 04' S e 43° 53' W). A ilha tem cerca de 22 km² e suas encostas são cobertas por um preservado remanescente de Floresta Atlântica secundária classificada como Floresta Ombrófila Densa Sub-Montana (IBGE, 2012). Embora o local tenha sido alvo de diferentes impactos humanos, estes passaram a ser inibidos pela presença das forças armadas na Ilha da Marambaia desde a década de 1970 (PEREIRA et al. 1990; DEAN, 1996; SILVA et al. 2008; YABETA & GOMES, 2013). A área apresenta temperatura média anual mínima de 20.9°C e máxima de 26.9°C. A pluviosidade média anual é de 1237.7 mm (MATTOS, 2005).

A origem da Ilha da Marambaia está intrinsecamente ligada à evolução geológica da Serra do Mar durante o Quaternário. Seus solos resultam do intemperismo de gnaisses cristalinos, o mesmo material que sustenta a vegetação que cobre as encostas da Serra do Mar no continente (ALMEIDA & CARNEIRO, 1998; RONCARATI & MENEZES, 2005). O ponto mais alto da ilha tem 641 metros. Em termos de topografia da Ilha da Marambaia caracteriza-se por uma heterogeneidade topográfica similar à Serra do Mar. Sua topografia é marcada por um divisor topográfico principal que permite separar a área em dois sítios com encostas predominantemente voltadas para direções geográficas opostas. Um desses sítios é composto por encostas direcionadas predominantemente para o noroeste e será tratado daqui pra frente como sítio A. O outro sítio é composto por encostas predominantemente direcionadas para o sudeste e será tratado daqui pra frente como sítio B. Dessa forma, consideramos neste estudo três cenários topográficos em escala local: a variação topográfica entre os sítios A e B (cenário I), a variação topográfica dentro do sítio A (cenário II) e variação topográfica dentro do sítio B (cenário III).

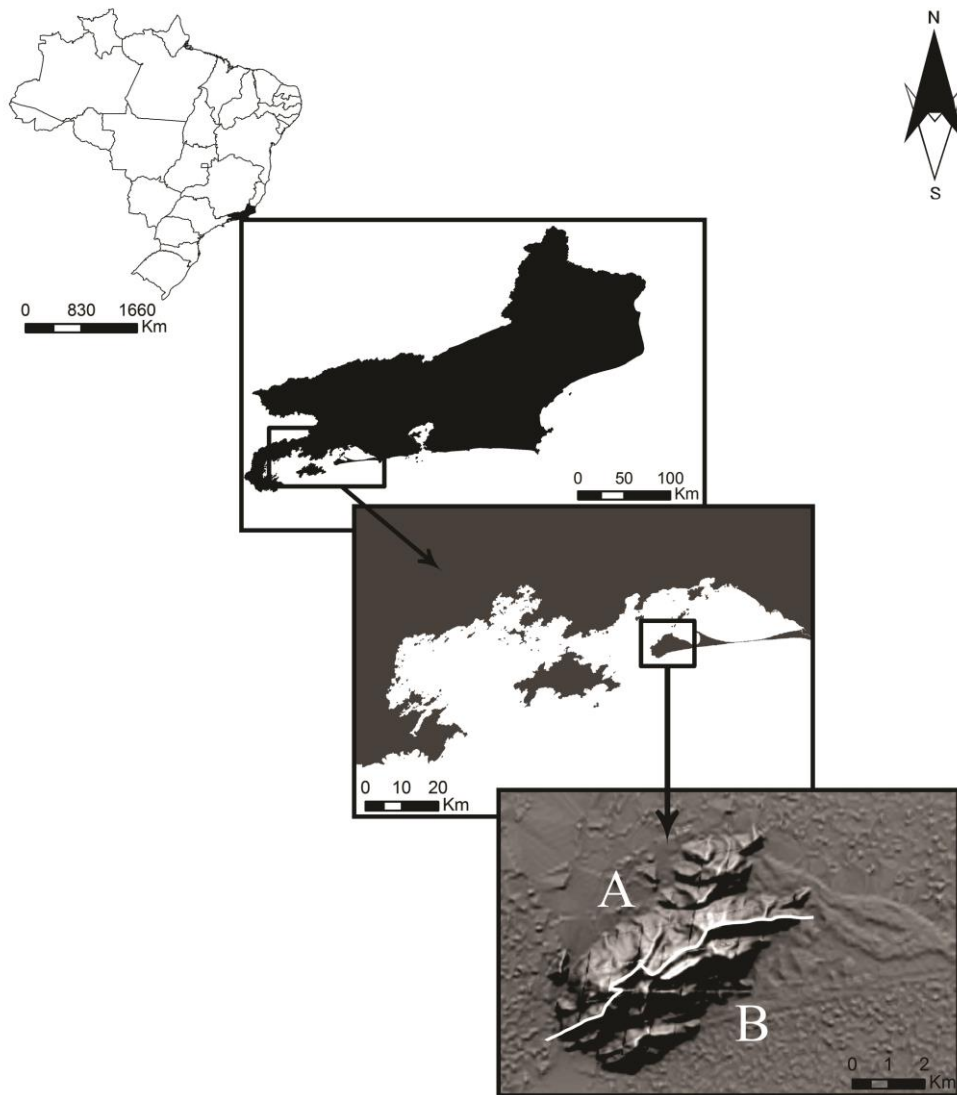


Figura 1: Localização da Ilha da Marambaia e espacialização dos gradientes topográficos em dois sítios (A e B).

3.2. Dados resposta

Esses dados representam informações sobre a comunidade arbórea e foram coletadas durante o período de 01 de janeiro de 2004 a 01 de janeiro de 2006. Os dados sobre a vegetação foram coletados através da instalação de 40 unidades amostrais com dimensões de 50 x 2 m (100 m² cada). Dessas unidades amostrais, 20 foram alocadas no sítio A e as demais 20 no sítio B. Todos os indivíduos arbóreos que apresentaram diâmetro a altura do peito igual ou maior a 5 cm ($DAP \geq 5\text{cm}$) foram registrados. Ao menos um espécime de cada espécie detectada foi coletado e herborizado e incluído no acervo do Herbário do Departamento de Botânica da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (HBR). A classificação seguiu o *Angiosperm Phylogeny Group* – Grupo de Filogenia das Angiospermas, APGIII (APG, 2009).

Em seguida, os dados de abundância das espécies arbóreas em cada unidade amostral foram então usados como base para gerar as métricas que representam a estrutura

filogenética da comunidade. Utilizamos os índices NRI e NTI como dados de respostas que representam a estrutura filogenética. Para calcular esses índices é necessário primeiro determinar as métricas de diversidade filogenética. Essas são expressas como MPD e MNND e representam a relação de parentesco entre os gêneros da comunidade em questão. A métrica MPD é construída através da média da distância filogenética entre todas as espécies par-a-par dentro de cada parcela. Por sua vez, MNND é a média entre a distância filogenética entre espécies vizinhas – mais próximas – entre cada parcela (WEBB, 2000; WEBB et al. 2002; SANTOS et al. 2014). Desta forma, a estrutura filogenética pode então ser medida com base em aleatorização, onde é comparada frente a modelos nulos dos índices de diversidade filogenética.

Os índices NRI e NTI são a base da interpretação dos processos que governam as comunidades e assembleias. Valores de NR e NTI negativos indicam dispersão filogenética, enquanto que NRI e NTI positivos indicam agregação filogenética (WEBB, 2000, 2002; KEMBEL & HUBBELL, 2006; CAVENDER-BARES et al. 2009; SOBRAL & CIANCIARUSO, 2009; SANTOS et al. 2014). Finalmente, valores próximos a zero indicam um padrão de estrutura filogenética aleatória. As métricas NRI e NTI de estrutura filogenética usada aqui como resposta da comunidade vegetal foram geradas usando a função *Phylomatic* encontrada no software *Phylocom* versão 4.2 (WEBB & DONOGHUE, 2005; WEBB et al. 2012).

3.3. Dados explanatórios

A obtenção desses dados se fez em duas etapas. Uma primeira etapa de coleta de dados brutos em campo e uma segunda etapa de processamento desses dados obtendo informações mais refinadas. Foram obtidos dados explanatórios de natureza abiótica para representar efeitos do ambiente e de natureza espacial para representar efeitos estocásticos.

Os dados abióticos são fatores ambientais representados por informações sobre a composição física e química do solo e da serapilheira, além de algumas características do relevo. O material de solo e serapilheira foi coletado e homogeneizado para cada unidade amostral em abril de 2009. A coleta e preparação do material seguiu as recomendações de TEDESCO et al. (1995) e EMBRAPA (1997). As análises químicas e físicas foram conduzidas pelo Laboratório de Gênese e Classificação de Solos do Instituto de Agronomia da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Foi quantificado para a serapilheira de cada unidade amostral dados de concentração de Nitrogênio (*Nfl*), Potássio (*Kfl*), Cálcio (*Cafl*), Fósforo (*Pfl*) e Magnésio (*Mgfl*). Para o solo foi quantificado o pH (*pH*), as concentrações de Carbono (*C*), Nitrogênio (*N*), Fósforo (*P*), Hidrogênio (*H*), Alumínio (*Al*), Cálcio (*Ca*), Magnésio (*Mg*), Potássio (*K*), Sódio (*Na*) e as frações relativas de Argila (*Argila*), Areia (*Areia*) e Silte (*Silte*). As características do relevo obtidas para cada unidade amostral foram Declividade (*Decl*), exposição solar anual (*ExSl*) e altitude (*Alt*). Esses três últimos fatores ambientais foram registrados com o auxílio das coordenadas geográficas de cada unidade amostral em conjunto com software de Sistema de Informação Geográfica (SIG).

Após definir o valor de cada um desses fatores ambientais para cada unidade amostral, eles foram usados para gerar seus respectivos valores quadráticos. Os fatores ambientais quadráticos são usados para modelar eventuais relações unimodais entre o ambiente e a resposta da comunidade e sua inclusão tem sido capaz de aumentar o poder preditivo dos modelos considerados (ALLOUCHE et al. 2012). Desta forma, foram gerados os fatores: *Nfl*², *Kfl*², *Cafl*², *Pfl*², *Mgfl*², *pH*², *C*², *N*², *P*², *H*², *Al*², *Ca*², *Mg*², *K*², *Na*², *Argila*², *Areia*², *Silte*², *Alt*², *Decl*² e *ExSl*².

A estrutura espacial utilizamos a longitude (X) e latitude (Y) de cada unidade amostral obtida através de GPS Garmin 76x. Entendemos que esses dois fatores espaciais representam a estrutura espacial linear em nosso delineamento. Em seguida, essas coordenadas geográficas foram usadas em uma rotina baseada em distância de Mapas de Autovetores de Moran (*dbM*) para originar os fatores espaciais que representam a estrutura espacial refinada de manchas em nosso delineamento. Mantivemos apenas aqueles *dbMs* com índice de Moran positivo (LEGENDRE & LEGENDRE, 2012).

3.4. Análise dos Dados

Após definirmos a estrutura filogenética da comunidade arbórea nos três cenários topográficos abordados, iniciamos as análises necessárias para avaliar nossa segunda previsão. Para isso utilizamos regressões múltiplas e regressões múltiplas parciais para modelar a relação entre a variação da estrutura filogenética na comunidade, o ambiente e o espaço (ZUUR et al. 2009).

As análises tiveram início com a identificação de fatores ambientais colineares (correlação de Pearson > 0.6) e eliminação daqueles julgados menos relevantes para compreender a variação da estrutura filogenética no sistema avaliado (DORMANN et al. 2014). Em seguida, procedemos a seleção de fatores automatizada, através da função *stepwise* do pacote *vegan*, de forma independente para os conjuntos de fatores ambientais, espaciais lineares e espaciais refinados (BURNHAM & ANDERSON, 2002). Desta forma definimos então os fatores ambientais e espaciais selecionados para compor os modelos usados para explicar a variação da estrutura filogenética representada segundo as métricas NRI e NTI.

Construímos primeiramente um modelo incluindo todos os fatores ambientais, espaciais lineares e espaciais refinados selecionados segundo o procedimento descrito acima. Depois, montamos modelos com diferentes combinações dos fatores selecionados com intuito de encontrar aqueles modelos que melhor representam a variação da estrutura filogenética utilizando o menor número de fatores explanatórios. Comparamos os modelos gerados através do critério de informação de Akaike (AIC e delta AIC) (BURNHAM & ANDERSON, 2002). Avaliamos a qualidade do ajuste dos modelos finais por meio do R^2 ajustado e da dispersão dos resíduos. Os modelos que melhor representaram a variação da estrutura filogenética da comunidade em cada cenário avaliado utilizados na partição de variância estão apresentados em forma de tabelas na seção de apêndice (Anexo – Tabelas 03 e 04).

Finalmente, diagnosticamos o papel de processos ambientais e estocásticos na variação da estrutura filogenética da comunidade nos três gradientes topográficos. Fizemos isso através de uma rotina de partição de variância baseada em regressões múltiplas e regressões múltiplas parciais segundo os modelos que melhor representaram a variação da estrutura filogenética da comunidade nos três gradientes topográficos.

As análises nesse estudo foram executadas no ambiente de programação R 3.0.3 (R Core Team, 2013), com auxílio dos pacotes *Vegan* (OKSANEN, 2014), *Packfor* (DRAY et al. 2009) e *PCNM* (LEGENDRE et al. 2012).

4. RESULTADOS

As médias dos valores NRI/NTI para a comunidade foram negativas, porém próximos a zero, indicando uma estrutura filogenética com padrão aleatório nos três gradientes topográficos avaliados (Tabela 01). No entanto, o gráfico de dispersão destaca que os valores registrados indicam uma tendência a dispersão filogenética (Figura 02).

Tabela 01: Valores médios das métricas de estrutura filogenética entre os sítios A e B (cenário I); no dentro do sítio A (cenário II); e dentro do sítio B (cenário III).

	NRI	NTI
<i>Cenário I</i>	- 0,39	- 0,42
<i>Cenário II</i>	- 0,68	- 0,76
<i>Cenário III</i>	- 0,02	- 0,15

No cenário topográfico I, entre os sítios A e B, nosso modelo foi capaz de explicar 53,2% ($p < 0,001$) da variação de NRI. Detectamos uma contribuição pura do ambiente de 47,4% ($p < 0,001$) para explicar a variação de NRI. Por sua vez, a estrutura espacial pura não foi significativa para explicar a variação de NRI. Já a contribuição conjunta do ambiente espacialmente estruturado para explicar a variação de NRI foi de 5,8% (Tabela 02 e Tabela 03). Já a variação em NTI foi 60,5% ($p < 0,001$) explicada por nosso modelo. O efeito puramente ambiental explicou 41,9% ($p < 0,001$) da variação de NTI enquanto que não detectamos participação de efeitos puramente espaciais. No entanto, a contribuição do ambiente espacialmente estruturado foi de 19,0% (Tabela 02).

Para o cenário topográfico II, dentro do sítio A, nosso modelo foi capaz de explicar 46,1% ($p < 0,05$) da variação de NRI. Dessa variação, 46,5% ($p < 0,05$) foi explicada pela contribuição puramente ambiental, enquanto que a contribuição pura do espaço para explicar a variação de NRI nesse cenário não foi significativa. Não detectamos qualquer contribuição do ambiente espacialmente estruturado (Tabela 02). Quanto a NTI, 33,1% de sua variação ($p = 0,02$) foi explicada pelo nosso modelo nesse cenário. A contribuição puramente ambiental para explicar a variação de NTI foi de 15,8% ($p < 0,05$) e a contribuição puramente espacial não foi significativa. Detectamos uma contribuição do ambiente espacialmente estruturado de apenas 0,5% para explicar a variação de NTI no gradiente ambiental do sítio A (Tabela 02).

Por fim, para o cenário topográfico III, dentro do sítio B, nosso modelo explicou 54,3% ($p < 0,05$) da variação de NRI (Tabela 02) e 50,2% ($p = 0,005$) da variação de NTI (Tabela 02). Não detectamos qualquer contribuição de efeitos puramente espaciais ou do ambiente espacialmente estruturado para explicar a de NRI nem de NTI (Tabela 02).

Tabela 02: Resultados da partição de variância para explicar a variação da estrutura filogenética segundo as métricas NRI e NTI entre os sítios A e B (cenário I); no dentro do sítio A (cenário II); e dentro do sítio B (cenário III). A significância das frações avaliadas são indicadas por: ⁰ ($p \leq 0,10$); * ($p \leq 0,05$), ** ($p \leq 0,01$), *** ($p \leq 0,001$).

	NRI			NTI		
	Cen I	Cen II	Cen III	Cen I	Cen II	Cen III
V. total	53,3***	46,1*	54,3 ⁰	60,2***	33,1*	50,2 ⁰
V. puramente ambiental	47,4***	46,5*	54,3 ⁰	41,9***	15,8*	50,2 ⁰
V. puramente espacial	0,06	2,2 ⁰	-	0,00	9,8 ⁰	-
V. ambiente \cap espaço	5,8	0,00	-	19,0	0,05	-
Resíduos	46,7	53,8	45,7	39,5	74,3	49,7

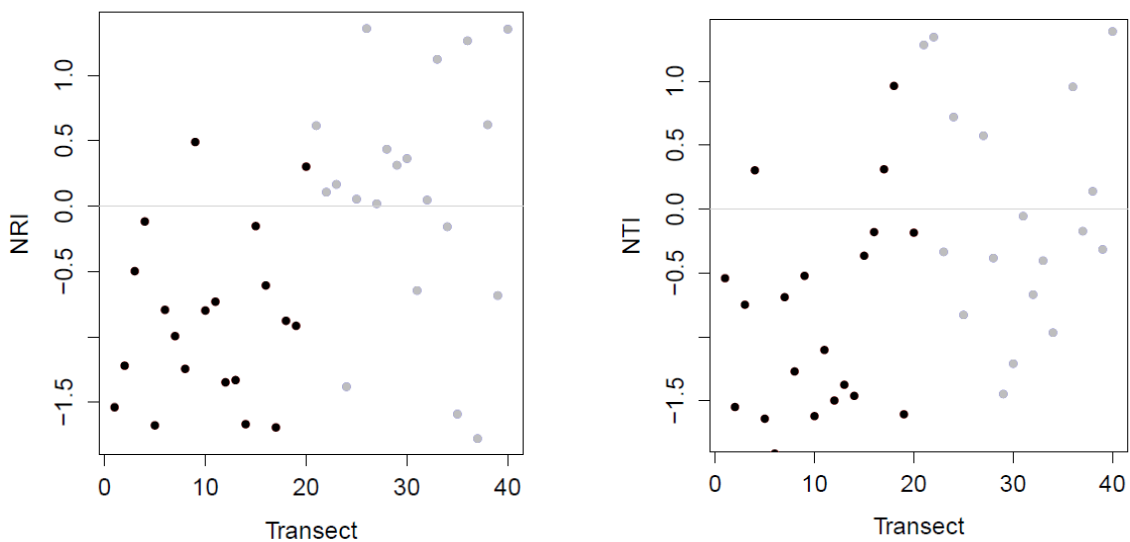


Figura 02: Distribuição dos valores de NRI e NTI nas parcelas instaladas na Ilha da Marambaia, RJ. Sítio A: pontos pretos. Sítio B: pontos cinza

5. DISCUSSÕES

Este estudo evidenciou que diferentes gradientes topográficos dentro de uma escala local apresentou estrutura filogenética aleatória segundo os valores limite indicados na literatura (WEBB, 2000; WEBB et al. 2002; KEMBEL & HUBBELL, 2006). Porém, um olhar mais cuidadoso evidenciou que a estrutura filogenética da comunidade varia dentro de todos os gradientes topográficos avaliados e que ela pode se assemelhar mais a um padrão de dispersão filogenética do que a completa aleatoriedade. Destacamos também a maior contribuição de variáveis ambientais em relação as variáveis espaciais sobre a variação da estrutura filogenética da comunidade avaliada.

A existência de uma topografia heterogênea em escala local parece contribuir para o surgimento de um padrão de estrutura filogenética aleatório na comunidade arbórea tropical avaliada. Padrões aleatórios na estrutura filogenética são comumente interpretados como um balanço entre os processos de filtragem ambiental e exclusão competitiva ou pela atuação de processos estocásticos, como dispersão e especiação, dentro da comunidade estudada (LOVETTE & HOCHACHKA, 2006; KEMBEL & HUBBELL, 2006; VAMOSÍ et al. 2008; LETCHER, 2012; GASTAUER & MEIRA-NETO, 2014). A baixa contribuição espacial para explicar a variação da estrutura filogenética nos três gradientes topográficos sugere que a estrutura filogenética aleatória nesta comunidade arbórea é fruto principalmente do balanço entre filtros ambientais e competição exclusiva (KEMBEL & HUBBELL, 2006; VAMOSÍ et al. 2008; PYRON et al. 2013; GASTAUER & MEIRA-NETO, 2014; PYRON et al. 2014). A consistência dos resultados nos três gradientes topográficos indica que áreas com topografia heterogênea em regiões tropicais podem favorecer a existência de diferentes habitats colonizáveis, porém havendo condições ambientais que atuam como filtros para algumas espécies.

Nossas evidências apontam que a comunidade arbórea tem uma estrutura com tendência ao padrão de dispersão filogenética apesar do padrão aleatório indicado pela média das métricas. Outro estudo desenvolvido no sul do Brasil em uma comunidade arbórea sobre gradiente topográfico também encontrou essa mesma tendência à dispersão filogenética enquanto os valores médios indicavam padrão aleatório (GASTAUER & MEIRA-NETO, 2014). Porém, eles detectaram relações fracas entre o ambiente e a estrutura filogenética e interpretaram seus padrões como resultados de efeitos estocásticos da comunidade. Nós encontramos apenas efeitos consistentes da relação entre ambiente e variação da estrutura filogenética nos gradientes topográficos avaliados. Dessa forma, é razoável inferir que a tendência a dispersão filogenética seja consequência de interações inter e intra-específicas, como exclusão competitiva pelo habitat e seus recursos. É possível que essas interações atuem continuamente conduzindo a comunidade para uma estrutura filogenética com espécies cada vez menos relacionadas e mais especialistas nos nichos existentes. Porém, tais efeitos também seriam continuamente balanceados por fatores ambientais limitantes que atuam como filtros para o estabelecimento de novas árvores, visto que a área é uma ilha exposta a salinidade e distante cerca de 13 km da fonte de propágulo mais próxima.

Independente da estrutura filogenética predominante, encontramos uma importância maior do ambiente do que do espaço para explicar a variação da estrutura filogenética da comunidade arbórea em todos os gradientes topográficos avaliados. Estudos em florestas tropicais têm revelado o efeito majoritário de processos associados a Teoria do Nicho do que de processos associados a TNUBB sobre a estrutura e estrutura filogenética da comunidade (JONES et al. 2008; BALDECK et al. 2012; JONES et al. 2013; TUOMISTO et al. 2014; LEHTONEN et al. 2015). Nosso estudo reforça esse padrão e ainda contribui evidenciando que a variação da estrutura filogenética sofre forte

efeito do ambiente em relação ao espaço em áreas de topografia heterogênea. Isso sugere que a estrutura filogenética de comunidades arbóreas pode ser particularmente sensível a habitats gerados pela heterogeneidade da topografia em regiões tropicais. Desta forma, comunidades arbóreas sobre este tipo de terreno figurariam próximas ao extremo do nicho quando observadas ao longo do contínuo nicho-neutro. No entanto, para esclarecer essa questão é necessário que estudos futuros definam se existe diferença entre a contribuição do ambiente e do espaço para explicar a variação da estrutura filogenética em áreas com topografia homogênea em relação a áreas de topografia heterogênea.

6. CONCLUSÃO

O atual esforço demonstrou que a estrutura filogenética da comunidade arbórea na Ilha da Marambaia apresenta um padrão aleatório, principalmente se forem observadas apenas as médias das métricas calculadas. Porém, a observação individual dos valores registrados para as métricas em cada unidade amostral denotam que a estrutura filogenética da comunidade na área apresenta evidente tendência ao padrão de dispersão. Essas evidências foram interpretadas como sendo consequência do balanço entre interações como competição por recursos e a atuação de filtros ambientais sobre a comunidade arbórea. Tal interpretação foi reforçada pela detecção de elevada contribuição do ambiente em relação ao espaço para explicar a variação da estrutura filogenética em todos os gradientes topográficos avaliados. Isso sugere ainda que comunidades arbóreas sobre topografias heterogêneas tendem mais ao nicho ao longo do contínuo nicho-neutro que são avaliadas.

Finalmente, medidas de diversidade e estrutura filogenética são sensíveis também a dinâmicas temporais e podem ser uma importante ferramenta no monitoramento da evolução das comunidades. O acompanhamento da vegetação dentro da perspectiva filogenética pode nos auxiliar ainda mais a obter maior discernimento sobre como processos naturais estruturam a funcionalidade dos ecossistemas. Isso é de suma importância para continuarmos a fornecer melhores e mais precisas diretrizes para a restauração, conservação e preservação de habitats extremamente ameaçados como os existentes na Floresta Atlântica.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALLOUCHE, O. et al. Area–heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. **PNAS**, v. 109, n. 43, p. 17495–17500, 2012.

ALMEIDA, F. F. M. & CARNEIRO, C. R. Origem e evolução da Serra do Mar. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 282, p. 1–20, 1998.

APG (Angiosperm Phylogeny Group) III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Bot. J. Linn. Soc.**, 161:105–121, 2009.

BALDECK, C.A. et al. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. **Proc. R. Soc. B.**, v. 280, p. 25-32, 2012.

BAR-MASSADA, A. et al. Environmental heterogeneity affects the location of modelled communities along the niche – neutrality continuum. **Proc. R. Soc. B.**, v. 281, p. 32-49, 2014.

BIN, Y. et al. The effects of dispersal limitation and topographic heterogeneity on beta diversity and phylobetadiversity in a subtropical forest. **Plant Ecology**, v. 209, p. 237–25, 2010.

BRYANT, J. B. et al. Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. **Proc. Natl. Acad. Science**, v. 105, p. 1505–1511, 2008.

BURNHAM, K. P. & ANDERSON, D. R. **Model selection and multimodel inference: A Practical Information-Theoretic Approach**. 2nd ed. New York: Springer-Verlag., 2002. 488 p.

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

CHASE, J. M. & LEIBOLD, M. A. **Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches**. Chicago: University of Chicago Press, 2003. 216 p.

COLLINS, J. P., BEATTY, J. & MAIENSCHHEIN, J. Introduction: between ecology and evolutionary biology. **J. Hist. Biol.**, v. 19, p. 169–180, 1986.

CORLETT, R. T. & PRIMACK, R. B. **Tropical Rain Forests: An Ecological and Biogeographical Comparison**, 2^a edição, Oxford: Blackwell Publishing. 2011. 336 p.

DAVIES, K. F. et al. Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native–exotic diversity relationship. **Ecology**, v. 86, p. 1602–1610, 2005.

DEAN, W. **A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira**. 1 ed. São Paulo: Companhia das Letras, 1996. 484 p.

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

- DRAY, S., LEGENDRE, P. & BLANCHET, F. G. **packfor – forward selection with permutation**. 2009. Disponível em: <http://r-forge.r-project.org/R/?group_id=195>. Acessado em: Agosto, 2014.
- ELTON, C. Competition and the structure of ecological communities. **J. Anim. Ecol.**, v. 15, p. 54–68, 1946.
- EMERSON, B. C. & GILLESPIE, R. G. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. **Trends Ecol. Evol.**, v. 23, p. 619-630, 2008.
- FAITH, D.P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. **Biol. Conserv.**, v. 61, p. 1–10, 1992.
- FERRIER, S. et al. Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. **Divers. Distrib.**, v. 13, p. 252–264, 2007.
- GASTAUER, M. & MEIRA-NETO, J. A. A. Avoiding inaccuracies in tree calibration and phylogenetic community analysis using Phylocom 4.2. **Ecol Informatics**, v. 15, p. 85–90, 2013.
- GASTAUER, M. & MEIRA-NETO, J. A. A. Interactions, Environmental sorting and chance: Phylostructure of a tropical forest assembly. **Folia Geobotanica**, v. 49, p. 443-459, 2014.
- GOTELLI, N. J. Null model analysis of species co-occurrence patterns. **Ecology**, v. 81, p. 2606–2621, 2000.
- GRAHAM, C. & FINE, P. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space and time. **Ecol. Letters**, v. 11, p. 1265–1277, 2008.
- GRINNELL, J. Geography and evolution. **Ecology**, v. 5, p. 225–229, 1924.
- HARDY, O. J. Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. **J. Ecol.**, v. 96, p. 914–926, 2008.
- HEARD, S. B. & COX, G. H. The shapes of phylogenetic trees of clades, faunas, and local assemblages: exploring spatial pattern in differential diversification. **Am. Nat.**, v. 169, p. E107–E118, 2007.
- HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. 1 ed. New Jersey: Princeton University Press, 2001. 392 p.
- HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. **Quantitative Biology**, v. 22, p. 415-427, 1957.
- IBGE – INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. 2ª ed. Rio de Janeiro: IBGE, 2012. 271 p.

- JOLY, C. A., METZGER, J. P., & TABARELLI, M. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. **New Phytologist**, v.1, p. 1-15, 2014.
- JONES, M. M., et al. Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. **Oecologia**, v. 155, p. 593-604, 2008.
- JONES, M. M. et al. Microhabitat partitioning promotes plant diversity in a tropical montane forest. **Global Ecology Biogeography**, v. 20, p. 558–569, 2011.
- YABETA D. & GOMES F. Memória, cidadania e direitos de comunidades remanescentes (em torno de um documento da história dos quilombolas da Marambaia). **Afro-Ásia**, v. 47, p. 79–117, 2013.
- KEMBEL, S. W. & HUBBELL, S. P. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. **Ecology**, v. 87, p. 86-99, 2006.
- LEGENDRE, P., LEGENDRE, L. **Numerical ecology**. 3 ed. United Kingdom: Elsevier BV, 2012. 1006 p.
- LEGENDRE, P., BORCARD, D., BLANCHET, F.G. & DRAY, S. **PCNM – MEM spatial eigenfunction and principal coordinate analyses**. 2012. Disponível em: <http://r-forge.r-project.org/R/?group_id=195>. Acessado em: Agosto, 2014.
- LEHTONEN et al. Phylogenetic relatedness within Neotropical fern communities increases with soil fertility. **Global Ecology and Biogeography**, p.1-11, 2015.
- LEIBOLD, M. A. & MCPEEK, M. A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. **Ecology**, v. 87, p. 1399-1410, 2006.
- LETCHER S. G. et al. Phylogenetic community structure during succession: Evidence from three Neotropical forest sites. **Perspect Plant Ecol. Evol. Syst.**, v. 14, p. 79–87, 2012.
- LOVETTE, I. J. & HOCHACHKA, W. M. Simultaneous effects of phylogenetic niche conservatism and competition on avian community structure. **Ecology**, v. 87, p. S14–S28, 2006.
- MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. **Theory of Island Biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 1967. 230 p.
- MAGALLÓN, S. et al. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. **New Phytologist**, v. 207, p. 437-453, 2015.
- MATTOS C. L. V. Caracterização Climática da Restinga da Marambaia. In: MENEZES, L. F. T., PEIXOTO, A. L. & ARAUJO, D. S. D. **História Natural da Marambaia**. Seropédica: Editora da Universidade Rural, 2005. p. 55–66.

- NERI, A. V. et al. The influence of soils on the floristic composition and community structure of an area of Brazilian Cerrado vegetation. **Edinburgh J. Bot.**, v. 69, p. 1–27, 2012.
- NETTESHEIM, F. C. et al. Influence of environmental variation on Atlantic Forest tree-shrub-layer phytogeography in southeast Brazil. **Acta Bot. Brasilica**, v. 24, p. 369-377, 2010.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T., FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forest in southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, v. 32, p. 793-810, 2000.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. et al. Delving into the variations in tree species composition and richness across South American subtropical Atlantic and Pampean forests. **Journal of Plant Ecology**, p. 1-23, 2013.
- OKSANEN, J. et al. **vegan: Community Ecology Package**. 2014. *Disponível em:* <<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>>. *Acessado em:* Janeiro. 2015.
- PEREIRA L. A., XEREZ R. & PEREIRA A. M. C. Ilha da Marambaia (baía de Sepetiba, RJ): resumo fisiográfico, histórico e importância ecológica atual. **Ciência e Cultura**, v. 42, p. 384–389, 1990.
- PIGOT, A. L. & ETIENNE, R. S. A new dynamic null model for phylogenetic community structure. **Ecol. Letters**, p. 1-11, 2014.
- PYRON, A. R., et al. Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. **Biological Reviews**, p. 1-16, 2014.
- POULOS H. M. & CAMP A. E. Topographic influences on vegetation mosaics and tree diversity in the Chihuahuan Desert Borderlands. **Ecology**, v. 91, p. 1140–1151, 2010.
- PRINZING, A. et al. Less lineages-more trait variation: phylogenetically clustered plant communities are functionally more diverse. **Ecol. Letters**, v. 11, p. 809–819, 2008.
- QUESADA, C. A. et al. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. **Biogeosciences**, v. 9, p. 2203–2246, 2012.
- RICHTER, M. Tropical mountain forests – distribution and general features. **Biodiversity and Ecology Series**, v. 2, p. 7–24, 2008.
- RICKLEFS, R. E. Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science**, v. 235, p. 167–171, 1987.
- RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D. **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. Chicago: University of Chicago Press, 1993. 414 p.
- ROEDER, M. et al. Phylogenetic clustering increases with succession for lianas in a Chinese tropical montane rain forest. **Ecography**, v. 38, p. 001-010, 2015.

RONCARATI, H. & MENEZES L. F. T. Marambaia, Rio de Janeiro: Origem e Evolução. In: MENEZES, L. F. T., PEIXOTO, A. L. & ARAUJO, D. S. D. **História Natural da Marambaia**. Seropédica: Editora da Universidade Rural, 2005. p. 15–38.

SANCHEZ, M. et al. Changes in tree community composition and structure of Atlantic rain forest on a slope of the Serra do Mar range, southeastern Brazil, from near sea level to 1000 m of altitude. **Flora**, v. 208, p. 184-196, 2013.

SANTOS, B. A. et al. Phylogenetic Impoverishment of Amazonian Tree Communities in an Experimentally Fragmented Forest Landscape. **PLoS ONE**, v. 9, n. 11, p. 1-11, 2014.

SAPORETTI JR., A. W. et al. Influence of soil physical properties on plants of the Mussununga ecosystem, Brazil. **Folia Geobotanica**, v. 47, p. 29–39, 2012.

SARGENT, R. D. & ACKERLY, D. D. Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities. **Trends Ecol. Evol.**, v. 23, p. 123–130, 2008.

SILVA, D. F. et al. Grupos caiçaras na Ilha da Marambaia, RJ: Atores externos, conflitos e transformações econômicas. **Perspectivas Contemporâneas**, v. 3, p. 73–90, 2008.

SILVERTOWN, J. et al. Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity. **Ecology**, v. 87, p. S39–S49, 2006.

SOBRAL, F. & CIANCIARUSO, M. V. Estrutura filogenética e funcional de assembleias: (Re)montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. **Biosci. J.**, v. 28, n. 4, p. 617-631, 2012.

SUZUKI, M. Effects of the topographic niche differentiation on the coexistence of major and minor species in a species-rich temperate forest. **Ecological Research**, v. 26, p. 317–326, 2011.

SWENSON, N. G et al. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. **Ecology**, v. 93, p. S112-S125, 2012.

TANG, G. et al. Phylogenetic support for the Tropical Niche Conservatism Hypothesis despite the absence of a clear latitudinal species richness gradient in Yunnan's woody flora. **Biogeosciences Discuss**, v. 11, p. 7055-7077, 2014.

TEDESCO, M. J. et al. **Análise de solos, plantas e outros materiais**. Porto Alegre: Ed. Faculdade de Agronomia (UFRGS), 1995.

TILMAN, D. Resource Competition and Community Structure. New Jersey: Princeton University Press, 1982. 296 p.

TILMAN, D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. **Proc. Natl. Acad. Science**, v. 101, p. 10854–10861, 2004.

- TUOMISTO, H., ZUQUIM, G., CÁRDENAS, G. Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. **Ecography**, v. 37, p. 1034–1046, 2014.
- VALIENTE-BANUET, A. & VERDÚ, M. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. **Ecol. Letters**, v. 10, p. 1029–1036, 2007.
- VAMOSI, S. M. et al. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. **Mol. Ecol.**, v. 18, p. 572–592, 2008.
- VERDÚ, M. & PASSAS, J. G. Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin wood plant communities. **Journal of Ecology**, v. 95, p. 1316–1313, 2007.
- ZELENÝ, D., LI, C. F. & CHYTRÝ, M. Pattern of local plant species richness along a gradient of landscape topographical heterogeneity: result of spatial mass effect or environmental shift? **Ecography**, v. 33, p. 578–589, 2010.
- ZUUR, A. F. et al. **Mixed effects models in extensions in ecology with R**. New York: Springer, 2009. 574 p.
- WEBB, C. O. et al. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forests trees. **Am. Nat.**, v. 156, p. 145–155, 2000.
- WEBB, C. O. et al. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 475–505, 2002.
- WEBB, C. O., DONOGHUE, M. J. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. **Mol. Ecol. Notes**, v. 5, p. 181–183, 2005.
- WEBB, C. O., ACKERLY, D. D., KEMBEL, S. **Software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution (with phylomatic and ecovolve): User`s Manual**. 2011. Disponível em: <<http://phylodiversity.net/phylocom>> Acessado em: Setembro, 2014.
- WEITHER, E. & KEDDY, P. **Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats**. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. 430 p.

8. ANEXO

Tabela 03: Modelos completos e reduzidos construídos entre a variação de NRI e heterogeneidade ambiental e estrutura espacial nos três cenários topográficos. Modelos foram classificados e selecionados de acordo com ΔAIC (do melhor ao pior). Significância dos coeficientes e dos modelos testados a partir de valor de p, onde: $p \leq 0,10^0$, $p \leq 0,05^*$, $p \leq 0,01^{**}$, $p \leq 0,001^{***}$. R_a^2 – variação explicada com correção das proporções.

MODELOS	Coeficientes																				Validação dos Modelos				
	<i>pH</i>	<i>Silte</i>	<i>Areia</i>	<i>Argila</i>	<i>P</i>	<i>C</i>	<i>ExSl</i>	<i>Decl</i>	<i>pH²</i>	<i>Areia²</i>	<i>Mg²</i>	<i>P²</i>	<i>C²</i>	<i>K²</i>	<i>Nfl²</i>	<i>Pfl²</i>	<i>Kfl²</i>	<i>Mgfl²</i>	<i>(H+Al)²</i>	<i>ExSl²</i>	<i>Decl²</i>	<i>dbM4</i>	Valor-p	R_a^2	
Cen I	-3,6 **	2,9 **	1,8 *		-3,1 ***				-3,1 ***			1,6 *									-3,3 ***	1,4 ,	< 0,001	0,53	
Cen II				-1,6 *		-2,4 *		-2,2 **									-0,8 ()						-1,2 ()	= 0,01	0,46
Cen III									-3,1 **	-3,2 **	2,3 ,	3,8 **	-2,6 *	2,6 *	-3,8 **	2,6 *		2,4 *						< 0,05	0,54

Tabela 04: Modelos completos e reduzidos construídos entre a variação de NTI e heterogeneidade ambiental e estrutura espacial nos três cenários topográficos. Modelos foram classificados e selecionados de acordo com ΔAIC (do melhor ao pior). Significância dos coeficientes e dos modelos testados a partir de valor de p, onde: $p \leq 0,10^0$, $p \leq 0,05^*$, $p \leq 0,01^{**}$, $p \leq 0,001^{***}$. R^2_a – variação explicada com correção das proporções.

MODELOS	COEFICIENTES															Validação dos Modelos	
	<i>pH</i>	<i>Mgfl</i>	<i>Silte</i>	<i>ExSl</i>	<i>Areia²</i>	<i>Na²</i>	<i>K²</i>	<i>Mgfl²</i>	<i>Cafl²</i>	<i>Pfl²</i>	<i>ExSl²</i>	<i>Decl²</i>	<i>dbM2</i>	<i>dbM5</i>	<i>longitude</i>	Valor-p	R^2_a
Cen I		-1,6 .	2,8 **	-2,7 *		-1,7 ,	-2,0 *		1,3 ,		-2,0 *	2,5 **	0,8 ()			< 0,001	0,60
Cen II	1,8 *													-1,5 ()	90,1 *	= 0,02	0,33
Cen III			1,7 *		-2,1 *			3,2 **		2,2 *						< 0,005	0,50

