Marcelo Petratti Pansonato

**Fatores determinantes dos padrões de similaridade,
distribuição e abundância de árvores em dois
ambientes da Mata Atlântica**

*Drivers of tree similarity, distribution and abundance in
two environments of the Atlantic Rainforest*

São Paulo

2019

Universidade de São Paulo
Instituto de Biociências
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Marcelo Petratti Pansonato

**Fatores determinantes dos padrões de similaridade,
distribuição e abundância de árvores em dois
ambientes da Mata Atlântica**

*Drivers of tree similarity, distribution and abundance in
two environments of the Atlantic Rainforest*

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São
Paulo, para a obtenção de Título de
Doutor em Ciências, na Área de
Ecologia.

Orientadora: Adriana Maria Zanforlin
Martini

EXEMPLAR CORRIGIDO
O ORIGINAL ENCONTRA-SE DISPONÍVEL NO
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS DA USP

São Paulo

2019

Ficha Catalográfica

Pansonato, Marcelo Petratti

Fatores determinantes dos padrões de similaridade, distribuição e abundância de árvores em dois ambientes da Mata Atlântica / Marcelo Petratti Pansonato; orientadora Adriana Maria Zanforlin Martini. -- São Paulo, 2019.

100 f.

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Ecologia.

1. Ecologia de Comunidades. 2. Restinga. 3. Diversidade Beta. 4. Dispersão de sementes. I. Martini, Adriana Maria Zanforlin, orient. II. Título.

Comissão Julgadora:

Profa. Dra. Natalia Ivanauskas

Profa. Dra. Veridiana Scudeller

Profa. Dra. Sandra Muller

Profa. Dra. Adriana Maria Zanforlin Martini
Orientadora

Agradecimentos

Agradeço toda a minha família. Em especial aos meus pais Joaquim e Miriam, pelo apoio incondicional. À minha irmã Maira. Aos meus avós paternos (Ângelo e Jovelina) e maternos (Rubens e Helena) – *in memorian* – pelo apoio também incondicional enquanto coexistimos. À minha companheira Amanda pelo apoio e incentivo e ao meu filho Ravi, pela inspiração.

À minha orientadora, Adriana Martini, pela orientação, apoio e amizade. Ao Alexandre Adalardo de Oliveira e ao Renato Augusto Ferreira de Lima pelas mais variadas ajudas para a elaboração da tese. Ao Paulo Inácio Prado, pela ajuda essencial na reta final da elaboração da tese. Às técnicas do departamento de Ecologia, Melina Leite, pela ajuda com as análises e à Natália Targhetta pela ajuda na sistematização do banco de dados.

Aos membros do meu comitê de acompanhamento Márcia Cristina Mendes Marques, Rozely Ferreira dos Santos e José Marcelo Torezan.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia de Florestas Tropicais (LabTrop).

À Vera por sempre estar à disposição para tirar dúvidas e cuidar com muita atenção da parte burocrática.

À CAPES, pela bolsa concedida e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia pelo suporte.

Índice

Introdução Geral	06
Capítulo 1. Padrões de decaimento da similaridade de árvores na Mata Atlântica: o que ganhamos ao incluir o potencial de dispersão das espécies?.....	08
Capítulo 2. Padrões de abundância e distribuição de árvores em dois ambientes da Mata Atlântica e o papel dos atributos funcionais	40
Conclusões Gerais.....	73
Resumo Geral	74
General Abstract.....	76
Anexos.....	78

Introdução Geral

A Mata Atlântica é um dos biomas mais ameaçados do Brasil e do mundo. Ao longo de mais de 500 anos vem sofrendo impactos significativos, principalmente de origem antrópica e atualmente, restam apenas cerca de 11,4 a 16 % de sua cobertura florestal original. Embora a Mata Atlântica *strictu sensu* compreenda a maior parte das espécies arbóreas desse bioma, diversas outras formações vegetais estão associadas a ela e contribuem consideravelmente para que esse bioma seja considerado um *hotspot* mundial. Compreender não só como as florestas desse bioma se distribuem, mas também o que determina os padrões de distribuição das espécies vegetais ali presentes é necessário para que as tomadas de decisão se concentrem em medidas de conservação efetivas. Um dos padrões que ocorrem consistentemente em comunidades ecológicas é o decaimento da similaridade com a distância geográfica. Esse padrão mostra de que maneira a composição das espécies muda conforme a distância geográfica aumenta entre os locais observados. Embora essa relação seja geralmente negativa, ela pode ser bastante variável. Um decaimento da similaridade fraco indica que as comunidades apresentam pouca substituição de espécies, o que é mais comum em regiões com composição de espécies pouco variável. Por outro lado, quando o decaimento da similaridade é forte, a composição das comunidades muda muito de um local para o outro. No entanto, diversos fatores podem influenciar o decaimento da similaridade com a distância geográfica. No capítulo 1 nós avaliamos a similaridade de espécies em dois tipos de ambiente da Mata Atlântica, as florestas de restinga, consideradas um ambiente recente e restritivo ao desenvolvimento vegetal e as florestas ombrófilas densas, considerada um ambiente antigo e menos restritivo. Para essa avaliação, exploramos, juntamente com o clima e as características que distinguem esses dois tipos de ambiente, o papel da dispersão de sementes – medida por meio de características relacionadas à dispersão de cada espécie – sobre os padrões de decaimento da similaridade entre comunidade de árvores. No capítulo 2 nos voltamos para uma avaliação das variações de abundância e distribuição das espécies que ocorrem nos dois ambientes. Até o momento, diversos estudos já avaliaram os padrões de distribuição das espécies na Mata Atlântica, mas a maioria utilizou principalmente dados qualitativos, envolvendo apenas a ocorrência das espécies. Por outro lado, o

presente estudo contempla o maior número de levantamentos quantitativos de vegetação da Mata Atlântica já utilizado para a avaliação da abundância e distribuição das espécies. A quantidade de dados e o tipo de informação utilizado nos permite inferir com maior confiança alguns aspectos de variações de densidade de populações que ocorrem nos dois ambientes acima especificados. Outra novidade que o presente estudo traz para o contexto da Mata Atlântica é a utilização de informações sobre algumas características – conhecidas como atributos funcionais – das espécies, que podem nos ajudar a entender melhor como diferentes espécies, ou pelo menos as que ocorrem com maior frequência e abundância, se relacionam com o ambiente em que ocorrem. Esperamos que este estudo contribua para um maior entendimento sobre como as árvores da Mata Atlântica se distribuem e quais aspectos mais afetam essas distribuições, tanto em termos qualitativos como quantitativos.

Capítulo 1

Padrões de decaimento da similaridade de árvores na Mata Atlântica: o que ganhamos ao incluir o potencial de dispersão das espécies?

RESUMO

A associação com habitats e a limitação de dispersão são considerados os principais processos responsáveis pelo decaimento da similaridade com a distância geográfica em comunidades ecológicas. A maioria dos estudos considera que todas as espécies de uma comunidade apresentam a mesma capacidade de dispersão, porém diferenças interespecíficas nas estratégias de dispersão das espécies presentes nas comunidades podem ajudar a explicar os padrões de decaimento da similaridade. Neste estudo estimamos o potencial de dispersão das espécies de acordo com um modelo que estima a distância média de dispersão das espécies a partir de atributos funcionais dessas espécies (forma de vida, altura máxima e síndrome de dispersão). Utilizamos essa variável e variáveis ambientais relacionadas ao clima, solo e idade do substrato em um modelo de regressão beta visando avaliar os efeitos da dispersão e das outras variáveis ambientais sobre os padrões de decaimento da similaridade em comunidades arbóreas da região costeira da Mata Atlântica. Nessa região analisamos dois ambientes contíguos com condições ambientais e idades geológicas muito diferentes, e nossa expectativa era de que, no ambiente mais recente e com condições edáficas mais restritivas (planície costeira), os sítios amostrados apresentariam maiores similaridades entre si em função do forte filtro edáfico, que selecionaria poucas espécies e de uma maior frequência de espécies com alta capacidade de dispersão. Ao contrário de nossa expectativa inicial, similaridades mais baixas foram observadas dentro do ambiente recente e restritivo do que no ambiente antigo e menos restritivo, mesmo em curtas distâncias. Em relação ao potencial de dispersão das espécies observamos um efeito positivo sobre o decaimento da similaridade para ambientes restritivos e recentes da

Mata Atlântica, em alguns casos aumentando a similaridade entre pares de comunidades localizadas a distâncias maiores que 250 quilômetros. Sugerimos que, ao menos em escalas amplas, estudos que tratam a dispersão como um processo neutro podem superestimar o efeito de variáveis ambientais sobre os padrões de decaimento da similaridade.

Palavras-chave: diversidade-beta, restinga, planície costeira arenosa, floresta ombrófila densa, floresta sobre solos arenosos, fitogeografia da Mata Atlântica, padrões de distribuição.

ABSTRACT

Habitat association and dispersal limitation are considered the main processes responsible for the decay of similarity with increasing geographic distance - distance decay - in ecological communities. Most studies assign the same dispersal ability to all species of a community, but interspecific differences in dispersal strategies can help to explain distance decay patterns. In this study we calculated the dispersal ability of each species using a model that estimates the maximal dispersal distance of the species based on functional traits of these species (life form, maximum height and dispersal syndrome). We used dispersal ability together with environmental variables related to climate, soil and age of the substrate in a beta regression model to evaluate the effects of these variables on distance decay patterns of tree communities in the coastal region of the Atlantic Forest. In this region we analyzed two contiguous environments with very different edaphic conditions and geological ages. Our expectation was that in the more recent and harsher environment (sandy coastal plains), sampled sites would show larger similarities among each other due to the strong edaphic filter, that would select few species tolerant to harsh conditions and with high dispersal ability. Contrary to our initial expectation, lower similarities were observed within the more recent and harsher than within the old and less harsh environment, even over short distances. In relation to the species dispersal ability, we observed a positive effect on tree species distance decay of the Atlantic Forest. In some cases, the positive effect of dispersal ability specifically increased the similarity between pairs of sites located at distances greater than 250 kilometers. We suggest that, at least on broad scales, studies that treat

dispersal as a neutral process may overestimate the effect of environmental variables on decay patterns of similarity.

Keywords: beta-diversity, coastal plain vegetation, white-sand forest, ombrophilous forest, Atlantic forest phytogeography, distribution patterns.

INTRODUÇÃO

Um dos padrões mais gerais em ecologia é o decaimento da similaridade de espécies com a distância geográfica (Nekola & White, 1999; Soininen et al., 2007; Morlon et al., 2008), que representa a taxa de mudança da composição entre comunidades (Tuomisto, 2010). Esse padrão pode ser utilizado para avaliar a importância relativa de diferentes processos de estruturação das comunidades (Tuomisto et al., 2003; Gravel et al., 2006). Comunidades compostas por espécies com alto grau de especialização de nicho (ou associação de habitat) resultarão em um maior decaimento da similaridade (Borcard et al., 1992; Jones et al., 2008), pois locais mais próximos tendem a apresentar condições ambientais mais parecidas (Phillips et al., 2003; Page & Shanker, 2018). Entretanto, comunidades compostas por espécies com alta limitação de dispersão também resultarão em um maior decaimento da similaridade (Condit et al., 2002; Etienne & Alonso, 2007; Myers et al., 2013). Como essas espécies tendem a apresentar uma distribuição agregada, o decaimento da similaridade ocorreria mesmo em um ambiente completamente homogêneo (Hubbell 2001).

A maioria dos estudos que avaliam a importância relativa dos processos de nicho e dispersão sobre a estrutura de comunidades, relaciona o processo de dispersão ao componente espacial puro da partição da variação (Borcard 1992, Legendre et al., 2005, 2009; mas ver Smith & Lundholm 2010) ou assume um único valor de kernel de dispersão para todas as espécies (Gravel et al., 2006; Lowe & McPeck 2014). Contudo, a variação interespecífica no potencial de dispersão (Muller-Landau et al., 2008; Lowe & McPeck 2014) é uma característica importante nos processos de colonização e manutenção das espécies nas comunidades (Tilman 1994; Vellend 2010, 2016). Conforme predito pelas teorias de populações *source-sink* (Pulliam 2000) e de metapopulações (Hanski & Ovaskainen 2003), taxas diferenciais de dispersão podem manter populações de algumas espécies, por meio do efeito de massa, mesmo em ambientes onde o crescimento populacional é negativo. Além disso, ambientes com

diferentes idades ou diferentes regimes de perturbação podem ter composições de espécies diferenciadas em função dos potenciais de dispersão das espécies presentes no *pool* regional (Tilman 1994; Levine & Rees 2002).

O potencial de dispersão das espécies até locais favoráveis ao seu desenvolvimento depende de alguns atributos relacionados à sua dispersão (Muller-Landau et al., 2008; Thomson et al., 2011; Nathan et al., 2012). Espécies autocóricas ou anemocóricas, com menor potencial de dispersão, tendem a apresentar distribuição espacial mais agregada do que espécies zoocóricas, com maior potencial de dispersão (Russo & Augspurger, 2004; Seidler & Plotkin, 2006). Por outro lado, espécies com maior potencial de dispersão são geralmente predominantes em áreas em estágios iniciais de sucessão secundária (Baeten et al., 2015; Horácková et al., 2016) e em ambientes geologicamente recentes (Whittaker et al., 1992; Horsák et al., 2012; Gomez-Rodriguez & Baselga, 2018). Contudo, mesmo espécies que tolerem as condições de um determinado ambiente podem demorar muito para colonizar esses locais se possuírem um potencial de dispersão baixo (Baeten et al., 2015). Assim, o potencial de dispersão das espécies que compõem as comunidades pode afetar o decaimento da similaridade de forma diferente em ambientes com idades ou características distintas (Levine & Murrell 2003; Thomson et al., 2011; Lowe & McPeck 2014; Tamme et al., 2014).

Poucos estudos analisaram de maneira explícita os efeitos da dispersão sobre o decaimento da similaridade. Em geral os estudos prévios realizaram essa avaliação de maneira indireta, comparando grupos taxonômicos e/ou categorias dentro de um mesmo táxon (Astorga et al., 2012; Wetzel et al 2012; Bahram et al., 2013; Gomez-Rodriguez & Baselga 2018). A escassez de estudos que consideram a dispersão de maneira mais explícita pode ter ocorrido devido ao fato de que apenas algumas situações peculiares facilitam o teste do papel da capacidade de dispersão e do filtro ambiental sobre os padrões de similaridade (Horsák et al., 2012; Pitman et al., 2012). Uma delas são as regiões que compreendem ambientes de idades diferentes e condições ambientais contrastantes dentro de um mesmo compartimento biogeográfico, e que, portanto, compartilham o mesmo *pool* regional de espécies (Whittaker et al., 1992; Ricklefs, 2004; Gomez-Rodriguez & Baselga, 2018). A combinação da proximidade geográfica de ambientes, por exemplo, geologicamente recentes e restritivos com ambientes antigos e menos restritivos formam uma condição específica que nos permite

gerar e testar hipóteses buscando distinguir melhor como o efeito do espaço, do fator ambiental e do papel do potencial de dispersão das espécies poderia afetar o decaimento da similaridade. No domínio da Mata Atlântica brasileira, as florestas estabelecidas na costa atlântica da América do Sul correspondem a um sistema de estudo adequado para esse tipo de análise, uma vez que podemos identificar dois tipos de ambientes que são bem diferentes, principalmente em termos edáficos e geológicos, e que ocorrem paralelamente ao longo do eixo norte-sul da costa brasileira (Meireles et al., 2018). Isso faz com que locais próximos tenham o clima muito parecido, mas possuam diferenças abruptas no tipo de solo e na idade geológica (Assis et al., 2011), ou seja, a configuração espacial da principal variável (tipo de solo) que separa esses dois ambientes se mantém relativamente constante ao longo de cerca de 4000 km. Assim, temos uma situação muito similar às condições peculiares descritas anteriormente.

Em um cenário em que os fatores ambientais são preponderantes, é esperado que o filtro ambiental promova a homogeneização das comunidades (Scarano, 2001; Cornwell & Ackerly, 2009). Nesse caso, a inclinação do decaimento da similaridade entre sítios dentro de ambientes recentes e restritivos seria pouco acentuada porque o filtro ambiental selecionaria um conjunto mais limitado de espécies, que se distribuiriam ao longo de grandes distâncias (Garcillan & Ezcurra, 2003). Até recentemente, o filtro ambiental tem sido proposto como o fator mais importante em determinar a distribuição de espécies nas planícies arenosas, que são ambientes recentes e restritivos (RR) da Mata Atlântica (Scarano, 2009; Neves et al., 2017). Mas, apesar de ter sido sugerido que espécies melhores dispersoras teriam colonizado os ambientes RR (Meireles et al., 2018; Silva et al., 2018), isso ainda não foi quantificado e confrontado com o filtro ambiental. Por outro lado, ambientes mais antigos e menos restritivos (AMR) tendem a ser compostos por espécies que persistiram após processos de exclusão competitiva e partição de nichos, que ocorreram por um período de tempo maior e cujas distribuições ocorrem em função de seus desempenhos diante das condições e recursos locais, por exemplo relacionados à temperatura e precipitação, que tendem a variar também em escalas grandes (Eisenlohr et al., 2015; ter Steege et al., 2006; Silva et al., 2018). Nessas áreas, o decaimento da similaridade seria mais acentuado e estaria condicionado à distribuição espacial de variáveis ambientais. Além disso, para ambientes AMR as espécies já teriam tido mais tempo para se dispersarem ao longo de grandes distâncias.

No presente estudo, nosso objetivo é verificar a importância de processos de nicho e de dispersão de sementes sobre os padrões de similaridade entre sítios com substratos e idades contrastantes ao longo da costa Atlântica do Brasil. Perguntamos: A similaridade de espécies é mais fortemente influenciada pela distância geográfica, pelas variações edáficas e de idade da formação existente entre os tipos de ambiente (AMR e RR), pelo clima, pelo potencial de dispersão das espécies ou pela interação entre esses fatores? Esperamos que exista uma interação entre a distância geográfica e a condição edáfica (filtro) e idade da formação (tempo para colonizar) dos ambientes. Nossa hipótese principal é que o decaimento em relação à distância geográfica seja mais suave para pares de sítios em RR e mais acentuada para pares em AMR. O efeito relativo do clima e do potencial de dispersão também poderão variar de acordo com o tipo de par de sítios que estão sendo comparados. Assim, nossa predição é que haverá uma interação entre o filtro ambiental e a idade de formação com a distância geográfica, o clima e o potencial de dispersão, o que indicaria que o efeito de cada variável sobre a similaridade é diferente em cada combinação de pares de sítios. Se a dispersão diferencial for um fator importante, esperamos que o conjunto de espécies com altos potenciais de dispersão tenha alcançado prioritariamente e ainda seja predominante nos ambientes RR. Então, os pares de sítios neste ambiente seriam mais similares em decorrência da colonização por essas espécies que teriam maiores potenciais de dispersão. Também esperamos que o potencial de dispersão das espécies tenha um efeito positivo sobre a similaridade entre os dois tipos de ambiente (pares em AMR/RR). Para essas duas combinações de pares de sítios (RR e AMR/RR), locais compostos por espécies com maiores potenciais de dispersão, serão mais similares entre si. Então, na presença de relação positiva entre o potencial de dispersão e a similaridade, podemos considerar que a dispersão é um fator importante na definição da composição das florestas nas planícies arenosas. Se não existir relação do potencial de dispersão e nem do clima sobre a similaridade, mas houver diferenças entre os tipos de pares de sítios em RR e em AMR, podemos considerar que o filtro ambiental edáfico (existente entre os tipos de habitat) é o principal fator que determina a composição do ambiente RR e a similaridade dessa em relação ao ambiente AMR (ver Anexo 1.1 para predições detalhadas das interações entre as variáveis). Por fim, também serão considerados os processos biogeográficos que definem o *pool* de espécies em diferentes

regiões da Mata Atlântica e que podem afetar os padrões de decaimento da similaridade, dificultando a interpretação dos resultados.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

A área de estudo abrange toda a região costeira da Mata Atlântica (entre as latitudes 5° e 31° S e longitudes 34° e 52° O). A Mata Atlântica *sensu lato* possui diversas formações vegetais, mas para o presente estudo foram selecionadas as fisionomias florestais em um ambiente antigo e menos restritivo (AMR) e em ambiente recente e restritivo (RR) (Scarano et al., 2002; 2009; Neves et al., 2017). No primeiro ambiente encontram-se principalmente florestas ombrófilas densas, em geral estabelecidas sobre formações geológicas do grupo Barreiras, de origem no período neogeno (~ 65 milhões a 30 mil anos) no setor norte e sobre o embasamento cristalino, de origem pré-cambriana (~ 4 bilhões a 540 milhões de anos) no setor sul (IBGE 2004). Em relação aos solos, os teores de argila, carbono e nitrogênio aumentam conforme a altitude (Eisenlohr et al., 2013) e colaboram para que esses ambientes sejam menos restritivos. (Scarano et al., 2002; 2009; Neves et al., 2017). O ambiente RR é representado pelas florestas de restinga, que compreendem formações de florestas baixas (dossel com cerca de 8 – 10 metros de altura) e florestas altas (dossel com cerca de 15 – 18 metros), estabelecidas sobre solos com diferentes níveis de alagamento, contemplando desde florestas sobre solos sempre bem drenados até florestas periodicamente alagadas, todas associadas à planície costeira arenosa. A maior parte dessas florestas se encontra sobre solos arenosos depositados há cerca ~3 – 6 mil anos (Vieira 1981). Em contraste ao ambiente AMR, os solos do ambiente RR apresentam altos teores de areia, baixa fertilidade, toxicidade por alumínio e salinidade, que caracterizam um ambiente restritivo ao desenvolvimento vegetal (Maun & Perumal 1999). Não foram incluídas neste estudo, as restingas arbustivas e/ou abertas, com formações de moitas esparsas.

Dada a grande amplitude latitudinal da Mata Atlântica, são raras as espécies que ocorrem por toda sua extensão e algumas divisões baseadas nos padrões de distribuição das espécies têm sido propostas (Silva & Casteletti, 2003; Carnaval & Moritz 2008) visando identificar compartimentos biogeográficos mais coesos, que

compartilhem um maior número de espécies dentro do compartimento. Baseado nessas divisões propostas, separamos nossa área de estudo em dois setores biogeográficos, com o objetivo de controlar minimamente fatores históricos sobre os padrões de similaridade da vegetação. Estudos apontam que no setor norte o clima se manteve mais estável durante o período pleistocênico (~21 000 anos atrás) do que no setor sul, o que teria possibilitado a persistência de florestas úmidas no setor sul (Carnaval & Moritz, 2008). A principal diferenciação florística entre os dois setores se deve à origem de sua flora. De maneira geral, a flora do setor norte se relaciona mais fortemente com a flora Amazônica pela existência pretérita de conexões entre esses dois biomas que atualmente encontram-se separados (Rizzini, 1963, Mori et al., 1981, Oliveira-Filho & Ratter, 1995; Costa, 2003). A flora do setor sul se relaciona mais com regiões extra-Amazônicas, além da contribuição de gêneros que apresentam seus centros de diversificação na Cordilheira dos Andes (Fiaschi & Pirani, 2009). Entretanto, não existe um detalhamento suficiente sobre as características dos dois conjuntos de espécies que aponte para possíveis diferenças nos processos mais importantes relacionados ao decaimento da similaridade entre os dois setores. Por fim, a linha divisória entre os dois setores biogeográficos (norte e sul) foi estabelecida a cerca de 60 km ao norte do Rio Doce, entre as latitudes 19° e 20° S (ver Anexo 1.2 - Figuras S5 e S6), seguindo as indicações dos limites de distribuição de muitas espécies de plantas (Fiaschi & Pirani, 2009; Saiter et al., 2016) e de animais (Carnaval & Moritz, 2008; Martins, 2011).

Dados da vegetação

A aquisição dos dados de vegetação teve como base uma ampla revisão da literatura realizada por Lima et al., (2015) para toda a Mata Atlântica brasileira (TreeCo - Neotropical Tree Communities database - <http://labtrop.ib.usp.br/doku.php?id=projetos:treeco:start>). Encontramos 158 levantamentos de vegetação que apresentaram dados de abundância das espécies nos ambientes RR e AMR distribuídos ao longo do litoral do Brasil (ver Anexo 1.2 - Tabela S1 para informações sobre as áreas de estudo). Os critérios para a seleção dos levantamentos foram: (1) área amostral mínima de 0.1 hectare; (2) altitude de até 500 metros acima do nível do mar, (3) ausência de distúrbios recentes na vegetação. Uma vez que a maioria dos trabalhos teve como critério de inclusão o diâmetro à altura do

peito (DAP) de 4,8 cm, adaptamos alguns sítios com critérios de inclusão menores para DAP 4,8 cm por meio de transformações baseadas nas distribuições diamétricas das espécies de cada levantamento (Gehring et al., 2008). Excluimos das análises todos os registros não identificados até o nível de espécie, bem como espécies com apenas um registro em cada um dos setores biogeográficos e ambientes. Assim, no setor norte os levantamentos quantitativos compreendem 36 sítios AMR e 12 sítios RR, totalizando 3.329 registros que compreendem 858 espécies distribuídas em 27.179 indivíduos. No setor sul, 63 sítios AMR e 47 sítios RR totalizando 9.070 registros que compreendem 1.089 espécies distribuídas em 126.724 indivíduos. Padronizamos a nomenclatura taxonômica de acordo com a Flora do Brasil (disponível em <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>) utilizando o pacote *flora* do ambiente R (Carvalho, 2017).

Variáveis preditoras

As variáveis consideradas importantes para explicar o decaimento da similaridade entre pares de sítios foram a distância geográfica (*dist*), os tipos de ambientes (AMR e RR), o clima (*clim*) e o potencial médio de dispersão das espécies no par de sítios (*disp*). Para obter a distância geográfica em quilômetros entre os sítios consideramos a curvatura da terra utilizando a função *spDists* do pacote *sp* do ambiente R. As variáveis climáticas foram obtidas do WorldClim 2 (Fick & Hijmans 2017). Seleccionamos variáveis reconhecidas por influenciarem a composição de espécies nas florestas da Mata Atlântica (Eisenlohr et al., 2015; Saiter et al., 2016; Marcilio-Silva et al., 2017; Neves et al., 2017) e por apresentarem correlação menor que 0,8 com as variáveis geográficas latitude e longitude (ver Anexo 1.2 – Figuras S5 e S6). As variáveis resultantes a partir dessa seleção foram: Temperatura máxima do mês mais quente, amplitude de temperatura anual, temperatura dos 3 meses mais secos, precipitação média anual e precipitação média dos 3 meses mais secos. Para avaliar o efeito do clima sobre a similaridade, criamos uma matriz de similaridade climática entre cada par de sítios. Primeiro padronizamos todas as variáveis climáticas, de modo que o valor de cada sítio fosse proporcional à soma do total, assim, as somas dos valores de cada variável foram iguais a 1. Em seguida, calculamos a dissimilaridade (utilizando distância de Gower) entre os pares de sítios em relação às cinco variáveis climáticas padronizadas. Para reduzir a dimensionalidade dos dados, realizamos um

Escalonamento Multidimensional (MDS) em duas dimensões e calculamos as distâncias euclidianas entre os escores dos dois primeiros eixos do MDS. Para obter a matriz de similaridade climática final subtraímos de 1 os valores de distância.

Os atributos funcionais utilizados para o cálculo do potencial de dispersão das espécies (Thomson et al., 2011; Tamme et al., 2014) são provenientes de diferentes fontes. A síndrome de dispersão foi obtida da base de dados TreeCo (Lima et al., 2015). A forma de vida (árvore / arbusto) de cada espécie foi obtida através de consulta à Flora do Brasil e a altura máxima das árvores, em metros, foi obtida do banco de dados NeoTropTree versão 2.0 (Oliveira-Filho, 2017). Para minimizar problemas com estimativas imprecisas de altura das árvores, a altura máxima foi considerada aqui como o quantil de 90% da distribuição das alturas máximas estimadas. Para verificar se pares de sítios mais similares entre si são aqueles em que as espécies possuem maiores potenciais de dispersão, nós seguimos a seguinte sequência: (1) Obtivemos os atributos funcionais forma de vida (arbusto ou árvore), síndrome de dispersão (anemocórica, zoocórica ou autocórica) e altura máxima das espécies (Thomson et al., 2011); (2) calculamos a distância máxima de dispersão de cada espécie, baseada em modelos de regressão linear que utilizaram como variável resposta a distância máxima de dispersão observada em campo de 290 espécies com os três atributos mencionados utilizados como variáveis preditoras. Para tal, utilizamos função ‘dispeRsal’, que está disponível no R (Tamme et al., 2014); (3) juntamos todas as espécies para cada par de sítios; (4) calculamos a média da distância máxima de dispersão das espécies de cada par de sítios. Do total de 1.548 espécies na base de dados, apenas 166 (10,7 %) não tinham os três atributos disponíveis e foram excluídas desse cálculo.

Análise dos dados

Para calcular a similaridade em composição e abundância de espécies entre sítios, utilizamos o índice de similaridade Morisita-Horn. Esse índice foi escolhido por ser considerado um dos menos sensíveis a variações em área amostral e riqueza de espécies (Wolda, 1981). Para permitir uma comparação mais adequada dos efeitos das variáveis preditoras sobre a similaridade, padronizamos todas as variáveis preditoras contínuas pelo escore-z ($\text{obs} - \text{média} / \text{desvio padrão}$).

Para analisar os efeitos das variáveis preditoras e suas interações sobre a similaridade de espécies, utilizamos modelos de regressão beta (Ferrari & Cribari-Neto,

2004) do pacote betareg (Cribari-Neto & Zeileis, 2010), que são recomendados para modelar taxas, proporções e índices com valores entre 0 e 1, como é o caso do índice de Morisita-Horn. A distribuição beta é bastante flexível para modelar índices porque pode assumir diversas formas dependendo dos parâmetros que indicam sua distribuição (Ferrari & Cribari-Neto, 2004). Nós utilizamos a função de ligação *log* por expressar melhor a relação entre a similaridade e a distância geográfica (Nekola & White, 1999; Gomez-Rodriguez & Baselga, 2018). Os modelos de regressão beta não permitem a entrada de valores iguais a zero ou um (Ferrari & Cribari-Neto, 2004). Quando esses valores estão presentes, a análise gera tabelas separadas para os valores de zero, para os valores de um e outra para os valores intermediários e a interpretação dessas tabelas separadas se torna de difícil compreensão. Como nossa matriz de similaridade apresentou uma baixa proporção de valores iguais a zero (3,6 % no setor norte e 1,6 % no setor sul), optamos por transformar esses valores de acordo com a fórmula sugerida por Smithson e Verkuilen (2006): $(y*(n-1)+0,5)/n$, onde y é a similaridade e n o número de amostras (pares de sítios), de modo que o intervalo dos valores de similaridade que era entre 0,000 e 0,991 passou efetivamente para o intervalo entre 0,005 e 0,995.

As observações da similaridade entre pares de sítios não são independentes entre si, pois a composição e abundância de cada local é considerada várias vezes durante os cálculos de similaridade. Portanto, as inferências foram realizadas por meio de testes de Monte Carlo, comparando o modelo com todas as variáveis preditoras (i.e. modelo saturado) diretamente contra o modelo nulo. Como consideramos que todas as variáveis incluídas nas análises são importantes, não utilizamos métodos de seleção de modelos que removem variáveis e comparam os modelos complexos com os mais simples. Nosso interesse é distinguir os efeitos entre as variáveis, e não avaliar se alguma variável poderia ser desconsiderada. Para avaliar o desvio dos modelos em relação ao cenário nulo, comparamos 1000 vezes os valores de delta-AIC dos modelos saturados com os de um modelo sem nenhuma variável preditora. Para verificar a significância do efeito de cada variável preditora, nós permutamos a variável resposta (similaridade) do modelo saturado 1000 vezes. A partir dos valores estimados dos coeficientes em cada simulação, utilizamos os valores limites em 5% ou em 95%.

Construímos modelos idênticos para cada setor biogeográfico. A variável resposta analisada foi a similaridade de espécies (Morisita-Horn) entre pares de sítios. Como variáveis preditoras, além dos quatro fatores fixos isoladamente: distância

geográfica (**dist**), tipo de par de sítios (**env**), similaridade climática (**clim**) e potencial médio de dispersão (**disp**), também testamos as interações duplas **env:dist**, **env:clim**, **env:disp**, **dist:clim**, **dist:disp**, e triplas **dist:env:clim** e **dist:env:disp**, que consideramos ecologicamente plausíveis. As predições específicas relacionadas a essas interações estão apresentadas detalhadamente no Anexo 1.1.

Testamos a colinearidade entre as variáveis preditoras e suas interações através do GVIF (Generalized Variation Inflation Factor, Fox & Monette, 1992). Para equiparar o GVIF ao VIF, utiliza-se a fórmula $GVIF^{1/(2*df)}$ (Fox & Monette, 1992). Nenhuma variável e/ou interação apresentou valor maior do que 2,2 (1,2 considerando só as quatro variáveis isoladamente) no setor norte e 2,4 (1,5 considerando só as quatro variáveis isoladamente) no setor sul, indicando que não há colinearidade importante entre as variáveis analisadas (ver Anexo 1.2 – figuras S1 e S2).

RESULTADOS

As variáveis preditoras analisadas têm influência sobre os valores de similaridade de espécies nos dois setores biogeográficos, conforme indicado pela diferença significativa entre os modelos saturados e os modelos nulos para os dois setores (setor sul: pseudo $r^2 = 0,333$ e $p < 0,001$; setor norte: pseudo $r^2 = 0,318$ e $p < 0,001$). Dentre as variáveis preditoras, a distância geográfica apresentou valores médios similares nos dois setores, entretanto, no setor sul a amplitude das distâncias geográficas entre sítios foi maior que no setor norte (Tabela 1). Para a similaridade climática, nos dois setores os pares em RR não apresentaram valores negativos mais extremos, que representam as maiores diferenças climáticas. O potencial de dispersão das espécies foi, em média, maior entre pares em RR e menor entre pares em AMR, com os pares em AMR/RR apresentando valores intermediários. No geral, pares em RR tiveram os valores de potencial de dispersão mais altos, ou seja, o conjunto de espécies nesses sites parece ser composto pelas melhores dispersoras. Em relação aos efeitos de cada variável sobre a similaridade de espécies, como os setores norte e sul apresentaram algumas diferenças nos efeitos das variáveis preditoras sobre a similaridade apresentaremos separadamente os resultados de cada setor biogeográfico.

Tabela 1: Caracterização das variáveis utilizadas nos modelos de regressão beta. Para o índice de similaridade (Morisita-Horn) são apresentados a média e o desvio padrão. Para potencial de dispersão, similaridade climática e distância geográfica são apresentadas a média e a amplitude (entre colchetes). Os valores de potencial de dispersão e similaridade climática estão padronizados pelo escore-z. AMR = ambiente antigo e menos restritivo; AMR/RR = entre os dois ambientes; RR = ambiente recente e restritivo.

Setor	Pares	número de pares	Similaridade	Potencial de dispersão	Similaridade climática	Distância geográfica (km)
Sul	AMR	1953	0.275 ± 0.232	$-0.361 [-4.34 - 2.42]$	$-0.036 [-3.48 - 1.68]$	431 [0.001 - 1653]
	AMR/RR	2961	0.087 ± 0.126	$0.012 [-4.90 - 2.64]$	$-0.014 [-3.40 - 1.68]$	438 [0.351 - 1642]
	RR	1081	0.128 ± 0.173	$0.618 [-1.75 - 2.59]$	$0.106 [-1.89 - 1.68]$	443 [0.026 - 1578]
Norte	AMR	630	0.154 ± 0.155	$-0.122 [-3.22 - 2.18]$	$-0.009 [-2.64 - 1.91]$	484 [0.98 - 1277]
	AMR/RR	432	0.047 ± 0.070	$0.091 [-3.11 - 2.57]$	$-0.009 [-2.68 - 1.88]$	538 [2.819 - 1333]
	RR	66	0.138 ± 0.136	$0.565 [-2.46 - 3.36]$	$-0.032 [-1.92 - 1.94]$	591 [9.168 - 1282]

Setor Sul

No setor sul, os pares em AMR apresentaram maiores valores médios de similaridade, seguidos pelos pares em RR, com similaridade intermediária e os mais dissimilares foram os pares em AMR/RR (Tabela 1; Figura 1). A distância geográfica sozinha influenciou negativamente a similaridade apenas para os pares em AMR, ou seja, quanto maior a distância entre os pares, menor a similaridade. Para os três tipos de pares de sítios foi observada uma relação entre a similaridade de espécies e a similaridade climática. O efeito do clima foi menos importante para os pares em RR e AMR/RR do que para os pares em AMR (Figura 1). Dessa forma, nossa hipótese inicial, a respeito de um menor efeito positivo do clima sobre a similaridade em pares em RR e em AMR/RR em relação aos pares em AMR, foi corroborada.

Tabela 2: Coeficientes estimados pelos modelos de regressão beta para os efeitos das variáveis preditoras e suas interações sobre a similaridade entre comunidades de árvores da Mata Atlântica. Os valores das estimativas dos efeitos estão apresentados em *log* por causa do uso da função de ligação *log* (ln) no modelo beta. Os limites de confiança (IC) de 5 % (para predições negativas) e de 95 % (para predições positivas) foram obtidos a partir de 1000 permutações do modelo original com a variável resposta (similaridade) aleatorizada. As predições referentes aos efeitos podem ser positivas (+), negativas (-) ou bidirecionais (+/-). Para as variáveis com hipóteses bidirecionais, marcadas com #, os IC correspondem a 2,5 e 97,5 %. Os coeficientes significativos estão em negrito. AMR = Ambiente antigo e menos restritivo; RR = Ambiente recente e restritivo; AMR/RR = Entre os dois ambientes; clim = similaridade climática, dist = distância geográfica, disp = potencial de dispersão.

	Predição do efeito	Setor sul			Setor norte		
		Estimativa (ln)	IC 5%	IC 95%	Estimativa (ln)	IC 5%	IC 95%
Intercepto	+	-1,019	-	-1,613	-1,890	-	-1,991
AMR/RR#	+/-	-1,191	-0,064 #	0,061 #	-0,862	-0,120	0,107
RR#	+/-	-1,097	-0,099 #	0,105 #	-0,190	-0,219	0,270
Dist	-	-0,535	-0,054	-	-0,243	-0,065	-
Clim	+	0,319	-	0,048	0,300	-	0,063
Disp	+	0,314	-	0,038	-0,029	-	0,064
AMR/RR : dist	-	0,267	-0,062	-	0,227	-0,102	-
RR : dist	+	0,077	-	0,103	0,125	-	0,222
AMR/RR : clim	-	-0,417	-0,061	-	-0,170	-0,097	-
RR : clim	-	-0,415	-0,094	-	-0,231	-0,218	-
AMR/RR : disp	+	0,233	-	0,050	-0,038	-	0,108
RR : disp	+	0,241	-	0,075	0,153	-	0,141
dist : disp	+	-0,144	-	0,040	0,106	-	0,072
dist: clim	+	-0,045	-	0,032	-0,198	-	0,055
AMR/RR : dist : disp	+	0,177	-	0,046	-0,092	-	0,102
RR : dist : disp	+	0,179	-	0,073	-0,083	-	0,156
AMR/RR : dist : clim	-	0,053	-0,043	-	0,209	-0,089	-
RR : dist : clim	-	-0,033	-0,057	-	0,156	-0,212	-

Figura 1: Relação entre a similaridade observada e a similaridade climática para os três tipos de pares de sítios estudados no setor sul da Mata Atlântica. A similaridade climática está padronizada de acordo com o escore-z.

O potencial de dispersão teve uma relação positiva com a similaridade de espécies em todos os tipos de pares. Essa relação foi mais forte para pares em RR e para pares em AMR/RR, conforme esperado, onde também foi observada uma relação positiva com a distância. Dessa forma, tanto para pares em RR quanto em AMR/RR, quando localizados a maiores distâncias e com um conjunto de espécies com maiores potenciais de dispersão, a similaridade de espécies foi maior.

Para os pares em AMR, o efeito do potencial de dispersão foi positivo, mas não foi dependente da distância geográfica. Dessa forma, em AMR quanto maior o potencial de dispersão das espécies em um par de sítios, maior a similaridade de espécies nesses pares, independentemente da distância geográfica em que os pares se encontravam.

Figura 2: Similaridade observada (pontos) entre pares de sítios em diferentes tipos de ambientes no setor sul da Mata Atlântica em relação à distância geográfica e o potencial de dispersão (escala de cores). Quando, de acordo com os modelos de regressão beta, as interações entre as variáveis potencial de dispersão e distância geográfica foram significativas, elas estão representadas por linhas, que representam três níveis de potencial de dispersão, definidos arbitrariamente para facilitar a visualização da interação. Cada caixa apresenta as informações para cada tipo de pares de sítios (AMR, AMR/RR e RR). As cores das linhas correspondem a média dos 33.3 % dos pares de sítios com os maiores potenciais de dispersão (roxo); média dos 33.3 % dos pares de sítios com maiores potenciais de dispersão intermediários (magenta) e média dos 33.3 % dos pares de sítios com os menores potenciais de dispersão (laranja).

Setor Norte

No setor norte, assim como no setor sul, os pares em AMR apresentaram maiores valores médios de similaridade, seguidos pelos pares em RR, com similaridade intermediária e os mais dissimilares foram os pares em AMR/RR (Tabela 1; Figura 3). Quando considerado o efeito da distância geográfica, um padrão de maior *turnover* de espécies no ambiente AMR do que no ambiente RR foi consistente nos dois setores biogeográficos. O clima apresentou um efeito positivo maior sobre a similaridade de espécies para os pares em AMR do que para os pares em RR e AMR/RR. Isso corrobora nossa hipótese de que a influência do clima é preponderante para os pares de sítios em AMR e exerce um efeito menor sobre a similaridade entre sítios em RR.

O potencial de dispersão afetou positivamente a similaridade nos pares em AMR, mas esse efeito dependeu da distância geográfica. Então, conforme a distância geográfica aumenta, os pares de sítios mais similares tenderam a ser aqueles que apresentaram os maiores potenciais de dispersão (Figura 3). Por fim, o efeito direto do

potencial de dispersão sobre a similaridade foi significativo para os pares em RR no setor norte (tabela 2), indicando que quanto maior o potencial de dispersão das espécies nos sítios, maior a similaridade entre eles.

Figura 3: Similaridade observada (pontos) entre pares de sítios em diferentes tipos de ambientes no setor norte da Mata Atlântica em relação à distância geográfica e o potencial de dispersão (escala de cores). Quando, de acordo com os modelos de regressão beta, as interações entre as variáveis potencial de dispersão e distância geográfica foram significativas, elas estão representadas por linhas, que representam três níveis de potencial de dispersão, definidos arbitrariamente para facilitar a visualização da interação. Cada caixa apresenta as informações para cada tipo de pares de sítios (AMR, AMR/RR e RR). As cores das linhas correspondem a média dos 33.3 % dos pares de sítios com os maiores potenciais de dispersão (roxo); média dos 33.3 % dos pares de sítios com maiores potenciais de dispersão intermediários (magenta) e média dos 33.3 % dos pares de sítios com os menores potenciais de dispersão (laranja).

DISCUSSÃO

Neste estudo avaliamos o efeito da distância geográfica, do clima e do potencial de dispersão das espécies sobre a similaridade florística em florestas sob condições contrastantes na região costeira da Mata Atlântica. Conforme esperado, a similaridade de espécies diminuiu com o aumento da distância geográfica, mas esse decaimento dependeu do tipo de ambiente analisado. Ao contrário do que esperávamos, a similaridade média foi maior entre pares de sítios no ambiente antigo e menos restritivo (AMR) do que no ambiente recente e restritivo (RR), o que pode estar relacionado a diferenças na heterogeneidade ambiental nesses dois ambientes, conforme discutido a

seguir (Bergamin et al., 2012; Eisenlohr et al., 2015; Marques et al., 2015). Em geral, a maioria das nossas hipóteses foi corroborada. Conforme esperado, em ambos os setores biogeográficos, o efeito do clima foi menos importante em definir a similaridade em RR do que em AMR. Além disso, o potencial de dispersão das espécies, quando alto, parece contribuir para que pares de sítios sejam mais similares entre si, e esse efeito foi mais consistente para pares em RR e RR/AMR do que em AMR. Dessa forma, foi possível revelar a existência de padrões aparentemente novos e/ou pouco explorados, que podem contribuir para um melhor entendimento sobre os fatores determinantes da distribuição das espécies nos diferentes tipos de ambiente da Mata Atlântica.

Decaimento da similaridade entre ambientes

Esperávamos que pares em RR teriam os maiores valores de similaridade de espécies e as menores inclinações de decaimento da similaridade com a distância geográfica. No entanto, observamos que a similaridade média é mais alta entre os pares em AMR, principalmente em curtas distâncias, para ambos os setores da Mata Atlântica. Por outro lado, grande parte dos pares em AMR/RR e em RR apresenta baixa similaridade tanto em curtas como em longas distâncias. Isso faz com que a inclinação do decaimento com a distância geográfica seja mais acentuada para pares AMR do que para os pares AMR/RR e RR, conforme esperávamos. Esse padrão, de maior decaimento da similaridade em florestas estabelecidas sobre substratos mais antigos foi similar ao encontrado para árvores na floresta Amazônica, o que parece refletir uma maior associação com habitats nesse tipo de ambiente (Duque et al., 2009). Por outro lado, a baixa similaridade entre os ambientes em RR poderia ocorrer caso cada local seja um subconjunto das espécies presentes nas florestas ombrófilas mais próximas (Fernandes & Queiroz, 2015), como acontece com outros ambientes restritivos próximos a ambientes menos restritivos da Amazônia e Mata Atlântica, como florestas pantanosas/alagáveis (Pitman et al., 2012; Kurtz et al., 2013). Porém, a baixa similaridade média dos pares AMR/RR, mesmo a curtas distâncias (< 10 km), nos mostra que os ambientes em RR nem sempre são um subconjunto das florestas de encosta apesar de muito provavelmente sofrerem influência da flora regional. É possível que essas diferenças encontradas na relação florística entre os dois ambientes, mesmo a curtas distâncias, possam ter emergido devido ao fato de que no nosso estudo

estamos considerando as abundâncias das espécies, ao contrário dos estudos anteriores (Araújo, 2000; Fernandes & Queiroz, 2015). Então, embora uma parte das espécies nos dois ambientes sejam as mesmas, suas abundâncias podem variar drasticamente entre os dois ambientes (Scarano 2009; Bergamin et al., 2012). Uma possível explicação para esse padrão é que, em geral, espécies mais tolerantes a condições restritivas são piores competidoras em condições menos restritivas (Grime, 1977; Westoby et al., 2002). Se isso acontece, espécies que têm suas populações controladas por efeitos competitivos em AMR poderiam ter suas abundâncias aumentadas quando chegam em um ambiente mais restritivo (RR), mas com menos competição. Considerando os baixos valores de similaridade encontrados entre os pares RR, possivelmente são as espécies com alta abundância em ambientes RR que variam muito de local para local, ou seja, elas são abundantes apenas pontualmente. Esse padrão já foi registrado em outros ambientes que são restritivos, mas geograficamente isolados entre si (Fine et al., 2010; Draper et al., 2018), porém, essa configuração espacial não se aplica às restingas, que se distribuem de forma praticamente contínua ao longo do litoral. Uma possibilidade para a grande variação na composição e abundância das espécies nas restingas seria que elas poderiam estar respondendo à heterogeneidade ambiental relacionada a outros fatores, como pH, saturação por alumínio, teores de areia e/ou matéria orgânica, microtopografia dos cordões e entrecordões, salinidade e substrato geológico (Marques et al., 2015; Souza et al., 2009; Oliveira et al., 2014), que variam em escala mais fina do que a escala do nosso estudo. Então, seria possível que os mosaicos ambientais existentes nas planícies costeiras (Sugiyama, 1998; Araújo, 2000) estejam contribuindo para os baixos valores de similaridade dentro das restingas em relação às outras florestas ombrófilas, mesmo em curtas distâncias.

O papel do clima

Nos dois setores biogeográficos, o efeito do clima para os pares em AMR é condizente com o encontrado na Mata Atlântica e em outras florestas tropicais (Eisenlohr et al., 2015; Prata et al., 2018; Saiter et al., 2017; Jones et al., 2016), em que a distribuição das espécies é influenciada pelos gradientes climáticos em grandes escalas. Em geral, o efeito do clima é menos intenso para pares em RR e AMR/RR do que em AMR. Alguns estudos demonstraram que, quanto maior a amplitude de variação existente em uma determinada variável, maior pode ser a relação dessa

variável com a distribuição das espécies (Costa et al., 2009; Pansonato et al., 2013). Então, é possível que quando comparados pares compostos por sítios localizados em dois ambientes contrastantes, as diferenças existentes entre eles, aqui expressas pelos fatores edáficos e pelas diferenças na idade geológica, façam com que o papel do clima se torne secundário na hierarquia de fatores que promovem as diferenças em composição e abundância de espécies. Adicionalmente, a heterogeneidade ambiental poderia fazer com que comunidades sob climas diferentes, mas estabelecidas sobre um mesmo tipo de substrato (i.e. solos com mais matéria orgânica, ou afloramentos do lençol freático) apresentem maior similaridade do que áreas mais próximas e com climas mais similares, mas com condições edáficas contrastantes (Phillips et al., 2003).

O potencial de dispersão

Esperávamos que o efeito do potencial de dispersão das espécies seria forte e positivo para o ambiente mais recente (pares em RR), bem como na relação desse com o ambiente mais antigo (pares em AMR/RR). Essa nossa predição se confirmou, indicando que o potencial de dispersão das espécies pode afetar positivamente a similaridade entre pares de sítios, em especial aqueles em AMR/RR e em RR. Em alguns casos o efeito do potencial de dispersão das espécies emerge quando a distância geográfica também é levada em consideração, como no caso dos pares em RR do setor sul e em AMR do setor norte. Somando esses fatores, é plausível que o filtro edáfico não seja o único fator que determina a composição e abundância das espécies nos ambientes recentes e restritivos. Com exceção dos pares RR/AMR do setor norte, todos os tipos de pares de sítios apresentaram um efeito positivo do potencial de dispersão das espécies sobre a similaridade, indicando que o papel do potencial de dispersão, pode se aplicar também para florestas mais antigas (Qian, 2009). Assim, encontramos um efeito já sugerido (Silva et al., 2015; Meireles et al., 2018; Silva et al., 2018), mas que ainda não havia sido testado para ambientes da Mata Atlântica, de que a dispersão seria um processo que contribui para a estruturação de comunidades recentes e na relação entre essas e ambientes mais antigos. Para os pares em RR e AMR/RR, o potencial de dispersão interagiu com a distância geográfica, de modo que pares de sítios localizados a maiores distâncias (entre ~500 – 700 km), tenderam a ser mais similares entre si quando as espécies de cada sítio possuem maiores potenciais de dispersão. No entanto, mesmo que, em média, as espécies em RR apresentem maiores valores de

potencial de dispersão em relação ao *pool* de espécies, são as espécies com os mais altos potenciais de dispersão que conseguiriam colonizar os locais mais distantes e contribuir para o aumento da similaridade entre esses locais. Esse resultado deve ser interpretado com cautela, uma vez que não temos como afirmar com certeza se são as mesmas espécies boas dispersoras que aumentam a similaridade entre os pares de sítios mais distantes. Para os pares em AMR/RR do setor norte, parece que o tempo menor decorrido desde o surgimento do ambiente mais recente poderia ter possibilitado que as espécies que toleram o filtro ambiental e estejam próximas já o tenham colonizado, mesmo com um baixo potencial de dispersão (Horsák et al., 2012).

O efeito positivo do potencial de dispersão dos organismos sobre o decaimento da similaridade já foi encontrado em outros estudos (Nekola & White, 1999; Soininen et al., 2007; Gomez-Rodrigues & Baselga, 2018). Porém, a maioria comparou o decaimento entre táxons distintos, como briófitas e plantas vasculares (Qian 2009; Udd et al., 2015) ou separou grupos de plantas em categorias baseadas apenas em algum atributo (p.ex. forma de vida, síndrome de dispersão) para inferir o potencial de dispersão (Qian, 2009; Horácková et al., 2016; Gomez-Rodrigues & Baselga, 2018). Então este talvez seja o primeiro estudo de comunidades em grande escala a utilizar atributos relacionados a dispersão de árvores que considerou as diferenças interespecíficas no potencial de dispersão das espécies como uma variável contínua (Tamme et al., 2014; Bullock et al., 2017). Isso pode evidenciar um papel da dispersão mais detalhado do que quando se separa as espécies estudadas em categorias que, por serem arbitrárias, não contemplam toda a amplitude de variação interespecífica existente no potencial de dispersão das espécies.

Considerações finais

Vimos um efeito positivo e significativo do potencial de dispersão sob a maioria das condições, o que indica que, não foi apenas o filtro ambiental que determinou a similaridade das comunidades em ambientes mais recentes, em alguns casos quando mais distantes entre si. Dessa forma, nossos dados fornecem uma primeira aproximação sobre como tratar a dispersão de uma maneira explícita e contínua, e indicam um caminho promissor para futuras pesquisas em busca de uma melhor compreensão dos processos que afetam a determinação da similaridade de espécies entre locais. Finalmente, podemos afirmar que se, em alguns casos, tanto o potencial de dispersão

quanto a similaridade climática são fatores determinantes da composição e abundância das espécies, então estudos anteriores feitos em grandes escalas espaciais que encontraram uma relação positiva entre clima e composição de espécies, mas que consideraram a dispersão como um processo neutro, podem ter superestimado o efeito do clima, pois em alguns casos foi em distâncias maiores que a dispersão se tornou mais relevante, aumentando a similaridade entre locais. Dessa forma, estudos futuros em outros ambientes que envolvam os processos ecológicos que afetam o decaimento da similaridade de espécies com a distância geográfica podem ampliar nosso conhecimento sobre a organização de comunidades se considerarem as diferenças de potencial de dispersão das espécies de maneira explícita.

AGRADECIMENTOS

À CAPES pela bolsa concedida ao primeiro autor e ao programa de pós-graduação em Ecologia da USP pelo suporte. Melina Leite pela ajuda com as análises dos dados e produção dos gráficos. Natália Targhetta pela contribuição com a entrada de informações no banco de dados utilizado neste estudo. Márcia Cristina Mendes Marques, Rozely Ferreira dos Santos e José Marcelo Torezan fizeram valiosas contribuições em versões preliminares do manuscrito. Aos inúmeros pesquisadores que estudaram cada um dos sítios utilizados neste estudo.

REFERÊNCIAS

- Ackerly, D. D. & Cornwell, W. (2007) A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among community components. *Ecology Letters*, 10, 135 – 145.
- Alsos, I. G., Ehrich, D., Eidesen, P. B., Solstad, H., Westergaard, K. B., Schönswetter, P., ... Brochmann, C. (2015). Long-distance plant dispersal to North Atlantic islands: colonization routes and founder effect. *AoB Plants*, 7: plv036; doi:10.1093/aobpla/plv036.
- Arellano, G., Tello, J. S., Jorgensen, P. M., Fuentes, A. F., Loza, M. I., Torrez, V. & Macía, M. J. (2016). Disentangling environmental and spatial processes of community assembly in tropical forests from local to regional scales. *Oikos*, 125 (3), 326-335.

- Assis, M. A., Prata, E. M. B., Pedroni, F., Sanchez, M., Eisenlohr, P. V., Martins, F. R., Joly, C.A. (2011). Florestas de restinga e de terras baixas na planície costeira do sudeste do Brasil: vegetação e heterogeneidade ambiental. *Biota Neotropica*, 11 (2), 103-121.
- Astorga, A., Oksanen, J., Luoto, M., Soininen, J., Virtanen, R., & Muotka, T. (2012). Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro-and microorganisms follow the same rules? *Global Ecology and Biogeography*, 21(3), 365-375.
- Augspurger, C. K., Franson, S. E., Cushman, K. C., & Muller-Landau, H. C. (2016). Intraspecific variation in seed dispersal of a Neotropical tree and its relationship to fruit and tree traits. *Ecology and evolution*, 6 (4), 1128-1142.
- Baeten, L., Davies, T. J., Verheyen, K., Van Calster, H., & Vellend, M. (2015). Disentangling dispersal from phylogeny in the colonization capacity of forest understorey plants. *Journal of Ecology*, 103 (1), 175-183.
- Bahram, M., Koljalg, U., Courty, P. E., Diedhiou, A. G., Kjølner, R., Polme, S., ... Tedersoo, L. (2013). The distance decay of similarity in communities of ectomycorrhizal fungi in different ecosystems and scales. *Journal of Ecology*, 101(5), 1335-1344.
- Bergamin, R., Müller, S., & Mello, R. (2012). Indicator species and floristic patterns in different forest formations in southern Atlantic rainforests of Brazil. *Community Ecology*, 13(2), 162-170.
- Borcard, D., Legendre, P., & Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73(3), 1045-1055.
- Brown, J. H., & Kodric-Brown, A. (1977). Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58(2), 445-449.
- Caiafa, A. N., & Martins, F. R. (2010). Forms of rarity of tree species in the southern Brazilian Atlantic rainforest. *Biodiversity and conservation*, 19(9), 2597-2618.

- Carnaval, A. C., & Moritz, C. (2008). Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, 35(7), 1187-1201.
- Condit, R., Ashton, P. S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., ... Lee, H. S. (2000). Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288 (5470), 1414-1418.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E. G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R. B., ... & Muller-Landau, H. C. (2002). Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295(5555), 666-669.
- Cornwell, W. K., & Ackerly, D. D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79(1), 109-126.
- Costa, F. R., Guillaumet, J. L., Lima, A. P., & Pereira, O. S. (2009). Gradients within gradients: The mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science*, 20(1), 69-78.
- Cribari-Neto, F., & Zeileis, A. (2009). Beta regression in R. Research Report Series. Department of Statistics and Mathematics, 98. Department of Statistics and Mathematics x, WU Vienna University of Economics and Business, Vienna
- Duque, Á., Phillips, J. F., von Hildebrand, P., Posada, C. A., Prieto, A., Rudas, A., ... Stevenson, P. (2009). Distance decay of tree species similarity in protected areas on terra firme forests in Colombian Amazonia. *Biotropica*, 41(5), 599-607.
- Eisenlohr, P. V. & Oliveira-Filho, A.T. (2015). Revisiting patterns of tree species composition and their driving forces in the Atlantic Forests of Southeastern Brazil. *Biotropica*, 47, 689–701.
- Eisenlohr, P. V., Alves, L. F., Bernacci, L. C., Padgurschi, M. C., Torres, R. B., Prata, E. M., ... & Martins, F. R. (2013). Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. *Biodiversity and conservation*, 22(12), 2767-2783.

- Etienne, R. S., & Alonso, D. (2007). Neutral community theory: how stochasticity and dispersal-limitation can explain species coexistence. *Journal of Statistical Physics*, 128(1-2), 485-510.
- Ferrari, S., & Cribari-Neto, F. (2004). Beta regression for modelling rates and proportions. *Journal of Applied Statistics*, 31(7), 799-815.
- Fiaschi, P., & Pirani, J. R. (2009). Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal of systematics and evolution*, 47(5), 477-496.
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302-4315.
- Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Acesso em: 9 Jun 2017.
- Fox, J. & Monette, G. (1992). Generalized collinearity diagnostics. *Journal of the American Statistical Association*, 87, 178–183.
- Garcillán, P. P. & Ezcurra, E. (2003). Biogeographic regions and β -diversity of woody dryland legumes in the Baja California peninsula. *Journal of Vegetation Science*, 14, 859-868.
- Gehring, C., Park, S., & Denich, M. (2008). Close relationship between diameters at 30cm height and at breast height (DBH). *Acta Amazonica*, 38(1), 71-76.
- Grace, J. (1987). Climatic tolerance and the distribution of plants. *New Phytologist*, 106, 113-130.
- Gravel, D., Canham, C. D., Beaudet, M., & Messier, C. (2006). Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters*, 9(4), 399-409.
- Gómez-Rodríguez, C., & Baselga, A. (2018). Variation among European beetle taxa in patterns of distance decay of similarity suggests a major role of dispersal processes. *Ecography*, 41(11), 1825-1834.
- Hanski, I., & Ovaskainen, O. (2003). Metapopulation theory for fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology*, 64(1), 119-127.

- Horsák, M., Hájek, M., Spitale, D., Hájková, P., Dítě, D., & Nekola, J. C. (2012). The age of island-like habitats impacts habitat specialist species richness. *Ecology*, 93(5), 1106-1114.
- Horáčková, M., Řehouňková, K., & Prach, K. (2016). Are seed and dispersal characteristics of plants capable of predicting colonization of post-mining sites?. *Environmental Science and Pollution Research*, 23(14), 13617-13625.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, B. & De Lao, S. L. (1999). Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 283(5401), 554-557.
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography* (MPB-32). Princeton University Press.
- Jackson, D. A., & Somers, K. M. (1991). The spectre of 'spurious' correlations. *Oecologia*, 86(1), 147-151.
- Jones, M. M., Tuomisto, H., Borcard, D., Legendre, P., Clark, D. B., & Olivas, P. C. (2008). Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia*, 155(3), 593-604.
- Jones, M. M., Gibson, N., Yates, C., Ferrier, S., Mokany, K., Williams, K. J., ... & Svenning, J. C. (2016). Underestimated effects of climate on plant species turnover in the Southwest Australian Floristic Region. *Journal of biogeography*, 43(2), 289-300.
- Kurtz, B. C., Gomes, J. C., & Scarano, F. R. (2013). Structure and phytogeographic relationships of swamp forests of Southeast Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 27(4), 647-660.
- Legendre, P., Borcard, D., & Peres-Neto, P. R. (2005). Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75(4), 435-450.
- Legendre, P., Mi, X., Ren, H., Ma, K., Yu, M., Sun, I. F., & He, F. (2009). Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 90(3), 663-674.

- Levine, J. M., & Murrell, D. J. (2003). The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 549-574.
- Levins, R., & Culver, D. (1971). Regional coexistence of species and competition between rare species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 68(6), 1246-1248.
- Levine, J. M., & Rees, M. (2002). Coexistence and relative abundance in annual plant assemblages: the roles of competition and colonization. *The American Naturalist*, 160(4), 452-467.
- Lima, R. A., Mori, D. P., Pitta, G., Melito, M. O., Bello, C., Magnago, L. F., & Prado, P. I. (2015). How much do we know about the endangered Atlantic Forest? Reviewing nearly 70 years of information on tree community surveys. *Biodiversity and conservation*, 24(9), 2135-2148.
- Lin, Y. C., Chang, L. W., Yang, K. C., Wang, H. H., & Sun, I. F. (2011). Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation. *Oecologia*, 165(1), 175-184.
- Lowe, W. H., & McPeck, M. A. (2014). Is dispersal neutral? *Trends in ecology & evolution*, 29(8), 444-450.
- Magnago, L. F. S., Martins, S. V, Schaefer, C. E. G. R., & Neri, A. V. 2012. Restinga forests of the Brazilian coast: richness and abundance of tree species on different soils. *Anais Acad. Bras. Ciências* 84(3):807–22.
- Marcilio-Silva, V., Zwiener, V. P., & Marques, M. C. (2017). Metacommunity structure, additive partitioning and environmental drivers of woody plants diversity in the Brazilian Atlantic Forest. *Diversity and Distributions*, 23(10), 1110-1119.
- Marques, M.C.M., Swaine, M.D. & Liebsch, D. 2011. Diversity distribution and floristic differentiation of the coastal lowland vegetation: implications for the conservation of the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity Conservation*, 20(1):153–168.

- Maun, M. A., & Perumal, J. (1999). Zonation of vegetation on lacustrine coastal dunes: effects of burial by sand. *Ecology Letters*, 2(1), 14-18.
- Meireles, J. E., & Manos, P. S. (2018). Pervasive migration across rainforest and sandy coastal plain *Aechmea nudicaulis* (Bromeliaceae) populations despite contrasting environmental conditions. *Molecular ecology*, 27(5), 1261-1272.
- Mori, S. A., Boom, B. M., & Prance, G. T. (1981). Distribution patterns and conservation of eastern Brazilian coastal forest tree species. *Brittonia*, 33(2), 233-245.
- Morlon, H., Chuyong, G., Condit, R., Hubbell, S., Kenfack, D., Thomas, D., ... & Green, J. L. (2008). A general framework for the distance-decay of similarity in ecological communities. *Ecology letters*, 11(9), 904-917.
- Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., Calderón, O., Condit, R., & Hubbell, S. P. (2008). Interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 96(4), 653-667.
- Myers, J. A., Chase, J. M., Jiménez, I., Jørgensen, P. M., Araujo-Murakami, A., Paniagua-Zambrana, N., & Seidel, R. (2013). Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology letters*, 16(2), 151-157.
- Nathan, R., Horn, H. S., Chave, J., & Levin, S. A. (2002). Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscapes. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*, 69-82.
- Nekola, J.C. & White, P.S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26: 867-878.
- Neves, D. M., Dexter, K. G., Pennington, R. T., Valente, A. S., Bueno, M. L., Eisenlohr, P. V., & Saiter, F. Z. (2017). Dissecting a biodiversity hotspot: The importance of environmentally marginal habitats in the Atlantic Forest Domain of South America. *Diversity and Distributions*, 23(8), 898-909.
- Oliveira, A. A., Vicentini, A., Chave, J., Castanho, C. D. T., Davies, S. J., Martini, A. M., ... & Souza, V. C. (2014). Habitat specialization and phylogenetic structure of tree

species in a coastal Brazilian white-sand forest. *Journal of Plant Ecology*, 7(2), 134-144.

Oliveira-Filho, A. T., & Ratter, J. A. (1995). A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh journal of botany*, 52(2), 141-194.

Oliveira-Filho, A.T. (2017). NeoTropTree, Flora arbórea da Região Neotropical: Um banco de dados envolvendo biogeografia, diversidade e conservação. Universidade Federal de Minas Gerais. (<http://www.neotroptree.info>).

Page, N. V., & Shanker, K. (2018). Environment and dispersal influence changes in species composition at different scales in woody plants of the Western Ghats, India. *Journal of vegetation science*, 29(1), 74-83.

Pansonato, M. P., Costa, F. R., de Castilho, C. V., Carvalho, F. A., & Zuquim, G. (2013). Spatial scale or amplitude of predictors as determinants of the relative importance of environmental factors to plant community structure. *Biotropica*, 45(3), 299-307.

Pitman, N. C., Cerón, C. E., Reyes, C. I., Thurber, M., & Arellano, J. (2005). Catastrophic natural origin of a species-poor tree community in the world's richest forest. *Journal of Tropical Ecology*, 21(5), 559-568.

Pitman, N. C., Andino, J. E. G., Aulestia, M., Cerón, C. E., Neill, D. A., Palacios, W., ... & Terborgh, J. W. (2014). Distribution and abundance of tree species in swamp forests of Amazonian Ecuador. *Ecography*, 37(9), 902-915.

Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology letters*, 3(4), 349-361.

Qian, H. (2009). Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 18(3), 327-332.

Ricklefs, R. E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology letters*, 7(1), 1-15.

- Rizzini, C.T. (1963). Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia*, 25: 1–64.
- Russo, S. E., & Augspurger, C. K. (2004). Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecology Letters*, 7(11), 1058-1067.
- Saiter, F. Z., Brown, J. L., Thomas, W. W., de Oliveira-Filho, A. T., & Carnaval, A. C. (2016). Environmental correlates of floristic regions and plant turnover in the Atlantic Forest hotspot. *Journal of biogeography*, 43(12), 2322-2331.
- Scarano, F. R., Duarte, H. M., Ribeiro, K. T., Rodrigues, P. J. F. P., Barcellos, E. M. B., Franco, A. C., ... & Lüttge, U. (2001). Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographic distribution to ecophysiological parameters. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 136(4), 345-364.
- Scarano, F.R. 2002. Structure, Function and Floristic Relationships of Plant Communities in Stressful Habitats Marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany*, 90: 517–524.
- Scarano, F. R. (2009). Plant communities at the periphery of the Atlantic rain forest: rare-species bias and its risks for conservation. *Biological Conservation*, 142(6), 1201-1208.
- Scudeller, V. V., Martins, F. R., & Shepherd, G. J. 2001. Distribution and abundance of arboreal species in the atlantic ombrophilous dense forest in Southeastern Brazil. *Plant Ecology*, 152(2):185-199.
- Seidler, T. G., & Plotkin, J. B. (2006). Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS biology*, 4(11), e344.
- Shmida, A. V. I., & Wilson, M. V. (1985). Biological determinants of species diversity. *Journal of biogeography*, 1-20.

- Silva, J. L. A., Souza, A. F., Jardim, J. G., & Goto, B. T. (2015). Community assembly in harsh environments: the prevalence of ecological drift in the heath vegetation of South America. *Ecosphere*, 6(7), 1-18.
- Silva, K. J. P., & Souza, A. F. (2018). Common species distribution and environmental determinants in South American coastal plains. *Ecosphere* 9(6): e02224. 10.1002/ecs2.2224
- Smith, T. W., & Lundholm, J. T. (2010). Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography*, 33(4), 648-655.
- Soininen, J., McDonald, R., & Hillebrand, H. (2007). The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 30(1), 3-12.
- Steinbauer, M. J., Dolos, K., Reineking, B., & Beierkuhnlein, C. (2012). Current measures for distance decay in similarity of species composition are influenced by study extent and grain size. *Global Ecology and Biogeography*, 21(12), 1203-1212.
- Sugiyama, M. 1998. Estudo de florestas da restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* 11: 119-159.
- Tamme, R., Götzenberger, L., Zobel, M., Bullock, J. M., Hooftman, D. A., Kaasik, A., & Pärtel, M. (2014). Predicting species' maximum dispersal distances from simple plant traits. *Ecology*, 95(2), 505-513.
- Thomson, F. J., Moles, A. T., Auld, T. D., & Kingsford, R. T. (2011). Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology*, 99(6), 1299-1307.
- Tilman, D. (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75(1), 2-16.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., & Yli-Halla, M. (2003). Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299(5604), 241-244.
- Valencia, R., Foster, R. B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J. C., Hernández, C., ... & Balslev, H. (2004). Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, 92(2), 214-229.

Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology*, 85(2), 183-206.

Wetzel, C. E., Bicudo, D. D. C., Ector, L., Lobo, E. A., Soininen, J., Landeiro, V. L., & Bini, L. M. (2012). Distance decay of similarity in neotropical diatom communities. *PLoS One*, 7(9), e45071.

Whittaker, R. J., Bush, M. B., Partomihardjo, T., Asquith, N. M., & Richards, K. (1992). Ecological aspects of plant colonisation of the Krakatau Islands. *GeoJournal*, 28(2), 201-211.

Woodward, F. I., & Woodward, F. I. (1987). Climate and plant distribution. Cambridge University Press.

Wolda, H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia*, 50: 296–302.

Zuur, A. F., Ieno, E. N. & Elphick, C. S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1:3–14.

Capítulo 2

Padrões de abundância e distribuição de árvores em dois ambientes da Mata Atlântica e o papel dos atributos funcionais

RESUMO

Os padrões de abundância e distribuição de espécies são influenciados principalmente por processos de associações com habitats, processos de dispersão e processos neutros. Alguns desses processos podem variar conforme as características dos ambientes estudados e influenciar as características e a identidade das espécies dominantes. Nesse estudo comparamos dois ambientes contíguos, porém estabelecidos sob condições edáficas e de idades geológicas distintas. As florestas da planície costeira (restingas) representam o ambiente recente e restritivo (RR) e as florestas ombrófilas densas adjacentes compõem o ambiente antigo e menos restritivo (AMR). Os objetivos foram: 1) verificar se existe diferença na proporção de espécies que atingem as maiores densidade locais preferencialmente em cada ambiente; 2) verificar quantas e quais espécies atingem maiores abundâncias regionais preferencialmente em cada ambiente; 3) classificar as espécies de cada ambiente a partir da relação entre sua abundância regional e frequência de ocorrência e; 4) testar se alguns atributos funcionais das espécies (densidade da madeira, área foliar e potencial de dispersão) se relacionam com os padrões de abundância e distribuição das espécies em cada ambiente. Observamos que, das 1083 espécies do nosso banco de dados, cerca de um terço (352) foi registrada nos dois ambientes, 601 foram amostradas exclusivamente em AMR e 130 em RR. Dentre as espécies que atingiram alta dominância local, uma maior proporção ocorreu preferencialmente no ambiente recente e restritivo (RR) do que no ambiente mais antigo e menos restritivo (AMR). Além disso, enquanto apenas 5 espécies apresentaram ampla distribuição e abundância nos dois ambientes, a maioria foi mais frequente ou abundante em apenas um dos ambientes. O único atributo relacionado às espécies

abundantes no ambiente RR foi uma menor área foliar. No ambiente AMR as espécies mais abundantes localmente apresentaram maiores áreas foliares e as espécies com distribuição mais ampla apresentaram maiores potenciais de dispersão. Neste estudo evidenciamos alguns padrões já sugeridos, mas ainda pouco explorados sobre a abundância das espécies arbóreas nas planícies costeiras da Mata Atlântica e discutimos algumas implicações dos padrões encontrados, como, por exemplo a importância das florestas da planície costeira em manter populações grandes de espécies consideradas raras nas florestas adjacentes.

Palavras-chave: distribuição de abundância das espécies, restinga, planície costeira arenosa, floresta ombrófila densa, floresta sobre solos arenosos, fitogeografia da Mata Atlântica.

ABSTRACT

Species abundance and distribution patterns are influenced mainly by processes of habitat association, dispersal and neutrality. Some of these processes may vary according to the characteristics of the studied environments and influence the characteristics and the identity of the dominant species. In this study we compared two contiguous environments but established under distinct edaphic conditions and geological ages. The coastal plain forests (restingas) represent a recent and harsh environment (RR) and dense ombrophilous forests are older and less restrictive environment (AMR). The objectives were: 1) to verify differences in the proportion of species that reach the highest local density in each environment; 2) to verify how many and which species reach greater regional abundances in each environment; 3) classify the species of each environment according to their regional abundance and frequency of occurrence and; 4) to test if some functional traits of the species (wood density, leaf area and dispersal potential) are related to the patterns of species abundance and distribution in each environment. We observed that of the 1083 species in our database, about one third (352) were recorded in both environments, 601 were sampled exclusively in AMR and 130 in RR. Among the species that reached high local dominance, a higher proportion occurred preferentially in the recent and harsh environment (RR) than in the older and less restrictive environment (AMR). In addition, while only five species showed wide distribution and abundance in both

environments, most were more frequent or abundant in only one environment. The only attribute related to abundant species in the RR environment was a smaller leaf area. In the AMR environment the most abundant species locally presented larger leaf areas and the most widely distributed species presented greatest dispersal ability. In this study, we have shown some already suggested but still poorly explored patterns of tree species abundance in the coastal plains of the Atlantic Forest and discussed some implications of the patterns found, such as the importance of coastal plain forests in maintaining large populations of species considered rare in adjacent forests.

Keywords: species abundance distribution, SAD, coastal plain vegetation, white-sand forest, ombrophilous forest, Atlantic forest phytogeography.

INTRODUÇÃO

As variações em abundância e distribuição das espécies ocorrem ao longo do tempo e do espaço (Brown, 1995; Condit et al., 2004). De acordo com a teoria de nicho, a interação entre as espécies e o ambiente é considerada um fator determinante da abundância e da frequência das espécies. Nesse contexto, a abundância de uma espécie tenderia a atingir seu máximo nos locais onde as condições e recursos disponíveis são mais adequados às suas demandas fisiológicas, enquanto, em locais menos favoráveis, sua abundância poderia ser reduzida ou ela poderia simplesmente não ocorrer (Tilman, 1990; Brown, 1995; ter Steege et al., 2013). Alternativamente, de acordo com a teoria neutra, quando se considera que todas as espécies são equivalentes em relação às suas taxas vitais, a variação na abundância pode ocorrer pelo balanço entre estocasticidade demográfica, limitação de dispersão, imigração e extinção (Hubbell, 1997; 2001; Bell, 2000). Entretanto, é mais plausível considerar que tanto aspectos determinísticos quanto aleatórios atuem em conjunto e influenciem a abundância e distribuição de plantas em escalas locais e regionais (Tuomisto et al., 2003; Valência et al., 2004; Gravel et al., 2006).

Uma relação positiva entre a distribuição regional das espécies, geralmente definida como a frequência de sites ocupados, e suas abundâncias, geralmente definida como a densidade de indivíduos em uma determinada área, tem sido encontrada com frequência para comunidades vegetais (Rapoport et al., 1986; Pitman et al., 2001). Uma

das explicações para esse padrão é que as espécies que apresentam ampla distribuição seriam capazes de explorar uma maior amplitude de recursos do que espécies consideradas especialistas (Brown, 1984; Sanchez-Tapia et al., 2018).

Para comunidades com alta riqueza de espécies, como as de árvores de florestas tropicais e subtropicais, uma grande parte dos indivíduos costuma estar restrito a um grupo relativamente pequeno de espécies que apresenta alta abundância regional, além de ampla distribuição geográfica (Pitman et al., 2001; Phillips et al., 2003; ter Steege et al., 2013; Arellano et al., 2014). Por outro lado, a maioria das espécies apresenta distribuição limitada e baixa abundância em escalas regionais (p.ex. centenas de quilômetros quadrados; Pitman et al., 2001; Scudeller et al., 2001; Bergamin et al., 2012). No entanto, esse cenário pode variar quantitativamente quando comparados tipos de ambiente distintos (Fine et al., 2010; Pitman et al., 2014; Kurtz et al., 2013; ter Steege et al., 2013). Por exemplo, dentre o conjunto de espécies que é abundante em florestas sobre solos argilosos e bem drenados, apenas uma fração pequena também ocorre com altas abundâncias em florestas com condições restritivas, como sobre solos arenosos (Fine et al., 2010) ou sujeitas a alagamento (Pitman et al., 2014). Apesar de algumas espécies serem consistentemente dominantes ao longo de vários sítios em condições restritivas (Kurtz et al., 2013), mudanças na distribuição de abundância das espécies podem ocorrer principalmente devido a sua menor diversidade e em relação à identidade das espécies dominantes (Fine et al., 2010; Pitman et al., 2012). Portanto, apesar de existir uma relação entre a distribuição e abundância regionais, esse padrão pode variar quando comparados ambientes contrastantes que diferem nos padrões de abundância local.

Além das mudanças na estrutura das comunidades entre ambientes contrastantes, alterações populacionais também são observadas, com muitas espécies que são consideradas raras em um dado local sendo encontradas em maiores abundâncias em outros locais (Murray & Lepschi, 2004). Alguns mecanismos foram propostos para explicar a variação em abundância das espécies em escalas locais, mas frequentemente resultam em conclusões contrastantes (Janzen, 1970; Connell, 1971; Hubbell et al., 1990; Wright, 2002; Volkov et al., 2005). Em ambientes heterogêneos, um fator que promove variações nas abundâncias em escalas locais pode ser que poucas espécies são competidoras superiores em todas as condições (Wright, 2002). Então, explicações sobre a abundância das espécies baseadas apenas em comunidades

locais tendem a apresentar uma visão incompleta se não considerarem as possíveis variações em abundância que podem existir entre diferentes locais (Murray et al., 1999; Murray & Lepschi, 2004). Os fatores que determinam variações em abundância entre diferentes locais podem, ao menos em alguns casos, estar relacionados a alguns atributos das espécies (Fayolle et al., 2012; Arellano et al., 2014; Vilà-Cabrera et al., 2015).

Algumas características das espécies têm sido relacionadas com um melhor desempenho em determinadas condições, o que pode se refletir na abundância local e regional das espécies (Diaz et al., 1998; Kraft et al., 2008; Fayolle et al., 2012; Kunstler et al., 2015). A densidade de madeira costuma se relacionar inversamente com a disponibilidade de nutrientes, ou seja, as espécies que ocorrem em sítios com solos mais pobres tendem, em média, a apresentar maior densidade de madeira (Muller-Landau et al., 2004; Chave et al., 2009; Fayolle et al., 2012). Porém, a densidade de madeira pode variar de acordo com outros fatores como a idade da floresta (Berenguer et al., 2018). Isso pode levar a resultados contraditórios quando se analisa essa variável, uma vez que ao longo do tempo parece existir uma transição na prevalência de espécies com madeira menos densa para madeiras mais densas (Berenguer et al., 2018). Então, é difícil afirmar qual seria a densidade de madeira esperada em locais que misturam, por exemplo, solos pobres com idades recentes ou solos férteis com idades mais antigas. A área foliar específica (AFE), tende a ser menor em ambientes pobres em nutrientes, onde o custo para a criação de uma nova folha é mais elevado e as espécies tendem a investir mais em folhas mais longevas (Westoby, 1998). A área foliar tende a ser menor em ambientes com maior disponibilidade de luz, uma vez que essa característica reflete a capacidade de captura de luz (Parkhurst & Loucks, 1972; Schulze et al., 1996). A área foliar também tende a ser menor em locais com baixa disponibilidade de água, como forma de evitar a perda de água pela superfície da folha (Parkhurst & Loucks, 1972).

Adicionalmente, a dispersão de sementes também pode ser considerada um processo determinante para a abundância das espécies (Holt, 1985; Pulliam, 1988; Boulangeat et al., 2012). Por meio da dispersão de sementes, uma espécie pode ser capaz de aumentar a abundância e ampliar sua distribuição mesmo para locais geralmente inadequados ao desenvolvimento, por exemplo, por efeitos de massa (Pulliam, 2000). Em um cenário de comunidades conectadas por processos de

dispersão, espécies com maior potencial de dispersão de sementes teriam uma tendência a ser mais abundantes e frequentes em uma dada região do que espécies com menor potencial de dispersão (Qian, 2009). Apesar desse padrão esperado não ter sido corroborado com análises no nível de comunidades (Pansonato et al., 2019 - capítulo 1 - dados não publicados), ao analisar as populações das espécies mais representativas de diferentes ambientes, a capacidade de dispersão poderia se destacar como uma característica importante para definir suas altas abundâncias ou distribuições amplas.

Dois ambientes que se distribuem contiguamente ao longo da região costeira da Mata Atlântica apresentam contrastes ambientais marcantes. As florestas ombrófilas densas, geralmente localizadas em montanhas sobre embasamentos cristalinos compreendem um ambiente antigo e menos restritivo (AMR) quando comparados com as florestas nas planícies costeiras (também conhecidas como restingas), que compreendem um ambiente recente e restritivo (RR) (Scarano, 2002; Neves et al., 2017). Nos ambientes RR o filtro ambiental é principalmente representado por fatores como teores muito altos de areia e salinidade. Tais características são consideradas os principais fatores de diferenciação florística em relação aos ambientes AMR (Scarano, 2002; 2009; Neves et al., 2017). Quanto à idade geológica, os ambientes RR foram formados há cerca ~ 3 – 6 mil anos (Vieira 1981), enquanto os ambientes AMR foram formados entre ~ 4 bilhões a 540 milhões de anos (IBGE, 2004). Além disso, os ambientes RR possuem menor riqueza de espécies e alguns estudos indicam maior dominância por um número menor de espécies, quando comparados aos ambientes AMR (Scarano, 2002; Scarano, 2009; Assis et al., 2011; Neves et al., 2017). Os padrões de ocorrência das espécies já foram relativamente bem investigados para a região da Mata Atlântica (Araújo, 2000; Oliveira-Filho & Pontes, 2000; Assis et al., 2011; Marques et al., 2011; Rezende et al., 2013; Eisenlohr et al., 2015), e revelaram a existência de relações florísticas entre esse dois tipos de ambiente. No entanto, pouco se conhece sobre os padrões de variação em abundância local e regional que ocorrem entre diferentes tipos de ambiente (Scudeller et al., 2001; Caiafa & Martins, 2010; Assis et al., 2011; Bergamin et al., 2012). Um dos padrões já observados é que espécies com abundâncias baixas em AMR podem ocorrer com alta abundância em RR (Assis et al., 2011; Bergamin et al., 2012). Uma das hipóteses sugeridas para esse padrão é que as espécies que toleram as condições e recursos limitantes em RR seriam competidoras inferiores em AMR (Bergamin et al., 2012; Westoby et al., 2002). Por fim, poucos

estudos avaliaram os atributos funcionais das espécies mais abundantes em ambientes RR (Rosado & Mattos, 2017).

Este estudo tem por objetivo investigar os padrões de abundância e distribuição das espécies em dois ambientes contrastantes e contíguos da região costeira da Mata Atlântica nas escalas local e regional (ver métodos para a definição da abordagem em cada escala). Além disso, buscamos identificar se as variações em abundância se relacionam com alguns atributos funcionais das espécies. Para a escala local, perguntamos: 1 - Quantas e quais são as espécies que estão entre as mais abundantes em pelo menos um sítio em cada um dos ambientes? 2 - Dessas, quantas são abundantes em apenas um dos ambientes? 3 - Quais atributos funcionais diferenciam as espécies que são dominantes em apenas um dos ambientes? Esperamos que as espécies localmente abundantes no ambiente mais recente e restritivo (RR) apresentem diferenças em densidade de madeira, menor área foliar específica, menor área foliar e maior potencial de dispersão, quando comparadas com as espécies localmente abundantes em AMR. Para a escala regional, perguntamos: 1 - Como a abundância regional das espécies varia entre os dois ambientes? 2- Os atributos funcionais das espécies se relacionam com suas abundâncias regionais? Esperamos que as espécies com maior abundância regional em RR apresentem diferenças em densidade de madeira, menor área foliar específica, menor área foliar e maior potencial de dispersão do que as espécies com maior abundância regional em AMR. 3 – A partir de uma classificação que divide as espécies em quatro categorias baseadas nos padrões de abundância e distribuição regional das espécies, quais atributos funcionais se relacionam com as espécies de cada categoria dentro de cada ambiente? Esperamos que espécies mais abundantes e com distribuições mais amplas no ambiente RR tenham diferenças em densidade de madeira, menor área foliar específica, menor área foliar e maior potencial de dispersão, quando comparadas com as espécies mais abundantes e com distribuições mais amplas no ambiente AMR.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A área de estudo se estende ao longo da região costeira da Mata Atlântica nas regiões sul e sudeste do Brasil (entre as latitudes 30° e 18 ° S). Considerando a Mata Atlântica *sensu lato*, para o presente estudo foram selecionadas as fisionomias florestais em um ambiente recente e restritivo (RR) e em um ambiente antigo e menos restritivo (AMR) (Scarano et al., 2002; 2009; Neves et al., 2017). O primeiro ambiente RR é representado pelas florestas de restinga, que compreendem formações de florestas baixas (dossel com cerca de 8 – 10 metros de altura) e florestas altas (dossel com cerca de 15 – 18 metros), estabelecidas sobre solos com diferentes níveis de alagamento, contemplando desde florestas sobre solos sempre bem drenados até florestas periodicamente alagadas, todas associadas à planície costeira arenosa. A maior parte dessas florestas se encontra sobre solos arenosos depositados há cerca ~3 – 6 mil anos (Vieira 1981). No segundo ambiente encontram-se principalmente florestas ombrófilas densas, em geral estabelecidas sobre formações geológicas do grupo Barreiras, de origem no período neogeno (~ 65 milhões a 30 mil anos) no setor norte e sobre o embasamento cristalino, de origem pré-cambriana (~ 4 bilhões a 540 milhões de anos) no setor sul (IBGE 2004). Em relação aos solos, os teores de argila, carbono e nitrogênio aumentam conforme a altitude (Eisenlohr et al., 2013) e colaboram para que esses ambientes sejam menos restritivos. (Scarano et al., 2002; 2009; Neves et al., 2017). Em contraste ao ambiente AMR, os solos do ambiente RR apresentam altos teores de areia, baixa fertilidade, toxicidade por alumínio e salinidade, que caracterizam um ambiente restritivo ao desenvolvimento vegetal (Maun & Perumal 1999). Foram excluídas deste estudo, as restingas arbustivas e/ou abertas, com formações de moitas esparsas.

Dados de vegetação

A aquisição dos dados de vegetação teve como base uma ampla revisão da literatura realizada por Lima et al., (2015) para toda a Mata Atlântica brasileira (TreeCo - Neotropical Tree Communities database - <http://labtrop.ib.usp.br/doku.php?id=projetos:treeco:start>). Para este estudo, utilizamos 60 levantamentos de vegetação que apresentaram dados de abundância das espécies

(ver Anexo 2.1 – Tabela S1 para informações sobre as áreas de estudo). Os critérios para a seleção dos levantamentos foram: (1) área amostral mínima de 0.5 hectare, de modo que a quantificação da densidade relativa (e, conseqüentemente, das relações de dominância) das espécies seja mais precisa; (2) altitude de até 500 metros acima do nível do mar e (3) ausência de distúrbios recentes na vegetação. Uma vez que a maioria dos trabalhos teve como critério de inclusão o diâmetro à altura do peito (DAP) de 4.8 cm, adaptamos alguns sítios com critérios de inclusão menores para DAP 4.8 cm através de transformações baseadas nas distribuições diamétricas das espécies de cada levantamento. Excluímos do banco de dados todos os morfotipos que não foram identificados até o nível de espécie. Assim, os levantamentos quantitativos compreenderam 45 sítios em AMR e 15 sítios em RR. A área amostral totalizou 41,61 ha em AMR e 24,04 ha em RR. No total, obtivemos 6637 registros de 1083 espécies distribuídas em 105.695 indivíduos. O ambiente em AMR somou 953 espécies (sendo 601 amostradas somente em AMR) e o ambiente em RR somou 482 espécies (sendo 130 amostradas somente em RR). Do total de espécies, 352 (32,5 %) ocorreram nos dois ambientes estudados. Padronizamos a nomenclatura taxonômica de acordo com a Flora do Brasil (disponível em <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>) utilizando o pacote flora do R (Carvalho, 2017).

Atributos funcionais

Os atributos funcionais utilizados foram a densidade de madeira (DM), a área foliar específica (AFE), a área foliar (AF) e o potencial de dispersão das espécies (DISP) (Tabela 1). A densidade da madeira (em g/cm³) foi obtida da Global Wood Density Database (Chave et al., 2009). Quando a informação não estava disponível no nível de espécie, utilizamos os valores médios de densidade de madeira do gênero (Chave et al., 2006). A área foliar específica (em cm²/g) e a área foliar (em cm²) foram obtidas da base de dados TreeCo (Lima et al., 2015). Os atributos utilizados para o cálculo do potencial de dispersão das espécies (Thomson et al., 2011; Tamme et al., 2014) são provenientes de diversas fontes. A síndrome de dispersão foi obtida da base de dados TreeCo (Lima et al., 2015). A forma de vida (árvore / arbusto) de cada espécie foi obtida através de consulta à Flora do Brasil e a altura máxima das árvores, em metros, foi obtida do banco de dados NeoTropTree versão 2.0 (Oliveira-Filho, 2017). A altura máxima foi considerada aqui como o quantil de 90% da distribuição das alturas

máximas estimadas. O potencial de dispersão das espécies foi calculado a partir da distância máxima de dispersão de cada espécie, que foi estimada com base em modelos de regressão linear que utilizaram como variável resposta a distância máxima de dispersão observada em campo de 290 espécies com os três atributos mencionados utilizados como variáveis preditoras (Tamme et al., 2014). Para obter esse atributo, utilizamos a função ‘dispeRsal’, que está disponível no R (Tamme et al., 2014).

Tabela 1: Média e desvio padrão (entre colchetes) dos atributos funcionais das espécies em dois tipos de ambiente da Mata Atlântica. RR: Ambiente recente e restritivo; AMR: Ambiente antigo e menos restritivo. DM: densidade de madeira, AFE: área foliar específica, AF: área foliar e DISP: potencial de dispersão das espécies.

Atributo	RR	AMR
DM (g/cm ³)	0,647 [0,146]	0,6435 [0,153]
AFE (g/cm ²)	33,933 [36,647]	58,688 [154,879]
AF (cm ²)	31,848 [31,562]	93,063 [66,209]
DISP ()	9,277 [3,497]	10,359 [3,746]

Análise dos dados

Escala local - Consideramos uma espécie como dominante local quando esta foi registrada entre as oito espécies mais abundantes em pelo menos um dos sítios estudados. Esse valor de corte foi selecionado por corresponder ao terço superior do número de espécies registrado no sítio de menor riqueza (26 espécies em um sítio em RR no estado de Santa Catarina). Para verificar se as espécies dominantes em um dado sítio também são dominantes em outros, calculamos com que frequência cada uma das espécies foi registrada entre as oito mais abundantes nos sítios estudados. Dessa forma, obtivemos a frequência de dominância local das espécies.

Para verificar se as espécies são localmente dominantes predominantemente em um tipo de ambiente, comparamos a frequência de dominância local delas entre os dois ambientes por meio de um teste qui-quadrado. Para tal, calculamos o valor do qui-quadrado de cada espécie. Para obter a frequência de dominância local esperada de cada espécie, somamos a frequência total observada nos dois ambientes e dividimos proporcionalmente ao número de sítios amostrados de cada ambiente, ou seja, 15 em RR (25% dos sítios) e 45 em AMR (75% dos sítios). Calculamos então o qui-quadrado total da espécie somando os valores de qui-quadrado de cada ambiente. Para avaliar a

significância dos valores de qui-quadrado, comparamos os valores obtidos a partir dos dados com uma distribuição de valores de qui-quadrado obtidos ao acaso, aleatorizando-se o rótulo do tipo de ambiente entre os sítios. Foram realizadas 1000 aleatorizações. Uma espécie foi considerada significativamente dominante em um dos ambientes quando seu valor de qui-quadrado observado foi superior a 97,5% dos valores de qui-quadrado obtidos pela distribuição nula.

Para verificar se um dado atributo funcional foi significativamente associado com a frequência de dominância local das espécies em cada ambiente, calculamos o valor médio do atributo em cada ambiente, considerando apenas as espécies cuja frequência de dominância local foi significativamente associada a cada ambiente. Para avaliar a significância dos valores médios, comparamos os valores observados com a distribuição de valores médios calculados por meio da aleatorização dos rótulos dos ambientes aos quais as espécies estavam associadas, gerando uma distribuição de valores médios obtidos ao acaso. Foram realizadas 1000 aleatorizações. A partir dessa distribuição, calculamos o intervalo entre 2,5% e 97,5 % desses valores. Se o valor médio observado estava abaixo ou acima desse intervalo o atributo foi considerado significativamente associado às espécies que são dominantes locais em um dado ambiente. O mesmo procedimento foi repetido para avaliar cada um dos quatro atributos funcionais utilizados nesse estudo.

Escala regional - Para verificar quais espécies apresentam diferenças significativas de abundância regional entre os dois tipos de ambiente, primeiro somamos o número total de indivíduos de cada espécie e dividimos pela área total amostrada nos dois ambientes para obter a densidade (indivíduos por hectare – ind./ha) geral de cada espécie. Em seguida, fizemos o mesmo procedimento, mas para os dois tipos de ambiente separadamente. Dessa forma obtivemos a densidade geral e a densidade em cada tipo de ambiente. Em seguida, calculamos o quadrado da diferença entre a densidade geral e a densidade observada em cada ambiente e dividimos pela densidade geral. Fizemos um teste de permutação para avaliar se a densidade observada em RR é maior do que em AMR e vice-versa. Para isso, aleatorizamos os rótulos dos ambientes/sítio 1000 vezes para obter uma distribuição de densidades que seria esperada em um cenário nulo, ou seja, sem diferenças nas densidades das espécies entre os tipos de ambiente. Em seguida, comparamos os valores de densidade observados em

cada ambiente em relação à distribuição nula. Uma espécie foi considerada positivamente associada a um tipo de ambiente quando sua densidade observada foi maior ou igual a 95 % dos valores obtidos pela distribuição nula.

Para verificar se os atributos funcionais das espécies se relacionam com suas abundâncias regionais, calculamos o valor médio de um dado atributo para as espécies com densidade significativamente maior em cada ambiente. Para avaliar a significância dos valores médios, comparamos os valores observados com a distribuição de valores médios calculados por meio da aleatorização dos rótulos dos ambientes aos quais as espécies estavam associadas, gerando uma distribuição de valores médios obtidos ao acaso. Foram realizadas 1000 aleatorizações. A partir dessa distribuição, calculamos o intervalo entre 2,5% e 97,5 % desses valores. Se o valor médio observado estava abaixo ou acima desse intervalo o atributo foi considerado significativamente associado às espécies que apresentam maiores densidades em um dado ambiente. O mesmo procedimento foi repetido para avaliar cada um dos quatro atributos funcionais utilizados nesse estudo.

Para verificar as diferenças regionais nos padrões de abundância e distribuição regional das espécies entre os dois tipos de ambientes, combinamos todos os levantamentos em cada tipo de ambiente e calculamos a densidade (número de indivíduos por hectare – ind./ha) e a frequência (número de sítios em que cada espécie foi registrada) regional de todas as espécies em cada ambiente. Em seguida, obtivemos a porcentagem de espécies que se enquadram em cada uma das seguintes categorias de dominância (adaptada de Arellano et al., 2014): (1) **Espécies frequentes e abundantes** foram as que ocorrem em 50 % ou mais dos sítios de um dado tipo de floresta e com densidade maior ou igual a 5 ind/ha. (2) **Espécies frequentes, mas escassas** foram aquelas que ocorrem em 50 % ou mais dos sítios de um dado tipo de floresta, mas com densidade menor do que 5 ind/ha. (3) **Espécies infrequentes, mas abundantes**, foram aquelas que ocorrem em até 50 % dos sítios em um tipo de ambiente, mas com densidade maior ou igual a 5 ind/ha. (4) **Espécies infrequentes e escassas** foram aquelas que ocorrem em até 50 % dos sítios em um tipo de ambiente e com densidade menor do que 5 ind/ha.

Para verificar se os atributos funcionais das espécies se relacionam com suas classes de dominância em cada tipo de ambiente, calculamos o valor médio do atributo das espécies em cada classe de dominância em cada ambiente. Para avaliar a

significância dos valores médios, comparamos os valores observados com a distribuição de valores médios calculados por meio da aleatorização dos rótulos das classes de dominância que enquadravam as espécies, gerando uma distribuição de valores médios obtidos ao acaso. Foram realizadas 1000 aleatorizações. A partir dessa distribuição, calculamos o intervalo entre 2,5% e 97,5 % desses valores. Se o valor médio observado estava abaixo ou acima desse intervalo o atributo foi considerado significativamente associado a uma classe de dominância em um dado ambiente. O mesmo procedimento foi repetido para avaliar cada um dos quatro atributos funcionais utilizados nesse estudo.

É importante esclarecer que neste estudo a dominância de uma espécie se refere ao número de indivíduos que ela apresenta, seja em escala local (número de indivíduos em cada sítio) ou em escala regional (número médio de indivíduos por hectare ao longo de toda a área de estudo).

RESULTADOS

Escala local – padrões de dominância das espécies

No total, 174 espécies foram registradas entre as oito mais abundantes. A proporção de espécies que ocorrem entre as oito mais abundantes em cada sítio é similar nos dois tipos de ambiente (13,7 % (66 espécies) em RR e 13,7 % (131 espécies) em AMR). No ambiente RR, 13 espécies (19,7% das 66 espécies) tiveram uma frequência de dominância local significativamente maior do que em AMR. Em RR essas espécies foram: *Alchornea triplinervia*, *Andira anthelmia*, *Calophyllum brasiliense*, *Clusia criuva*, *Myrcia brasiliensis*, *Myrcia multiflora*, *Myrcia racemosa*, *Ocotea pulchella*, *Pera glabrata*, *Psidium cattleianum*, *Tabebuia cassinoides*, *Tapirira guianensis* e *Ternstroemia brasiliensis*. No ambiente AMR, apenas uma espécie (0,8% das 131 espécies), *Guapira opposita*, teve uma frequência de dominância local maior do que em RR. Nenhum dos atributos funcionais se relacionou com uma maior frequência de dominância local entre os ambientes e os valores médios foram, com exceção da densidade da madeira, em geral, muito similares.

Escala regional – densidade média

A densidade média regional em RR foi de 1651,9 ind./ha e em AMR foi de 1585,6 ind./ha. Das 1083 espécies presentes no banco de dados, 939 não apresentaram diferenças de densidade entre os ambientes, enquanto 59 espécies (12,2 %) tiveram

maiores densidades em RR e 85 (9%) em AMR (Figura 1, Tabela 2 com as 15 espécies principais e Anexo 2.2 – Tabelas S2 e S3 para a lista completa).

Figura 1: Densidade regional (log ind./ha) das espécies. RR = ambiente recente e restritivo; AMR = ambiente antigo e menos restritivo. Os círculos azuis representam as espécies com maior densidade em RR e os círculos vermelhos representam as espécies com maior densidade em AMR (teste chi-quadrado $p < 0,05$). Os círculos em cinza representam as espécies sem diferenças de densidade significativas entre os dois tipos de ambiente.

Tabela 2: Lista das 15 espécies com as maiores densidades regionais, que foram significativamente mais abundantes em cada um dos ambientes (ver anexo 2.2, tabelas S2 e S3 para a lista completa). RR: Ambiente recente e restritivo, AMR: Ambiente antigo e menos restritivo.

	Espécie	Densidade regional (ind./ha)
RR	<i>Ocotea pulchella</i>	70,38
	<i>Pera glabrata</i>	54,37
	<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	49,54
	<i>Tapirira guianensis</i>	48,96
	<i>Myrcia racemosa</i>	43,59
	<i>Ilex theezans</i>	39,89
	<i>Myrcia multiflora</i>	39,02

	<i>Calophyllum brasiliense</i>	34,03
	<i>Schefflera angustissima</i>	30,78
	<i>Andira anthelmia</i>	30,57
	<i>Clusia criuva</i>	27,75
	<i>Psidium cattleianum</i>	27,33
	<i>Byrsonima ligustrifolia</i>	22,17
	<i>Myrcia brasiliensis</i>	17,97
	<i>Calypttranthes concinna</i>	17,39
AMR	<i>Rudgea jasminoides</i>	46,89
	<i>Psychotria nuda</i>	43,50
	<i>Actinostemon concolor</i>	33,14
	<i>Mollinedia schottiana</i>	30,64
	<i>Sorocea bonplandii</i>	24,68
	<i>Hyeronima alchorneoides</i>	23,48
	<i>Bathysa australis</i>	21,77
	<i>Bathysa mendoncae</i>	18,53
	<i>Virola bicuhyba</i>	18,51
	<i>Psychotria suterella</i>	18,19
	<i>Casearia sylvestris</i>	17,16
	<i>Cupania oblongifolia</i>	15,28
	<i>Psychotria mapouriioides</i>	13,36
	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	13,19
	<i>Coussarea meridionalis</i>	12,67

Dentre os atributos testados, as espécies com maior densidade regional em RR apresentaram menores valores médios de área foliar e de potencial de dispersão, enquanto em AMR as espécies com maior densidade regional apresentaram os maiores valores médios de área foliar e de potencial de dispersão. Tanto a densidade de madeira como a área foliar específica não se relacionaram com as espécies com maiores densidades regionais em nenhum dos ambientes (Figura 2)

Figura 2: Valores médios dos atributos funcionais (pontos azuis) das espécies encontradas com maior densidade em dois ambientes da Mata Atlântica. RR = ambiente recente e restritivo; AMR = ambiente antigo e menos restritivo. A) Densidade de madeira (DM); B) área foliar (AF); C) área foliar específica (AFE) e D) potencial de dispersão das espécies (DISP).

Escala regional – padrões de dominância

Os dois tipos de ambiente compartilham uma proporção similar de espécies em cada uma das categorias de dominância regional (Figuras 3 e 4). As espécies infrequentes e escassas compreendem 91,8% e 86,30% das espécies em AMR e RR, respectivamente. A categoria de frequente e abundante compreendeu 5,3 % das espécies em RR e 2,9 % em AMR. A proporção de espécies infrequentes, mas abundantes, e de espécies frequentes, mas escassas foi de 3,6 % e 1,5 %, respectivamente em AMR e de 8 % e 0,2 %, respectivamente em RR.

Figura 3: Relação entre a densidade (log de ind./ha) e a frequência (número de sítios ocupados) regional de espécies arbóreas registradas no ambiente recente e restritivo (RR) da Mata Atlântica. As linhas verticais dividem 50% do número de sítios e as linhas horizontais dividem a densidade em maior e menor do que 5 ind./ha, de acordo com as categorias de dominância.

Figura 4: Relação entre a densidade (log de ind./ha) e a frequência (número de sítios ocupados) regional de espécies arbóreas registradas no ambiente antigo e menos restritivo (AMR) da Mata Atlântica. As linhas verticais dividem 50% do número de sítios e as linhas horizontais dividem a densidade em maior e menor do que 5 ind./ha, de acordo com as categorias de dominância.

Em relação aos atributos funcionais, no ambiente AMR, as espécies nas duas categorias que contemplam as maiores frequências (espécies registradas em pelo menos 50 % dos sítios nesse ambiente) foram as que tiveram os maiores valores médios de potencial de dispersão (Figura 5). As espécies da categoria frequentes, mas escassas também apresentaram as maiores áreas foliares. As espécies na categoria infrequentes, mas abundantes foram as que apresentaram os menores valores de densidade de madeira. Por fim, a área foliar específica não se relacionou com nenhuma das categorias de dominância regional analisadas. No ambiente RR, nenhum dos atributos funcionais avaliados se relacionou significativamente com as categorias de dominância (Figura 6).

Figura 5: Valores médios dos atributos funcionais (pontos azuis) das espécies de acordo com suas categorias de dominância no ambiente mais antigo e menos restritivo (AMR) da Mata Atlântica. As linhas verticais indicam os intervalos de confiança de 95 %. A) Densidade de madeira (DM); B) área foliar (AF); C) área foliar específica (AFE) e D) potencial de dispersão das espécies (DISP).

Figura 6: Valores médios dos atributos funcionais (pontos azuis) das espécies de acordo com suas categorias de dominância no ambiente recente e restritivo (RR) da Mata Atlântica. As linhas verticais indicam os intervalos de confiança de 95 %. A) Densidade de madeira (DM); B) área foliar (AF); C) área foliar específica (AFE) e D) potencial de dispersão das espécies (DISP).

DISCUSSÃO

Neste estudo avaliamos a distribuição e abundância de espécies arbóreas em dois ambientes da Mata Atlântica, um tópico ainda pouco explorado por meio de dados empíricos. Os padrões encontrados revelam que ambientes recentes e restritivos apresentam diferenças nos padrões de abundância e distribuição das espécies, em escalas locais e regionais, quando comparados com ambientes mais antigos e menos restritivos. Tanto a identidade das espécies que podem mais frequentemente se tornar numericamente dominantes localmente, como a das espécies que alcançam altas abundâncias e amplas distribuições regionais variou entre os ambientes. Isso revela que as diferenças edáficas e de idade geológica entre os dois ambientes estudados parecem se refletir nos padrões de distribuição das espécies. Embora diferenças nos atributos das espécies pareçam não se refletir na frequência com que as espécies se tornam dominantes em cada ambiente, alguns deles influenciaram os padrões regionais de abundância e distribuição das espécies. Nas seções que seguem abaixo serão discutidos os principais resultados, de modo a contribuir para um maior entendimento das semelhanças e particularidades da vegetação em cada um dos ambientes.

Escala local – padrões de dominância das espécies

Uma maior proporção das espécies dominantes locais foi significativamente associada aos ambientes recentes e restritivos (RR), em contraste com o ambiente antigo e menos restritivo (AMR), onde a única espécie dominante local associada foi *Guapira opposita*. Dentre as 13 espécies dominantes locais que foram significativamente associadas a RR, apenas uma (*Ternstroemia brasiliensis*) não foi amostrada em sítios de AMR. Todas as outras tiveram abundâncias baixas ou intermediárias em AMR, sugerindo que em RR encontraram condições mais adequadas ao seu desenvolvimento. Uma possibilidade adicional é que essas espécies tenham encontrado em RR um ambiente com menor pressão competitiva do que em AMR, conforme sugerido por Araujo (2000), Scarano (2002) e Bergamin et al., (2012). Isso sugere que em AMR talvez exista uma hierarquia de dominância de espécies mais definida do que em RR, pois esse ambiente apresentou um maior número de espécies que pode atingir alta dominância local.

Não encontramos, entre os atributos funcionais analisados, características que deixem claros os mecanismos pelos quais apenas essas espécies atingem a dominância local em cada ambiente. Uma possibilidade seria que as espécies que dominam com maior frequência o ambiente RR, tenham obtido certa vantagem por terem colonizado esse ambiente primeiro e, uma vez lá, tenham se beneficiado de efeitos de prioridade (De Meester et al., 2016). Por exemplo, uma espécie que é atualmente dominante em RR pode ter chegado antes de outras espécies nesse ambiente e, uma vez que o colonizou com sucesso, obteve uma vantagem numérica em relação às que chegaram depois, com reflexos na estrutura da comunidade atual. Essa hipótese deve ser interpretada com cautela, uma vez que as espécies com maior frequência de dominância local não apresentaram maiores potenciais de dispersão, o que favoreceria sua chegada antes de outras espécies.

Por fim, *G. opposita*, que foi a única espécie com maior frequência de dominância local em AMR, já foi registrada entre as espécies com elevadas abundâncias e frequências tanto em florestas ombrófilas densas (Scudeller et al., 2001; Assis et al., 2011), como em florestas de restinga (Staggemeier et al., 2017; Assis et al., 2011). Além disso, em um estudo que envolveu tanto florestas de restinga como florestas ombrófilas densas na região sul do Brasil, essa espécie foi considerada uma espécie indicadora de florestas de restinga (equivalente ao ambiente RR) (Bergamim et al., 2012). Nesse contexto, parece interessante investigar os fatores que levam essa espécie a ser indicadora de ambientes RR em uma região subtropical mais restrita, porém estar associada a ambientes AMR quando é considerada uma escala maior, envolvendo tanto regiões tropicais quanto subtropicais.

Escala regional – padrões de abundância

Vimos que, apesar de apenas um terço das espécies terem sido amostradas nos dois tipos de ambiente, foram observadas grandes variações em suas abundâncias em cada um deles. Esse padrão, de que espécies consideradas pouco abundantes em um determinado local podem ocorrer em altas abundância em ambientes com outras condições abióticas, tem sido recorrente em estudos de comunidades ecológicas (Murray et al., 1999; Murray & Lepschi 2004). Entretanto, dentro de um mesmo ambiente relativamente homogêneo, uma parte das espécies também pode ser

encontrada com abundâncias muito diferentes, provavelmente em função de processos de dispersão ou outros fatores estocásticos (Bell, 2000). Além disso, as variações em abundância das espécies e a baixa similaridade entre os dois ambientes (~ 30 % de espécies em comum) indicam que existe uma grande complementariedade entre esses dois ambientes da Mata Atlântica (Castillo-Campos et al., 2008).

Em relação aos atributos das espécies que atingiram maiores densidades em apenas um dos tipos de ambientes, observamos que a área foliar das espécies que apresentaram maiores densidades no ambiente RR tende a ser menor do que a de espécies com alta densidade em AMR. Embora o ambiente RR apresente alta heterogeneidade ambiental, em geral, seus solos são muito arenosos e não retêm a água da chuva por muito tempo, expondo as plantas com raízes superficiais a situações de déficit hídrico (Scarano, 2002). É justamente nessas condições que folhas menores tendem a ser selecionadas, por favorecerem a retenção de água (Schulze et al., 1996). Folhas pequenas também costumam ser mais frequentes em ambientes em que a disponibilidade de luz é mais alta (Schulze et al., 1996), o que é comum em ambientes RR, quando comparadas com florestas em AMR, onde o dossel mais alto e fechado impede a entrada de boa parte da luz disponível, o que favorece folhas maiores (Arckerly et al., 2002).

Na avaliação dos atributos funcionais, encontramos também que as espécies que apresentam maiores potenciais de dispersão tendem a ser as mais abundantes no ambiente AMR. Espécies com maiores potenciais de dispersão têm mais chances de dispersarem seus propágulos até locais favoráveis ao seu desenvolvimento, dessa forma, é compreensível que um maior potencial de dispersão favoreça um aumento de abundância em escalas regionais (Lowe & McPeck, 2004; Robledo-Arnuncio et al., 2014). Por outro lado, as espécies mais abundantes em RR apresentaram potenciais de dispersão significativamente menores do que das espécies mais abundantes em AMR. Isso sugere que uma alta abundância em RR depende menos de um elevado potencial de dispersão das espécies do que em AMR. Ou ainda, mesmo que as espécies das restingas tenham uma dispersão mais limitada, suas tolerâncias ambientais permitem que elas sejam capazes de manter altas abundâncias em cada um dos sítios que colonizam. Isso, inclusive, pode colaborar para o fato de um maior número de espécies em RR ter apresentado altas frequências de dominâncias locais, quando comparados com o ambiente AMR. No entanto, a relação entre abundância e dispersão de sementes

pode não ser tão esclarecedora se não considerar também a distribuição espacial das espécies, uma vez que não se pode distinguir se as altas abundâncias se distribuem de maneira mais agregada ou mais homogênea. Dessa forma, uma análise espacialmente explícita da distribuição dessas espécies e das condições abióticas dos locais poderia colaborar para compreender melhor a importância relativa da dispersão e da capacidade de tolerar determinadas condições ambientais sobre as abundâncias.

Escala regional – padrões de dominância

Encontramos proporções parecidas de espécies dentro de cada uma das quatro categorias de dominância para os dois ambientes. No entanto, com exceção de algumas espécies com alta abundância e frequência nos dois ambientes (p.ex. *Euterpe edulis*, *Guapira opposita*, *Pera glabrata*, *Alchornea triplinervia* e *Guarea macrophylla*), um conjunto diferente de espécies se enquadrou nas categorias de dominância de cada ambiente. Vale a pena destacar a palmeira *E. edulis*, que é a espécie mais abundante no setor sul da Mata Atlântica e compreende cerca de 10 % de todos os indivíduos registrados, além de ter sido registrada em mais de 60 % dos sítios em ambos os ambientes. A alta frequência e abundância dessa espécie faz com que ela seja considerada uma das ‘espécies - chave’ da Mata Atlântica (da Costa et al., 2018; Montagna et al., 2018). Dentre as cinco espécies listadas acima, somente *Euterpe edulis* tem ocorrência mais restrita às regiões da Mata Atlântica (com poucas ocorrências em matas ciliares de Cerrado). As outras quatro espécies têm distribuição ampla por quase todo o Brasil e ocorrem também em outras regiões da América Central e do Sul.

Conforme esperado, a maioria das espécies se enquadrou na categoria infrequentes e escassas. Boa parte das espécies nessa categoria corresponde às espécies que muitas vezes são classificadas como raras na maioria dos estudos e que, geralmente, compreendem o maior número de espécies em floresta tropicais e subtropicais (Prendergast et al., 1993; Pitman et al., 1999; Caiafa & Martins, 2010). Um padrão interessante que foi encontrado é que, em geral, as espécies frequentes e abundantes apenas em RR poucas vezes alcançam altas abundâncias em AMR, enquanto uma parte considerável das espécies que são frequentes e abundantes em AMR podem ser encontradas com abundância relativamente alta também em RR. Isso parece dar suporte à hipótese de que os ambientes RR possam permitir que espécies

que têm seus níveis populacionais controlados por efeitos competitivos em AMR alcancem maiores abundâncias em RR, mesmo esses sendo ambientes restritivos (Bergamin et al., 2012). Em RR, algumas das espécies mais abundantes e frequentes foram *Tapirira guianensis*, *Myrcia multiflora*, *Psidium cattleianum* e *Ilex dumosa* e em AMR *Garcinia gardneriana*, *Sloanea guianensis* e *Posoqueria latifolia*.

Nenhum dos atributos avaliados neste estudo se relacionou com as categorias de dominância em RR. Isso sugere que, ou a estruturação das comunidades nesse ambiente podem ser governadas por processos neutros, ou que outros atributos não avaliados nesse estudo (p.ex. potencial hídrico e fluorescência da clorofila (Rosado & Mattos, 2016)) poderiam refletir melhor as maiores ou menores abundâncias e distribuições das espécies nesses ambientes recentes e restritivos. Por outro lado, no ambiente AMR as espécies com maiores frequências (tanto abundantes quanto escassas) apresentaram maiores valores de potencial de dispersão, indicando que esse atributo pode favorecer uma distribuição mais ampla nesse ambiente (Qian, 2009). As espécies infrequentes e abundantes em AMR tiveram os menores valores de densidade de madeira. É possível que isso tenha ocorrido caso alguns sítios amostrados tenham contemplado algumas áreas perturbadas. Embora estudos pontuais busquem evitar esse tipo de condição, é possível que levantamentos com distribuição de parcelas sistematicamente alocadas as tenham contemplado. Dada a maior abundância de espécies pioneiras nesses locais, é possível que algumas das espécies que ocorreram nessa categoria sejam espécies pioneiras, que tendem a apresentar crescimento rápido e baixa densidade de madeira (p. ex. *Myrsine umbellata*).

Considerações finais

Neste estudo avaliamos os padrões de distribuição e abundância de espécies em dois ambientes contrastantes da Mata Atlântica. Nossos resultados quantificaram variações em abundância ainda pouco exploradas, que revelam um papel complementar dos dois ambientes na manutenção da abundância de populações de diferentes espécies. Dessa forma, além das conhecidas variações florísticas existentes entre esses dois ambientes que, por si só, já justificam sua priorização em termos de conservação, a alta variação populacional de muitas espécies e as diferenças em suas distribuições, agora comprovadas com nosso estudo, reforçam a importância desses ambientes recentes e

restritivos na manutenção da diversidade de espécies da Mata Atlântica como um todo. Menosprezar a importância dessas florestas em função de sua menor riqueza de espécies e do baixo endemismo pode aumentar o risco de extinção das muitas espécies que são pouco abundantes em outros locais, mas que ali encontram oportunidades de manterem grandes populações. Dada a alta pressão antrópica existente sobre esse ambiente, em função principalmente da expansão das áreas urbanas e consequentemente da especulação imobiliária, medidas de conservação devem priorizar esses ambientes tanto quanto os ambientes de maior diversidade.

REFERÊNCIAS

- Ackerly, D., Knight, C., Weiss, S., Barton, K., & Starmer, K. (2002). Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130(3), 449-457.
- Araújo, D.S.D. (2000). Análise florística e fitogeográfica das restingas do Estado do Rio de Janeiro. Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Arellano, G., Cala, V., & Macía, M. J. (2014). Niche breadth of oligarchic species in Amazonian and Andean rain forests. *Journal of vegetation science*, 25(6), 1355-1366.
- Assis, M.A., Prata, E.M.B., Pedroni, F., Sanchez, M., Eisenlohr, P.V., Martins, F.R., Santos, F.A.M. D., Tamashiro, J.Y., Alves, L.F., Vieira, S.A., Picollo, M.C., Martins, S.C., Camargo, P.B., Carmo, J.B., Simões, E., Martinelli, L.A. & Joly, C.A. (2011). Florestas de restinga e de terras baixas na planície costeira do sudeste do Brasil: vegetação e heterogeneidade ambiental. *Biota Neotropica*, 11(2):103-121.
- Barlow, J. (2018). Seeing the woods through the saplings: Using wood density to assess the recovery of human-modified Amazonian forests. *Journal of Ecology*, 106(6), 2190-2203.
- Bell, G. (2000). The distribution of abundance in neutral communities. *The American Naturalist*, 155(5), 606-617.

- Berenguer, E., Gardner, T. A., Ferreira, J., Aragão, L. E., Mac Nally, R., Thomson, J. R., ... & Gravel, D., Canham, C. D., Beaudet, M., & Messier, C. (2006). Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology letters*, 9(4), 399-409.
- Bergamin, R., Müller, S., & Mello, R. (2012). Indicator species and floristic patterns in different forest formations in southern Atlantic rainforests of Brazil. *Community Ecology*, 13(2), 162-170.
- Brown, J. H., Mehlman, D. W., & Stevens, G. C. (1995). Spatial variation in abundance. *Ecology*, 76(7), 2028-2043.
- Caiafa, A. N., & Martins, F. R. (2010). Forms of rarity of tree species in the southern Brazilian Atlantic rainforest. *Biodiversity and conservation*, 19(9), 2597-2618.
- Carvalho, G. (2017). flora: Tools for Interacting with the Brazilian Flora 2020. R package version 0.3.0.
- Castillo-Campos, G., Halffter, G., & Moreno, C. E. (2008). Primary and secondary vegetation patches as contributors to floristic diversity in a tropical deciduous forest landscape. *Biodiversity and Conservation*, 17(7), 1701-1714.
- Chave, J., Muller-Landau, H. C., Baker, T. R., Easdale, T. A., Steege, H. T., & Webb, C. O. (2006). Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological applications*, 16(6), 2356-2367.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, 12(4), 351-366.
- Connell, J. H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations*, 298, 312.
- da Costa, M. L. M., Jackson, P. W., Fernandes, R. A., & Peixoto, A. L. (2018). Conservation of threatened plant species in botanic garden reserves in Brazil. *Oryx*, 52(1), 108-115.

- De Meester, L., Vanoverbeke, J., Kilsdonk, L. J., & Urban, M. C. (2016). Evolving perspectives on monopolization and priority effects. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(2), 136-146.
- Diaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of vegetation science*, 9(1), 113-122.
- Eisenlohr, P. V., Alves, L. F., Bernacci, L. C., Padgurschi, M. C., Torres, R. B., Prata, E. M., ... & Martins, F. R. (2013). Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. *Biodiversity and conservation*, 22(12), 2767-2783.
- Eisenlohr, P. V. & Oliveira-Filho, A.T. (2015). Revisiting patterns of tree species composition and their driving forces in the Atlantic Forests of Southeastern Brazil. *Biotropica* 47:689–701.
- Fayolle, A., Engelbrecht, B., Freycon, V., Mortier, F., Swaine, M., Réjou-Méchain, M., ... & Gourlet-Fleury, S. (2012). Geological substrates shape tree species and trait distributions in African moist forests. *PloS one*, 7(8), e42381.
- Fine, P. V., García-Villacorta, R., Pitman, N. C., Mesones, I., & Kembel, S. W. (2010). A floristic study of the white-sand forests of Peru. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 283-305.
- Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Acesso em: 9 Jun 2017.
- Holt, R.D. (1985) Population dynamics in two-patch environments: some anomolous consequences of optimal habitat distribution. *Theor. Popul. Biol.* 28, 181–208.
- Hubbell, S. P., Condit, R., & Foster, R. B. (1990). Presence and absence of density dependence in a neotropical tree community. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 330(1257), 269-281.
- Hubbell, S. P. (1997). A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral reefs*, 16(1), S9-S21.

- Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, B. & De Lao, S. L. (1999). Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 283(5401), 554-557.
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104(940), 501-528.
- Kraft, N. J., Valencia, R., & Ackerly, D. D. (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322(5901), 580-582.
- Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D. A., Hui, F., Kooyman, R. M., Laughlin, D. C., ... & Aiba, M. (2016). Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, 529 (7585), 204.
- Kurtz, B. C., Gomes, J. C., & Scarano, F. R. (2013). Structure and phytogeographic relationships of swamp forests of Southeast Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 27(4), 647-660.
- Lima, R. A., Mori, D. P., Pitta, G., Melito, M. O., Bello, C., Magnago, L. F., & Prado, P. I. (2015). How much do we know about the endangered Atlantic Forest? Reviewing nearly 70 years of information on tree community surveys. *Biodiversity and conservation*, 24(9), 2135-2148.
- Lloret, F., Médail, F., Brundu, G., & Hulme, P. E. (2004). Local and regional abundance of exotic plant species on Mediterranean islands: are species traits important? *Global Ecology and Biogeography*, 13(1), 37-45.
- Lowe, W. H., & McPeck, M. A. (2014). Is dispersal neutral? *Trends in ecology & evolution*, 29(8), 444-450.
- Montagna, T., Silva, J. Z. D., Bernardi, A. P., Steiner, F., Buzzi, V. H., Lauterjung, M. B., ... & Reis, M. S. D. (2018). Landscape Genetics and Genetic Conservation of Two Keystone Species from Ombrophilous Dense Forest: *Euterpe edulis* and *Ocotea catharinensis*. *Forest Science*, 64(6), 618-630.

- Oliveira-Filho, A. T., & Fontes, M. A. L. (2000). Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, 32(4b), 793-810.
- Marques, M.C.M., Swaine, M.D. & Liebsch, D. (2011). Diversity distribution and floristic differentiation of the coastal lowland vegetation: implications for the conservation of the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity Conservation*, 20(1):153–168.
- Maun, M. A., & Perumal, J. (1999). Zonation of vegetation on lacustrine coastal dunes: effects of burial by sand. *Ecology Letters*, 2(1), 14-18.
- Muller-Landau, H. C. (2004). Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica*, 36(1), 20-32.
- Murray, B. R., Rice, B. L., Keith, D. A., Myerscough, P. J., Howell, J., Floyd, A. G., ... & Westoby, M. (1999). Species in the tail of rank–abundance curves. *Ecology*, 80(6), 1806-1816.
- Murray, B. R., & Lepschi, B. J. (2004). Are locally rare species abundant elsewhere in their geographical range? *Austral Ecology*, 29(3), 287-293.
- Neves, D. M., Dexter, K. G., Pennington, R. T., Valente, A. S., Bueno, M. L., Eisenlohr, P. V., & Saiter, F. Z. (2017). Dissecting a biodiversity hotspot: The importance of environmentally marginal habitats in the Atlantic Forest Domain of South America. *Diversity and Distributions*, 23(8), 898-909.
- Oliveira-Filho, A.T. (2017). NeoTropTree, Flora arbórea da Região Neotropical: Um banco de dados envolvendo biogeografia, diversidade e conservação. Universidade Federal de Minas Gerais. (<http://www.neotropree.info>).
- Parkhurst, D. F., & Loucks, O. L. (1972). Optimal leaf size in relation to environment. *The Journal of Ecology*, 505-537.
- Phillips, O. L., Vargas, P. N., Monteagudo, A. L., Cruz, A. P., Zans, M. E. C., Sánchez, W. G., ... & Rose, S. (2003). Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology*, 91(5), 757-775.

- Pitman NCA, Terborgh J, Silman MR, Muñez PV (1999) Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology*, 80,2651–2661
- Pitman, N. C., Terborgh, J. W., Silman, M. R., Núñez, P., Neill, D. A., Cerón, C. E., ... & Aulestia, M. (2001). Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology*, 82(8), 2101-2117.
- Pitman, N. C., Andino, J. E. G., Aulestia, M., Cerón, C. E., Neill, D. A., Palacios, W., ... & Terborgh, J. W. (2014). Distribution and abundance of tree species in swamp forests of Amazonian Ecuador. *Ecography*, 37(9), 902-915.
- Prendergast, J. R., Quinn, R. M., Lawton, J. H., Eversham, B. C., & Gibbons, D. W. (1993). Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature*, 365(6444), 335
- Pulliam, H. R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132(5), 652-661.
- Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology letters*, 3(4), 349-361.
- Qian, H. (2009). Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 18(3), 327-332.
- Rapoport, E. H., Borioli, G., Monjeau, J. A., Puntieri, J. E. & Oviedo, R. D. (1986). The design of nature reserves: a simulation trial for assessing specific conservation value. *Biological Conservation*, 37: 269-290.
- Robledo-Arnuncio, J. J., Klein, E. K., Muller-Landau, H. C., & Santamaría, L. (2014). Space, time and complexity in plant dispersal ecology. *Movement Ecology*, 2(1), 16.
- Rosado, B. H., & Mattos, E. A. (2016). Chlorophyll fluorescence varies more across seasons than leaf water potential in drought-prone plants. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 88, 549-563.

- Rosado, B. H., & de Mattos, E. A. (2017). On the relative importance of CSR ecological strategies and integrative traits to explain species dominance at local scales. *Functional ecology*, 31(10), 1969-1974.
- Saiter, F. Z., Brown, J. L., Thomas, W. W., de Oliveira-Filho, A. T., & Carnaval, A. C. (2016). Environmental correlates of floristic regions and plant turnover in the Atlantic Forest hotspot. *Journal of biogeography*, 43(12), 2322-2331.
- Scarano, F.R. (2002). Structure, Function and Floristic Relationships of Plant Communities in Stressful Habitats Marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany*, 90: 517–524.
- Scarano, F. R. (2009). Plant communities at the periphery of the Atlantic rain forest: rare-species bias and its risks for conservation. *Biological Conservation*, 142(6), 1201-1208.
- Schulze, E.-D., Mooney, H.A., Sala, O.E., Jobbagy, E., Buchmann, N., Bauer, G. (1996) Rooting depth, water availability, and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia. *Oecologia*, 108, 503–511.
- Scudeller, V. V., Martins, F. R., & Shepherd, G. J. (2001). Distribution and abundance of arboreal species in the atlantic ombrophilous dense forest in Southeastern Brazil. *Plant Ecology*, 152(2):185-199.
- Staggemeier, V. G., Cazetta, E., & Morellato, L. P. C. (2017). Hyperdominance in fruit production in the Brazilian Atlantic rain forest: the functional role of plants in sustaining frugivores. *Biotropica*, 49(1), 71-82.
- Tamme, R., Götzenberger, L., Zobel, M., Bullock, J. M., Hooftman, D. A., Kaasik, A., & Pärtel, M. (2014). Predicting species' maximum dispersal distances from simple plant traits. *Ecology*, 95(2), 505-513.
- ter Steege, H., Pitman, N. C., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R. P., Guevara, J. E., & Monteagudo, A. (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342(6156), 1243092.

- Tilman, D. (1990). Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, 3-15.
- Thomson, F. J., Moles, A. T., Auld, T. D., & Kingsford, R. T. (2011). Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology*, 99(6), 1299-1307.
- Vilà-Cabrera, A., Martínez-Vilalta, J., & Retana, J. (2015). Functional trait variation along environmental gradients in temperate and Mediterranean trees. *Global Ecology and Biogeography*, 24(12), 1377-1389.
- Volkov, I., Banavar, J. R., He, F., Hubbell, S. P., & Maritan, A. (2005). Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests. *Nature*, 438(7068), 658.
- Werner, P. A. (1976). Ecology of plant populations in successional environments. *Systematic botany*, 246-268.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and soil*, 199(2), 213-227.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 125-159.
- Wright, J. S. (2002). Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130(1), 1-14.

Conclusões Gerais

No capítulo 1, nós encontramos que o potencial de dispersão das espécies é um importante fator em determinar o quanto cada comunidade de árvores da Mata Atlântica se assemelha com outras ao longo do gradiente geográfico. Encontramos ainda um efeito diferencial do clima entre os tipos de ambiente comparados. Sugerimos que estudos futuros sobre os fatores que influenciam a estruturação das comunidades vegetais devem levar em conta que a dispersão não deve ser tratada como um processo neutro.

No capítulo 2, nós concluimos que cada tipo de ambiente apresenta padrões de abundância e distribuição distintos. Essa possivelmente é uma realidade que deve se aplicar também para os diferentes tipos de floresta da Mata Atlântica, como por exemplo as florestas estacionais semidecíduais e as florestas ombrófilas Mistas. Concluimos ainda que a menor riqueza de espécies existente nos ambientes que não estão inseridos na Mata Atlântica *stricto sensu*, não significa que ele não deva ser priorizado em termos conservacionistas, uma vez que muitas espécies podem encontrar nesses ambientes de menor riqueza locais adequados para a manutenção de suas populações.

Resumo Geral

Compreender quais os fatores que determinam mudanças na distribuição e abundância das espécies em florestas tropicais e subtropicais é um dos temas centrais da ecologia vegetal. Um dos padrões que ocorrem consistentemente em comunidades ecológicas é o decaimento da similaridade com a distância geográfica. No entanto, diferentes condições abióticas e bióticas podem afetar o decaimento da similaridade e os padrões de abundância e distribuição das espécies. Nesse contexto, as regiões costeiras da Mata Atlântica representam um sistema de estudo bastante adequado para a análises dessas questões. Nessas regiões, existem dois ambientes contrastantes que ocorrem de forma contígua ao longo de toda a extensão latitudinal da Mata Atlântica, as florestas de restinga, consideradas um ambiente recente e restritivo ao desenvolvimento vegetal e as florestas ombrófilas densas, considerada um ambiente antigo e menos restritivo. Nesse estudo, primeiro avaliamos as mudanças na composição de espécies de árvores ao longo do espaço geográfico e quais fatores determinam essas mudanças e, em seguida, investigamos como as espécies variam em suas abundâncias e na maneira como se distribuem em diferentes ambientes. No primeiro capítulo estudamos os efeitos relativos da distância geográfica, do clima e do potencial de dispersão das espécies em dois ambientes (que apresentam contrastes edáficos e de idade geológica) sobre a similaridade de espécies de árvores entre diferentes locais da região costeira da Mata Atlântica. Encontramos que a similaridade na composição de espécies varia bastante entre os tipos de ambiente estudados e que o efeito dos diferentes fatores considerados pode mudar entre os ambientes. Embora esperássemos que o ambiente recente e mais restritivo apresentasse uma composição de espécies mais homogênea, encontramos uma menor similaridade de espécies nesse ambiente em relação ao ambiente antigo e menos restritivo. Em alguns casos, o potencial de dispersão das espécies contribuiu para aumentar a similaridade entre locais mais distantes entre si, conforme mostrado pela sua interação com a distância geográfica. Nossa principal conclusão é que estudos que utilizam apenas dados climáticos e inferem o efeito da dispersão sobre a similaridade com base no efeito da distância geográfica, podem superestimar o efeito do clima. No segundo capítulo investigamos como as populações das espécies arbóreas variam em suas abundâncias locais e regionais, e em sua amplitude de distribuição nos dois tipos de ambiente.

Também analisamos se algumas características dessas espécies se relacionam com os padrões observados. Encontramos que diferenças nos padrões de distribuição e abundância das espécies ocorrem tanto em escalas locais como regionais. Constatamos um efeito marcante de diferenças edáficas e de idade geológica sobre as populações de diversas espécies. Muitas espécies que ocorrem com baixa abundância e/ou tem distribuição restrita no ambiente antigo e menos restritivo podem ocorrer com abundâncias mais altas no ambiente recente e restritivo. O efeito dos atributos funcionais foi mais pronunciado na abundância regional do que na abundância local das espécies. O atributo que melhor caracterizou as espécies que ocorrem em maiores abundâncias no ambiente mais restritivo foi a menor área foliar das espécies. No ambiente mais antigo, maiores potenciais de dispersão se relacionaram com distribuições regionais mais amplas. Concluímos que a menor riqueza de espécies – métrica muitas vezes considerada na delimitação de áreas a serem conservadas – existente no ambiente mais restritivo não significa que ele não deva ser priorizado, uma vez que grandes populações de espécies que são pouco abundantes no ambiente de maior riqueza podem ser encontradas nesses locais menos diversos. Nosso estudo revelou alguns padrões que trazem novas informações sobre os fatores que estruturam comunidades e populações de árvores em florestas tropicais e subtropicais. O uso desse sistema de estudo composto por dois ambientes contrastantes, mas contíguos, na Mata Atlântica, nos permitiu verificar que diferenças interespecíficas no potencial de dispersão das espécies arbóreas é um processo importante para as relações florísticas e que deve ser considerado em estudos futuros. Por fim, a conservação das espécies arbóreas da Mata Atlântica será beneficiada se também for dada prioridade aos ambientes associados às planícies costeiras.

General Abstract

Understanding the drivers of change in species distribution and abundance in tropical and subtropical forests is one of the central themes in plant ecology. One of the most consistent pattern of ecological communities is the decay of similarity with geographic distance – the distance decay. However, different abiotic and biotic conditions may affect the patterns of distance decay, species abundance, and species distribution. In this context, the coastal regions of the Atlantic Forest represent a study system well suited to investigate these issues. In these regions, there are two contrasting environments that occur contiguous throughout the entire latitudinal extension of the Atlantic Forest: the restinga forests, considered a recent and harsh environment to plant development and dense ombrophilous forests, considered an old and less restrictive environment. In this study, we first evaluated the changes in composition of tree species along the geographic space and the factors that determine these changes, then we investigated how species vary in their abundances and distributions in these environments. In the first chapter we studied the relative effects of geographic distance, climate and species dispersal ability in two environments (which present edaphic and geological age contrasts) on tree species similarities between different sites in the coastal region of the Atlantic Forest. We found that similarity in species composition varies greatly among the environment types and the effect of different factors considered can change between the environments in both northern and southern biogeographic regions of the Atlantic Forest. Although we expected the recent and harsher environment to have a more homogeneous species composition, we found a lower species similarity in this environment than in the old and less restrictive environment. In some cases, the dispersal ability of the species contributed to increase the similarity between sites that are far from each other, as shown by their interaction with geographic distance. Our main conclusion is that studies that use only climate data and infer the effect of dispersal on similarity based only on the effect of geographic distance can overestimate the effect of climate. In the second chapter, we investigated how tree species populations vary in their local and regional abundances, and in their range of distribution in both types of environment. We also analyze if some functional traits of these species are related to the observed patterns. We found that differences in

patterns of species distribution and abundance occur at both local and regional scales. We found a striking effect of edaphic and geological age differences on several species populations. Many species that occur with low abundance and/or have restricted distribution in the old and less restrictive environment may occur with higher abundances in the recent and harsh environment. The effect of functional traits was more pronounced on regional abundance than on local species abundance. The trait value that best characterized the species that occur with greater abundances in the most restrictive environment was the small leaf area. In the older environment, greater dispersion ability was related to wider regional distributions. We conclude that the lower species richness - metric often used in the delimitation of areas to be conserved - found in the more restrictive environment does not mean that it should not be prioritized, since large species populations that are not abundant in the richest environment can be found in these less diverse environments. Our study has revealed some patterns that bring new information about the drivers that structure tree communities and populations of in tropical and subtropical forests. The use of this study system made up of two contrasting but contiguous environments in the Atlantic Forest allowed us to verify that interspecific differences in the dispersal ability of tree species is an important process for floristic relationships and should be considered in future studies. Finally, the conservation of Atlantic Forest tree species will benefit if priority is also given to environments associated with the coastal plains.

Anexos

Anexo 1.1 – Capítulo 1

Descrição detalhada dos efeitos esperados sobre a similaridade de espécies entre pares de sítios para cada uma das interações entre as variáveis inseridas nos modelos de regressão beta. Categorias da variável categórica "tipo de pares de sítios": AMR = Ambiente antigo e menos restritivo; RR = Ambiente recente e restritivo; AMR/RR = o par de sítio analisado é formado por um sítio em AMR e um sítio em RR.

Consideramos importante destacar aqui que as tabelas com os resultados dos modelos serão apresentadas seguindo o formato convencional do pacote betareg, do ambiente R. Nesse sentido, é importante esclarecer que no caso de interações que envolvam variáveis categóricas (no nosso caso a variável "tipo de pares de sítios", ou "env" no script de análise), é definida uma das categorias como base e os valores dos efeitos das outras categorias são apresentados em relação ao valor do efeito da categoria base definida. No nosso caso, os pares de sítios da categoria base são os do ambiente em AMR. Consequentemente os pares de sítios em RR e em AMR/RR são os que serão comparados em relação aos pares em AMR. Então, os valores dos efeitos das outras categorias precisam ser somados aos valores dos efeitos da categoria base para serem interpretados.

Interação entre os tipos de pares de sítios e a distância geográfica (env:dist)

Neste caso, o efeito negativo da distância geográfica sobre a similaridade depende do tipo do par de sítios que estamos comparando. Para os pares de sítios em AMR esperamos que a relação da distância geográfica com a similaridade de espécies seja fortemente negativa. Por outro lado, em função do forte filtro edáfico e da idade

mais recente, esperamos que as comunidades arbóreas do ambiente RR serão mais homogêneas em composição e abundância, e portanto, o efeito negativo da distância geográfica sobre a similaridade de pares em RR será menor do que para pares em AMR, ou seja esperamos encontrar uma inclinação menor, porém, ainda negativa. Adicionalmente, como os ambientes RR são mais recentes, receberiam um conjunto mais similar de espécies, que estariam presentes ao longo uma grande faixa costeira. Então, a distância geográfica terá um efeito positivo sobre a similaridade de pares em RR em relação aos pares em AMR. Como a variação de composição e abundância para os pares AMR/RR em partes acompanha a dos pares em AMR e se somaria ao efeito do filtro edáfico existente entre os dois ambientes, o decaimento da similaridade será ainda mais negativo para pares AMR/RR e os valores de similaridade serão em geral mais baixos do que para pares em AMR e em RR.

Interação entre os tipos de pares de sítios e o clima (env:clim)

Aqui, o efeito positivo do clima sobre a similaridade de espécies depende do tipo do par de sítios que estamos comparando. Considerando que as espécies que estão no ambiente antigo e menos restritivo (AMR) já teriam conseguido se dispersar para todos os sítios e foram selecionadas pelas condições locais por um longo período, esperamos que a similaridade nos pares em AMR será a mais afetada pelo clima. Esperamos observar, portanto, para os pares em AMR uma relação positiva em que os maiores valores de similaridade serão observados em sítios com climas mais similares. Para os pares em RR, as espécies presentes nos sites podem ter características de boas colonizadoras e de tolerarem as condições edáficas restritivas, não respondendo de forma tão intensa aos efeitos do clima. Então, em relação aos pares em AMR, o efeito do clima sobre a similaridade nos pares em RR será negativo em relação aos pares em AMR, no sentido de diminuir a inclinação da relação. Este efeito, no entanto, não fará

com que a similaridade climática deixe de ter como saldo um efeito positivo sobre a similaridade dos pares em RR. Se as espécies dos pares em AMR apresentam uma relação consistente com o clima e as dos pares em RR têm uma composição mais homogênea, para pares AMR/RR o efeito do filtro ambiental (edáfico) se somaria ao efeito do clima, de modo que o efeito do clima seria ainda mais acentuado para esses pares e, portanto esperamos um efeito positivo adicionado ao efeito sobre pares em AMR.

Interação entre os tipos de pares de sítios e o potencial de dispersão (env:disp)

O efeito positivo do potencial de dispersão sobre a similaridade depende do tipo do par de sítios que estamos comparando. Para pares em AMR, considerando a provável importância de outros fatores como clima, idade mais antiga e interações bióticas, o potencial de dispersão teria um efeito positivo, mas fraco nesses ambientes. Os ambientes RR são mais recentes. Espécies com alto potencial de dispersão têm maior potencial de colonizar ambientes recentes do que espécies com baixo potencial de dispersão. Então, esperamos que o efeito positivo do potencial de dispersão das espécies seja mais importante em aumentar a similaridade entre pares em RR. Assim, o efeito do potencial de dispersão sobre a similaridade nos pares em RR será positivo em relação aos pares em AMR. Para os pares em AMR/RR, mesmo com alto potencial de dispersão algumas espécies estariam sendo restringidas pelo filtro edáfico, então a relação seria mais fraca do que para pares em RR. Ainda assim, o efeito do potencial de dispersão sobre a similaridade nos pares em AMR/RR será positivo em relação aos pares em AMR. Na ausência de interação entre o potencial de dispersão e os pares em AMR/RR e em RR, poderemos concluir que o potencial de dispersão não afeta a

colonização das restingas, o que destacaria a importância do filtro ambiental em ser o principal fator determinante.

Interação entre a distância geográfica e o clima (dist:clim)

O efeito do clima sobre a similaridade depende da distância geográfica. Se o clima é um fator importante na estruturação de comunidades de árvores, locais geograficamente mais distantes entre si, mas com climas mais semelhantes podem ter maior similaridade do que locais próximos sob climas distintos. Se essa predição for corroborada, esperamos que o efeito da interação entre clima e distância geográfica sobre a similaridade seja positiva e que, portanto, o decaimento da similaridade tenha uma inclinação menor do que teria sem essa interação.

Interação entre a distância geográfica e o potencial de dispersão (dist:disp)

O efeito do potencial de dispersão sobre a similaridade depende da distância geográfica. Neste estudo, um alto potencial de dispersão de uma comunidade indica que as espécies ali presentes são, em média, capazes de dispersar seus propágulos a distâncias maiores do que em uma comunidade com baixo potencial. Por outro lado, locais geograficamente próximos, têm chances de serem colonizados tanto por espécies com alto quanto baixo potencial de dispersão. Entretanto, locais mais distantes geograficamente, podem ser mais similares entre si se o conjunto de espécies que consegue colonizar locais muito distantes for composto pelas espécies com maior potencial de dispersão. Então, esperamos que o efeito dessa interação seja positivo, de modo que locais geograficamente distantes entre si, mas com alto potencial de dispersão poderão ter maior similaridade do que locais distantes, mas com baixo potencial de dispersão. Nesse cenário, a inclinação do decaimento da similaridade será menor caso essa interação seja significativa.

Interação entre os tipos de pares de sítios, a distância geográfica e o clima (env:dist:clim)

Conforme indicado anteriormente, o efeito negativo da distância geográfica sobre a similaridade de espécies depende do clima, entretanto essa dependência pode assumir diferentes padrões a depender do tipo de ambiente em que os pares de sítios estão localizados. Para pares em AMR, onde esperamos que as comunidades estejam mais organizadas por aspectos relacionados à heterogeneidade ambiental devido ao maior tempo disponível para especialização, esse efeito de dependência seria positivo, de modo que climas mais similares aumentariam muito a similaridade de espécies em sítios distantes entre si, ou seja, a inclinação do decaimento da similaridade seria menor para pares em AMR. Para os pares em RR, o efeito da distância geográfica sobre a similaridade seria pouco influenciado pelo clima. Ou seja, o decaimento da similaridade com a distância geográfica entre pares em RR seria pouco afetado positivamente pelo regime climático, uma vez que as comunidades dos pares em RR seriam compostas por espécies mais tolerantes a variações ambientais. Então, para os pares em RR o efeito dessa interação tripla seria negativo em relação ao efeito observado para pares em AMR. Por depender da composição das comunidades do ambiente em AMR e pelo efeito das diferenças edáficas entre os ambientes, pares em AMR/RR distantes entre si seriam mais similares quando o clima for parecido do que quando o clima for muito diferente. Este efeito seria, então, negativo em relação aos pares em AMR. Importante ressaltar que em nenhuma hipótese esperamos observar uma inclinação positiva para o decaimento da similaridade com a distância geográfica e tampouco esperamos observar uma relação negativa da similaridade com o clima.

Interação entre o tipo de par de sítios, a distância geográfica e o potencial de dispersão (env:dist:disp)

Conforme indicado anteriormente, o efeito negativo da distância geográfica sobre a similaridade de espécies depende do potencial de dispersão, entretanto essa dependência pode assumir diferentes padrões a depender do tipo de ambiente em que os pares de sítios estão localizados. De maneira geral, para qualquer tipo de par de sítios, esperamos o efeito da interação entre a distância geográfica e o potencial de dispersão seja positivo, de modo que locais geograficamente distantes entre si, mas com alto potencial de dispersão poderão ter maior similaridade do que locais distantes, mas com baixo potencial de dispersão. No caso dos pares em AMR, esperamos que o potencial de dispersão não influencie muito o decaimento da similaridade, pois neste ambiente muito antigo mesmo as espécies com baixo potencial de dispersão já poderiam ter tido tempo de se dispersar ao longo de grandes distâncias, ao menos dentro de cada setor biogeográfico. Mas, se houver alguma influência, ela deve ser positiva, aumentando a similaridade de espécies entre os pares em AMR que estiverem a maiores distâncias. Para pares em RR, considerando sua idade recente, esperamos que o alto potencial de dispersão das espécies que são melhores colonizadoras ainda apresente um sinal sobre a composição e abundância dessas comunidades, e possa promover similaridades relativamente maiores mesmo em sítios distantes, quando comparados com sítios próximos. Então, o efeito da interação entre o potencial de dispersão e o decaimento da similaridade com a distância nos pares em RR seria positiva em relação aos pares em AMR, de modo que a inclinação do decaimento da similaridade para pares em RR seria menor quando as espécies presentes nos sítios têm alto potencial de dispersão. Por serem esperadas menores similaridades entre os sítios em função das diferenças edáficas e das idades, pares em AMR/RR distantes entre si serão mais similares quando o potencial de dispersão for alto do que quando for baixo. Então, o efeito dessa interação nos pares em AMR/RR também seria positivo em relação aos pares em AMR.

Anexo 1.2 – Capítulo 1

Tabela S1: Informações sobre os levantamentos de vegetação utilizados nas análises. As duas primeiras letras maiúsculas do nome de cada sítio indicam a sigla da unidade da federação em que o levantamento foi realizado. RR: recente e restritivo; AMR: antigo e menos restritivo.

Sítio	Setor	Ambiente	Área	Latitude	Longitude	Temp máx. mês mais quente	Amplitude térmica	Temp. 3 meses mais secos	Precipitação média anual	Prec. 3 meses mais secos	Dispersão
ALdeod1	Norte	RR	0.1	-9.758482	-35.833215	28.4	9.7	24	1914	44.5	10.80
ALmuri1	Norte	AMR	1	-9.240635	-35.786727	27.8	10.6	22.9	1778	42	12.17
BACabra	Norte	AMR	1.2	-16.365833	-39.176667	29.4	11.4	25.3	1462	87	12.58
BACama	Norte	AMR	0.3	-15.397317	-39.567222	25.9	12.1	19.6	1135	68	11.39
BACara1	Norte	RR	0.1	-17.669955	-39.154091	30.4	11.8	26.1	1345	57	11.49
BACara3	Norte	AMR	0.5	-17.660208	-39.495304	30.6	12.4	22.4	1268	71	12.45
BACara4	Norte	AMR	0.5	-17.753122	-39.384899	30.5	12	22.6	1435	78	13.05
BACara5	Norte	AMR	0.5	-17.761333	-39.512583	30.6	12.4	22.4	1383	79	12.96
BAilh2	Norte	AMR	1	-14.778295	-39.088572	29.2	10.3	24.1	1842	122	12.45
BAilh6	Norte	AMR	0.1	-14.591692	-39.125554	29.5	9.8	24.4	1827	110	12.25
BAitub	Norte	RR	0.1	-13.712222	-39.007222	29.7	9.9	23.9	2241	124	11.77
BAmata	Norte	RR	0.1	-12.552977	-37.997687	30.5	11.1	24.8	1726	72	8.89
BApesc2	Norte	AMR	0.1	-14.5	-39.115	27.8	9.9	22.6	1831	113	12.90
BAPort1	Norte	AMR	0.1	-16.5	-39.25	29.7	11.8	25.5	1418	80	13.49
BAPort4	Norte	RR	0.1	-16.665602	-39.109522	30.2	11.6	26.1	1463	90	11.02
BAPrad1	Norte	AMR	0.1	-17.116127	-39.358786	30.5	12.3	23.6	1104	65	13.67
BAsalv1	Norte	AMR	0.14	-12.942397	-38.399272	30.2	9.9	26.3	1516	64	12.06
BAsalv10	Norte	AMR	0.4	-12.940523	-38.390546	30.1	9.9	26.2	1490	63	10.69
BAsalv14	Norte	AMR	0.12	-12.957748	-38.406028	30.2	9.9	26.2	1566	67	10.94
BAsalv18	Norte	AMR	0.2	-12.872379	-38.410691	30.1	10.1	26	1646	69	11.74
BAsalv21	Norte	AMR	0.14	-12.853605	-38.432106	30	10.2	25.8	1712	72	11.41
BAsalv9	Norte	AMR	0.48	-12.794787	-38.482752	30.7	10.7	25.2	1787	73	11.49
BAserra	Norte	RR	0.1	-14.463615	-39.027581	29	9.7	23.8	2033	125	10.27
BAuna12	Norte	AMR	0.2	-15.114569	-39.223253	28.9	11	23.4	1378	87	12.40
BAuna9	Norte	AMR	0.2	-15.122259	-39.133173	29.1	10.8	23.8	1516	96	12.21
BAuruc	Norte	AMR	1	-14.429694	-39.036553	29.2	9.7	24	2054	125	12.38

BAvale	Norte	AMR	0.1	-13.327593	-39.09699	29	10.2	23.6	2048	113	12.18
ESbarra	Norte	RR	0.5	-18.421111	-39.718889	30.5	12.9	22	1361	67	11.70
ESpedro1	Norte	RR	1	-18.426189	-39.873582	30.8	13.6	21.9	1262	60	12.52
ESpedro2	Norte	RR	2	-18.283425	-39.794985	30.6	13.2	22	1306	67	13.14
ESpedro3	Norte	AMR	0.59	-18.301944	-39.7575	30.4	13	21.8	1346	70	12.38
ESsoor	Norte	AMR	1.125	-19.016645	-40.122508	31.3	14.7	21.8	1194	38	12.35
PBcabed	Norte	AMR	0.5	-7.063194	-34.854028	30.7	11.4	26.1	1938	40	12.14
PBjoao1	Norte	AMR	0.5	-7.144503	-34.856194	30.5	11.7	25.7	1926	40	11.96
PBjoao2	Norte	AMR	0.2	-7.134838	-34.847773	30.5	11.6	25.8	1956	40	11.59
PEcabo2	Norte	AMR	1	-8.300133	-34.967061	29.3	8.9	25.5	2007	47	12.56
PEipoju	Norte	RR	0.25	-8.53	-35.018056	29	8.8	25.1	2051	47	10.50
PEmore2	Norte	RR	0.25	-8.109718	-35.11562	29.3	9.9	24.9	1287	28	12.66
PEsiriB1	Norte	RR	0.25	-8.570917	-35.170833	28.7	9.2	24.6	2102	47	12.40
PEsiriC1	Norte	RR	0.25	-8.54899	-35.124899	28.6	9.1	24.6	2132	49	12.07
PEsiriCE2	Norte	RR	0.182	-8.552361	-35.147639	29	9.1	24.9	2072	47	11.75
PEsiriJ1	Norte	AMR	0.5	-8.558222	-35.185278	28.8	9.3	24.7	2076	47	12.33
PEsvfer	Norte	AMR	0.5	-7.621603	-35.467489	29.7	12.8	23.6	1069	21	12.20
PEtama2	Norte	AMR	1	-8.792206	-35.107519	29	8.8	25.1	2051	47	10.24
RNparn	Norte	RR	0.651	-5.932741	-35.184455	31.3	11.6	26.2	1400	20	10.05
RNparn1	Norte	AMR	0.375	-5.891667	-35.225	31.3	11.7	26.1	1339	20	10.33
RNparn2	Norte	AMR	0.3	-5.91173	-35.165791	31.2	11.4	26.2	1443	21	8.51
RNpedunas	Norte	AMR	0.3	-5.815153	-35.189065	30.8	11.2	26.1	1449	19	9.50
ESguara	Sul	AMR	0.3	-20.603233	-40.411093	31.4	13.3	22.3	1101	47	10.50
ESitape	Sul	AMR	0.3	-20.941058	-40.817324	31.4	14.6	21.9	1029	37	11.40
ESlinh3	Sul	AMR	1	-19.248222	-40.17896	31.3	14.8	22	1198	35	12.26
ESserra1	Sul	RR	0.215	-20.161111	-40.218889	31.5	13	22.8	1082	46	11.57
ESvila1	Sul	AMR	1	-20.410321	-40.325943	31.6	13	22.7	1126	51	11.02
Esvila2	Sul	AMR	1	-20.409574	-40.32636	31.6	13	22.7	1126	51	10.22
ESvila3	Sul	AMR	1	-20.410809	-40.325524	31.6	13	22.7	1126	51	11.53
ESvila4	Sul	AMR	1	-20.410554	-40.325387	31.6	13	22.7	1126	51	11.28
PRanto12	Sul	AMR	1	-25.298638	-48.651975	29.9	17.9	16.8	2106	72	12.40
PRanto15	Sul	AMR	1	-25.297556	-48.667555	30.2	17.9	17	2075	71	12.08

PRanto4	Sul	AMR	1	-25.299293	-48.67982	30.2	17.9	17	2070	70	12.62
PRanto5	Sul	AMR	0.22	-25.294674	-48.679013	30.2	17.9	17	2070	70	12.10
PRanto6	Sul	AMR	0.22	-25.297045	-48.679278	30.2	17.9	17	2070	70	12.47
PRanto8	Sul	RR	0.56	-25.323942	-48.659079	30.2	17.6	17.3	2075	71	12.37
PRanto9	Sul	RR	0.3	-25.329704	-48.673616	30.3	17.7	17.2	2073	71	12.35
PRguaraq7	Sul	RR	0.3	-25.291608	-48.463558	29.5	16.9	17.1	2154	75	12.29
PRguaraq9	Sul	RR	0.4	-25.291608	-48.463558	29.5	16.9	17.1	2154	75	12.84
PRimel1	Sul	RR	0.3	-25.506771	-48.320734	29.2	15.2	17.9	2196	85	10.09
PRimel3	Sul	RR	0.1	-25.523727	-48.319526	29.1	15.2	17.8	2197	85	10.62
PRimel4	Sul	RR	0.2	-25.524451	-48.316337	29.1	15.2	17.8	2198	85	11.76
PRimel5	Sul	RR	0.2	-25.526268	-48.315417	29.1	15.2	17.8	2198	85	11.38
PRimel6	Sul	AMR	0.132	-25.548544	-48.30076	29.1	15.1	17.8	2201	86	10.84
PRmati1	Sul	RR	0.28	-25.75	-48.583333	28.8	15.4	17.3	2019	83	10.94
PRmati4	Sul	RR	0.2	-25.730181	-48.554346	28.8	15.3	17.3	2030	83	12.20
PRmati6	Sul	AMR	0.4	-25.729441	-48.554582	28.8	15.3	17.3	2030	83	11.53
PRmorr2	Sul	AMR	0.5	-25.5	-48.9	28.8	18.3	15.7	1866	73	12.07
PRpara1	Sul	AMR	1.4	-25.583976	-48.531892	28.7	15.4	17.2	2051	80	12.29
PRpontal2	Sul	AMR	0.5	-25.728248	-48.554597	28.8	15.3	17.3	2030	83	11.33
RJboni	Sul	AMR	0.439	-22.716657	-42.548235	30.2	14.5	20.4	1157	39	12.14
RJbuzios3	Sul	AMR	1	-22.802544	-41.951684	28.8	11.8	20.8	895	39	9.43
RJitab2	Sul	AMR	1	-21.380524	-41.088966	29.8	14.6	20.7	992	26	11.95
RJitag	Sul	AMR	0.3	-22.803056	-43.828333	28.8	18.8	17.1	1448	29	11.96
RJmaca1	Sul	AMR	1.02	-22.475043	-42.916659	30.2	17.2	18.9	1602	38	12.16
RJmaca2	Sul	RR	1.44	-22.480138	-42.871622	29.8	17.2	18.5	1593	37	11.91
RJmaca5	Sul	AMR	0.225	-22.46511	-42.758343	31.4	16.7	20.3	1343	34	11.89
RJnite1	Sul	AMR	0.65	-22.944924	-42.99944	30.8	14.7	20.8	1219	53	10.96
RJpeig2	Sul	RR	0.5	-23.14281	-44.193297	28.8	18.9	17.1	1456	33	11.22
RJpnrj	Sul	AMR	0.5	-22.262064	-41.638927	30	14.8	20.5	1103	40	11.27
RJrbpa2	Sul	AMR	0.401	-22.582459	-42.247933	30.1	14.1	20.8	1075	35	12.03
RJrbpa4	Sul	AMR	0.28	-22.58021	-42.249478	30.1	14.1	20.8	1075	35	12.04
RJsaqu4	Sul	RR	0.218	-22.927505	-42.447222	29.8	13.1	20.8	1023	43	10.87
RJsilva1	Sul	RR	1.65	-22.532224	-42.345299	30.4	14.7	20.6	1139	33	11.66

RSmaqu4	Sul	AMR	1	-29.708333	-50.15	26	16	18.6	1588	117	12.59
RSmorr1	Sul	AMR	1	-29.358333	-49.976389	25.3	16.6	13.5	1675	118	12.04
RSpalma1	Sul	RR	0.1	-30.365613	-50.3485	27.9	17.9	19.9	1472	98	11.43
RSpelot1	Sul	RR	0.1	-31.727575	-52.201671	28.05	19.25	21.2	1412.5	84.5	10.76
RSsetape	Sul	AMR	1	-31.448282	-52.472604	28.1	20.4	20.7	1453	85	12.20
RStava	Sul	RR	0.233	-31.219289	-50.964038	28	18.1	21.7	1372	84	11.49
RStorr1	Sul	RR	0.25	-29.35625	-49.759299	26.8	15.5	15.4	1409	89	11.76
SCalca2	Sul	AMR	1	-27.551462	-48.806349	26.8	16.5	15	1629	83	12.83
SCarar	Sul	RR	1	-28.953219	-49.416187	28.3	18.8	15.8	1312	82	11.99
SCblum1	Sul	AMR	0.4	-27.003235	-49.178289	27.5	18.2	14.5	1632	92	12.72
SCblum2	Sul	AMR	1	-26.922112	-49.075718	29.1	18	16.5	1585	83	12.46
SCblum5	Sul	AMR	0.33	-27.059131	-49.078254	27.7	18	14.9	1651	91	11.49
SCflor2	Sul	RR	0.2	-27.451048	-48.507324	28.3	15.6	16.8	1529	75	11.95
SCfuma2	Sul	AMR	0.125	-28.64	-49.3525	28.8	20.1	15.7	1407	80	12.69
SCicar1	Sul	RR	0.2	-28.805127	-49.218004	28.6	18.7	16.2	1351	81	10.70
SCilho	Sul	AMR	1	-26.809054	-48.936193	28	17.9	15.6	1647	85	12.08
SClagu3	Sul	AMR	0.35	-28.462287	-48.891397	27.2	16.3	15.9	1474	88	11.88
SCmorro	Sul	AMR	0.5	-28.683663	-49.733186	26.9	18.9	13.9	1518	98	12.46
SCpalh3	Sul	RR	0.2	-27.904813	-48.599697	27.6	14.9	16.6	1425	73	11.21
SCsfs4	Sul	RR	0.2	-26.349745	-48.563254	29	15.5	17.65	1877	82	10.91
SCside	Sul	AMR	1	-28.597833	-49.574428	29.1	20.3	15.7	1391	81	12.12
SCside1	Sul	AMR	1	-28.584006	-49.405765	28.5	20.1	15.2	1437	82	12.05
SCside2	Sul	AMR	0.5	-28.582962	-49.404729	29.1	20.5	15.7	1412	79	12.54
SCside4	Sul	AMR	1	-28.592222	-49.518333	29.1	20.4	15.6	1392	80	12.36
SCtimbe1	Sul	AMR	1	-28.733333	-49.833333	25.8	18.2	12.9	1614	108	11.92
SCvolta	Sul	RR	1	-26.074699	-48.638743	29	15.4	17.7	1883	82	11.77
SCvolta2	Sul	RR	1	-26.093114	-48.643972	29	15.6	17.6	1871	82	11.47
SPbert1	Sul	RR	0.24	-23.796425	-46.045507	29.2	14.3	19.5	2820	106	11.59
SPbert2	Sul	RR	0.24	-23.785116	-46.006071	29.3	14.3	19.6	2770	104	10.73
SPcana1	Sul	AMR	1.2	-24.887337	-47.933022	31.1	17.6	18.8	2088	67	11.96
SPcana2	Sul	RR	0.4	-24.906754	-47.915292	31	17.7	18.7	2142	69	11.78
SPcana3	Sul	RR	0.2	-24.913879	-47.902968	31	17.5	18.8	2166	70	11.21

SPcara1	Sul	AMR	1	-23.634877	-45.53154	29.3	15	19.6	2067	70	11.57
SPcara2	Sul	RR	1.6	-23.640942	-45.450098	30.4	15.1	20.6	1986	65	11.58
SPigua1	Sul	AMR	1	-24.549215	-47.237847	29	16.3	17.9	2001	74	11.93
SPigua2	Sul	RR	0.1	-24.416667	-47.25	29.2	16.2	18.2	1909	62	11.74
SPigua5	Sul	RR	0.26	-24.5762	-47.2578	29.1	16.25	18.05	1955	68	12.15
SPilha1	Sul	RR	0.5	-24.901951	-47.792391	30.6	17.3	18.6	2122	75	10.63
SPpari1	Sul	AMR	0.61	-24.676036	-47.880773	30.5	17.7	18.3	1632	54	12.06
SPpari2	Sul	AMR	0.54	-24.641688	-47.783123	30.3	17.6	18.3	1775	63	12.21
SPpari3	Sul	RR	0.3	-24.640794	-47.786224	30.3	17.6	18.3	1756	62	11.51
SPpari4	Sul	RR	0.2	-24.63858	-47.780572	30.3	17.6	18.3	1770	63	11.35
SPpari5	Sul	AMR	0.6	-24.614951	-47.896199	30.8	18	18.5	1614	55	12.17
SPpei1	Sul	AMR	1.98	-24.233333	-48.066667	30.5	18.5	18	1611	54	11.96
SPpei2	Sul	AMR	0.52	-24.232154	-48.082059	30.3	18.6	17.8	1602	54	11.81
SPpeic1	Sul	RR	10.24	-25.076861	-47.934047	31	17.1	18.9	2481	85	11.34
SPpeic10	Sul	RR	0.56	-25.073019	-47.92396	31	17.1	19	2477	85	10.99
SPpeic11	Sul	RR	0.64	-25.07824	-47.924593	30.9	17	18.9	2484	85	11.62
SPpeic2	Sul	AMR	1	-25.106607	-47.933817	30.4	17.1	18.3	2454	84	12.11
SPperu1	Sul	AMR	0.25	-24.345705	-47.009199	28	15.7	17.4	2226	79	12.63
SPpesm10	Sul	AMR	0.4	-23.330584	-44.828931	30.3	16.8	19.5	2392	93	11.39
SPpesm19	Sul	RR	0.1	-23.356745	-44.855498	31	16.5	20.3	2445	100	11.51
SPpesm20	Sul	AMR	0.1	-23.351514	-44.854707	31	16.5	20.3	2445	100	10.98
SPpesm21	Sul	RR	0.1	-23.364501	-44.829011	31	16.4	20.3	2432	101	11.27
SPpesm22	Sul	AMR	0.1	-23.353412	-44.846059	31	16.4	20.4	2442	101	11.50
SPpesm4	Sul	RR	0.1	-23.360514	-44.848111	31.1	16.5	20.4	2438	101	11.49
SPpesm6	Sul	RR	1	-23.358326	-44.85182	31	16.5	20.3	2445	100	11.47
SPpesm7	Sul	AMR	0.18	-23.313155	-44.811091	29.6	17.6	18.5	2203	78	11.70
SPpesm9	Sul	AMR	0.4	-23.329033	-44.830086	30.3	16.8	19.5	2392	93	11.60
SPpesmA	Sul	RR	1	-23.356232	-44.851572	31	16.5	20.3	2445	100	11.40
SPpesmB	Sul	AMR	1	-23.336944	-44.835556	30.6	16.7	19.9	2435	98	11.60
SPpesmC	Sul	AMR	1	-23.336182	-44.83494	30.6	16.7	19.9	2435	98	11.78
SPpesmD	Sul	AMR	1	-23.335833	-44.833333	30.2	17	19.3	2381	92	11.59
SPpesmE	Sul	AMR	1	-23.334167	-44.832222	30.2	17	19.3	2381	92	11.58

SPpesmG	Sul	AMR	1	-23.373889	-45.080833	28.6	17.2	17.8	2397	78	11.34
SPpesmH	Sul	AMR	1	-23.381111	-45.078611	29.8	17	19	2668	88	11.37
SPpesmI	Sul	AMR	1	-23.366944	-45.083611	28.7	17.2	17.9	2453	79	11.61
SPpesmJ	Sul	AMR	1	-23.366389	-45.083889	27.1	17.5	16.2	1991	58	11.21

Figura S1: Correlação entre as 5 variáveis climáticas (utilizadas para obter a matriz de similaridade climática) e a latitude e longitude do setor Norte. A diagonal superior apresenta os valores e a inferior o gráfico das correlações. A diagonal central apresenta histogramas com a frequência de distribuição dos dados. Os eixos das variáveis se encontram abaixo ou acima, à esquerda ou à direita das faces externas da figura.

Figura S2: Correlação entre as 5 variáveis climáticas (utilizadas para obter a matriz de similaridade climática) e a latitude e longitude do setor Sul. A diagonal superior apresenta os valores e a inferior o gráfico das correlações. A diagonal central apresenta histogramas com a frequência de distribuição dos dados. Os eixos das variáveis se encontram abaixo ou acima, à esquerda ou à direita das faces externas da figura.

Figura S3: Correlação entre a similaridade e as quatro variáveis preditoras utilizadas nos modelos de regressão beta do setor Sul. A diagonal superior apresenta os valores e a inferior o gráfico das correlações. A diagonal central apresenta histogramas com a frequência de distribuição dos dados. Os eixos das variáveis se encontram abaixo ou acima, à esquerda ou à direita das faces externas da figura. SIM_S = Índice de similaridade de Morisita-Horn; ENV_S = Tipo de par de sítios (esquerda: AMR; centro: RR; direita: AMR/RR); DIST_S = z-scores da distância geográfica (compreende ~ 1250 km); DISP_S = z-scores do potencial de dispersão médio de cada par de sítios; CLIM_S: z-scores da similaridade climática.

Figura S4: Correlação entre a similaridade e as quatro variáveis preditoras utilizadas nos modelos de regressão beta do setor Norte. A diagonal superior apresenta os valores e a inferior o gráfico das correlações. A diagonal central apresenta histogramas com a frequência de distribuição dos dados. Os eixos das variáveis se encontram abaixo ou acima, à esquerda ou à direita das faces externas da figura. SIM_N = Índice de similaridade de Morisita-Horn; ENV_N = Tipo de par de sítios (esquerda: AMR/RR; centro: RR; direita: AMR); DIST_N = z-scores da distância geográfica (compreende ~ 1250 km); DISP_N = z-scores do potencial de dispersão médio de cada par de sítios; CLIM_N: z-scores da similaridade climática.

Figura S5: Localização dos sítios estudados ao longo da região costeira da Mata Atlântica. Tipos de ambientes: AMR = Antigo e menos restritivo; RR = Recente e restritivo.

Figura S6: Detalhe da localização dos sítios estudados ao longo da região costeira no setor sul da Mata Atlântica. Tipos de ambientes: AMR = Antigo e menos restritivo; RR = Recente e restritivo.

Anexo 2.1 – Capítulo 2

Tabela S1: Informações sobre os levantamentos de vegetação utilizados nas análises. As duas primeiras letras maiúsculas do nome de cada sítio indicam a sigla da unidade da federação em que o levantamento foi realizado. RR: recente e restritivo; AMR: antigo e menos restritivo. Coordenadas geográficas em UTM.

Sítio	Ambiente	Área (ha)	Latitude	longitude
Esguara	RR	1	-18.4211	-39.7189
Esitape	RR	2	-20.9411	-40.8173
ESlinh3	AMR	0.59	-19.2482	-40.179
PRanto12	AMR	1	-25.2986	-48.652
PRanto15	AMR	1	-25.2976	-48.6676
PRanto4	AMR	1	-25.2993	-48.6798
PRanto5	AMR	1	-25.2947	-48.679
PRanto6	AMR	1	-25.297	-48.6793
PRanto8	AMR	1	-25.3239	-48.6591
PRanto9	AMR	1	-25.3297	-48.6736
PRimel1	RR	0.56	-25.5068	-48.3207
RJbuzios3	AMR	0.5	-22.8025	-41.9517
RJitab2	AMR	1.4	-21.3805	-41.089
Rjitag	AMR	0.5	-22.8031	-43.8283
RJmaca2	AMR	1	-22.4801	-42.8716
RJmaca5	AMR	1	-22.4651	-42.7583
RJpeig2	AMR	1.02	-23.1428	-44.1933
RJpnrj	RR	1.44	-22.2621	-41.6389
RJrbpa2	AMR	0.65	-22.5802	-42.2495
RJrbpa4	RR	0.5	-22.9275	-42.4472
RJsilva1	AMR	0.5	-22.5322	-42.3453
RSmaqu4	AMR	1	-29.7083	-50.15
RSmorr1	AMR	1	-29.3583	-49.9764
Rssetape	AMR	1	-31.4483	-52.4726
SCalca2	AMR	1	-27.5515	-48.8063
Scarar	RR	1	-28.9532	-49.4162
SCblum2	AMR	1	-26.9221	-49.0757
Scilho	AMR	1	-26.8091	-48.9362
Scmorro	AMR	0.5	-28.6837	-49.7332
Scside	AMR	1	-28.5978	-49.5744
SCside1	AMR	1	-28.584	-49.4058
SCside2	AMR	0.5	-28.583	-49.4047
SCside4	AMR	1	-28.5922	-49.5183
SCtimbe1	AMR	1	-28.7333	-49.8333
Scvolta	RR	1	-26.0747	-48.6387
SCvolta2	RR	1	-26.0931	-48.644
SPcana1	AMR	1.2	-24.8873	-47.933
SPcara1	AMR	1	-23.6349	-45.5315

SPcara2	RR	1.6	-23.6409	-45.4501
SPigua1	AMR	1	-24.5492	-47.2378
SPilha1	RR	0.5	-24.902	-47.7924
SPpari1	AMR	0.61	-24.676	-47.8808
SPpari2	AMR	0.54	-24.6417	-47.7831
SPpari5	AMR	0.6	-24.615	-47.8962
SPpei1	AMR	1.98	-24.2333	-48.0667
SPpei2	AMR	0.5203	-24.2322	-48.0821
SPpeic1	RR	10.24	-25.0769	-47.934
SPpeic10	RR	0.56	-25.073	-47.924
SPpeic11	RR	0.64	-25.0782	-47.9246
SPpeic2	AMR	1	-25.1066	-47.9338
SPpesm6	RR	1	-23.3583	-44.8518
SppesmA	RR	1	-23.3562	-44.8516
SppesmB	AMR	1	-23.3369	-44.8356
SppesmC	AMR	1	-23.3362	-44.8349
SppesmD	AMR	1	-23.3358	-44.8333
SPpesmE	AMR	1	-23.3342	-44.8322
SPpesmG	AMR	1	-23.3739	-45.0808
SPpesmH	AMR	1	-23.3811	-45.0786
SPpesmI	AMR	1	-23.3669	-45.0836
SPpesmJ	AMR	1	-23.3664	-45.0839

Anexo 2.2 – Capítulo 2

Tabela S2: Densidade regional das 59 espécies significativamente mais abundantes no ambiente recente e restritivo (RR).

Espécie	Densidade regional (ind./ha)
<i>Ocotea pulchella</i>	70.38
<i>Pera glabrata</i>	54.37
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	49.54
<i>Tapirira guianensis</i>	48.96
<i>Myrcia racemosa</i>	43.59
<i>Ilex theezans</i>	39.89
<i>Myrcia multiflora</i>	39.02
<i>Calophyllum brasiliense</i>	34.03
<i>Schefflera angustissima</i>	30.78
<i>Andira anthelmia</i>	30.57
<i>Clusia criuva</i>	27.75
<i>Psidium cattleianum</i>	27.33
<i>Byrsonima ligustrifolia</i>	22.17
<i>Myrcia brasiliensis</i>	17.97
<i>Calypttranthes concinna</i>	17.39
<i>Myrcia ilheosensis</i>	14.89
<i>Ocotea aciphylla</i>	14.27
<i>Pouteria beaurepairei</i>	14.10
<i>Guatteria australis</i>	14.02
<i>Manilkara subsericea</i>	13.23
<i>Matayba intermedia</i>	12.98
<i>Jacaranda puberula</i>	12.90
<i>Tabebuia cassinoides</i>	11.86
<i>Nectandra oppositifolia</i>	11.23
<i>Maytenus gonoclada</i>	10.32
<i>Erythroxylum umbu</i>	9.65
<i>Eugenia sulcata</i>	9.32
<i>Siphoneugena guilfoyleana</i>	8.19
<i>Geonoma schottiana</i>	8.11
<i>Myrsine venosa</i>	7.03
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	6.45
<i>Ilex pseudobuxus</i>	6.07
<i>Eugenia astringens</i>	6.07
<i>Andira fraxinifolia</i>	5.49
<i>Ormosia arborea</i>	5.32
<i>Ilex dumosa</i>	5.28

<i>Myrcia vittoriana</i>	3.74
<i>Garcinia brasiliensis</i>	3.16
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	2.87
<i>Eugenia stigmatosa</i>	2.20
<i>Inga subnuda</i>	2.12
<i>Homalolepis floribunda</i>	2.04
<i>Annona acutiflora</i>	2.00
<i>Weinmannia paulliniifolia</i>	1.75
<i>Podocarpus sellowii</i>	1.46
<i>Myrsine coriacea</i>	1.41
<i>Handroanthus albus</i>	1.37
<i>Bactris setosa</i>	1.33
<i>Myrcia palustris</i>	1.21
<i>Cybianthus peruvianus</i>	1.12
<i>Laplacea fruticosa</i>	0.87
<i>Daphnopsis racemosa</i>	0.79
<i>Cupania emarginata</i>	0.79
<i>Rudgea coriacea</i>	0.75
<i>Eugenia speciosa</i>	0.75
<i>Abarema brachystachya</i>	0.67
<i>Syzygium jambos</i>	0.58
<i>Myrcia insularis</i>	0.54

Tabela S3: Densidade regional das 85 espécies significativamente mais abundantes no ambiente antigo e menos restritivo (AMR).

Espécie	Densidade regional (ind./ha)
<i>Rudgea jasminoides</i>	46.89
<i>Psychotria nuda</i>	43.50
<i>Actinostemon concolor</i>	33.14
<i>Mollinedia schottiana</i>	30.64
<i>Sorocea bonplandii</i>	24.68
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	23.48
<i>Bathysa australis</i>	21.77
<i>Bathysa mendoncae</i>	18.53
<i>Virola bicuhyba</i>	18.51
<i>Psychotria suterella</i>	18.19
<i>Casearia sylvestris</i>	17.16
<i>Cupania oblongifolia</i>	15.28
<i>Psychotria mapouriioides</i>	13.36
<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	13.19
<i>Coussarea meridionalis</i>	12.67
<i>Casearia obliqua</i>	11.80

<i>Cabralea canjerana</i>	11.37
<i>Hirtella hebeclada</i>	11.34
<i>Myrcia pubipetala</i>	10.77
<i>Marlierea obscura</i>	10.65
<i>Myrcia spectabilis</i>	10.21
<i>Calyptranthes strigipes</i>	9.32
<i>Malouetia cestroides</i>	7.55
<i>Rustia formosa</i>	7.26
<i>Pausandra morisiana</i>	6.83
<i>Cyathea corcovadensis</i>	6.32
<i>Trichilia lepidota</i>	5.50
<i>Rudgea recurva</i>	5.43
<i>Calyptranthes grandifolia</i>	5.34
<i>Coussarea contracta</i>	5.29
<i>Pourouma guianensis</i>	5.22
<i>Ocotea catharinensis</i>	5.14
<i>Chrysophyllum inornatum</i>	5.09
<i>Meliosma sellowii</i>	5.00
<i>Annona neosericea</i>	4.97
<i>Cryptocarya mandioccana</i>	4.78
<i>Myrcia tijucensis</i>	4.64
<i>Quiina glaziovii</i>	4.61
<i>Eugenia expansa</i>	4.57
<i>Eugenia subavenia</i>	4.37
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i>	4.23
<i>Roupala montana</i>	4.16
<i>Protium kleinii</i>	4.06
<i>Marlierea silvatica</i>	3.94
<i>Citronella paniculata</i>	3.85
<i>Cecropia glaziovii</i>	3.77
<i>Magnolia ovata</i>	3.75
<i>Nectandra membranacea</i>	3.70
<i>Cordia taguahyensis</i>	3.68
<i>Eugenia cereja</i>	3.36
<i>Eugenia brevistyla</i>	3.34
<i>Eugenia multicostata</i>	3.27
<i>Ouratea parviflora</i>	3.15
<i>Trichilia silvatica</i>	3.12
<i>Brosimum lactescens</i>	3.08
<i>Chrysophyllum viride</i>	2.91
<i>Cariniana estrellensis</i>	2.76
<i>Myrcia aethusa</i>	2.72
<i>Ocotea teleiandra</i>	2.72
<i>Vochysia bifalcata</i>	2.72
<i>Cedrela fissilis</i>	2.64
<i>Alchornea glandulosa</i>	2.62

<i>Pouteria venosa</i>	2.60
<i>Eugenia melanogyna</i>	2.57
<i>Matayba juglandifolia</i>	2.52
<i>Zollernia ilicifolia</i>	2.50
<i>Sorocea hilarii</i>	2.45
<i>Myrceugenia myrcioides</i>	2.43
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	2.36
<i>Eugenia beaurepairiana</i>	2.14
<i>Myrcia flagellaris</i>	2.14
<i>Dahlstedtia pinnata</i>	2.09
<i>Alseis floribunda</i>	1.99
<i>Brosimum glaziovii</i>	1.99
<i>Cryptocarya saligna</i>	1.85
<i>Casearia decandra</i>	1.78
<i>Pseudopiptadenia warmingii</i>	1.78
<i>Ficus adhatodifolia</i>	1.71
<i>Schefflera morototoni</i>	1.37
<i>Myrsine hermogenesii</i>	1.35
<i>Cordia silvestris</i>	1.20
<i>Schefflera calva</i>	1.11
<i>Licaria armeniaca</i>	1.06
<i>Myrocarpus frondosus</i>	0.91
<i>Phytolacca dioica</i>	0.89