



RAVI FERNANDES MARIANO

**FLORESTAS MONTANAS EM GRADIENTES ALTITUDINAIS
DA MATA ATLÂNTICA: ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO**

**LAVRAS – MG
2019**

RAVI FERNANDES MARIANO

**FLORESTAS MONTANAS EM GRADIENTES ALTITUDINAIS DA MATA
ATLÂNTICA: ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, área de concentração em Ciências Florestais, para a obtenção do título de Doutor.

Prof. Dr. Marco Aurélio Leite Fontes
Orientador

Prof. Dr. Rubens Manoel dos Santos
Coorientador

Prof. Dra. Vanessa Leite Rezende
Coorientadora

**LAVRAS – MG
2019**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Mariano, Ravi Fernandes.

Florestas montanas em gradientes altitudinais da mata atlântica:
ecologia e conservação/ Ravi Fernandes Mariano. - 2019.

72 p. : il.

Orientador: Marco Aurélio Leite Fontes.

Coorientador: Rubens Manoel dos Santos, Vanessa Leite
Rezende.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2019.

Bibliografia.

1. Diversidade filogenética. 2. Serra da Mantiqueira. 3. Nicho
ecológico. I. Fontes, Marco Aurélio Leite. II. Santos, Rubens
Manoel dos. III. Rezende, Vanessa Leite. IV. Título.

RAVI FERNANDES MARIANO

**FLORESTAS MONTANAS EM GRADIENTES ALTITUDINAIS DA MATA
ATLÂNTICA: ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO**

**MOUNTAIN FORESTS IN ALTITUDINAL GRADIENTS OF THE ATLANTIC
FOREST: ECOLOGY AND CONSERVATION**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, área de concentração em Ciências Florestais, para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 25 de fevereiro de 2019.

Dr. Felipe Santana Machado SEE/MG

Dra. Rosângela Alves Tristão Borém UFLA

Dra. Vanessa Leite Rezende UFLA

Dr. Warley Augusto Caldas de Carvalho UFSJ

Prof. Dr. Marco Aurélio Leite Fontes
Orientador

**LAVRAS – MG
2019**

*A todos os povos que vivem
das/nas florestas.*

Dedico

AGRADECIMENTOS

Agradecimentos a meus pais Vilma e Cacá, meus avós Leonor e Ramon, meus irmãos Lara, Rodrigo e Luciana e meus sobrinhos Noah e Serena pelo forte laço.

À minha namorada Cris pelo fundamental apoio e carinho durante a elaboração desta tese.

Ao Marco Aurélio pela orientação, apoio, idéias e conversas. Aos coorientadores Rubens Manoel dos Santos e Vanessa Leite Rezende pela inestimável ajuda. Ao Warley Carvalho pela ajuda com o banco de dados.

A todos amigos que auxiliaram na coleta de dados em campo e na construção deste trabalho: Carolina Mendes, Cléber de Souza, Ricardo Trotta, Aloysio Ló, Vinícius Coruja, Lucas Cueca, Pedro Durigan, João Bráulio, João Skank, Wilder Bento, Nathalle Fagundes.

A Patrícia Pompeu pela fundamental participação nos projetos em Itamonte. Ao Paulinho Pêgas e equipe do Instituto Alto-Montana da Serra Fina por todo apoio.

A todos amigos do Laboratório de Ecologia Florestal e do Departamento de Engenharia Florestal e a todos participantes da banca de avaliação do projeto de qualificação e da tese que tanto enriqueceram o trabalho.

Ao Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal da UFLA e à UFLA pelo apoio e suporte durante mais de uma década de estudo.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001 pelo apoio para a realização desse trabalho por meio da bolsa de doutorado.

RESUMO GERAL

O domínio da Mata Atlântica constitui um importante *hotspot* de conservação da biodiversidade devido a sua alta diversidade de espécies e a presença de espécies ameaçadas e endêmicas. Apesar de sua elevada importância, este domínio fitogeográfico atualmente está reduzido a aproximadamente 14% de sua extensão original. Inserida na Mata Atlântica, encontra-se uma das áreas mais importantes do mundo para a conservação da biodiversidade, a Serra da Mantiqueira. Esta serra, devido a sua grande variação altitudinal e aos extensos trechos cobertos por floresta, constitui uma área promissora para estudos de ecologia florestal. Com o desenvolvimento de ferramentas que avaliam a estrutura filogenética de comunidades, e de métodos para a criação de superárvores, comunidades podem ser avaliadas através de uma perspectiva evolutiva, possibilitando que sejam avaliados os processos ecológicos que as estruturam. A utilização de ferramentas que avaliam a estrutura filogenética de comunidades ao longo de gradientes altitudinais inseridos no domínio da Mata Atlântica e na Serra da Mantiqueira podem ser úteis para a avaliação dos fatores que estruturam comunidades arbóreas dessas áreas importantes para a conservação e, assim, podem permitir a avaliação dos efeitos de alterações das condições ambientais sobre as florestas, inclusive os efeitos das mudanças climáticas globais. Diante disso, o presente trabalho buscou avaliar as influências da altitude sobre comunidades arbóreas da Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil, através de ferramentas que analisam a estrutura arbórea e a estrutura filogenética de comunidades, visando compreender os processos que as estruturam e os efeitos de alterações ambientais sobre elas. Este tese foi dividida em duas partes. A Parte 1 constitui-se de uma breve revisão sobre temas que compõem os dois capítulos seguintes: o domínio da Mata Atlântica, Serra da Mantiqueira, influências de gradientes altitudinais sobre as florestas, e estrutura filogenética de comunidades. A Parte 2 é composta por dois artigos científicos. No Artigo 1 foram avaliadas as influências da altitude, da temperatura, e de condições edáficas sobre a estrutura filogenética de quatro comunidades arbóreas de Florestas Atlânticas Altomontanas dispostas ao longo de um gradiente altitudinal (1500 m a 2100 m) na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil. Foi observada alta substituição de linhagens filogenéticas entre as comunidades ao longo do gradiente, a qual foi correlacionada à diminuição da temperatura e a variações nas condições edáficas. Foi mostrado que linhagens filogenéticas podem ser perdidas diante das mudanças climáticas globais. No Artigo 2 foram avaliadas as influências da altitude sobre a estrutura arbórea e a estrutura filogenética de nove comunidades arbóreas de Florestas Tropicais Montanas Nebulares dispostas ao longo de um gradiente altitudinal (1210 m a 2320 m) na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil. Foram observadas correlações da altitude com a riqueza de espécies e com a estrutura filogenética das comunidades, havendo uma tendência de aumento no agrupamento filogenético com o aumento da altitude. Essa diminuição de linhagens filogenéticas com a elevação indica que as comunidades avaliadas, principalmente as de maior altitude, possuem baixa capacidade de adaptação perante as mudanças climáticas globais.

Palavras-chave: Diversidade filogenética. Serra da Mantiqueira. Nicho ecológico. Mudanças climáticas. Conservação.

GENERAL ABSTRACT

The Atlantic Forest domain is an important biodiversity conservation hotspot due to its high species diversity and the presence of threatened and endemic species. Despite its high importance, this phytogeographical domain is currently reduced to approximately 14% of its original extent. Inserted in the Atlantic Forest, there is one of the most important areas in the world for biodiversity conservation, the Mantiqueira Range. This mountain range, due to its large altitudinal variation and the extensive stretches covered by forest, constitutes a promising area for studies of forest ecology. With the development of tools that evaluate the phylogenetic structure of communities, and methods for the creation of supertrees, communities can be evaluated through an evolutionary perspective, enabling to evaluate the ecological processes that structure communities. The use of tools that evaluate the phylogenetic structure of communities along altitudinal gradients inserted in the Atlantic Forest domain and in the Mantiqueira Range can be useful for the evaluation of the factors that govern tree communities of these important areas for conservation and can thus assess the effects of changing environmental conditions on forests, including the effects of global climate change. In this context, the present work aimed to evaluate the influence of altitude on tree communities in Mantiqueira Range, southeastern Brazil, through tools that evaluate the tree structure and the phylogenetic structure of communities, aiming to evaluate the processes that govern the communities and the environmental changes effects on these communities. This thesis was divided into two parts. The Part 1 consists of a brief review on themes that comprise the following two chapters: the Atlantic Forest domain, Mantiqueira Range, influences of altitudinal gradients on forests, and phylogenetic structure of communities. The Part 2 is composed of two scientific articles. In the Article 1, the influences of altitude, temperature, and soil conditions on the phylogenetic structure of four tree communities of Upper Montane Atlantic Forest were evaluated along an altitudinal gradient (1500 m to 2100 m) in the Mantiqueira Range, southeastern Brazil. High phylogenetic lineage turnover was observed among the communities along the gradient, with this high turnover being correlated with the decrease in temperature and variations in soil conditions. It has been shown that phylogenetic lineages can be lost in the face of global climate change. In the Article 2, the influence of altitude on tree structure and phylogenetic structure of nine Tropical Montane Cloud Forest communities were evaluated along an altitudinal gradient (1210 m to 2320 m) in Mantiqueira Range, southeastern Brazil. Were observed correlations of altitude with species richness and phylogenetic structure of the communities, with a tendency of increasing phylogenetic clustering with altitude increase. This decrease in phylogenetic lineages with elevation indicates that the evaluated communities, especially those of higher altitude, have a low capacity to adapt to global climate change.

Keywords: Phylogeny diversity. Mantiqueira Range. Ecologic niche. Climate changes. Conservation.

LISTA DE FIGURAS

SEGUNDA PARTE

ARTIGO 1

- Figura 1 – Mapa de localização da área do estudo e disposição das 60 parcelas amostradas ao longo de quatro cotas altitudinais em uma Floresta Atlântica Altomontana na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil. 29
- Figura 2 – Variação das temperaturas média e mínima anuais ao longo do gradiente altitudinal em uma Floresta Atlântica Altomontana na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil. 32
- Figura 3 – Distância Média entre Vizinhos mais Próximos reescaladas em função do tamanho da riqueza (ses.MNTD) para cada uma das quatro cotas altitudinais amostradas. Categorias acompanhadas das mesmas letras não se diferenciam ao nível de significância de 5% pelo teste Lsmeans. 32
- Figura 4 – Resultado dos dois primeiros componentes da evoPCAHellinger realizada a partir de uma matriz de abundância de espécies, com as variáveis ambientais mais significativas, para as 60 parcelas amostradas ao longo de um gradiente altitudinal em uma Floresta Atlântica Altomontana na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil. Ca=teor de Cálcio, Silte=teor de silte, Tempmin=Temperatura mínima anual (°C). 33

ARTIGO 2

- Figura 1 – Localização geográfica das áreas de floresta tropical montana nebular situadas na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil, usadas nesse estudo. 50
- Figura 2 – Variação da riqueza estimada de espécies, dominância absoluta e densidade absoluta com altitude em nove florestas tropicais montanas nebulares situadas na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil. Est=Estimate. 55
- Figura 3 – Resultados gráficos dos dois primeiros eixos da análise de correspondência destendenciada (DCA) a partir de uma matriz de abundância de espécies amostradas em florestas tropicais montanas nebulares situadas na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil. 56
- Figura 4 – Resultados gráficos dos dois primeiros eixos da evoPCAHellinger envolvendo nove florestas tropicais montanas nebulares situadas na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil. 57
- Figura 5 – Variação de ses.PD (a), ses.MPD (b), e ses.MNTD (c), com altitude, em nove florestas tropicais montanas nebulares situadas na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil. 58

APÊNDICE A

Figura A –	Curva de rarefação de espécies para os indivíduos amostrados em uma floresta tropical montana nebulara 2100 m de altitude (ITA1), na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil.	71
------------	--	----

LISTA DE TABELAS

SEGUNDA PARTE

ARTIGO 1

- Tabela 1 – Valores do critério delta de informação de Akaike (ΔAIC) de diferentes modelos para explicar a variação dos dois primeiros eixos da evoPCAHellinger realizada a partir de uma matriz de abundância de espécies para as 60 parcelas amostradas ao longo de um gradiente altitudinal em uma Floresta Atlântica Altomontana na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil. 34
- Tabela 2 – Grupos formados pelo método k-means a partir de uma matriz de distância criada através dos dois primeiros eixos da evoPCAHellinger para as 60 parcelas amostradas ao longo de um gradiente altitudinal em uma Floresta Atlântica Altomontana na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil. 34

ARTIGO 2

- Tabela 1 – Áreas de floresta tropical montana nebulosa situadas na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil, utilizadas no presente estudo. 50
- Tabela 2 – Parâmetros estruturais de florestas tropicais montanas nebulosas da Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil. 55

APÊNDICE B

- Tabela B – Diversidade filogenética (PD), distância filogenética média (MPD), e distância média entre táxons mais próximos (MNTD), em milhões de anos, de nove florestas tropicais montanas nebulosas situadas na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil. 72

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	12
2	REFERENCIAL TEÓRICO.....	14
2.1	Domínio da Mata Atlântica.....	14
2.2	Serra da Mantiqueira	15
2.3	Influências de gradientes altitudinais sobre as florestas	16
2.4	Estrutura filogenética de comunidades	18
	REFERÊNCIAS.....	20
	SEGUNDA PARTE – ARTIGOS.....	25
	ARTIGO 1 – DIVERSIDADE BETA FILOGENÉTICA NA ASSEMBLÉIA DE ANGIOSPERMAS AO LONGO DE UM GRADIENTE ALTITUDINAL DA FLORESTA ATLÂNTICA ALTOMONTANA NA SERRA DA MANTIQUEIRA, SUDESTE DO BRASIL	25
	ARTIGO 2 – ESTRUTURA ARBÓREA E FILOGENÉTICA DE FLORESTAS TROPICAIS MONTANAS NEBULARES AO LONGO DE UM GRADIENTE ALTITUDINAL NA SERRA DA MANTIQUEIRA, BRASIL.....	45
	APÊNDICE A – Material suplementar.....	71
	APÊNDICE B – Material suplementar.....	72

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO GERAL

Na natureza, as espécies vegetais estão distribuídas ao longo de gradientes fitofisionômicos e ambientais. Identificar os fatores responsáveis por influenciar os processos ecológicos que determinam a distribuição das espécies em comunidades vegetais, em variadas escalas espaciais e temporais, é uma questão central dentro dos estudos de ecologia vegetal.

O domínio da Mata Atlântica estende-se ao longo do continente sul-americano, principalmente ao longo da costa do Brasil, ocorrendo também em porções interioranas do país, estando presente também no Paraguai e na Argentina (GALINDO-LEAL; CÂMARA, 2003; MORELLATO; HADDAD, 2000), e constitui um importante *hotspot* de conservação da biodiversidade devido a sua alta diversidade de espécies (MITTERMEIER et al., 2004; MYERS et al., 2000) e a presença de espécies endêmicas (MORELLATO; HADDAD, 2000; TABARELLI et al., 2005). Apesar de sua elevada importância, atualmente está reduzida a aproximadamente 14% da fração original (RIBEIRO et al., 2009). Inserida na Mata Atlântica, encontra-se uma das áreas mais importantes do mundo para a conservação da biodiversidade, a Serra da Mantiqueira (LE SAOUT et al., 2013). Esta cadeia montanhosa estende-se na região sudeste do Brasil pelos estados de Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo e Espírito Santo (IBGE, 2006), e é responsável por abrigar espécies endêmicas e ameaçadas (LE SAOUT et al., 2013). Esta serra, devido a sua grande variação altitudinal e aos extensos trechos cobertos por floresta, inclusive em áreas protegidas por lei, constitui uma área promissora para estudos de ecologia florestal.

Os gradientes ambientais altitudinais e latitudinais podem ser utilizados como laboratórios naturais para se avaliar as influências de fatores ambientais sobre comunidades e populações (SUNDQVIST; SANDERS; WARDLE, 2013). Os gradientes altitudinais apresentam vantagens sobre os latitudinais, pois neles as condições ambientais variam mais acentuadamente em um curto espaço geográfico (JUMP; MÁTYÁS; PEÑUELAS, 2009; WILLIS et al., 2010). Além disso, nos gradientes altitudinais alguns fatores como, por exemplo, histórico de distúrbio e influências fitogeográficas, atuam de forma mais homogênea ao longo do gradiente (SUNDQVIST; SANDERS; WARDLE, 2013). O estudo da influência de fatores associados a variações na altitude, principalmente daqueles associados à

temperatura, podem ser úteis em avaliar os efeitos das mudanças climáticas sobre os ecossistemas florestais (FUKAMI; WARDLE, 2005; MCCAIN; COLWELL, 2011).

Com o desenvolvimento de ferramentas que avaliam a estrutura filogenética de comunidades, e de métodos para a criação de superárvores filogenéticas, comunidades podem ser avaliadas através de uma perspectiva evolutiva, considerando não apenas as espécies coexistentes, mas também as linhagens filogenéticas e suas respectivas histórias evolutivas. Isso possibilita que os processos ecológicos que estruturam comunidades sejam avaliados (WEBB et al., 2002; WEBB, 2000).

A utilização de ferramentas que avaliam a estrutura filogenética de comunidades ao longo de gradientes altitudinais inseridos no domínio da Mata Atlântica e na Serra da Mantiqueira podem ser úteis para a avaliação dos fatores que estruturam comunidades arbóreas dessas áreas importantes para a conservação e, assim, podem permitir a avaliação dos efeitos de alterações das condições ambientais sobre as florestas, inclusive os efeitos das mudanças climáticas globais.

Diante deste contexto, este trabalho buscou avaliar as influências da altitude sobre comunidades arbóreas da Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil, através de ferramentas que analisam a estrutura arbórea e a estrutura filogenética, visando compreender os processos que estruturam essas comunidades e os efeitos de alterações climáticas sobre elas.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Domínio da Mata Atlântica

O domínio da Mata Atlântica está distribuído ao longo do continente sul-americano, principalmente ao longo da costa do Brasil, ocorrendo também em porções interioranas do país, e no Paraguai e na Argentina (GALINDO-LEAL; CÂMARA, 2003; MORELLATO; HADDAD, 2000). Originalmente o domínio Atlântico cobria mais de 150 milhões de hectares, ocorrendo em áreas com clima tropical e subtropical com extrema heterogeneidade de condições, o que ocasionou na alta riqueza de espécies (MITTERMEIER et al., 2004), e endemismos (MORELLATO; HADDAD, 2000; TABARELLI et al., 2005), sendo considerado um dos *hotspots* para a conservação (MITTERMEIER et al., 2004; MYERS et al., 2000).

A Mata Atlântica compõe a segunda maior área de floresta tropical úmida da América do Sul, menor apenas que a área de florestas do domínio Amazônico (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000). Atualmente sua cobertura florestal está reduzida a aproximadamente 14% em relação a sua área original, incluindo florestas degradadas e em diferentes estágios de sucessão (RIBEIRO et al., 2009). Apesar da grande biodiversidade contida no domínio, este vem sofrendo processos de degradação ambiental desde a época da colonização europeia no país (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000), sofrendo esses processos ainda hoje devido, principalmente, à construção de grandes empreendimentos e à expansão urbana.

De acordo com Ribeiro et al. (2009), a Mata Atlântica está distribuída em 245,173 fragmentos florestais de variados tamanhos, sendo 83,4% destes (204.469 fragmentos) menores que 50 ha e 0,03% (77 fragmentos) maiores que 10.000 ha, evidenciando a necessidade de esforços imediatos para a conservação e restauração das vegetações ocorrentes nesse domínio fitogeográfico. Os autores afirmam ainda que apenas 9,3% dos remanescentes florestais da Mata Atlântica estão inseridos em reservas.

Originalmente, mais que 80% das florestas de Mata Atlântica ocorriam em elevações de 200 a 1200 m, e mais particularmente entre 400 e 800 m (TABARELLI et al., 2010). Atualmente, grande parte dessa cobertura florestal está localizada em áreas com altitudes mais elevadas que 1200 m (RIBEIRO et al., 2011).

A Mata Atlântica do sudeste brasileiro forma um mosaico complexo de diferentes ecossistemas, cada um deles com características específicas que acarretaram em distintas estruturas e composições de espécies em comunidades ao longo do tempo. Nesta região do

Brasil são encontrados três tipos de florestas: As Florestas Ombrófilas Densas, as Florestas Ombrófilas Mistas, e as Florestas Estacionais (IBGE, 2012). Em decorrência desta grande heterogeneidade fitofisionômica, devem ser realizadas ações visando à conservação e o manejo específicas para cada tipo de ambiente.

A região sudeste do Brasil possui extensas áreas de Mata Atlântica, possuindo então grande responsabilidade na conservação deste domínio vegetal. Nesta região de cobertura florestal fragmentada (RIBEIRO et al., 2009), grande parte destes fragmentos está localizada nos altos de serras, onde no passado houve maior dificuldade de interferência antrópica devido às altas altitude e inclinação, abrigo o que restou da biodiversidade local.

Devido à biodiversidade de elevada importância que a Mata Atlântica abriga (MITTERMIER et al., 2004; MYERS et al., 2000), esta deve ser um foco mundial para ações de conservação. Apesar deste domínio fitogeográfico ser estudado há décadas, são necessários mais estudos para que toda a grande heterogeneidade de seus ambientes seja descrita, e que sejam melhor compreendidos os fatores ecológicos que estruturam suas comunidades, fornecendo, assim, subsídios para ações mais efetivas de manejo e conservação.

2.2 Serra da Mantiqueira

A Serra da Mantiqueira está distribuída nos estados de Minas Gerais, São Paulo, Rio de Janeiro e Espírito Santo (IBGE, 2006), e foi considerada recentemente a oitava área mais insubstituível do mundo devido a sua elevada biodiversidade e a presença de espécies ameaçadas e endêmicas (LE SAOUT et al., 2013), sendo então considerada área prioritária para a conservação.

Esta serra, além de conservar uma importante biodiversidade, também é importante por abrigar nascentes de importantes rios como, por exemplo, do Rio Grande e de alguns de seus tributários, como o Rio Verde e o Rio Aiuruoca. O Rio Grande, na região do Triângulo Mineiro, encontra com o Rio Paranaíba, formando o Rio Paraná, que compõem a segunda maior bacia hidrográfica sul americana (PEREIRA et al., 2006).

Nesta serra, as florestas predominam, assim como na maioria das florestas inseridas no domínio Atlântico, nos altos de montanhas, onde, devido às dificuldades de acesso ocasionadas pelas altas altitude e inclinação, houve reduzida interferência antrópica.

Essas florestas localizadas em montanhas, apesar de comporem ecossistemas com alta diversidade de espécies, estão bastante ameaçadas (GENTRY, 1995), apresentando distúrbios

antrópicos como incêndios, corte seletivo e corte raso, mineração, caça, agricultura, introdução de espécies exóticas e abertura de estradas (MITTERMEIER et al., 2004).

As formações florestais que cobrem a Serra da Mantiqueira integram o domínio da Mata Atlântica, sendo representadas por Florestas Ombrófilas Densas, Florestas Ombrófilas Mistas e Florestas Estacionais Semidecíduais e Florestas Tropicais Montanas Nebulares (IBGE, 2012).

Alguns trabalhos já analisaram a fitossociologia de comunidades arbóreas de florestas da Serra da Mantiqueira (CARVALHO et al., 2005; FRANÇA; STEHMANN, 2004; MEIRELES et al., 2008; MEIRELES; SHEPERD, 2015; POMPEU et al., 2014; RIBEIRO; SANTANA; CARVALHO, 2018). Porém, estudos que avaliam a estrutura filogenética e os mecanismos que causam mudanças na composição e estrutura dessas comunidades ainda são escassos na literatura, sendo necessários mais estudos para um melhor entendimento das vegetações ali existentes e para fornecer subsídios para ações mais efetivas de conservação.

2.3 Influências de gradientes altitudinais sobre as florestas

Os gradientes ambientais altitudinais e latitudinais podem ser utilizados como laboratórios naturais para se avaliar as influências de fatores ambientais sobre comunidades e populações (SUNDQVIST; SANDERS; WARDLE, 2013). Os gradientes altitudinais apresentam vantagens sobre os latitudinais, pois neles as condições ambientais variam acentuadamente em um curto espaço geográfico (JUMP; MÁTYÁS; PEÑUELAS, 2009; WILLIS et al., 2010). Além disso, nos gradientes altitudinais alguns fatores como, por exemplo, influências fitogeográficas, atuam de forma mais homogênea ao longo do gradiente.

Florestas montanas estão distribuídas em todo o mundo, ocorrendo ao longo de gradientes latitudinais e longitudinais, e em uma ampla variedade de ecossistemas (SUNDQVIST; SANDERS; WARDLE, 2013). Essas florestas sofrem a ação de fatores bióticos e abióticos, e entender a importância de tais fatores nos processos ecológicos é uma questão importante para os estudos de ecologia (CALLAWAY et al., 2002; SUNDQVIST; SANDERS; WARDLE, 2013). Os fatores que determinam as características da vegetação nos gradientes de altitude podem variar entre regiões distintas e vêm sendo estudados por diversos pesquisadores (ARELLANO et al., 2017; CALLAWAY et al., 2002; GONMADJE et al., 2017; GRASSEIN; LAVOREL; TILL-BOTTRAUD, 2014; HOCK; KÖRNER, 2012; KEBEDE et al., 2013; KHARAL et al., 2017; KÖRNER, 2007; LUO et al., 2016; SUNDQVIST et al., 2014; SUNDQVIST; SANDERS; WARDLE, 2013).

Dentro dos gradientes altitudinais podem ser observados alguns padrões de variação das condições ambientais. O aumento na elevação geralmente está associado à diminuição da temperatura, da pressão atmosférica, e da superfície de área; estando também associado ao aumento da radiação total e dos raios ultra-violeta (KÖRNER, 2007). Outros fatores associados a variações na altitude são: precipitação, velocidade dos ventos, sazonalidade, substrato geológico, processos de formação do solo (KÖRNER, 2007; PICKETT, 1989), deposição de nitrogênio (JACOT et al., 2000; LAWRENCE; LOVETT; BAEVSKY, 2000), e histórico de distúrbio.

Trabalhos pioneiros já documentaram fatores que influenciam as comunidades vegetais ao longo de gradientes de altitude (WHITTAKER, 1956, 1960). A partir do crescente número de trabalhos que abordam o tema, foram identificados padrões de variação de condições ambientais e de respostas da vegetação ao aumento da altitude (SUNDQVIST; SANDERS; WARDLE, 2013). Dentre esses, verificou-se padrões correspondentes à diminuição da altura do dossel e da superfície foliar (BRUIJNZEEL; VENEKLAAS, 1998), e das taxas de crescimento com a elevação (LIANG et al., 2010; MASSACCESI et al., 2008). Com o aumento de altitude podem ser observados também padrões contrastantes de variações estruturais em florestas (ALVES et al., 2010; HOMEIER et al., 2010; LIEBERMAN et al., 1996; RAICH; RUSSELL; VITOUSEK, 1997; VÁZQUES; GIVNISH, 1998; WAIDE; ZIMMERMAN; SCATENA, 1998). Além disso, a elevação pode provocar diminuição da fertilidade do solo devido à diminuição de temperatura, que provoca uma diminuição das taxas de decomposição e mineralização de nutrientes (SALINAS et al., 2011; VITOUSEK et al., 1988). Outro padrão observado é a contínua substituição de espécies e de grupos funcionais ao longo dos gradientes altitudinais (KICHENIN et al., 2013; SWENSON, 2011), onde a composição arbórea das florestas de altitudes mais elevadas pode diferir da composição das florestas de terras mais baixas de uma mesma região, devido às diferentes condições ambientais proporcionadas pelas diferenças na altitude (BRUIJNZEEL; VENEKLAAS, 1998).

Em relação à diversidade vegetal em diferentes elevações, é encontrado na literatura que geralmente a diversidade reduz com o aumento da altitude (GIVNISH, 1999; RAHBEK, 2005; VÁZQUEZ; GIVNISH, 1998), ou é observado um pico de diversidade em médias elevações (GRYTNES; VETAAS, 2002). Entender a influência dos fatores ambientais ao longo de gradientes altitudinais sobre a estrutura arbórea e filogenética de comunidades, e sobre os padrões de distribuição de espécies entre florestas promove o aumento no entendimento da ecologia e dos processos que dirigem comunidades, aos padrões de

diversidade, a identificação de espécies indicadoras de condições ambientais, subsídios para projetos de restauração ecológica e recuperação de áreas degradadas, e uma melhoria na predição de respostas das espécies/comunidades a alterações ambientais, incluindo as mudanças climáticas globais (FUKAMI; WARDLE, 2005; MCCAIN; COLWELL, 2011).

O entendimento das influências climáticas sobre a vegetação tem ganhado importância nas últimas décadas, desde o momento em que o debate sobre as mudanças globais do clima e seus efeitos nos ecossistemas foi acentuado. Com as previsões de mudanças climáticas feitas pelo *Intergovernmental Panel on Climate Changes-IPCC* (STOCKER et al., 2013), onde foi previsto aumento médio da temperatura global nas próximas décadas, foi sinalizada a necessidade da criação de modelos sobre o futuro da biodiversidade global em diferentes escalas. Os gradientes de elevação, devido às variações climáticas que ocorrem em um curto espaço geográfico, ganharam então maior destaque pois podem funcionar como laboratórios naturais para se avaliar as relações entre a vegetação e mudanças climáticas.

2.4 Estrutura filogenética de comunidades

A distribuição atual das espécies vegetais é resultante de processos evolutivos que ocorreram sob a influência de fatores bióticos e abióticos e que definiram a composição de espécies das comunidades (COUVREUR; BAKER, 2013). A atual disponibilidade de dados filogenéticos e de métodos para a criação de superárvores filogenéticas possibilita que as comunidades sejam analisadas sob uma perspectiva evolutiva, e dessa forma, que sejam avaliados os processos ecológicos que estruturam comunidades (WEBB et al., 2002; WEBB, 2000).

A partir do conceito de conservadorismo de nicho, que prediz que espécies filogeneticamente próximas possuem características semelhantes e, portanto, necessitam dos mesmos recursos, surgiu o conceito de conservadorismo de nicho filogenético, que prediz que os traços ecológicos de espécies coexistentes são mantidos pelas linhagens filogenéticas através do tempo evolutivo (WIENS et al., 2010). Partindo dessa premissa, ao avaliar a diversidade filogenética alfa de uma comunidade, pode-se inferir que se as espécies dessa comunidade são filogeneticamente agregadas, a filtragem ambiental corresponde ao processo que teria definido a composição da comunidade. No caso de coexistência de espécies filogeneticamente dispersas, pode-se inferir que ao longo dos processos evolutivos os mecanismos de competição por recursos ocasionaram na exclusão de espécies que possuem traços ecológicos semelhantes e que competiam pelos mesmos recursos (WEBB et al., 2000).

As ferramentas que avaliam a estrutura filogenética de comunidades podem ser utilizadas também para avaliar as diferenças na diversidade filogenética entre áreas. Com o intuito de investigar os mecanismos que promovem substituições filogenéticas entre comunidades, um número crescente de trabalhos vem utilizando medidas de diversidade filogenética beta (DUARTE et al., 2014; JIN; CADOTTE; FORTIN, 2015; QIAN; SWENSON; ZHANG, 2013; SWENSON et al., 2012; SWENSON, 2011; WANG et al., 2015; ZHANG et al., 2013). Essas medidas medem a distância filogenética entre comunidades, permitindo que sejam feitas ligações entre processos locais e regionais (por exemplo, filtro ambiental) a processos evolutivos (por exemplo, evolução de traços ecológicos) e então avaliar como fatores ecológicos e evolutivos interagem na estruturação de comunidades ao longo de gradientes ambientais (QIAN; HAO; ZHANG, 2014).

Considerando a importância e a escassez de trabalhos que investigam os processos que estruturam comunidades arbóreas através de análises filogenéticas ao longo de gradientes de altitude, mais trabalhos com esta abordagem devem ser desenvolvidos.

REFERÊNCIAS

- ALVES, L. F. et al. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 60, n. 5, p. 679-691, 2010.
- ARELLANO, G. et al. The role of niche overlap, environmental heterogeneity, landscape roughness and productivity in shaping species abundance distributions along the Amazon–Andes gradient. **Global Ecology and Biogeography**, Oxon, v. 26, n. 2, p. 191-202, 2017.
- BRUIJNZEEL, L. A.; VENEKLAAS, E. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. **Ecology**, Washington, v. 79, n. 1, p. 3-9, 1998.
- CALLAWAY, R. M. et al. Positive interactions among alpine plants increase with stress. **Nature**, London, v. 417, n. 6891, p. 844-848, 2002.
- CARVALHO, D. A. D. et al. Variações florísticas e estruturais do componente arbóreo de uma floresta ombrófila alto-montana às margens do rio Grande, Bocaina de Minas, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 19, n. 1, p. 91-109, 2005.
- COUVREUR, T. L. P.; BAKER, W. J. Tropical rain forest evolution: palms as a model group. **BMC Biology**, London, v. 11, n. 1, p. 48-51, 2013.
- DUARTE, L. D. S. et al. Phylobetadiversity among forest types in the Brazilian Atlantic Forest complex. **PLoS One**, San Francisco, v. 9, n. 8, e105043, 2014.
- FRANÇA, G. S.; STEHMANN, J. R. Composição florística e estrutura do componente arbóreo de uma floresta altimontana no município de Camanducaia, Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, n. 1, p. 19-30, 2004.
- FUKAMI, T.; WARDLE, D. A. Long-term ecological dynamics: reciprocal insights from natural and anthropogenic gradients. **Proceedings of the Royal Society of London B - Biological Sciences**, London, v. 272, n. 1577, p. 2105-2115, 2005.
- GALINDO-LEAL, C.; CÂMARA, I. G. Atlantic forest hotspot status: an overview. In: _____. **The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook**. 1. ed. Washington: Island Press, 2003. p. 3-11.
- GENTRY, A. H. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. In: CHURCHILL, S. P. et al. (Eds.). **Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests**. 1. ed. New York: The New York Botanical Garden, 1995. p. 103-126.
- GIVNISH, T. J. On the causes of gradients in tropical tree diversity. **Journal of Ecology**, Hoboken, v. 87, n. 2, p. 193-210, 1999.
- GONMADJE, C. et al. Altitudinal filtering of large-tree species explains above-ground biomass variation in an Atlantic Central African rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, New York, p. 1-12, 2017.

GRASSEIN, F.; LAVOREL, S.; TILL-BOTTRAUD, I. The importance of biotic interactions and local adaptation for plant response to environmental changes: field evidence along an elevational gradient. **Global Change Biology**, Oxon, v. 20, n. 5, p. 1452-1460, 2014.

GRYTNES, J. A.; VETAAS, O. R. Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. **The American Naturalist**, Chicago, v. 159, n. 3, p. 294-304, 2002.

HOCH, G.; KÖRNER, C. Global patterns of mobile carbon stores in trees at the high-elevation tree line. **Global Ecology and Biogeography**, Oxon, v. 21, n. 8, p. 861-871, 2012.

HOMEIER, J. et al. Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. **Biotropica**, Hoboken, v. 42, n. 2, p. 140-148, 2010.

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira: Sistema fitogeográfico. Inventário das formações florestais e campestres. Técnicas e manejo de coleções botânicas. Procedimentos para mapeamentos. 2. ed., rev. e ampl.** Rio de Janeiro: IBGE, 2012. 275 p.

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Mapa de unidades de relevo do Brasil. 2. ed.** Rio de Janeiro: IBGE, 2006.

JACOT, K. A. et al. The relative contribution of symbiotic N₂ fixation and other nitrogen sources to grassland ecosystems along an altitudinal gradient in the Alps. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 225, n. 1, p. 201-211, 2000.

JIN, L. S.; CADOTTE, M. W.; FORTIN, M. J. Phylogenetic turnover patterns consistent with niche conservatism in montane plant species. **Journal of Ecology**, Hoboken, v. 103, n. 3, p. 742-749, 2015.

JUMP, A. S.; MÁTYÁS, C.; PEÑUELAS, J. The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. **Trends in Ecology & Evolution**, London, v. 24, n. 12, p. 694-701, 2009.

KEBEDE, M., et al. Vegetation structural characteristics and topographic factors in the remnant moist Afromontane forest of Wondo Genet, south central Ethiopia. **Journal of Forestry Research**, Harbin, v. 24, n. 3, p. 419-430, 2013.

KHARAL, D. K., et al. Tree-climate relations along an elevational transect in Manang Valley, central Nepal. **Dendrochronologia**, Jena, v. 41, p. 57-64, 2017.

KICHENIN, E. et al. Contrasting effects of plant inter-and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. **Functional Ecology**, Hoboken, v. 27, n. 5, p. 1254-1261, 2013.

KÖRNER, C. The use of 'altitude' in ecological research. **Trends in Ecology & Evolution**, London, v. 22, n. 11, p. 569-574, 2007.

- LAWRENCE, G. B.; LOVETT, G. M.; BAEVSKY, Y. H. Atmospheric deposition and watershed nitrogen export along an elevational gradient in the Catskill Mountains, New York. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 50, n. 1, p. 21-43, 2000.
- LE SAOUT, S. et al. Protected areas and effective biodiversity conservation. **Science**, Washington, v. 342, n. 6160, p. 803-805, 2013.
- LIANG, E. et al. Growth variation in *Abiesgeorgei* var. *smithii* along altitudinal gradients in the Sygera Mountains, southeastern Tibetan Plateau. **Trees-Structure and Function**, Heidelberg, v. 24, n. 2, p. 363-373, 2010.
- LIEBERMAN, D. et al. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. **Journal of Ecology**, Hoboken, v. 84, n. 2, p. 137-152, 1996.
- LUO, Y. H. et al. Trait-based community assembly along an elevational gradient in subalpine forests: quantifying the roles of environmental factors in inter-and intraspecific variability. **PloS One**, San Francisco, v. 11, n. 5, e0155749, 2016.
- MASSACCESI, G. et al. Growth patterns of *Nothofagus pumilio* trees along altitudinal gradients in Tierra del Fuego, Argentina. **Trees-Structure and Function**, Heidelberg, v. 22, n. 2, p. 245-255, 2008.
- MCCAIN, C. M.; COLWELL, R. K. Assessing the threat to montane biodiversity from discordant shifts in temperature and precipitation in a changing climate. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 14, n. 12, p. 1236-1245, 2011.
- MEIRELES, L. D. et al. Variações na composição florística e na estrutura fitossociológica de uma floresta ombrófila densa alto-montana na Serra da Mantiqueira, Monte Verde, MG. **Brazilian Journal of Botany**, São Paulo, v. 31, n. 4, p. 559-574, 2008.
- MEIRELES, L. D.; SHEPHERD, G. Structure and floristic similarities of upper montane forests in Serra Fina mountain range, southeastern Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 29, n. 1, p. 58-72, 2015.
- MITTERMEIER, R. A. et al. **Hotspots revisited**: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. Mexico City: CEMEX, 2004. 392 p.
- MORELLATO, L. P. C.; HADDAD, C. F. B. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, Hoboken, v. 32, n. 4, p. 793-810, 2000.
- MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, London, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, Hoboken, v. 32, n. 4b, p. 793-810, 2000.
- PEREIRA, I. M. et al. Composição florística do compartimento arbóreo de cinco remanescentes florestais do maciço do Itatiaia, Minas Gerais e Rio de Janeiro. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 57, n. 1, p. 103-126, 2006.

- PICKETT, S. T. A. Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. In: LIKENS, G. E. (Ed.). **Long-Term Studies in Ecology: Approaches and Alternatives**. 1. ed. New York: Springer-Verlag, 1989. p. 110-135.
- POMPEU, P. V. et al. Floristic composition and structure of an upper montane cloud forest in the Serra da Mantiqueira Mountain Range of Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 28, n. 3, p. 456-464, 2014.
- QIAN, H.; HAO, Z.; ZHANG, J. Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. **Journal of Plant Ecology**, Oxford, v. 7, n. 2, p. 154-165, 2014.
- QIAN, H.; SWENSON, N. G.; ZHANG, J. Phylogenetic beta diversity of angiosperms in North America. **Global Ecology and Biogeography**, Oxon, v. 22, n. 10, p. 1152-1161, 2013.
- RAHBEK, C. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 8, n. 2, p. 224-239, 2005.
- RAICH, J. W.; RUSSELL, A. E.; VITOUSEK, P. M. Primary productivity and ecosystem development along an elevational gradient on Mauna Loa, Hawaii. **Ecology**, Hoboken, v. 78, n. 3, p. 707-721, 1997.
- RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, Oxon, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009.
- RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: a shrinking biodiversity hotspot. In: ZACHOS, F.; HABEL, J. (Eds.). **Biodiversity hotspots**. Berlin: Springer, 2011. p. 405-434.
- RIBEIRO, J. H. C.; SANTANA, L. D.; CARVALHO, F. A. Composition, structure and biodiversity of trees in tropical montane cloud forest patches in serra do papagaio state park, southeast Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, Edinburgh, v. 75, n. 2, p. 255-284, 2018.
- SALINAS, N. et al. The sensitivity of tropical leaf litter decomposition to temperature: results from a large-scale leaf translocation experiment along an elevation gradient in Peruvian forests. **New Phytologist**, Hoboken, v. 189, n. 4, p. 967-977, 2011.
- STOCKER, T. et al. **Climate change 2013: the physical science basis**. Working Group I contribution to the Fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013. 1535 p.
- SUNDQVIST, M. K. et al. Plant and microbial responses to nitrogen and phosphorus addition across an elevational gradient in subarctic tundra. **Ecology**, Hoboken, v. 95, n. 7, p. 1819-1835, 2014.
- SUNDQVIST, M. K.; SANDERS, N. J.; WARDLE, D. A. Community and ecosystem responses to elevational gradients: processes, mechanisms, and insights for global change. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 44, p. 261-280, 2013.

SWENSON, N. G. et al. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. **Ecology**, Hoboken, v. 93, Suppl. 8, p. S112-S125, 2012.

SWENSON, N. G. Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. **PloS One**, San Francisco, v. 6, n. 6, e21264, 2011.

TABARELLI, M. et al. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. **Megadiversidade**, Belo Horizonte, v. 1, n. 1, p. 132-138, 2005.

TABARELLI, M. et al. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation**, Oxford, v. 143, p. 2328-2340, 2010.

VÁZQUEZ, J. A.; GIVNISH, T. J. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. **Journal of Ecology**, Hoboken, v. 86, n. 6, p. 999-1020, 1998.

VITOUSEK, P. M.; MATSON, P. A.; TURNER, D. R. Elevational and age gradients in Hawaiian montane rainforest: foliar and soil nutrients. **Oecologia**, New York, v. 77, n. 4, p. 565-570, 1988.

WAIDE, R. B.; ZIMMERMAN, J. K.; SCATENA, F. N. Controls of primary productivity: lessons from the Luquillo Mountain in Puerto Rico. **Ecology**, Hoboken, v. 79, p. 31-37, 1998.

WANG, X. et al. Mechanisms underlying local functional and phylogenetic beta diversity in two temperate forests. **Ecology**, Hoboken, v. 96, n. 4, p. 1062-1073, 2015.

WEBB, C. O. et al. Phylogenetic and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 3, n. 1, p. 475-505, 2002.

WEBB, C. O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **The American Naturalist**, Chicago, v. 156, n. 2, p. 145-155, 2000.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Great Smokey Mountains. **Ecological Monographs**, Hoboken, v. 26, n. 1, p. 1-80, 1956.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, Hoboken, v. 30, n. 3, p. 279-338, 1960.

WIENS, J. J. et al. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 13, n. 10, p. 1310-1324, 2010.

WILLIS, C. G. et al. Phylogenetic community structure in Minnesota oak savanna is influenced by spatial extent and environmental variation. **Ecography**, Hoboken, v. 33, n. 3, p. 565-577, 2010.

ZHANG, J. L. et al. Phylogenetic beta diversity in tropical forests: implications for the roles of geographical and environmental distance. **Journal of Systematics and Evolution**, Beijing, v. 51, n. 1, p. 71-85, 2013.

SEGUNDA PARTE – ARTIGOS

ARTIGO 1 – DIVERSIDADE BETA FILOGENÉTICA NA ASSEMBLÉIA DE ANGIOSPERMAS AO LONGO DE UM GRADIENTE ALTITUDINAL DA FLORESTA ATLÂNTICA ALTOMONTANA NA SERRA DA MANTIQUEIRA, SUDESTE DO BRASIL

Norma NBR 6022 (ABNT 2003)

RESUMO

A composição de espécies em comunidades é um subconjunto do pool de espécies regional, e entender os mecanismos que permitem que espécies coexistam em comunidades locais é um grande desafio para ecólogos. A composição de espécies de comunidades pode ser explicada por processos determinísticos e eventos estocásticos que podem atuar em conjunto, podendo prevalecer um sobre o outro. O desenvolvimento de ferramentas filogenéticas propiciou a investigação de processos que atuam na estruturação de comunidades a partir de uma perspectiva filogenética. O uso desta abordagem em gradientes ambientais, através da avaliação da diversidade beta filogenética, permite que sejam feitas ligações entre processos ecológicos (por exemplo, filtro ambiental) a processos evolutivos (por exemplo, evolução de traços ecológicos) e então avaliar como fatores ecológicos e evolutivos interagem na estruturação de comunidades ao longo de gradientes ambientais. A Serra da Mantiqueira, inserida no domínio da Mata Atlântica, é uma das áreas mais importantes do mundo para a conservação. Estudar o comportamento filogenético de comunidades arbóreas ao longo de gradientes altitudinais nesta serra poderia nos informar sobre as influências das condições ambientais na estruturação de comunidades tropicais, e assim permitir que previsões de como mudanças ambientais futuras podem afetá-las sejam feitas. Sendo assim, o objetivo do presente estudo foi analisar a diversidade filogenética beta entre comunidades de angiospermas ao longo de um gradiente em uma Floresta Atlântica Altomontana na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil, visando avaliar os mecanismos responsáveis pela estruturação e substituição dessas comunidades. Para isto, foram alocadas 60 parcelas (400 m²) distribuídas equitativamente em 4 cotas altitudinais (1500 m a 2100 m) e amostradas todas as árvores vivas com diâmetro à altura do peito (DAP) maior que 5 cm. Nas parcelas foram coletadas amostras de solo, e em cada cota altitudinal foram coletados dados de temperatura média e mínima anuais. Para analisar a estrutura filogenética das 60 parcelas foram calculadas as métricas MPD e ses.MPD, e para verificar se os valores dessas métricas variam significativamente com a altitude foram utilizados modelos lineares generalizados. As relações filogenéticas entre as parcelas amostradas foram verificadas através de uma $evoPCA_{\text{Hellinger}}$. Foram criados modelos lineares para testar as relações entre as temperaturas média e mínima anuais com a altitude, e para testar as relações entre os eixos da $evoPCA_{\text{Hellinger}}$ com altitude e variáveis edáficas.

Palavras chave: Ecologia de comunidades. Conservadorismo de nicho filogenético. Estrutura filogenética.

INTRODUÇÃO

A composição de espécies em comunidades é um subconjunto do pool de espécies regional, e entender os mecanismos que permitem sua coexistência em comunidades locais é um grande desafio para ecólogos. Duas teorias são utilizadas para explicar os processos que estruturam comunidades, a teoria de nicho e a teoria neutra. A teoria de nicho prediz que interações bióticas e condições ambientais seriam os principais fatores determinantes na estruturação e diferenciação de comunidades (HUTCHINSON, 1957), enquanto a teoria neutra prediz que eventos estocásticos seriam os responsáveis na estruturação de comunidades, provocando flutuações e dependência espacial na composição de espécies em locais com características ambientais homogêneas (HUBBELL, 2001). Os dois tipos de processos atuam juntos na estruturação de comunidades, porém podem prevalecer um sobre o outro dependendo do ambiente. Processos determinísticos são mais importantes na estruturação de comunidades em ambientes mais severos (por exemplo, locais mais frios) enquanto em condições ambientais mais amenas os processos neutros podem ser mais importantes para a estrutura de comunidades (CHASE, 2007).

Com o desenvolvimento de uma linha de pesquisa de estudos que abordam diversidade filogenética (FAITH, 1992; WEBB et al., 2002; WEBB, 2000), e com a disponibilidade de árvores filogenéticas (GASTAUER; MEIRA-NETO, 2017), tem-se ferramentas que permitem inferir sobre os potenciais mecanismos que modelam comunidades através de suas relações filogenéticas, relacionando-as com condições ambientais e o nicho ecológico das espécies. Dentro desta abordagem está inserida a teoria do conservadorismo de nicho filogenético, que prediz que espécies coexistentes relacionadas possuem uma tendência de reterem suas características ecológicas ancestrais relacionadas ao nicho ao longo de processos evolutivos (WIENS, 2004). O conservadorismo de nicho filogenético pode ocorrer em diferentes escalas espaciais, temporais e filogenéticas, e pode explicar porque espécies não conseguem se dispersar para diferentes climas e habitats (WIENS et al., 2010).

Com o intuito de investigar os mecanismos que promovem variações entre comunidades, um número crescente de trabalhos vem utilizando medidas de diversidade filogenética beta (DUARTE et al., 2014; JIN; CADOTTE; FORTIN, 2015; QIAN; SWENSON; ZHANG, 2013; SWENSON et al., 2012; SWENSON, 2011; WANG et al., 2015; ZHANG et al., 2013). Essas medidas medem a distância filogenética entre comunidades, permitindo que sejam feitas ligações entre processos ecológicos (por exemplo, filtro ambiental) a processos evolutivos (por exemplo, evolução de traços ecológicos), e então

avaliar como fatores ecológicos e evolutivos interagem na estruturação de comunidades ao longo de gradientes ambientais (QIAN; HAO; ZHANG, 2014).

Os gradientes ambientais funcionam como laboratórios naturais e são muito úteis para o entendimento da influência de fatores ambientais sobre comunidades e populações, possibilitando assim fazer previsões a respeito dos efeitos das mudanças climáticas globais nos ecossistemas e no futuro da biodiversidade (FUKAMI; WARDLE, 2005; MCCAIN; COLWELL, 2011). Os gradientes altitudinais possuem algumas vantagens em relação aos gradientes latitudinais. Nos gradientes altitudinais os fatores ambientais variam mais acentuadamente, havendo maior força dos filtros ambientais, sendo então mais apropriados para testar os efeitos ambientais sobre a diversidade de espécies (WILLIS et al., 2010). Por exemplo, uma mudança de 100m de elevação é aproximadamente equivalente a uma mudança de 100km horizontais baseada na taxa com que a temperatura diminui com o aumento da altitude e da latitude (JUMP; MÁTYÁS; PEÑUELAS, 2009). Além disso, os gradientes latitudinais, por ocuparem extensões geográficas maiores, possuem condições mais heterogêneas, tais como diferentes históricos de distúrbios, variações do substrato geológico, e variações no regime de precipitação (SUNDQVIST; SANDERS; WARDLE, 2013).

O domínio da Mata Atlântica, que estende-se pela região costeira do Brasil e em porções interioranas, penetrando no Paraguai e na Argentina (GALINDO-LEAL; CÂMARA, 2003), é considerado um dos *hotspots* de biodiversidade do mundo (MITTERMEIER et al., 2004; MYERS et al., 2000), e apesar disso sua cobertura vegetal atualmente está reduzida a aproximadamente 14% de sua área original, incluindo florestas em diferentes estágios de sucessão (RIBEIRO et al., 2009). Apesar da elevada importância da Mata Atlântica, poucos estudos utilizaram-se de abordagens filogenéticas, como por exemplo a diversidade filogenética beta, no estudo de comunidades nesse domínio vegetacional. Na região sudeste do Brasil, dentro do domínio da Mata Atlântica, existem duas cadeias montanhosas extensas, a Serra do Mar e a Serra da Mantiqueira. Essas serras são propícias a estudos que envolvam gradientes altitudinais devido as suas grandes variações altitudinais e a presença de extensas florestas conservadas. A Serra da Mantiqueira foi considerada recentemente como a oitava área mais insubstituível do mundo devido a sua elevada biodiversidade e a presença de espécies ameaçadas e endêmicas (LE SAOUT et al., 2013). Considerando a sua elevada importância, estudos deveriam ser realizados a fim de se conhecer a estrutura filogenética dentro e entre comunidades que encontram-se distribuídas nessa serra. Avaliar o comportamento filogenético de comunidades arbóreas ao longo de gradientes altitudinais na Serra da Mantiqueira poderia nos informar sobre as influências das condições ambientais na

estruturação de comunidades tropicais, e assim permitir fazer previsões de como mudanças ambientais futuras podem afetá-las.

O objetivo do presente estudo foi analisar a diversidade filogenética beta entre comunidades locais de angiospermas ao longo de um gradiente altitudinal (1500 m a 2100 m) em uma Floresta Atlântica Altomontana na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil. Com isso este trabalho visa avaliar os mecanismos responsáveis pela estruturação dessas comunidades. Acredita-se que com o aumento da altitude ocorra substituição das linhagens filogenéticas das comunidades devido a mudanças nas características ambientais (por exemplo, temperaturas média e mínima, solo, cobertura de nuvens) e que ocorra conservadorismo de nicho filogenético. Assim, apenas um subconjunto de espécies do pool de espécies regional possuiria traços que permitem a ocorrência em locais com diferentes condições ambientais, tanto em condições que podem variar em escalas maiores (temperatura) como nas que podem variar em escalas menores (condições edáficas).

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

A área do estudo está situada na Serra da Mantiqueira, no sul do estado de Minas Gerais, próximo a divisa com o estado do Rio de Janeiro, na região sudeste do Brasil (22°22'32''S e 44°49'04''O) (Figura 1). Esta serra possui alguns dos picos mais altos do Brasil: Pedra da Mina (2798 m) e Pico das Agulhas Negras (2791 m). Além do estado de Minas Gerais, esta serra se estende sobre os estados do Rio de Janeiro e São Paulo. A área do estudo está inserida em uma unidade de conservação, a Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Alto-Montana da Serra Fina, gerida pelo Instituto Alto-Montana da Serra Fina.

A floresta estudada é classificada como Floresta Ombrófila Densa Alto-Montana, segundo o sistema brasileiro de classificação oficial (IBGE, 2012). A área possui histórico de preservação homogêneo ao longo do gradiente altitudinal, sendo protegida a mais de 70 anos. O clima do local é do tipo Cwb segundo a classificação de Köppen, tropical de altitude com invernos secos e verões brandos e chuvosos. A média de precipitação anual histórica é de 1749 mm (PANE; PEREIRA, 2005).

Coleta de dados

Ao longo de um gradiente altitudinal com face norte de exposição ao sol, que varia de 1500m a 2100m de altitude, foram alocadas 60 parcelas de 400 m² (10 x 40 m), totalizando 2,4ha de área amostrada, distribuídas equitativamente em quatro cotas altitudinais (15 parcelas por cota altitudinal): 1500 m, 1700 m, 1900 m, e 2100 m (Figura 1). Nas parcelas, todas as árvores vivas com diâmetro à altura do peito (DAP) maior que 5 cm foram identificadas. A identificação das espécies foi realizada por especialistas e por consulta a herbários e a bibliografia especializada. O nome das espécies foi padronizado de acordo com a base de dados REFLORA (2018). O sistema de classificação adotado para as famílias botânicas foi o Angiosperm Phylogeny Group IV (APG IV, 2016).

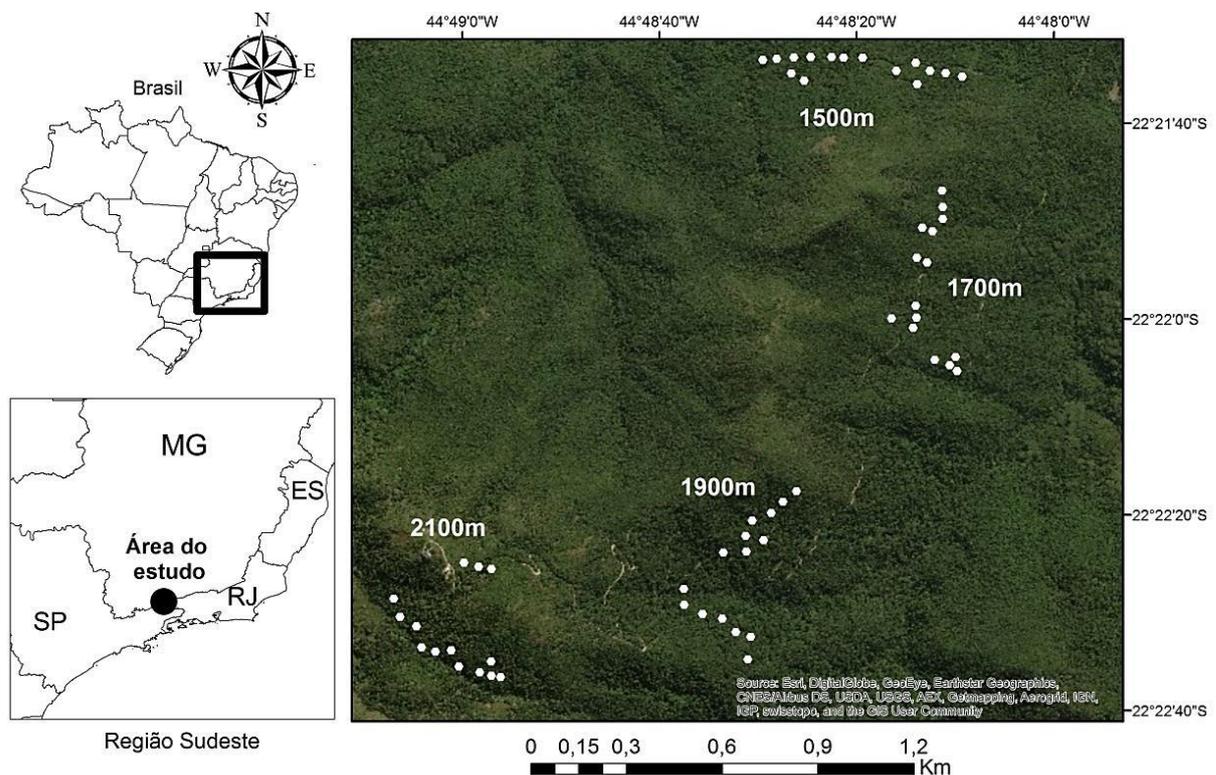


Figura 1 – Mapa de localização da área do estudo e disposição das 60 parcelas amostradas ao longo de quatro cotas altitudinais em uma Floresta Atlântica Altomontana na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil.

O solo de cada parcela foi amostrado por três coletas superficiais, com até 20 cm de profundidade, compondo uma amostra composta de 0,5 L e submetido à análise para avaliação da granulometria e química. As variáveis extraídas foram: teores de alumínio, potássio, fósforo, fósforo remanescente, cálcio, magnésio, soma de bases, pH, capacidade de

troca catiônica, capacidade de troca catiônica a pH 7, índice de saturação por alumínio, índice de saturação por bases; e teores de matéria orgânica, argila, silte e areia.

Os dados de temperatura média anual e temperatura mínima anual foram obtidos a partir da média dos valores obtidos a partir de dois anos de coleta de dados (2013 e 2014) através de quatro estações meteorológicas WhatchDog modelo 2900ET, havendo uma estação instalada em cada cota altitudinal (1500 m, 1700 m, 1900 m e 2100 m).

Análise de dados

Foi utilizado o PHYLOCOM versão 4.2 para avaliar a estrutura filogenética das comunidades analisadas. A árvore filogenética foi criada com a utilização da superárvore R20160415.new (GASTAUER; MEIRA-NETO, 2017). Nessa árvore todas as espécies amostradas foram inseridas com a função *phylomatic*. Uma filogenia ultramétrica incluindo comprimento dos ramos foi obtida usando o *bladj* no PHYLOCOM, utilizando o arquivo *ages* disponibilizado por Gastauer e Meira-Neto (2017).

Utilizou-se a filogenia do PHYLOCOM, que inclui todas as famílias do banco de dados do presente trabalho, para calcular duas métricas que avaliam a história evolutiva das comunidades de cada cota altitudinal: distância média dos táxons mais próximos (MNTD - *Mean Nearest Taxon Distance*; WEBB et al., 2002; WEBB, 2000) e sua métrica padronizada para a riqueza de espécies, a *ses.MNTD*. A padronização dessa métrica para as comunidades de cada cota altitudinal foi realizada por sorteio aleatório do mesmo número de espécies da filogenia, repetindo-se 1000 vezes, calculando a MNTD para cada aleatorização. Para isso foi considerada a diferença entre o valor observado dessa métrica e a média dos valores aleatórios, dividindo essa diferença pelo desvio padrão das aleatorizações. Essas métricas filogenéticas foram calculadas através do pacote *picante* (KEMBEL et al., 2010) no Software Estatístico R versão 3.5.1 (2018). Optou-se por não utilizar a distância filogenética média dos pares de espécies em relação ao comprimento dos ramos (*MPD-Mean Pairwise Distance*; WEBB et al., 2002; WEBB, 2000) pois esta métrica é muito afetada pelas espécies basais (HONORIO-CORONADO et al., 2015). A *ses.MNTD* é equivalente e inversa ao índice NTI de Webb (2000) e pode detectar o agrupamento ou a dispersão filogenética (HONORIO-CORONADO et al., 2015). Considerando que ocorre conservadorismo de nicho filogenético, se os valores desta métrica forem negativos, pode-se considerar que as comunidades são filogeneticamente agrupadas, e se os valores forem positivos, pode ser considerado que as comunidades são sobredispersas. De posse da *ses.MNTD*, avaliou-se se os valores da métrica

variam significativamente com a altitude, utilizando modelos lineares generalizados (GLM). Foi utilizada família *gaussian* e função de ligação *identity*, assim como foram seguidos os mesmos critérios de seleção de modelos e os pressupostos de homocedasticidade e normalidade dos resíduos. O resultado do modelo foi submetido a um teste post-hoc utilizando a função *Lsmeans* do pacote *Lsmeans* (LENTH, 2016). Todas as análises foram realizadas no Software Estatístico R versão 3.5.1 (2018).

Para verificar as relações filogenéticas entre as 60 parcelas amostradas ao longo do gradiente altitudinal, foi utilizada a função *evopcahellinger*, que realiza uma adaptação da Análise de Componentes Principais (PCA) para a análise de padrões de diversidade filogenética em comunidades de espécies: a análise de componentes principais evolutivos baseada na distância de Hellinger (*evoPCA_{Hellinger}*) (PAVOINE, 2016). Nessa análise as áreas são posicionadas nos eixos de acordo com suas composições filogenéticas (ver PAVOINE, 2016). Essa análise foi realizada a partir de uma matriz de abundância de espécies através do pacote *adiv* (PAVOINE, 2018) no Software Estatístico R versão 3.5.1 (2018).

Foram criados modelos lineares, usando o método mínimos quadrados generalizados (GLS) para testar as relações entre as temperaturas média e mínima anuais com a altitude, e para testar as relações entre os eixos da *evoPCA_{Hellinger}* e altitude e variáveis edáficas. Dessa forma três modelos foram criados, um apenas com variáveis de solo, um apenas com variáveis de temperatura e o último com as variáveis de solo mais temperatura (global). A correlação entre variáveis explanatórias foi avaliada, e para cada modelo estatístico foram incluídas apenas as variáveis não correlacionadas que tiveram o maior poder explanatório. Para cada modelo foi obtido o fator de inflação de variância (VIF) menor que 5. Foi utilizado o critério delta de informação de Akaike (ΔAIC) para comparar os modelos. Essas análises foram conduzidas através dos pacotes *vegan* (OKSANEN et al., 2017), *car* (FOX et al., 2014) e *nlme* (PINHEIRO et al., 2016) no Software Estatístico R versão 3.5.1 (2018).

Os eixos da *evoPCA_{Hellinger}* foram transformados em uma matriz de distância para a realização de uma análise de agrupamento. O cálculo da substituição filogenética (agrupamento) foi realizado através do método k-means, no intuito de confirmar o padrão de disposição das parcelas nos dois primeiros eixos da *evoPCA_{Hellinger}*. Para validação do número de grupos consistentes no agrupamento utilizamos o método de Silhouette, com 100 permutações. Para essas análises foi utilizado a função *fviz_silhouette* do pacote *factoextra* (KASSAMBARA; MUNDT, 2017) e a função *pam* do pacote *cluster* (MAECHLER et al., 2016) no Software Estatístico R versão 3.5.1 (2018).

RESULTADOS

Um total de 4922 árvores distribuídas em 49 famílias botânicas, 99 gêneros e 198 espécies de angiospermas foram encontradas nas 60 parcelas amostradas em uma Floresta Atlântica Altomontana dispostas ao longo de um gradiente altitudinal na Serra da Mantiqueira. As análises de solo mostraram que alguns parâmetros diminuíram com a elevação no gradiente altitudinal, sendo estes teores de cálcio, fósforo remanescente, magnésio, potássio, e soma de bases. Verificou-se que as temperaturas média e mínima anuais diminuem linearmente com o aumento da altitude, conforme pode ser visto na Figura 2.

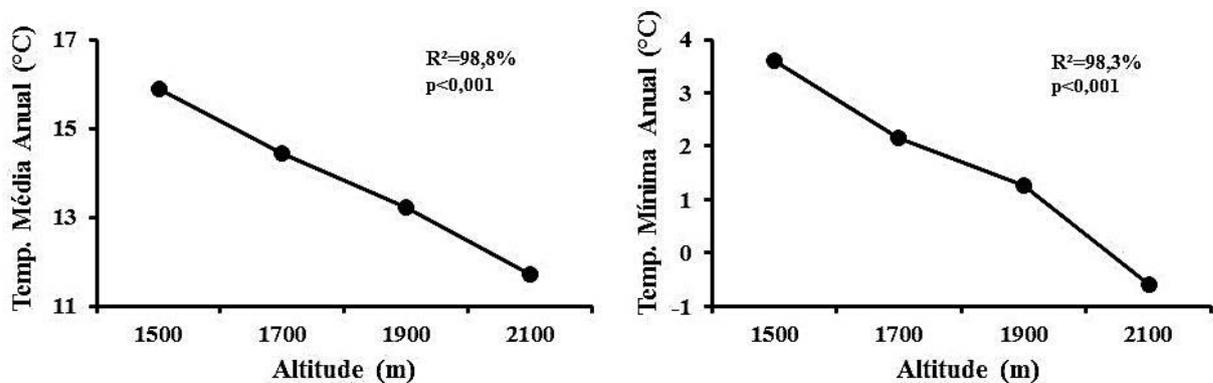


Figura 2 – Variação das temperaturas média e mínima anuais ao longo do gradiente altitudinal em uma Floresta Atlântica Altomontana na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil.

A *ses.MNTD* apresentou os maiores valores nas parcelas da cota 1500 m, seguida pela cota 1700 m e pelas cotas 1900 m e 2100 m que não se diferenciaram significativamente entre si (Figura 3).

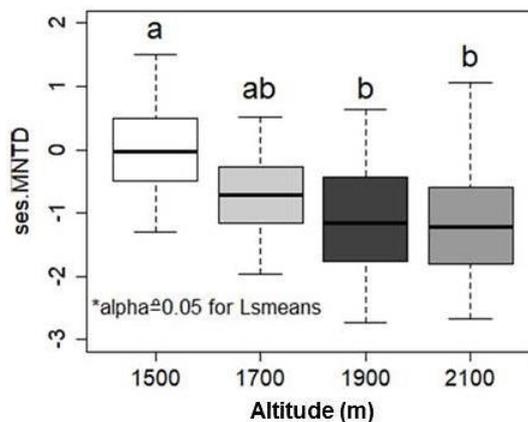


Figura 3 – Distância Média entre Vizinhos mais Próximos reescaladas em função do tamanho da riqueza (*ses.MNTD*) para cada uma das quatro cotas altitudinais amostradas. Categorias acompanhadas das mesmas letras não se diferenciam ao nível de significância de 5% pelo teste *Lsmeans*.

A partir da $evoPCA_{\text{Hellinger}}$ realizada foi verificado que os cinco primeiros eixos da análise foram significativos, explicando juntos 49,62% da variação. Os dois primeiros eixos da $evoPCA_{\text{Hellinger}}$ (Figura 4), os mais significativos, juntos explicaram 26,73% da variação. Os autovalores para os eixos 1 e 2 são, respectivamente, 0,064 e 0,057. A partir da análise foi observada a criação de quatro grupos de parcelas, correspondendo as parcelas situadas em cada uma das quatro cotas altitudinais. Ao serem selecionados os melhores modelos para a verificação de quais variáveis ambientais foram mais significativas para os dois primeiros eixos da análise e que melhor explicaram a formação dos grupos de parcelas (Tabela 1), foram obtidas as variáveis temperatura mínima, teor de Cálcio e teor de silte. O eixo 1 (EVOPCA1) foi mais explicado pelas variáveis edáficas (teor de Cálcio e de silte) ($R^2 = 0,21$; $p < 0,01$), enquanto o eixo 2 (EVOPCA2) foi mais explicado pela temperatura mínima e também pelo teor de Cálcio ($R^2 = 0,48$; $p < 0,0001$).

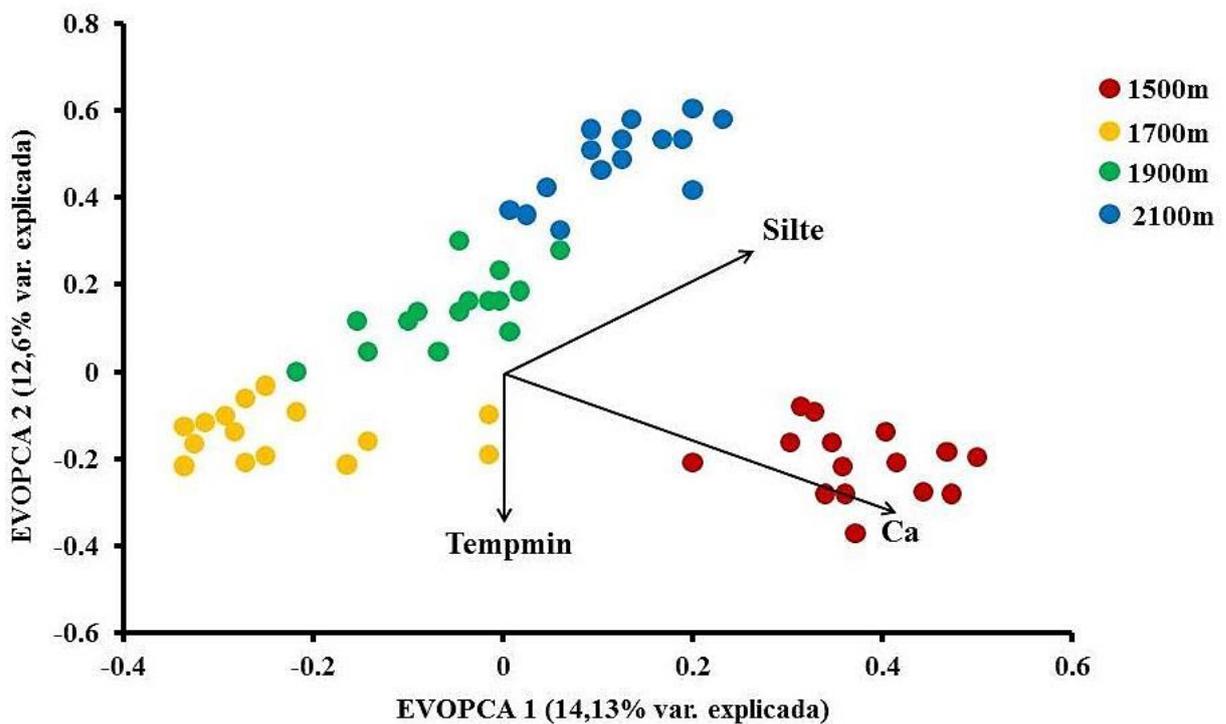


Figura 4 – Resultado dos dois primeiros componentes da $evoPCA_{\text{Hellinger}}$ realizada a partir de uma matriz de abundância de espécies, com as variáveis ambientais mais significativas, para as 60 parcelas amostradas ao longo de um gradiente altitudinal em uma Floresta Atlântica Altomontana na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil. Ca=teor de Cálcio, Silte=teor de silte, Tempmin=Temperatura mínima anual ($^{\circ}\text{C}$).

Tabela 1 – Valores do critério delta de informação de Akaike (ΔAIC) de diferentes modelos para explicar a variação dos dois primeiros eixos da $evoPCA_{\text{Hellinger}}$ realizada a partir de uma matriz de abundância de espécies para as 60 parcelas amostradas ao longo de um gradiente altitudinal em uma Floresta Atlântica Altomontana na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil.

Modelos	EVOPCA1	EVOPCA2
Solo	0 ^{2/4}	18,1 ^{1/2/3}
Temperatura	14,18 ⁵	9,21 ⁶
Global	2,32 ^{2/6}	0 ^{2/6}
Variáveis incluídas	Ca ² / Silte ⁴ Tempmed ⁵ /Tempmin ⁶	Al ¹ /Ca ² / MO ³ / Tempmin ⁶

Todos os valores delta AIC são escalonados em relação ao melhor modelo para cada métrica. Em frente a cada valor de AIC são indicadas as variáveis ambientais incluídas no modelo identificadas por números. *Al* – Teor de Alumínio, *Ca* – Teor de Cálcio, *MO* – Matéria orgânica, *Silte* – Teor de silte, *Tempmed* – Temperatura média anual, *Tempmin* - Temperatura mínima anual.

A análise de agrupamento realizada a partir de uma matriz de distância dos eixos da $evoPCA_{\text{Hellinger}}$ (Tabela 2) apontou para a formação de 4 grupos de parcelas, com cada grupo correspondendo as parcelas presentes em uma mesma cota altitudinal, com exceção de uma parcela (parcela 9) da cota altitudinal de 1500 m que agrupou-se com o grupo das parcelas da cota altitudinal de 1700 m, confirmando os resultados da $evoPCA_{\text{Hellinger}}$.

Tabela 2 – Grupos formados pelo método k-means a partir de uma matriz de distância criada através dos dois primeiros eixos da $evoPCA_{\text{Hellinger}}$ para as 60 parcelas amostradas ao longo de um gradiente altitudinal em uma Floresta Atlântica Altomontana na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil.

Parcelas	Grupo	Altitude das parcelas (m)
1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15	1	1500
9*, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30	3	1700
31, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45	4	1900
46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60	2	2100

*A parcela 9 possui altitude de 1500 m.

DISCUSSÃO

A tendência de aumento do agrupamento filogenético com o aumento da altitude nas parcelas indica que os filtros ambientais que acentuam-se com a elevação atuaram na estruturação das comunidades. Em gradientes altitudinais o aumento da altitude está diretamente associado à diminuição de temperatura (HOMEIER et al., 2010; MCCAIN, 2007; SANDERS et al., 2007), o que pôde ser observado no gradiente da Serra da Mantiqueira a partir de dados empíricos. Outro fator que diminui com a elevação é a área disponível. Esses dois fatores são os que mais influenciam organismos em gradientes altitudinais (KÖRNER, 2007). A importância da temperatura em afetar comunidades em gradientes de elevação tem sido suportada por um crescente número de trabalhos que registraram consistentes efeitos da elevação e diminuição de temperatura sobre interações bióticas (CALLAWAY et al., 2002), processos ecossistêmicos (RAICH; RUSSELL; VITOUSEK, 1997), diversidade de comunidades (RAHBEK, 2005), e crescimento de organismos (HOCK; KÖRNER, 2012). A ocorrência de temperaturas menores que 0°C (-0,6°C nesse caso) encontradas na porção mais elevada do gradiente (cota altitudinal de 2100 m) indica que as espécies que estão presentes nessa altitude possuem mecanismos de resistência ao congelamento (GUY, 2003), havendo então um importante filtro ambiental imposto pelas baixas temperaturas.

Ao longo de gradientes altitudinais geralmente ocorrem mudanças nas condições edáficas, podendo haver uma tendência de diminuição nas concentrações e taxas de oferta de nutrientes para as plantas com a elevação (HOMEIER et al., 2010; RAICH; RUSSELL; VITOUSEK, 1997), o que foi observado no gradiente altitudinal. As correlações significativas das variáveis de solo (teor de Cálcio e silte) com a substituição de linhagens filogenéticas das parcelas na floresta mostram a importância do solo em afetar a diversidade filogenética beta em comunidades vegetais. O Cálcio possui um papel importante no crescimento das raízes, e quando encontrado em baixos níveis no solo pode limitar o desenvolvimento radicular (QUAGGIO, 2000). Trabalhos anteriores já reportaram as influências do solo na estrutura filogenética de comunidades vegetais (PONTARA et al., 2018; XU et al., 2017). Porém as variáveis edáficas mais importantes em afetar a estrutura filogenética de comunidades parecem variar entre áreas e tipo de vegetação. Enquanto no presente estudo as variáveis edáficas mais importantes para a estrutura filogenética foram teor de Cálcio e de silte, Xu et al. (2017) encontraram pH, teor de Nitrogênio e quantidade de água no solo como as mais importantes, e Pontara et al. (2018) encontraram cobertura por rochas, drenagem e quantidade de água no solo.

Estudos realizados envolvendo diversidade beta geralmente consideram ambas distância geográfica, associada a limitações nos processos de dispersão, e distância ambiental como fatores que influenciam a diversidade beta (CONDIT et al., 2002; QIAN; RICKLEFS, 2007, 2012). Neste trabalho optou-se por não se considerar a distância geográfica nas análises por não haver limitação da dispersão devido às distâncias geográficas das parcelas, sendo a distância geográfica entre as parcelas mais distantes de 2,4 km. Além disso, grande parte das espécies de angiospermas encontradas nas parcelas é de ampla distribuição, porém na área estudada são restritas a determinadas cotas altitudinais (altas taxas de substituição). Outro fator que foi considerado não ter afetado os resultados obtidos foi o histórico de preservação, pois este foi igual em todas as parcelas da área estudada. Sendo assim, foi considerado que a ocorrência das espécies ao longo do gradiente altitudinal seja primariamente determinada por fatores ambientais.

Considerando que não existem barreiras físicas que limitam a dispersão das espécies entre as cotas altitudinais, e que as linhagens através da história evolutiva conservam traços ecológicos que definem a capacidade de persistência de famílias, gêneros e espécies em comunidades sob determinadas condições ambientais, a alta substituição de linhagens filogenéticas ao longo do gradiente altitudinal, significativamente influenciadas pelas mudanças ambientais, indica que os traços ecológicos responsáveis pela manutenção das espécies nas comunidades dispostas ao longo do gradiente estudado são filogeneticamente conservados. Isso indica que as espécies conseguiram se perpetuar na floresta avaliada apenas em restritas condições ambientais associadas a determinadas faixas altitudinais. Essa relação de determinadas linhagens a condições ambientais específicas indica que as comunidades arbóreas aqui avaliadas podem ser fortemente influenciadas por alterações no ambiente.

Previsões feitas pelo Painel Intergovernamental para as Mudanças Climáticas-IPCC indicam que, caso as emissões de gases de efeitos estufa continuem no padrão atual, haverá um aumento médio de cerca de 3,7 °C (podendo variar de 2,6-4,8 °C) na temperatura global da superfície até o fim do século 21 (STOCKER et al., 2013). Isso certamente afetará a distribuição de comunidades que possuem linhagens estritamente relacionadas a condições climáticas. Já foi registrado em trabalhos desenvolvidos em diversas partes do mundo, envolvendo diferentes táxons, que em decorrência do aquecimento global já está ocorrendo o deslocamento de espécies, comunidades, e “treelines” buscando áreas com condições climáticas ideais para o desenvolvimento (CHEN et al., 2011; COLWELL et al., 2008; LENOIR et al., 2008; PARMESAN, 2006; PARMESAN; YOHE, 2003; WILSON et al.,

2007). Nesses estudos esse deslocamento ocorreu ou para áreas de maior altitude ou para áreas de maior latitude, onde as temperaturas são menos elevadas.

Considerando que a alta substituição de linhagens filogenéticas ao longo do gradiente amostrado na Serra da Mantiqueira está diretamente relacionada à temperatura e que há conservadorismo de nicho, pode-se afirmar que diante de um cenário de aumento de temperatura haveria o deslocamento de tais comunidades para altitudes superiores. Este deslocamento para altitudes superiores afetará profundamente as comunidades vegetais localizadas nos topos de montanha, pois estas não terão locais de maior altitude para migrarem (COLWELL et al., 2008). Com isso linhagens filogenéticas que apenas ocorrem nessas altitudes mais elevadas, no caso da área estudada Cunoniaceae e Winteraceae, e a história evolutiva que elas carregam, estariam ameaçadas de extinção. Estudos recentes indicam que estas famílias extratropicais adaptadas a baixas temperaturas podem ser oriundas do extremo sul do continente e que haveriam migrado para o norte durante o fim do Plioceno (1,5-3,2 Ma) (SEGOVIA; ARMESTO, 2015).

Porém, não apenas as comunidades de topos de montanha estão ameaçadas. As comunidades arbóreas presentes ao longo do gradiente mostraram a partir das análises realizadas terem evoluído adaptadas não apenas a condições climáticas inerentes à altitude, mas também relacionadas a determinadas condições edáficas. Uma vez que as condições edáficas variam ao longo do gradiente altitudinal, as comunidades ao migrarem para altitudes mais elevadas terão suas estruturas afetadas pelas diferentes capacidades de adaptação das espécies as modificações nas condições edáficas. O solo poderia atuar então como um filtro ambiental, provocando alterações na composição e abundância de espécies e, conseqüentemente, na perpetuação de determinadas linhagens.

A persistência das espécies ao longo do gradiente altitudinal diante de mudanças climáticas dependerá também da velocidade com que as comunidades conseguirão migrar (ver LOARIE et al., 2009), e das alterações nas dimensões do nicho biótico, tais como novos predadores e/ou competidores e perda de agentes polinizadores e dispersores (WIENS et al., 2010). Com o aumento da temperatura pode haver também deslocamento de áreas de produção de café, muito frequentes na região da Serra da Mantiqueira, para altitudes mais elevadas (OVALLE-RIVERA et al., 2015), podendo ameaçar as florestas presentes nessa cadeia montanhosa. Além disso, as mudanças climáticas globais podem provocar a invasão de espécies oriundas de faixas altitudinais inferiores (PAUCHARD et al., 2009; POUNDS; FOGDEN; CAMPBELL, 1999).

O uso da filogenia para analisar os mecanismos de coexistência de espécies tem tradicionalmente focado no uso de dados de presença e ausência de espécies (por exemplo, CADOTTE; CARDINALE; OAKLEY, 2008; CAVENDER-BARES et al., 2006; WEBB, 2000). Considerando que os processos ecológicos podem ser sensíveis a distribuição da abundância de espécies em comunidades (HILLEBRAND; BENNETT; CADOTTE, 2008), o uso de dados de abundância em análises filogenéticas tem o potencial de contribuir para o entendimento dos mecanismos de estruturação de comunidades (CADOTTE et al., 2010), a partir do fornecimento de informações mais robustas, possibilitando inferências mais confiáveis.

A variação altitudinal (de 1500 m a 2100 m) onde foi desenvolvido o presente estudo é ideal para se fazer inferências a respeito do comportamento das florestas de maior altitude do domínio da Mata Atlântica perante as mudanças climáticas globais, pois estas altitudes geralmente correspondem à faixa de limite altitudinal de ocorrência das florestas deste domínio, onde estas ocupam o cume de montanhas ou são substituídas por vegetação campestre ou afloramento rochosos com o aumento de altitude. Isso torna as inferências aqui apresentadas mais confiáveis de serem extrapoladas para outras florestas situadas em elevadas altitudes na Mata Atlântica.

CONCLUSÃO

As comunidades de Floresta Atlântica Altomontana avaliadas ao longo do gradiente altitudinal possuem alta diversidade filogenética beta devido ao conservadorismo de nicho relacionado à temperatura e ao solo. Isso indica que diante de um cenário de aumento da temperatura global essas comunidades se deslocarão para altitudes superiores, e então sofrerão alterações devido às alterações no solo e possíveis mudanças nas interações bióticas ao longo do gradiente. Além disso, a comunidade que atualmente está situada no topo da montanha, assim como sua respectiva história evolutiva, poderá ser extinta diante deste cenário por não haver locais de maiores altitudes para migração.

Mais estudos envolvendo ferramentas filogenéticas devem ser feitos em outras florestas em gradientes altitudinais da Serra da Mantiqueira e do domínio da Mata Atlântica, visando verificar se a alta substituição de linhagens filogenéticas observada ao longo do gradiente altitudinal estudado se repete em outros locais, para que então possam ser feitas previsões de como os ecossistemas florestais tanto de Serra da Mantiqueira como da Mata

Atlântica como um todo serão afetados diante de um cenário de mudanças climáticas globais, e se existe possibilidade de extinção de linhagens filogenéticas.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001 que apoiou a realização do presente trabalho através da concessão da bolsa de doutorado para Ravi Fernandes Mariano, Carolina Njaime Mendes e Cléber Rodrigo de Souza, e através da bolsa de mestrado para Aloysio Souza de Moura, e pela bolsa de pós-doutorado para Vanessa Leite Rezende. Agradecimentos também ao Instituto Alto-Montana da Serra Fina pelo apoio na coleta de dados, e a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG), ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ), a Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza, e ao Fundo de Recuperação, Proteção e Desenvolvimento Sustentável das Bacias Hidrográficas do Estado de Minas Gerais (Fhidro) pelo financiamento do trabalho.

REFERÊNCIAS

- APG. ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 181, n. 1, p. 1-20, 2016.
- CADOTTE, M. W. et al. Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 13, n. 1, p. 96-105, 2010.
- CADOTTE, M. W.; CARDINALE, B. J.; OAKLEY, T. H. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 105, n. 44, p. 17012-17017, 2008.
- CALLAWAY, R. M. et al. Positive interactions among alpine plants increase with stress. **Nature**, London, v. 417, n. 6891, p. 844-848, 2002.
- CAVENDER-BARES, J.; KEEN, A.; MILES, B. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. **Ecology**, Hoboken, v. 87, Suppl. 7, p. S109-S122, 2006.
- CHASE, J. M. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 104, n. 44, p. 17430-17434, 2007.

- CHEN, I. C. et al. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. **Science**, Washington, v. 333, n. 6045, p. 1024-1026, 2011.
- COLWELL, R. K. et al. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. **Science**, Washington, v. 322, n. 5899, p. 258-261, 2008.
- CONDIT, R. et al. Beta-diversity in tropical forest trees. **Science**, Washington, v. 295, n. 5555, p. 666–669, 2002.
- DUARTE, L. D. S. et al. Phylobetadiversity among forest types in the Brazilian Atlantic Forest complex. **PloS One**, San Francisco, v. 9, n. 8, e105043, 2014.
- FAITH, D. P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. **Biological Conservation**, Oxon, v. 61, n. 1, p. 1-10, 1992.
- FOX, J. et al. **CAR**: Companion to applied regression. R package version 2.1-2. 2014. Disponível em: <<http://CRAN.R-project.org/package=car>>. Acesso em: 10 dez. 2018.
- FUKAMI, T.; WARDLE, D. A. Long-term ecological dynamics: reciprocal insights from natural and anthropogenic gradients. **Proceedings of the Royal Society of London B - Biological Sciences**, London, v. 272, n. 1577, p. 2105-2115, 2005.
- GALINDO-LEAL, C.; CÂMARA, I. G. Atlantic forest hotspot status: an overview. In: _____. **The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook**. 1. ed. Washington: Island Press, 2003. p. 3-11.
- GASTAUER, M.; MEIRA NETO, J. A. A. Updated angiosperm family tree for analyzing phylogenetic diversity and community structure. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 31, n. 2, p. 191-198, 2017.
- GUY, C. L. Freezing tolerance of plants: current understanding and selected emerging concepts. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 81, n. 12, p. 1216-1223, 2003.
- HILLEBRAND, H.; BENNETT, D. M.; CADOTTE, M. W. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. **Ecology**, Hoboken, v. 89, n. 6, p. 1510-1520, 2008.
- HOCH, G.; KÖRNER, C. Global patterns of mobile carbon stores in trees at the high-elevation tree line. **Global Ecology and Biogeography**, Oxon, v. 21, n. 8, p. 861-871, 2012.
- HOMEIER, J. et al. Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. **Biotropica**, Hoboken, v. 42, n. 2, p. 140-148, 2010.
- HONORIO-CORONADO, E. N. et al. Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities. **Diversity and Distributions**, Hoboken, v. 21, n. 11, p. 1295-1307, 2015.
- HUBBELL, S. P. **The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography**. 1. ed. Princeton: Princeton University Press, 2001. 392 p.

HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, Woodbury, v. 22, p. 415-427, 1957.

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**: Sistema fitogeográfico. Inventário das formações florestais e campestres. Técnicas e manejo de coleções botânicas. Procedimentos para mapeamentos. 2. ed., rev. e ampl. Rio de Janeiro: IBGE, 2012. 275 p.

JIN, L. S.; CADOTTE, M. W.; FORTIN, M. J. Phylogenetic turnover patterns consistent with niche conservatism in montane plant species. **Journal of Ecology**, Hoboken, v. 103, n. 3, p. 742-749, 2015.

JUMP, A. S.; MÁTYÁS, C.; PEÑUELAS, J. The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. **Trends in Ecology & Evolution**, London, v. 24, n. 12, p. 694-701, 2009.

KASSAMBARA, A.; MUNDT, F. **Factoextra**: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package version 3.5.2. 2017. Disponível em: <<http://www.CRAN.Rproject.org/package=vegan>>. Acesso em: 25 nov. 2018.

KEMBEL, S. W. et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, Oxford, v. 26, n. 11, p. 1463-1464, 2010.

KÖRNER, C. The use of 'altitude' in ecological research. **Trends in Ecology & Evolution**, London, v. 22, n. 11, p. 569-574, 2007.

LE SAOUT, S. et al. Protected areas and effective biodiversity conservation. **Science**, Washington, v. 342, n. 6160, p. 803-805, 2013.

LENOIR, J. et al. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. **Science**, Washington, v. 320, n. 5884, p. 1768-1771, 2008.

LENTH, R. V. Least-Squares Means: The R Package lsmeans. **Journal of Statistical Software**, Los Angeles, v. 69, n. 1, p. 1-33, 2016.

LOARIE, S. R. et al. The velocity of climate change. **Nature**, London, v. 462, n. 7276, p. 1052-1055, 2009.

MAECHLER, M. et al. **Cluster**: "Finding Groups in Data" - Cluster Analysis Extended. R package version 2.0.5. 2016. Disponível em: <<https://CRAN.Rproject.org/package=cluster>>. Acesso em: 30 ago. 2018.

MCCAIN, C. M. Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. **Global Ecology and Biogeography**, Oxon, v. 16, n. 1, p. 1-13, 2007.

MCCAIN, C. M.; COLWELL, R. K. Assessing the threat to montane biodiversity from discordant shifts in temperature and precipitation in a changing climate. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 14, n. 12, p. 1236-1245, 2011.

- MITTERMEIER, R. A. et al. **Hotspots revisited**: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. Mexico City: CEMEX, 2004. 392 p.
- MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, London, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.
- OKSANEN, J. et al. **Vegan**: Community Ecology Package. R package version 2.4-2. 2017. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/package=vegan>>. Acesso em: 19 dez. 2018.
- OVALLE-RIVERA, O. et al. Projected shifts in *Coffea arabica* suitability among major global producing regions due to climate change. **PLoS One**, San Francisco, v. 10, n. 4, e124155, 2015.
- PANE, E.; PEREIRA, S. Y. As fontes em Itamonte, sul de Minas Gerais – uma contribuição para o entendimento das relações entre água superficial e subterrânea. **Águas Subterrâneas**, São Paulo, v. 19, n. 1, p. 1-14, 2005.
- PARMESAN, C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 37, n. 1, p. 637-669, 2006.
- PARMESAN, C.; YOHE, G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. **Nature**, London, v. 421, n. 6918, p. 37-42, 2003.
- PAUCHARD, A. et al. Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. **Frontiers in Ecology and the Environment**, Hoboken, v. 7, n. 9, p. 479-486, 2009.
- PAVOINE, S. A guide through a family of phylogenetic dissimilarity measures among sites. **Oikos**, Hoboken, v. 125, n. 12, p. 1719-1732, 2016.
- PAVOINE, S. **Adiv**: Analysis of diversity. R package version 1.2-2. 2018. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/package=adiv>>. Acesso em: 2 jan. 2019.
- PINHEIRO, J. et al. **Nlme**: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-128. 2016. Disponível em: <<http://www.CRAN.R-project.org/package=nlme>>. Acesso em: 13 out. 2018.
- PONTARA, V. et al. Evolutionary history of campo rupestre: an approach for conservation of woody plant communities. **Biodiversity and Conservation**, Dordrecht, v. 27, n. 11, p. 2877-2896, 2018.
- POUNDS, J. A.; FOGDEN, M. P. L; CAMPBELL, J. H. Biological response to climate change on a tropical mountain. **Nature**, London, v. 398, n. 6728, p. 611-615, 1999.
- QIAN, H.; HAO, Z.; ZHANG, J. Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. **Journal of Plant Ecology**, Oxford, v. 7, n. 2, p. 154-165, 2014.
- QIAN, H.; RICKLEFS, R. E. A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 10, n. 8, p. 737-744, 2007.

QIAN, H.; RICKLEFS, R. E. Disentangling the effects of geographic distance and environmental dissimilarity on global patterns of species turnover. **Global Ecology and Biogeography**, Oxon, v. 21, n. 3, p. 341-351, 2012.

QIAN, H.; SWENSON, N. G.; ZHANG, J. Phylogenetic beta diversity of angiosperms in North America. **Global Ecology and Biogeography**, Oxon, v. 22, n. 10, p. 1152-1161, 2013.

QUAGGIO, J. A. **Acidez e calagem em solos tropicais**. 1. ed. Campinas: Instituto Agronômico, 2000. 111 p.

R Core Team. **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2018. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>. Acesso em: 8 ago. 2018.

RAHBEK, C. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 8, n. 2, p. 224-239, 2005.

RAICH, J. W.; RUSSELL, A. E.; VITOUSEK, P. M. Primary productivity and ecosystem development along an elevational gradient on Mauna Loa, Hawaii. **Ecology**, Hoboken, v. 78, n. 3, p. 707-721, 1997.

REFLORA. **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. 2018. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>>. Acesso em: 15 dez. 2018.

RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, Oxon, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009.

SANDERS, N. J. et al. Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. **Global Ecology and Biogeography**, Oxon, v. 16, n. 5, p. 640-649, 2007.

SEGOVIA, R. A.; ARMESTO, J. J. The Gondwanan legacy in South American biogeography. **Journal of Biogeography**, Hoboken, v. 42, n. 2, p. 209-217, 2015.

STOCKER, T. et al. **Climate change 2013: the physical science basis**. Working Group I contribution to the Fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013. 1535 p.

SUNDQVIST, M. K.; SANDERS, N. J.; WARDLE, D. A. Community and ecosystem responses to elevational gradients: processes, mechanisms, and insights for global change. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 44, p. 261-280, 2013.

SWENSON, N. G. et al. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. **Ecology**, Hoboken, v. 93, Suppl. 8, p. S112-S125, 2012.

SWENSON, N. G. Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. **PloS One**, San Francisco, v. 6, n. 6, e21264, 2011.

WANG, X. et al. Mechanisms underlying local functional and phylogenetic beta diversity in two temperate forests. **Ecology**, Hoboken, v. 96, n. 4, p. 1062-1073, 2015.

WEBB, C. O. et al. Phylogenetic and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 3, n. 1, p. 475-505, 2002.

WEBB, C. O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **The American Naturalist**, Chicago, v. 156, n. 2, p. 145-155, 2000.

WIENS, J. J. et al. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 13, n. 10, p. 1310-1324, 2010.

WIENS, J. J. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. **Evolution**, Hoboken, v. 58, n. 1, p. 193-197, 2004.

WILLIS, C. G. et al. Phylogenetic community structure in Minnesota oak savanna is influenced by spatial extent and environmental variation. **Ecography**, Hoboken, v. 33, n. 3, p. 565-577, 2010.

WILSON, R. J. et al. An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. **Global Change Biology**, Oxon, v. 13, n. 9, p. 1873-1887, 2007.

XU, J. et al. Using phylogeny and functional traits for assessing community assembly along environmental gradients: a deterministic process driven by elevation. **Ecology and Evolution**, Hoboken, v. 7, n. 14, p. 5056-5069, 2017.

ZHANG, J. L. et al. Phylogenetic beta diversity in tropical forests: implications for the roles of geographical and environmental distance. **Journal of Systematics and Evolution**, Beijing, v. 51, n. 1, p. 71-85, 2013.

ARTIGO 2 – ESTRUTURA ARBÓREA E FILOGENÉTICA DE FLORESTAS TROPICAIS MONTANAS NEBULARES AO LONGO DE UM GRADIENTE ALTITUDINAL NA SERRA DA MANTIQUEIRA, BRASIL

Norma NBR 6022 (ABNT 2003)

RESUMO

As florestas tropicais montanas nebulares (FTMN), apesar de exercerem serviços ambientais essenciais, como por exemplo a captação e infiltração de água, e por abrigarem uma elevada biodiversidade, sofrem diversas ameaças, dentre elas, os efeitos das mudanças climáticas. No Brasil, as florestas nebulares já foram reduzidas a menos da metade de sua extensão original, e a Serra da Mantiqueira (SdM), situada no sudeste do Brasil, abriga remanescentes desses ecossistemas. Esta cadeia montanhosa está entre as de maior relevância do mundo para a conservação da biodiversidade e apesar de já terem sido realizados estudos fitossociológicos em FTMNs dessa serra, estudos que avaliam a estrutura filogenética, e os mecanismos que provocam mudanças na composição e estrutura dessas comunidades ainda são inexistentes na literatura. Diante desse contexto, o presente trabalho teve o objetivo de avaliar como a altitude influencia a estrutura arbórea e filogenética de Florestas Tropicais Montanas Nebulares da Serra da Mantiqueira. Para isto foi avaliada a estrutura arbórea e a estrutura filogenética da comunidade arbórea de nove áreas de FTMN ao longo de um gradiente altitudinal na Serra da Mantiqueira. Os resultados mostraram que a altitude influenciou a riqueza de espécies e a estrutura filogenética dessas comunidades, havendo um aumento de agrupamento filogenético com a altitude. Esse agrupamento filogenético indica que filtros ambientais são os fatores preponderantes na determinação da composição de espécies dessas comunidades. Apesar da importância dessas florestas, essas estão em perigo perante as mudanças climáticas devido à pequena variação filogenética de suas comunidades arbóreas, principalmente as situadas nos topos de montanha devido à falta de locais de maior altitude para migrarem. O presente estudo mostra a fragilidade desses ecossistemas montanos, indicando a necessidade de esforços para melhor conhecê-los e, assim, melhor conservá-los.

Palavras-chave: Floresta Altomontana. Mata Atlântica. Ecologia florestal. Conservação.

INTRODUÇÃO

Florestas tropicais montanas nebulares (FTMN) são comunidades com diferentes estruturas e composição florística, caracterizadas por estarem cobertas por nuvens no nível da vegetação em uma parte do ano ou o ano todo (HAMILTON; JUVIK; SCATENA, 2012). Essas florestas possuem um papel importante na captação de água devido ao contato constante da superfície vegetal com nuvens e baixas perdas por evaporação, promovendo infiltração de água no solo através da chamada chuva oculta (BRUIJNZEEL; EUGSTER; BURKARD, 2005). As FTMN também influenciam a qualidade da água ao reduzir o carreamento de partículas de solo para rios através da diminuição de processos erosivos e deslizamentos (BRUIJNZEEL; PROCTOR, 1995). Além disso, possuem táxons típicos desses ambientes (BERTONCELLO et al., 2011; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000), altos níveis de endemismo (BRUIJNZEEL et al., 2011; LUNA-VEGA et al., 2001; STADTMÜLLER, 1987) e espécies ameaçadas (BUBB et al., 2004).

As FTMN são reconhecidas como um dos ecossistemas mais ameaçados do mundo (BUBB et al., 2004; PONCE-REYES et al., 2012; SCATENA et al., 2011), e as mudanças climáticas constituem uma das principais ameaças (MARTIN; BELLINGHAM, 2016; OLIVEIRA et al., 2014; ROJAS-SOTO; SOSA; ORNELAS, 2012; STILL; FOSTER; SCHNEIDER, 1999). Modelos preveem um aumento na temperatura da superfície terrestre (STOCKER et al., 2013) e, como consequência, um aumento na altura de formação de nuvens, diminuição da frequência de nevoeiros próximos ao solo e maiores taxas de evapotranspiração em regiões montanas tropicais, podendo assim provocar mudanças na faixa altitudinal de ocorrência das FTMN para áreas mais elevadas (STILL; FOSTER; SCHNEIDER, 1999) e promover mortalidade induzida pela seca em algumas espécies (OLIVEIRA et al., 2014). Já foi documentado que o aquecimento global promoveu o deslocamento de espécies montanha acima (CHEN et al., 2011; COLWELL et al., 2008), o que pode ocorrer em FTMN. Além disso, espécies típicas de altitudes menos elevadas podem se deslocar montanha acima, invadindo a atual área de distribuição desses ecossistemas (PAUCHARD et al., 2009; POUNDS; FOGDEN; CAMPBELL, 1999). Essas mudanças altitudinais poderão afetar a estrutura e composição desses ecossistemas em geral e ameaçá-los quando presentes nos topos de morro, por não haver possibilidade de deslocamento para altitudes superiores (COLWELL et al., 2008). Outras atividades que ameaçam as FTMN são desmatamento para lenha, conversão de áreas para agricultura (HAMILTON; JUVIK;

SCATENA, 1995), invasão de espécies exóticas e construção de estradas (SCATENA et al., 2011).

De acordo com modelos criados por Mulligan (2011), as florestas nebulares originalmente ocupavam 435.426 km² do território brasileiro, e já teria sido desmatado pouco mais da metade (264.942 km²) desses ecossistemas. Na região sudeste do Brasil, inseridas no domínio da Mata Atlântica, considerado um dos *hotspots* de biodiversidade (MITTERMEIER et al., 2004; MYERS et al., 2000), ocorrem florestas nebulares principalmente nas Serra do Mar e Serra da Mantiqueira (SdM). Essas duas cadeias montanhosas são cobertas por extensas florestas e podem ser muito úteis para o estudo de gradientes altitudinais. A SdM, considerada a oitava área mais insubstituível do mundo devido à sua elevada biodiversidade e presença de espécies ameaçadas e endêmicas (LE SAOUT et al., 2013), é uma cadeia montanhosa de grande heterogeneidade ambiental onde as FTMN podem ocorrer a partir dos 1100 metros de altitude (POMPEU et al., 2014).

Gradientes altitudinais são laboratórios naturais devido às variações das condições ambientais que ocorrem em curtas distâncias geográficas (SUNDQVIST; SANDERS; WARDLE, 2013). Com o aumento da altitude existe um padrão de diminuição da temperatura e da pressão atmosférica, e aumento de radiação solar. Outros fatores que podem mudar com variações na altitude são precipitação, condições edáficas, velocidade dos ventos, e histórico de distúrbio (KÖRNER, 2007). Trabalhos prévios avaliaram os efeitos da altitude sobre a estrutura arbórea de florestas tropicais e foi registrado padrão predominante de diminuição da riqueza de espécies, devido ao filtro ambiental relacionado a diminuição da temperatura, e de padrão predominante de aumento da densidade de árvores com a elevação, enquanto parece não existir um padrão definido de variação na área basal com a elevação (ALVES et al., 2010; HOMEIER et al., 2010; LIEBERMAN et al., 1996; RAICH; RUSSELL; VITOUSEK, 1997; VÁZQUES; GIVNISH, 1998; WAIDE; ZIMMERMAN; SCATENA, 1998). Trabalhos anteriores também avaliaram a influência da altitude sobre a estrutura filogenética da comunidade de árvores em florestas tropicais e mostraram resultados contrastantes em relação a tendência de agrupamento ou dispersão filogenética com a elevação (CULMSEE; LEUSCHNER, 2013; GONZÁLEZ-CARO et al., 2014; QIAN; HAO; ZHANG, 2014; QIAN; RICKLEFS, 2016). Partindo do pressuposto que ocorre conservadorismo de nicho, o agrupamento filogenético de espécies coocorrentes indica que filtros ambientais predominam na estruturação da comunidade, e a dispersão filogenética indica que interações bióticas são o fator predominante na estruturação da comunidade (WEBB et al., 2002). Apesar desses trabalhos anteriores, são escassos trabalhos que avaliaram a estrutura arbórea (ALVES et al.,

2010) e a estrutura filogenética ao longo de gradientes altitudinais em florestas do domínio da Floresta Atlântica e em áreas de FTMN.

Os índices de diversidade, obtidos a partir da composição e estrutura de comunidades, há tempos vêm sendo utilizados como ferramenta base para a elaboração de políticas de conservação. Porém, tais índices falham por não considerarem a evolução e diversidade de linhagens de comunidades. Com o surgimento de análises que avaliam a estrutura filogenética de comunidades (FAITH, 1992; WEBB et al., 2002; WEBB, 2000), essas análises tornaram-se ferramentas complementares para o entendimento dos processos que estruturam comunidades. A diversidade de espécies e a diversidade filogenética devem então ser utilizadas conjuntamente para promover bases mais sólidas para a conservação de ecossistemas.

Diante deste contexto, existe a necessidade de serem realizados mais estudos no intuito de conhecer melhor as influências da altitude sobre as comunidades arbóreas tropicais, e mais especificamente sobre as comunidades do domínio da Mata Atlântica e sobre áreas de FTMN, através da avaliação de seus padrões de estrutura arbórea e filogenética e seus fatores determinantes, buscando avaliar os processos que estruturam comunidades e as consequências das ameaças acima citadas.

Este trabalho tem o objetivo de avaliar como a altitude influencia a estrutura arbórea e filogenética de Florestas Tropicais Montanas Nebulares da Serra da Mantiqueira. É esperado que a estrutura arbórea não correlacione-se com a elevação devido a diferenças no histórico de perturbação e nas condições ambientais das áreas em decorrência da alta heterogeneidade ambiental da SdM. Também espera-se que haja diminuição da riqueza de espécies e um aumento no agrupamento filogenético com o aumento de altitude devido aos filtros ambientais impostos pela diminuição de temperatura, o que permite que apenas um número reduzido de espécies e linhagens filogenéticas adaptadas as baixas temperatura coexistam.

Assim, o presente trabalho avaliou a estrutura arbórea e filogenética da comunidade arbórea de nove áreas de FTMN dispostas ao longo de um gradiente altitudinal (1210 m a 2320 m) na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil. Para conhecimento, apenas dois trabalhos avaliaram a composição e estrutura de comunidades arbóreas do domínio da Mata Atlântica em altitudes superiores a 2000 m (MEIRELES; SHEPHERD, 2015; POMPEU, 2011), sendo este o terceiro trabalho a abordar florestas situadas em elevadas altitudes neste domínio vegetacional.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

A Serra da Mantiqueira (SdM) corresponde a uma cadeia montanhosa localizada no sudeste do Brasil e se estende pelos estados de Minas Gerais, São Paulo e Rio de Janeiro. Além de possuir elevada biodiversidade, sua importância decorre também de numerosas nascentes que ela abriga, incluindo as nascentes de rios que abastecem as populosas regiões do Vale do Paraíba e Sul de Minas Gerais, dentre estes o Rio Paraíba do Sul, Rio Grande e Rio Verde.

Para a realização desse trabalho foram selecionadas sete áreas de FTMN da SdM onde já foram realizados estudos fitossociológicos publicados na forma de artigos. Com o intuito de contemplar o gradiente altitudinal de modo que não houvesse grandes intervalos em relação às altitudes das áreas, foram adicionadas mais duas FTMN. Uma situada no município de Camanducaia, a 1600 m de altitude, que já havia sido levantada e cujos dados ainda não foram publicados, e outra situada no município de Itamonte, a 2100 m de altitude, onde foi realizado o levantamento da comunidade arbórea de todas as árvores com circunferência a altura do peito (CAP) maior ou igual que 15,7 cm. Ribeiro, Santana e Carvalho (2018) também avaliaram áreas de FTMN na SdM, porém não apresentaram dados de estrutura para cada uma das comunidades amostradas por eles, apresentando apenas os valores médios desses dados para o total de comunidades, sendo esta a razão dessas comunidades não terem sido incluídas nas análises deste artigo. As nove áreas utilizadas do presente trabalho encontram-se em áreas protegidas na forma de unidades de conservação de uso sustentável da categoria Área de Proteção Ambiental (APA), chamadas APA Serra da Mantiqueira e APA Fernão Dias. As FTMN, suas altitudes e coordenadas geográficas, o número de árvores amostradas e o critério de inclusão utilizado pelos trabalhos que as avaliaram são apresentados na Tabela 1 e na Figura 1.

Tabela 1 – Áreas de floresta tropical montana nebular situadas na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil, utilizadas no presente estudo.

Área	Sigla	Altitude (m)	Critério de inclusão	N	Coordenadas Geográficas	Referência
Bocaína de Minas	BM	1210-1360	$CAP \geq 15.7$ cm	2574	22°13'03"S 44°32'27"O	Carvalho et al. (2005)
Camanducaia 1	CAM1	1900	$CAP \geq 15$ cm	1501	22°42'39"S 45°55'54"O	França e Stehmann (2004)
Camanducaia 2	CAM2	1601	$CAP \geq 15.7$ cm	1818	22°46'41"S 45°57'40"O	Dados não publicados
Itamonte 1	ITA1	2100	$CAP \geq 15.7$ cm	597	22°22'32"S 44°49'04"O	Presente estudo
Itamonte 2	ITA2	1900	$CAP \geq 15.7$ cm	1250	22°22'39"S 44°48'55"O	Pompeu et al. (2014)
Monte Verde	MV	1820-1940	$CAP \geq 15$ cm	1191	22°51'S 46°02'O	Meireles et al. (2008)
Serra Fina - FO	SFFO	2320	$CAP \geq 15$ cm	316	22°25'57"S 44°53'24"O	Meireles e Sheperd (2015)
Serra Fina - MN	SFMN	2280	$CAP \geq 15$ cm	197	22°25'45"S 44°52'46"O	Meireles e Sheperd (2015)
Serra Fina - VP	SFVP	2320	$CAP \geq 15$ cm	191	22°25'57"S 44°53'24"O	Meireles e Sheperd (2015)

N = Número de árvores amostradas.

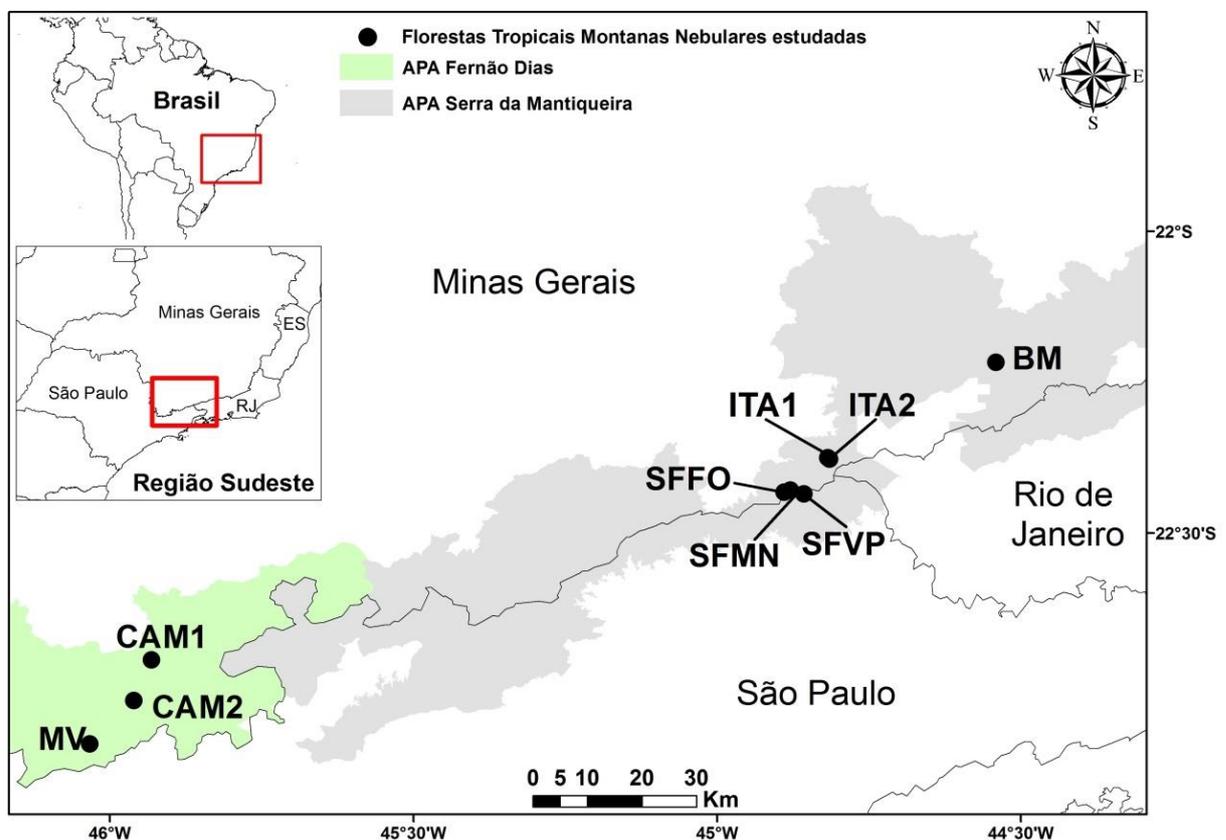


Figura 1 – Localização geográfica das áreas de floresta tropical montana nebular situadas na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil, usadas nesse estudo.

O clima das áreas do estudo é do tipo Cwb, tropical de altitude com invernos secos e verões brandos e chuvosos, de acordo com a classificação de Köppen. As médias de temperatura no mês mais quente do ano são menores que 17,3°C e do mês mais frio maiores que 12,7°C. A precipitação é primariamente concentrada de novembro a fevereiro, com médias excedendo 230 mm mensais (SÁ JÚNIOR et al., 2012).

Levantamento da comunidade arbórea de ITA1

Para o levantamento florestal de ITA1 foram amostradas 15 parcelas de 400 m² (10x40 m), totalizando 0,6 ha, onde todas as árvores vivas com circunferência à altura do peito (CAP) maiores ou iguais a 15,7 cm tiveram seus CAP medidos. Nos casos em que os indivíduos perfilharam acima do solo e abaixo da altura do peito (1,30 m da superfície do solo), estes foram medidos logo abaixo da bifurcação, e indivíduos bifurcados abaixo de 1,30 m tiveram todos os fustes medidos, sendo a CAP total determinada pela raiz quadrada do somatório dos quadrados das circunferências de todos os fustes. A identificação das espécies foi realizada por especialistas e por consulta a herbários e à literatura especializada. O nome das espécies foi padronizado de acordo a base de dados REFLORA (2018). O sistema de classificação adotado para as famílias botânicas foi o Angiosperm Phylogeny Group IV (APG IV, 2016).

Análises de dados

Descrição de ITA1

A estrutura horizontal da comunidade arbórea foi descrita de acordo com Mueller-Dombois e Ellenberg (2003), sendo obtidas a densidade absoluta (DA) e a dominância absoluta (DoA). Foi elaborada uma curva de rarefação a partir de dados de abundância de espécies, com os respectivos intervalos de confiança a 95% de probabilidade, em função do número de indivíduos e utilizando-se 100 simulações, para permitir a comparação da riqueza de espécies entre comunidades com esforços amostrais distintos (GOTELLI; COLWELL, 2011). Para isto nós utilizamos o software EstimateS versão 9.1 (COLWELL, 2016).

Estrutura arbórea das FTMN

Foram verificadas quais as famílias e gêneros mais ricos em espécies dentre as FTMN avaliadas, e também a presença de espécies ameaçadas de extinção. Foram realizadas

comparações dos parâmetros fitossociológicos das FTMN (Tabela 1). Foram verificadas as relações da altitude com riqueza de espécies, dominância absoluta e densidade absoluta. Para isso foram realizadas análises através de Modelos Lineares Generalizados (GLM) usando as variáveis citadas separadamente como variável resposta e altitude (contínua) como variável explicativa, utilizando *gaussian* como família de distribuição de resíduos e *identity* como função de ligação. Os modelos obtidos foram ainda comparados a um modelo nulo, utilizando o AICc (critério de informação de Akaike de segunda ordem) como critério para seleção (BURNHAM; ANDERSON; HUYVAERT, 2011). Devido às diferenças no esforço amostral de cada área, para avaliar as relações entre riqueza e altitude, foi obtida a riqueza estimada por rarefação para cada uma das áreas considerando a menor intensidade amostral como base, para posteriormente ser avaliado se esta variável varia significativamente com a variação de altitude. A estimação da riqueza foi realizada pela função *rarefy* do pacote *vegan* versão 2.4 (OKSANEN et al., 2017) no Software Estatístico R versão 3.5.1 (2018).

Foi realizada uma análise de correspondência destendenciada (DCA) (TER BRAAK, 1988) envolvendo as 9 FTMN da SdM. A análise foi feita a partir de uma matriz de dados de abundância de espécies, através do pacote *vegan* (OKSANEN et al., 2017) no Software Estatístico R versão 3.5.1 (2018). A matriz foi devidamente transformada pela expressão $\ln(A + 1)$, onde A representa a abundância de indivíduos (TER BRAAK, 1995). Para as análises, os nomes das espécies do banco de dados utilizado nesse estudo foi padronizado de acordo com a base de dados REFLORA (2018) e o sistema de classificação adotado para as famílias botânicas foi o Angiosperm Phylogeny Group IV (APG IV, 2016).

Filogenia das FTMN

As FTMN da SdM tiveram suas estruturas filogenéticas analisadas através do software PHYLOCOM versão 4.2. A árvore filogenética foi criada com a utilização da superárvore R20160415.new (GASTAUER; MEIRA-NETO, 2017). Nessa árvore todas as espécies amostradas foram inseridas com a função *phylomatic*. Uma filogenia ultramétrica incluindo comprimento dos ramos em milhões de anos foi obtida usando *bladj* no PHYLOCOM.

Utilizou-se a filogenia do PHYLOCOM, que inclui todas as famílias do banco de dados do presente trabalho, para calcular seis métricas que avaliam a história evolutiva das comunidades: diversidade filogenética (PD), que corresponde ao comprimento total dos ramos filogenéticos para cada espécie das comunidades (FAITH, 1992); distância filogenética média dos pares de espécies em relação ao comprimento dos ramos (MPD-*Mean Pairwise Distance*;

WEBB et al., 2002; WEBB, 2000); distância média dos táxons mais próximos (MNTD-*Mean Nearest Taxon Distance*; WEBB et al., 2002; WEBB, 2000); e suas métricas equivalentes padronizadas para a riqueza de espécies (ses.PD, ses.MPD, e ses.MNTD). A padronização dessas últimas três métricas para cada comunidade foi realizada por sorteio aleatório do mesmo número de espécies da filogenia, repetindo-se isso 1000 vezes, calculando a PD, MPD, e MNTD para cada aleatorização. Para isso foi considerada a diferença entre o valor observado dessas três métricas e a média dos valores aleatórios, dividindo essas diferenças pelo desvio padrão das aleatorizações. Todas as métricas filogenéticas foram calculadas através do pacote *picante* (KEMBEL et al., 2010) no Software Estatístico R versão 3.5.1. Essas métricas derivadas representam os efeitos padronizados para a riqueza de espécies. As métricas ses.MPD e ses.MNTD são equivalentes e inversas aos índices NRI e NTI de Webb (2000) e podem detectar o agrupamento ou a dispersão filogenética (HONORIO CORONADO et al., 2015). Considerando que há conservadorismo de nicho filogenético, se os valores destas métricas forem negativos, pode-se considerar que as comunidades são filogeneticamente agrupadas, e se os valores forem positivos, pode ser considerado que as comunidades são sobredispersas.

De posse das métricas, avaliou-se se cada uma delas (ses.PD, ses.MPD e ses.MNTD) variam significativamente com a altitude, utilizando modelos lineares generalizados (GLM). Também foi utilizada família *gaussian* e função de ligação *identity*, assim como foram seguidos os mesmos critérios de seleção de modelos e os pressupostos de homocedasticidade e normalidade dos resíduos.

Para verificar as relações filogenéticas entre as nove FTMN foi utilizada a função *evopcahellinger*, que realiza uma adaptação da Análise de Componentes Principais (PCA) para a análise de padrões de diversidade filogenética em comunidades de espécies: a análise de componentes principais evolutivos baseada na distância de Hellinger ($\text{evoPCA}_{\text{Hellinger}}$) (PAVOINE, 2016). Nessa análise as áreas são posicionadas nos eixos de acordo com suas composições filogenéticas (ver PAVOINE, 2016). Essa análise foi realizada através do pacote *adiv* (PAVOINE, 2018) no Software Estatístico R versão 3.5.1 (2018).

RESULTADOS

Levantamento de ITA1

Na floresta estudada foram amostradas no total 597 indivíduos, distribuídos em 25 famílias, 43 gêneros e 69 espécies. A curva de rarefação de espécies (Figura S1-material suplementar) mostrou uma tendência de alcançar a assíntota, indicando que a maioria das espécies da comunidade foi amostrada. A densidade média encontrada para as 15 parcelas amostradas foi de 995 indivíduos/ha, e a área basal foi de 28,36 m²/ha.

Estrutura arbórea das FTMN

Os dados compilados a partir das nove FTMN compreendem 62 famílias, 130 gêneros, 335 espécies e 9061 árvores. As famílias mais ricas em espécies são Myrtaceae (50 espécies), Lauraceae (31), Melastomataceae (23), Asteraceae (22), e Solanaceae (17). Os gêneros de maior riqueza são *Ocotea* (13 espécies); *Eugenia*, *Miconia* e *Solanum* (12); *Myrcia* (11); e *Ilex* e *Myrceugenia* (10). De acordo com o Centro Nacional de Conservação da Flora do Jardim Botânico do Rio de Janeiro (CNCFlora, 2012, atualização contínua), referência em informações sobre a flora brasileira, dentre as espécies das nove FTMN, seis estão ameaçadas de extinção (*Araucaria angustifolia*, *Couratari pyramidata*, *Myrceugenia brevipedicellata*, *Ocotea odorífera*, *Symplocos corymboclados* e *Symplocos itatiaiae*); dez espécies estão próximas de estarem ameaçadas (*Chrysophyllum viride*, *Maytenus boaria*, *Myrceugenia scutellata*, *Ocotea aciphylla*, *Ocotea puberula*, *Persea rufotomentosa*, *Rudgea triflora*, *Tachigali rugosa*, *Weinmannia organensis* e *Weinmannia paulliniifolia*); e três espécies estão vulneráveis a extinção (*Aiouea bracteata*, *Cedrela fissilis* e *Cedrela odorata*).

Comparados os parâmetros estruturais das FTMN da SdM verificou-se que riqueza, riqueza padronizada, e densidade variaram mais entre as áreas (Tabela 2), enquanto dominância absoluta apresentou menores variações. Analisando-se as relações entre os parâmetros das áreas e altitude, foi observada uma significativa diminuição de riqueza de espécies das áreas com o aumento da altitude ao nível de 5% de significância (Figura 2). Já os parâmetros estruturais dominância absoluta e densidade absoluta não apresentaram correlação significativa com a altitude.

Tabela 2 – Parâmetros estruturais de florestas tropicais montanas nebulares da Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil.

Áreas	R/Rest	DoA (m ² /ha)	Dens. (ind./ha)	Referências
Bocaina de Minas (BM)	158/62,9	33,3	2475	Carvalho et al. (2005)
Camanducaia 1 (CAM1)	58/35,9	48,1	2001	França e Stehmann (2004)
Camanducaia 2 (CAM2)	99/48,6	41,9	1818	Dados não publicados
Itamonte1 (ITA1)	69/25,9	28,4	995	Presente estudo
Itamonte2 (ITA2)	89/35	33	2083	Pompeu et al. (2014)
Monte Verde (MV)	64/35,9	37,7	3403	Meireles et al. (2008)
Serra Fina-VP (SFVP)	14/19,1	41,6	1910	Meireles e Shepherd (2015)
Serra Fina-FO (SFFO)	15/16	20,7	3160	Meireles e Shepherd (2015)
Serra Fina-MN (SFMN)	14/17,8	32	1970	Meireles e Shepherd (2015)
Média	64,4/33	35,2	2202	-
Desvio Padrão	34,9/11,8	6,3	540,7	-

R = riqueza de espécies amostradas, Rest = riqueza de espécies estimadas considerando a menor intensidade amostral como base, DoA = dominância absoluta, Dens. = densidade absoluta, ind. = indivíduos.

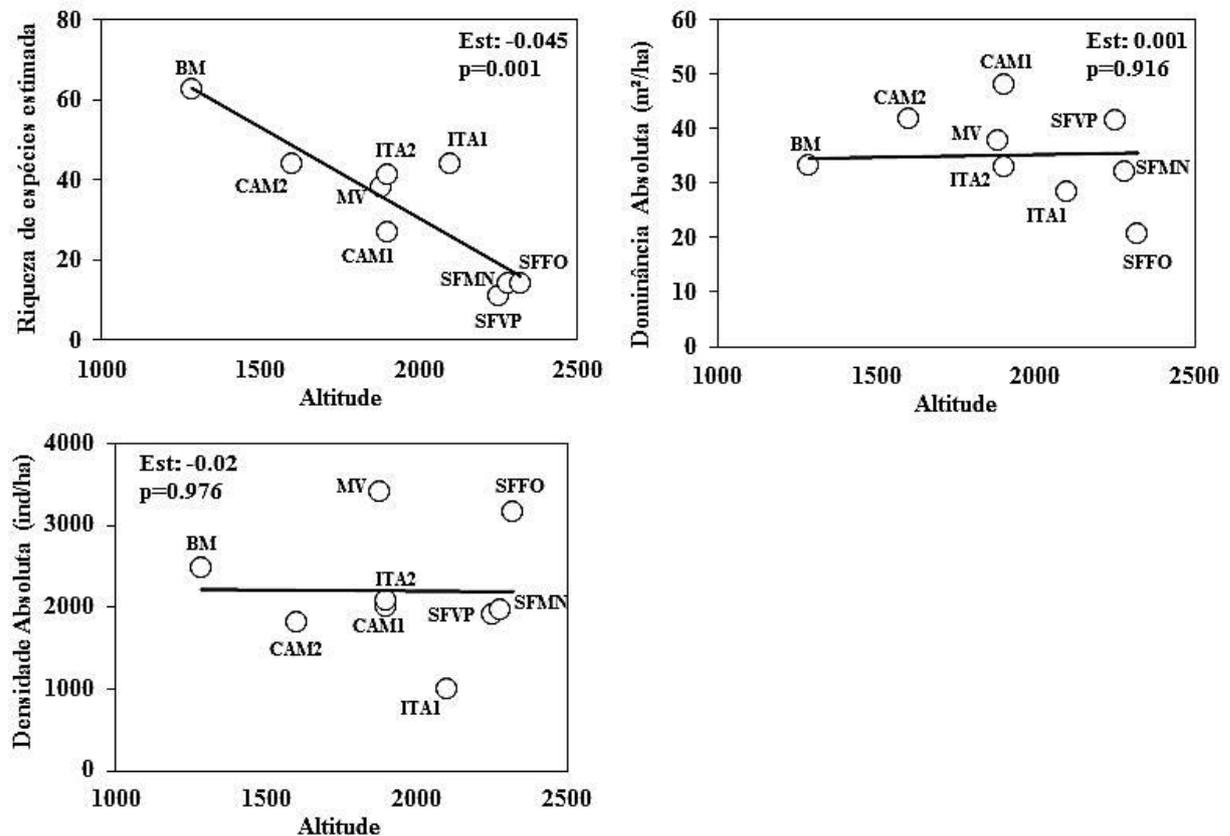


Figura 2 – Variação da riqueza estimada de espécies, dominância absoluta e densidade absoluta com altitude em nove florestas tropicais montanas nebulares situadas na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil. Est=Estimate.

A partir da DCA (Figura 3), verificou-se que o autovalor do primeiro eixo foi alto (0,83), o que indica que existe alta substituição de espécies entre as áreas ($>0,5$; *sensu* TER BRAAK, 1995). Neste primeiro eixo, em um dos extremos está a área de maior altitude (SFFO), e no outro extremo a área de menor altitude (BM). Houve uma ligeira tendência das florestas mais próximas geograficamente (ver Figura 1) se aproximarem nos dois primeiros eixos da análise. As florestas da Serra Fina (SFVP, SFFO e SFMN), apesar de próximas geograficamente das florestas de Itamonte (ITA1 e ITA2), no eixo 1 da análise estiveram mais próximas a MV e CAM1.

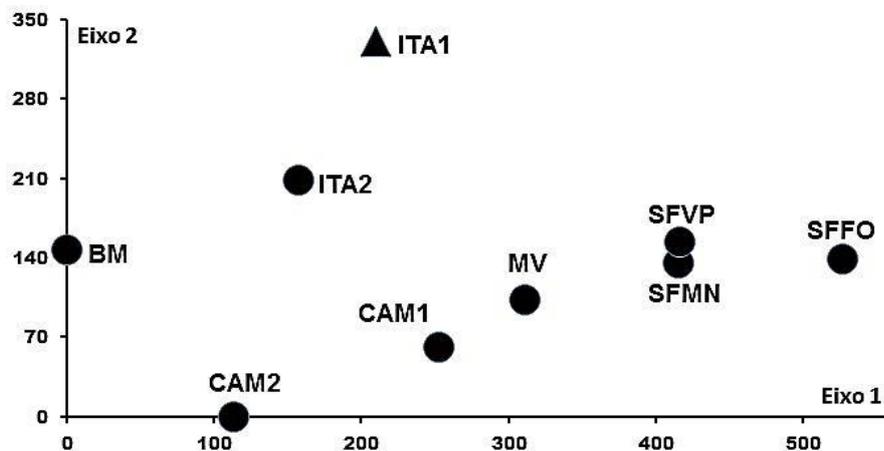


Figura 3 – Resultados gráficos dos dois primeiros eixos da análise de correspondência destendenciada (DCA) a partir de uma matriz de abundância de espécies amostradas em florestas tropicais montanas nebulares situadas na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil.

Filogenia das FTMN

A partir da $evoPCA_{\text{Hellinger}}$ (Figura 4), no eixo 1 foi observado que as áreas mais elevadas (SFVP, SFFO e SFMN) estão próximas entre si em um extremo do eixo, enquanto a área menos elevada (BM) está no extremo oposto do eixo. CAM1, CAM2 e MV, áreas de localização geográfica próxima, não formaram um grupo, pois apesar de CAM1 e MV estarem bem próximas nos eixos da análise, CAM2, que possui altitude inferior a essas duas áreas, distanciou-se. Apesar da proximidade geográfica, houve um distanciamento das áreas de Itamonte (ITA1 e ITA2), com ITA1 ficando mais próxima de MV e CAM1, e ITA2 ficando mais próxima de CAM2.

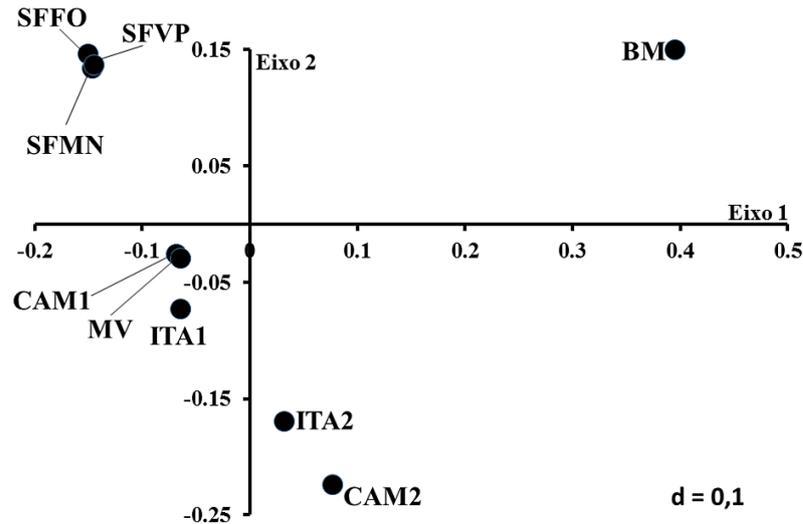


Figura 4 – Resultados gráficos dos dois primeiros eixos da evoPCA_{Hellinger} envolvendo nove florestas tropicais montanas nebulares situadas na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil.

Ao calcularmos as métricas filogenéticas PD, MPD e MNTD das nove FTMN da SdM, observamos que estas tiveram grande variação. Os valores das métricas estão apresentados na Tabela S1 (material suplementar).

Ao realizarmos os cálculos das métricas filogenéticas padronizadas (ses.PD, ses.MPD, e ses.MNTD), verificamos que também houve uma tendência significativa de diminuição dos valores dessas métricas com o aumento de altitude ao nível de 5 % de significância, assim como ocorreu com a riqueza de espécies (Figura 5). A maioria das áreas apresentou tendência ao padrão de agrupamento filogenético a partir das métricas ses.MPD (7 áreas) e ses.MNTD (5 áreas). BM, a comunidade mais rica em espécies, apresentou os maiores valores para os três parâmetros, com valores de ses.PD e ses.MPD muito superiores aos das demais FTMN. Esta foi a única comunidade que apresentou valores positivos para as três métricas padronizadas. ITA1, área com intermediária riqueza de espécies, e SFFO, que possui baixa riqueza de espécies em relação às demais áreas, apresentaram ambas os menores valores para as métricas padronizadas. SFVP, SFMN e SFFO, que possuem valores próximos de riqueza de espécies, apresentaram variação nos valores das métricas padronizadas (Figura 5).

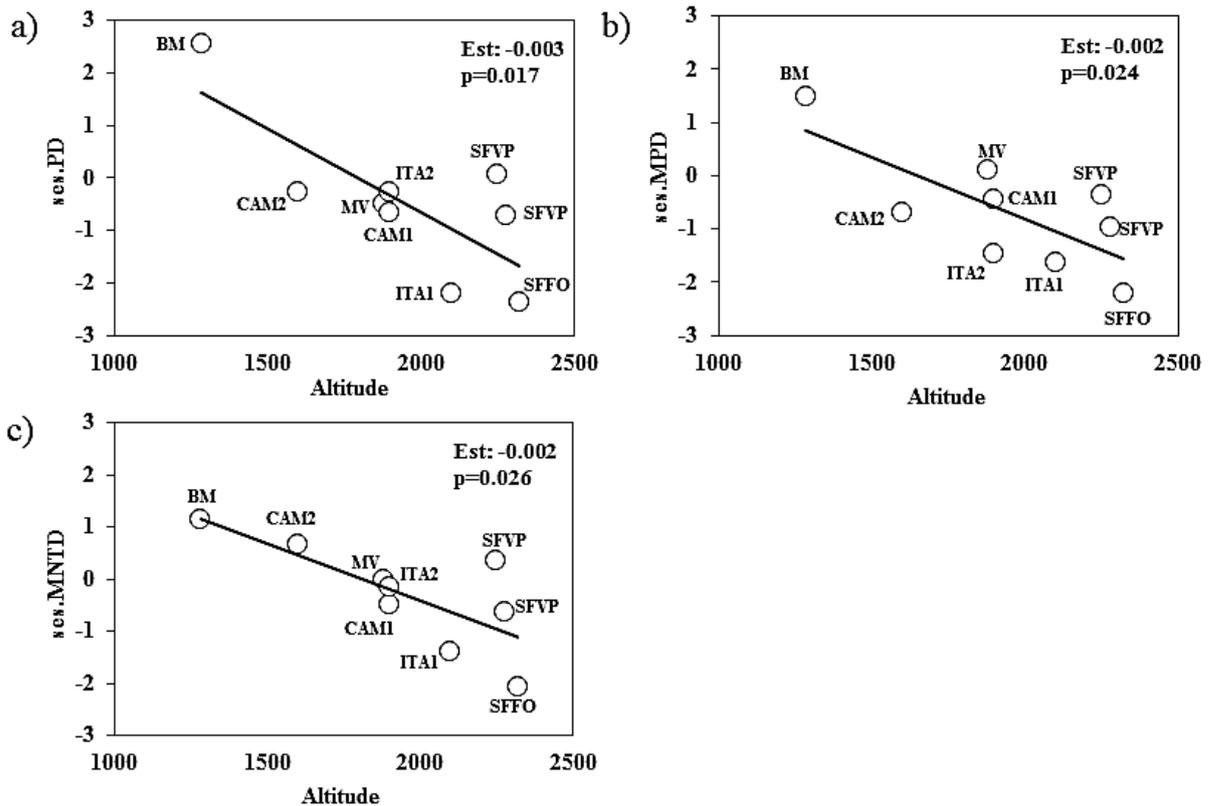


Figura 5 – Variação de ses.PD (a), ses.MPD (b), e ses.MNTD (c), com altitude, em nove florestas tropicais montanas nebulares situadas na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil.

DISCUSSÃO

Estrutura das FTMN da Serra da Mantiqueira

Dentre as famílias mais ricas em espécies das nove FTMN da SdM investigadas, Myrtaceae e Melastomataceae foram classificadas por Webster (1995) como típicas de florestas nebulares da região neotropical. Myrtaceae está entre as famílias mais importantes da região neotropical (SOARES-SILVA, 2000) e é considerada como a mais importante na Floresta Atlântica de baixa e alta altitude do sudeste do Brasil (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000). Fabaceae está presente quase que exclusivamente em BM, a área de menor altitude, não ocorrendo na maioria das demais FTMN devido aos fatores ambientais relacionados à elevação, corroborando Oliveira-Filho e Fontes (2000), que observaram um decréscimo do número de árvores dessa família relacionado ao aumento da altitude.

Dentre os gêneros mais representados, *Ilex*, e *Miconia* são indicadores de florestas nebulares neotropicais (WEBSTER, 1995). E, de acordo com Oliveira-Filho e Fontes (2000), os gêneros *Solanum*, *Miconia*, *Ilex*, *Myrceugenia* estão entre os mais ricos de Florestas

Ombrófilas de altitudes mais elevadas do domínio Atlântico do sudeste brasileiro. Nas FTMN foram encontrados táxons de clima temperado, tais como *Podocarpus*, *Drimys* e *Weinmannia*. Estudos recentes indicam a possibilidade de estes táxons serem oriundos de porções mais ao sul do continente e que haveriam migrado para o norte durante o fim do Plioceno (1,5-3.2 Ma) (SEGOVIA; ARMESTO, 2015).

O número de espécies arbóreas ameaçadas de extinção (6), próximas de estarem ameaçadas (10), e de vulneráveis à extinção (3) indica a importância dessas florestas da SdM para a conservação. Para assegurar a manutenção das populações e do habitat dessas espécies ameaçadas, as áreas onde elas se encontram, principalmente onde ocorrem as que estão na categoria de ameaçadas de extinção, devem ser prioritariamente protegidas através de unidades de conservação de proteção integral.

A variação da riqueza entre as FTMN teve forte influência da relação entre este parâmetro e as altitudes das áreas, onde o padrão encontrado de diminuição da riqueza com o aumento da altitude corrobora Gentry (1995), que observou diminuição da diversidade em florestas montanas mais elevadas, Lieberman et al. (1996) e Jankowski et al. (2012), que constataram diminuição da riqueza a partir de médias elevações em florestas tropicais, e Rahbek (2005), que afirma existir uma tendência de diminuição do número de espécies de variados táxons a partir de médias elevações. A temperatura e o efeito de área são os fatores mais importantes que afetam organismos ao longo de gradientes altitudinais (KÖRNER, 2007). Com o aumento da altitude, existe uma tendência de diminuição da temperatura (HOMEIER et al., 2010; MCCAIN, 2007; SANDERS et al., 2007) que age como um filtro ambiental para o estabelecimento das espécies. Além disso, a área disponível diminui, reduzindo oportunidades para a vida (GRYTNES; VETAAS, 2002; KÖRNER, 2000; RAHBEK, 1995). Acredita-se que variações na precipitação entre as áreas não tenham afetado significativamente a riqueza de espécies, pois estas estão distribuídas na mesma cadeia montanhosa, sob a mesma classificação climática (Cwb segundo a classificação de Köppen) (SÁ-JÚNIOR et al., 2012), e também considerando que esse fator ambiental é mais importante em gradientes altitudinais de locais de clima árido (KESSLER et al., 2011).

A falta de correlação da área basal e da densidade das FTMN com a elevação também foi encontrada por Lieberman et al. (1996). Na literatura são encontrados padrões contrastantes de variação desses parâmetros estruturais com a elevação. Raich, Russell e Vitousek (1997) e Homeier et al. (2010) encontraram diminuição da dominância com elevação, enquanto Vázquez e Givnish (1998) encontraram aumento, e Gould, González e Carrero Rivera (2006) encontraram maiores valores em médias elevações. Raich, Russell e

Vitousek (1997), Vázquez e Givnish (1998) e Waide, Zimmerman e Scatena (1998) encontraram um padrão de aumento da densidade com a elevação, enquanto Homeier et al. (2010) encontraram padrão de diminuição. Fatores ambientais que podem variar em pequena escala em regiões montanhosas, tais como face de exposição ao sol, declividade, histórico de perturbação, presença e persistência de nuvens, certamente determinaram as variações nestes parâmetros estruturais. Segundo Pompeu et al. (2014), a SdM é ambientalmente heterogênea, tornando difícil a padronização do comportamento das comunidades arbóreas. Afim de que sejam identificados padrões de variação desses parâmetros com elevação mais estudos devem ser realizados.

As influências da altitude foram confirmadas também pelas mudanças na abundância das espécies entre as áreas avaliadas, em que a altitude compreende um conjunto de fatores ambientais, tais como hidrologia, fertilidade do solo, temperatura, e exposição aos ventos, sendo esses difíceis de serem analisadas separadamente (HOMEIER et al., 2010). Também foi observado que a proximidade geográfica influenciou o posicionamento das áreas no gráfico, o que pode ser atribuído a fatores fitogeográficos. Apesar de trabalhos já terem avaliado as influências da altitude na vegetação (GOULD; GONZÁLEZ; CARRERO RIVERA, 2006; HEMP, 2006; QIAN et al., 2014; SUNDQVIST; SANDERS; WARDLE, 2013; SWENSON; ANGLADA-CORDERO; BARONE, 2006; VÁZQUEZ; GIVNISH, 1998; WANG et al., 2003), esses foram realizados em diferentes regiões e envolveram variados táxons. E, além disso, os mecanismos que causam mudanças na composição e estrutura vegetal com a elevação ainda são pouco compreendidos em florestas tropicais montanas, havendo a necessidade de serem realizados mais estudos que avaliem os efeitos do gradiente altitudinal nessas florestas.

As florestas da Mata Atlântica que ocupam altitudes mais elevadas, acima de dois mil metros de altitude, tiveram sua estrutura e composição pouco estudadas, sendo essas áreas negligenciadas por pesquisadores devido às dificuldades de acesso, havendo apenas dois estudos que abordaram de tal forma comunidades arbóreas acima desta altitude neste domínio vegetacional (MEIRELES; SHEPHERD, 2015; POMPEU, 2011). O presente trabalho, então, contribuiu para o conhecimento de comunidades arbóreas de elevadas altitudes da Mata Atlântica.

Filogenia das FTMN da Serra da Mantiqueira

O padrão de agrupamento filogenético encontrado na maioria das FTMN da SdM indica que filtros ambientais são os fatores determinantes na composição de espécies dessas comunidades. Esses filtros ambientais, já apresentados acima, estão relacionados à elevada altitude. Isso ocorre porque os traços ecológicos geralmente são conservados filogeneticamente, sendo esperado então que espécies mais próximas na filogenia possuam características ecológicas mais semelhantes. BM, área de menor altitude, onde os filtros ambientais relacionados a altitudes mais elevadas ocorrem com menor intensidade, foi a área que apresentou estrutura filogenética mais dispersa, indicando que as interações bióticas (competição, predação) são os principais fatores que definem a composição de espécies dessa comunidade (WEBB et al., 2002). Isso ocorre porque em espécies coocorrentes mais próximas na filogenia há maior sobreposição de nicho, o que leva a uma seleção de espécies mais distantes na filogenia ao longo dos processos evolutivos a partir das interações interespecíficas. Qian, Hao e Zhang (2014) também encontraram padrão de dispersão filogenética em comunidades arbóreas de menores elevações em um gradiente altitudinal.

Dentre as características das elevadas altitudes, acredita-se que as baixas temperaturas correspondam ao principal filtro ambiental que provocou o agrupamento filogenético encontrado nas FTMN da SdM. Este fator ambiental geralmente é considerado um fator primário nos padrões de diversidade de espécies em gradientes altitudinais (SANDERS et al., 2007). Entender quais fatores são responsáveis pela variação de composição de espécies entre comunidades locais pode ajudar no entendimento dos mecanismos da assembleia de comunidades (CAVENDER-BARES et al., 2009). As comunidades da Serra Fina apresentaram variações das métricas padronizadas apesar da proximidade geográfica e de possuírem altitudes próximas, indicando que a intensidade com que os filtros ambientais atuam nas comunidades pode variar em pequenas escalas, associada à heterogeneidade ambiental dos ambientes montanhosos.

Os dados apresentados no presente trabalho corroboram a hipótese do conservadorismo de nicho filogenético que prediz que espécies tendem a ser mais relacionadas filogeneticamente em áreas com menores temperaturas (WIENS et al., 2010), nesse caso, nas áreas mais elevadas (SUNDQVIST; SANDERS; WARDLE, 2013). A tendência no aumento de agrupamento filogenético encontrado nas áreas abordadas no presente trabalho também foi encontrada em outros trabalhos que avaliaram comunidades em gradientes altitudinais (GRAHAM et al., 2009; LI et al., 2014; MACHAC et

al., 2011; PELLISSIER et al., 2013; QIAN et al., 2013; QIAN; HAO; ZHANG, 2014; WANG et al., 2012), mostrando a importância da filtragem ambiental para comunidades. Porém Culmsee e Leuschner (2013) apresentaram resultados contrastantes, onde foi constatada dispersão filogenética em comunidades de angiospermas em elevadas altitudes em florestas da Malásia. Segundo os autores isso provavelmente ocorreu devido à convergência de traços ecológicos de linhagens independentes.

Estudos de conservação filogenética afirmam que quanto maior a quantidade de linhagens filogenéticas em uma comunidade, maior a capacidade desta de se adaptar perante a alterações ambientais (FOREST et al., 2007; HENDRY et al., 2011; MACE; PURVIS, 2007). No presente estudo, o fato de a maioria das FTMN possuir um número reduzido de linhagens na filogenia, o que é evidenciado pelo agrupamento filogenético, sendo este número reduzido com a elevação, indica que tais comunidades teriam dificuldades de se adaptarem a mudanças no ambiente. Peterson, Soberón e Sánchez-Cordero (1999) sugerem que nichos bioclimáticos são hereditários e que são conservados ao longo do tempo evolutivo. Sendo assim, o fato de as linhagens filogenéticas das FTMN serem agrupadas devido às condições ambientais de elevadas altitudes, associadas a baixas temperaturas, indica a dificuldade destes ecossistemas se perpetuarem ao longo do tempo devido às previsões de aquecimento da temperatura global feitas pelo Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas (STOCKER et al., 2013).

Essas mudanças no clima podem afetar esses ecossistemas nebulares assim como ocorre em diversas partes do mundo, onde já foram documentados deslocamentos para altitudes mais elevadas de diferentes táxons e de “treelines”, devido às mudanças climáticas (COLWELL et al., 2008; LENOIR et al., 2008; PARMESAN, 2006; WILSON et al., 2007). Isso ocorre devido ao aumento de temperatura que faz com que comunidades vegetais e animais busquem locais com condições de temperatura ideais para o seu desenvolvimento. Isso põe em risco as FTMN da SdM, principalmente as que estão localizadas nos topos de montanhas, pois possuem menor número de linhagens filogenéticas e não podem migrar para altitudes mais elevadas, o que poderia provocar a extinção de parte deste ecossistema. Isso provavelmente pode ocorrer também em outras regiões montanhosas do mundo que abrigam FTMN com mesmo padrão de estrutura filogenética e presentes em topos de montanha.

O presente estudo mostra a fragilidade desses ecossistemas montanos que devem urgentemente ser conservados. Sendo assim, é necessário que os países cumpram as políticas públicas relacionadas à redução de gases de efeito estufa previstas no acordo de Paris para que os efeitos das mudanças climáticas sobre os ecossistemas sejam amenizados.

CONCLUSÃO

A altitude mostrou ser um fator determinante na estruturação das florestas tropicais montanas nebulares, correlacionando-se com a riqueza de espécies que diminuiu com o aumento da altitude, e com a estrutura filogenética das comunidades arbóreas avaliadas, sendo observado aumento no agrupamento filogenético com a elevação. A altitude, porém, não correlacionou-se com os parâmetros estruturais avaliados.

Apesar de sua importância, essas florestas estão em perigo perante as mudanças climáticas devido à tendência de possuírem pequena variação filogenética em suas comunidades arbóreas, o que é acentuado com a elevação, indicando menor capacidade destas de adaptarem-se diante um cenário de mudanças climáticas globais. O grau de ameaça das florestas situadas nos topos de montanha é ainda agravado pela falta de locais de maior altitude para migrarem.

O presente estudo mostrou a fragilidade desses ecossistemas montanos da Serra da Mantiqueira, indicando a necessidade de esforços para melhor conhecê-los e, assim, melhor conservá-los.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001 que apoiou a realização do presente trabalho através da concessão da bolsa de doutorado para Ravi Fernandes Mariano, Carolina Njaime Mendes e Cléber Rodrigo de Souza, e através da bolsa de mestrado para Aloysio Souza de Moura, e pela bolsa de pós-doutorado para Vanessa Leite Rezende. Agradecimentos também ao Instituto Alto-Montana da Serra Fina pelo apoio na coleta de dados, e a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG), ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ), a Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza, e ao Fundo de Recuperação, Proteção e Desenvolvimento Sustentável das Bacias Hidrográficas do Estado de Minas Gerais (Fhidro) pelo financiamento do trabalho.

REFERÊNCIAS

- ALVES, L. F. et al. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 60, n. 5, p. 679-691, 2010.
- APG. ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 181, n. 1, p. 1-20, 2016.
- BERTONCELLO, R. et al. A phytogeographic analysis of cloud forests and other forest subtypes amidst the Atlantic forests in south and southeast Brazil. **Biodiversity and Conservation**, Dordrecht, v. 20, n. 14, p. 3413-3433, 2011.
- BRUIJNZEEL, L. A. et al. Tropical montane cloud forests: state of knowledge and sustainability perspectives in a changing world. In: BRUIJNZEEL, L. A.; SCATENA, F. N.; HAMILTON, L. S. (Eds.). **Tropical montane cloud forests: Science for Conservation and Management**. Cambridge: Cambridge University Press, 2011. p. 691-740.
- BRUIJNZEEL, L. A.; EUGSTER, W.; BURKARD, R. Fog as a hydrologic input. In: ANDERSON, M. G. (Ed.). **Encyclopedia of Hydrological Sciences**. 1. ed. Chichester: J. Wiley, 2005. p. 559-582.
- BRUIJNZEEL L. A.; PROCTOR J. Hydrology and Biogeochemistry of Tropical Montane Cloud Forests: What do we really know? In: HAMILTON, S. H.; JUVIK, J. O.; SCATENA, F. N. (Eds.). **Tropical Montane Cloud Forests**. New York: Springer-Verlag, v. 110, 1995. p. 38-78.
- BUBB, P. et al. **Cloud forest agenda**. Cambridge: UNEP-WCMC, 2004. Disponível em: <http://www.unep-wcmc.org/resources/publications/UNEP_WCMC_bio_series/20.htm>. Acesso em: 15 jan. 2019.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R.; HUYVAERT, K. P. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, New York, v. 65, n. 1, p. 23-35, 2011.
- CARVALHO, D. A. D. et al. Variações florísticas e estruturais do componente arbóreo de uma floresta ombrófila alto-montana às margens do rio Grande, Bocaina de Minas, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 19, n. 1, p. 91-109, 2005.
- CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 12, n. 7, p. 693-715, 2009.
- CHEN, I. C. et al. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. **Science**, Washington, v. 333, n. 6045, p. 1024-1026, 2011.
- CNCFlora. **Lista Vermelha da flora brasileira versão 2012.2 Centro Nacional de Conservação da Flora**. 2012. Disponível em: <<http://cncflora.jbrj.gov.br>>. Acesso em: 25 nov. 2018.

COLWELL, R. K. et al. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. **Science**, Washington, v. 322, n. 5899, p. 258-261, 2008.

COLWELL, R. K. **EstimateS**: statistical estimation of species richness and shared species from samples version 9.1.0. Storrs: University of Connecticut, 2016. Disponível em: <[www.http://viceroy.eeb.uconn.edu](http://viceroy.eeb.uconn.edu)>. Acesso em: 05 nov. 2018.

CULMSEE, H.; LEUSCHNER, C. Consistent patterns of elevational change in tree taxonomic and phylogenetic diversity across Malesian mountain forests. **Journal of Biogeography**, Hoboken, v. 40, n. 10, p. 1997-2010. 2013.

FAITH, D. P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. **Biological Conservation**, Oxon, v. 61, n. 1, p. 1-10, 1992.

FOREST, F. et al. Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. **Nature**, London, v. 445, n. 7129, p. 757-760, 2007.

FRANÇA, G. S.; STEHMANN, J. R. Composição florística e estrutura do componente arbóreo de uma floresta altimontana no município de Camanducaia, Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, n. 1, p. 19-30, 2004.

GASTAUER, M.; MEIRA NETO, J. A. A. Updated angiosperm family tree for analyzing phylogenetic diversity and community structure. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 31, n. 2, p. 191-198, 2017.

GENTRY, A. H. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. In: CHURCHILL, S. P. et al. (Eds). **Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests**. 1. ed. New York: The New York Botanical Garden, 1995. p. 103-126.

GONZÁLEZ-CARO, S. et al. Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional-scale environmental gradients in northwest South America. **Journal of Plant Ecology**, Oxford, v. 7, n. 2, p. 145-153, 2014.

GOTELLI, N. J.; COLWELL, R. K. Estimating species richness. In: MAGURRAN, A. E.; MCGILL, B. J. (Eds.). **Biological diversity: frontiers in measurement and assessment**. 1. ed. Oxford: Oxford University, 2011. p. 39-54.

GOULD, W. A.; GONZÁLEZ, G.; CARRERO RIVERA, G. Structure and composition of vegetation along an elevational gradient in Puerto Rico. **Journal of Vegetation Science**, Hoboken, v. 17, n. 5, p. 563-574, 2006.

GRAHAM, C. H. et al. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 106, Suppl. 2, p. 19673-19678, 2009.

GRYTNES, J. A.; VETAAS, O. R. Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. **American Naturalist**, Chicago, v. 159, n. 3, p. 294-304, 2002.

HAMILTON, L. S.; JUVIK, J. O.; SCATENA, F. N. The Puerto Rico tropical cloud forest symposium: introduction and workshop synthesis. In: HAMILTON, S. H.; JUVIK, J. O.; SCATENA, F. N. (Eds.). **Tropical Montane Cloud Forests**. New York: Springer-Verlag, v. 110, 1995. p. 1-18.

HAMILTON, L. S.; JUVIK, J. O.; SCATENA, F. N. **Tropical montane cloud forests: Science for Conservation and Management**. Cambridge: Cambridge University Press, 2011. 768 p.

HEMP, A. Continuum or zonation? Altitudinal gradients in the forest vegetation of Mt. Kilimanjaro. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 184, n. 1, p. 27-42, 2006.

HENDRY, A. P. et al. Evolutionary principles and their practical application. **Evolutionary Applications**, Hoboken, v. 4, n. 2, p. 159-183, 2011.

HOMEIER, J. et al. Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. **Biotropica**, Hoboken, v. 42, n. 2, p. 140-148, 2010.

HONORIO-CORONADO, E. N. et al. Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities. **Diversity and Distributions**, Hoboken, v. 21, n. 11, p. 1295-1307, 2015.

JANKOWSKI, J. E. et al. The relationship of tropical bird communities to tree species composition and vegetation structure along an Andean elevational gradient. **Journal of Biogeography**, Hoboken, v. 40, n. 5, p. 950-962, 2012.

KEMBEL, S. W. et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, Oxford, v. 26, n. 11, p. 1463-1464, 2010.

KESSLER, M. et al. A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. **Global Ecology and Biogeography**, Oxon, v. 20, n. 6, p. 868-880, 2011.

KÖRNER, C. The use of 'altitude' in ecological research. **Trends in Ecology & Evolution**, London, v. 22, n. 11, p. 569-574, 2007.

KÖRNER, C. Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. **Trends in Ecology & Evolution**, London, v. 15, n. 12, p. 513-514, 2000.

LE SAOUT, S. et al. Protected areas and effective biodiversity conservation. **Science**, Washington, v. 342, n. 6160, p. 803-805, 2013.

LENOIR, J. et al. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. **Science**, Washington, v. 320, n. 5884, p. 1768-1771, 2008.

LI, X. H. et al. Phylogenetic clustering and overdispersion for alpine plants along elevational gradient in the Hengduan Mountains Region, southwest China. **Journal of Systematics and Evolution**, Beijing, v. 52, n. 3, p. 280-288, 2014.

LIEBERMAN, D. et al. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. **Journal of Ecology**, Hoboken, v. 84, n. 2, p. 137-152, 1996.

LUNA-VEGA, I. et al. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. **Plant Systematics and Evolution**, Wien, v. 228, n. 3-4, p. 229-239, 2001.

MACE, G. M.; PURVIS, A. Evolutionary biology and practical conservation: bridging a widening gap. **Molecular Ecology**, Hoboken, v. 17, n. 1, p. 9-19, 2007.

MACHAC, A. et al. Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. **Ecography**, Hoboken, v. 34, n. 3, p. 364-371, 2011.

MARTIN, P. H.; BELLINGHAM, P. J. Towards integrated ecological research in tropical montane cloud forests. **Journal of Tropical Ecology**, New York, v. 32, n. 5, p. 345-354, 2016.

MCCAIN, C. M. Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. **Global Ecology and Biogeography**, Oxon, v. 16, n. 1, p. 1-13, 2007.

MEIRELES, L. D. et al. Variações na composição florística e na estrutura fitossociológica de uma floresta ombrófila densa alto-montana na Serra da Mantiqueira, Monte Verde, MG. **Brazilian Journal of Botany**, São Paulo, v. 31, n. 4, p. 559-574, 2008.

MEIRELES, L. D.; SHEPHERD, G. Structure and floristic similarities of upper montane forests in Serra Fina mountain range, southeastern Brazil. **Acta Botanica Brasílica**, São Paulo, v. 29, n. 1, p. 58-72, 2015.

MITTERMEIER, R. A. et al. **Hotspots revisited**: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. Mexico City: CEMEX, 2004. 392 p.

MUELLER-DOMBOIS, D.; ELLEMBERG, H. **Aims and Methods of Vegetation Ecology**. 2. ed. New York: The Blackburn Press, 2003. 547 p.

MULLIGAN, M. Modeling the tropics-wide extent and distribution of cloud forest and cloud forest loss, with implications for conservation priority. In: BRUIJNZEEL, L. A.; SCATENA, F. N.; HAMILTON, L. S. (Eds.). **Tropical montane cloud forests**: Science for conservation and management. Cambridge: Cambridge University Press, v. 740, 2011. p. 14-38.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, London, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

OKSANEN, J. et al. **Vegan**: Community Ecology Package. R package version 2.4-2. 2017. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/package=vegan>>. Acesso em: 19 abr. 2017.

OLIVEIRA, R. S. et al. The hydroclimatic and ecophysiological basis of cloud forest distributions under current and projected climates. **Annals of Botany**, Oxford, v. 113, n. 6, p. 909-920, 2014.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, Hoboken, v. 32, n. 4b, p. 793-810, 2000.

PARMESAN, C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 37, n. 1, p. 637-669, 2006.

PAUCHARD, A. et al. Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. **Frontiers in Ecology and the Environment**, Hoboken, v. 7, n. 9, p. 479-486, 2009.

PAVOINE, S. A guide through a family of phylogenetic dissimilarity measures among sites. **Oikos**, Hoboken, v. 125, n. 12, p. 1719-1732, 2016.

PAVOINE, S. **Adiv**: Analysis of diversity. R package version 1.2-2. 2018. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/package=adiv>>. Acesso em: 2 jan. 2019.

PELLISSIER, L. et al. Phylogenetic alpha and beta diversities of butterfly communities correlate with climate in the western Swiss Alps. **Ecography**, Hoboken, v. 36, n. 5, p. 541-550, 2013.

PETERSON, A. T.; SOBERÓN, J.; SÁNCHEZ-CORDERO, V. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. **Science**, Washington, v. 285, n. 5431, p. 1265-1267, 1999.

POMPEU, P. V. et al. Floristic composition and structure of an upper montane cloud forest in the Serra da Mantiqueira Mountain Range of Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 28, n. 3, p. 456-464, 2014.

POMPEU, P. V. **Composição e estrutura de uma floresta ombrófila densa ao longo de um gradiente altitudinal na serra da Mantiqueira, Minas Gerais**. 2011. 105 p. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2011.

PONCE-REYES, R. et al. Vulnerability of cloud forest reserves in Mexico to climate change. **Nature Climate Change**, London, v. 2, n. 6, p. 448-452, 2012.

POUNDS, J. A.; FOGDEN, M. P. L.; CAMPBELL, J. H. Biological response to climate change on a tropical mountain. **Nature**, London, v. 398, n. 6728, p. 611-615, 1999.

QIAN, H. et al. Latitudinal gradients in phylogenetic relatedness of angiosperm trees in North America. **Global Ecology and Biogeography**, Oxon, v. 22, n. 11, p. 1183-1191, 2013.

QIAN, H.; HAO, Z.; ZHANG, J. Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. **Journal of Plant Ecology**, Oxford, v. 7, n. 2, p. 154-165, 2014.

QIAN, H.; RICKLEFS, R. E. Out of the tropical lowlands: latitude versus elevation. **Trends in ecology & evolution**, v. 31, n. 10, p. 738-741, 2016.

R Core Team. **R**: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2018. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>. Acesso em: 8 ago. 2018.

RAHBEEK, C. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? **Ecography**, Hoboken, v. 18, n. 2, p. 200-205, 1995.

RAHBEK, C. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 8, n. 2, p. 224-239, 2005.

RAICH, J. W.; RUSSELL, A. E.; VITOUSEK, P. M. Primary productivity and ecosystem development along an elevational gradient on Mauna Loa, Hawaii. **Ecology**, Hoboken, v. 78, n. 3, p. 707-721, 1997.

REFLORA. **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. 2018. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>>. Acesso em: 17 set. 2018.

RIBEIRO, J. H. C.; SANTANA, L. D.; CARVALHO, F. A. Composition, structure and biodiversity of trees in tropical montane cloud forest patches in serra do papagaio state park, southeast Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, Edinburgh, v. 75, n. 2, p. 255-284, 2018.

ROJAS-SOTO, O. R.; SOSA, V.; ORNELAS, J. F. Forecasting cloud forest in eastern and southern Mexico: conservation insights under future climate change scenarios. **Biodiversity and Conservation**, Dordrecht, v. 21, n. 10, p. 2671-2690, 2012.

SÁ JÚNIOR, A. et al. Application of the Koppen classification for climatic zoning in the state of Minas Gerais, Brazil. **Theoretical and Applied Climatology**, Wien, v. 108, n. 1-2, p. 1-7, 2012.

SANDERS, N. J. et al. Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. **Global Ecology and Biogeography**, Oxon, v. 16, n. 5, p. 640-649, 2007.

SCATENA, F. N. et al. Setting the stage. In: BRUIJNZEEL, L. A.; SCATENA, F. N.; HAMILTON, L. S. (Eds.). **Tropical montane cloud forests: Science for conservation and management**. Cambridge: Cambridge University Press, v. 740, 2011. p. 3-13.

SEGOVIA, R. A.; ARMESTO, J. J. The Gondwanan legacy in South American biogeography. **Journal of Biogeography**, Hoboken, v. 42, n. 2, p. 209-217, 2015.

SOARES-SILVA, L. H. **A família Myrtaceae- subtribos: Myrciinae Eugeniinae na bacia hidrográfica do Rio Tabagi, Estado do Paraná, Brasil**. 2000. 476 p. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2000.

STADTMÜLLER, T. **Cloud forests in the humid tropics: a bibliographic review**. 1. ed. Tokyo: United Nations University Press; Turrialba: Centro Agronomico Tropical de Investigation y Ensenanza, 1987. 82 p.

STILL, C. J.; FOSTER, P. N.; SCHNEIDER, S. H. Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. **Nature**, London, v. 398, n. 6728, p. 608-615, 1999.

STOCKER, T. et al. **Climate change 2013: the physical science basis**. Working Group I contribution to the Fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013. 1535 p.

SUNDQVIST, M. K.; SANDERS, N. J.; WARDLE, D. A. Community and ecosystem responses to elevational gradients: processes, mechanisms, and insights for global change. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 44, p. 261-280, 2013.

SWENSON, N. G.; ANGLADA-CORDERO, P.; BARONE, J. A. Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. **Proceedings of the Royal Society of London B - Biological Sciences**, London, v. 278, n. 1707, p. 877-884, 2010.

TER BRAAK, C. J. F. The analysis of vegetation – environment relationships by canonical correspondence analysis. **Vegetatio**, Dordrecht, v. 69, n. 3, p. 69-77, 1988.

TER BRAAK, C. J. F. Ordination. In: JONGMAN, R. H. G.; TER BRAAK, C. J. F.; VAN TONGEREN, O. F. R. (Eds.). **Data analysis in community and landscape ecology**. 1. ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. p. 91-173.

VÁZQUEZ, J. A.; GIVNISH, T. J. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. **Journal of Ecology**, Hoboken, v. 86, n. 6, p. 999-1020, 1998.

WAIDE, R. B.; ZIMMERMAN, J. K.; SCATENA, F. N. Controls of primary productivity: lessons from the Luquillo Mountains in Puerto Rico. **Ecology**, Hoboken, v. 79, n. 1, p. 31-37, 1998.

WANG, G. et al. Distribution, species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slopes of Qilianshan Mountains, Gansu, China. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 165, n. 2, p. 169-181, 2003.

WANG, J. et al. Phylogenetic clustering increases with elevation for microbes. **Environmental Microbiology Reports**, Hoboken, v. 4, n. 2, p. 217-226, 2012.

WEBB, C. O. et al. Phylogenetic and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 33, n. 1, p. 475-505, 2002.

WEBB, C. O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **The American Naturalist**, Chicago, v. 156, n. 2, p. 145-155, 2000.

WEBSTER, G. L. The panorama of Neotropical cloud forests. In: CHURCHILL, S. P. et al. (Eds.). **Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests**. New York: The New York Botanical Garden, 1995. p. 53-77.

WIENS, J. J. et al. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 13, n. 10, p. 1310-1324, 2010.

WILSON, R. J. et al. An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. **Global Change Biology**, Oxon, v. 13, n. 9, p. 1873-1887, 2007.

APÊNDICE A – Material suplementar

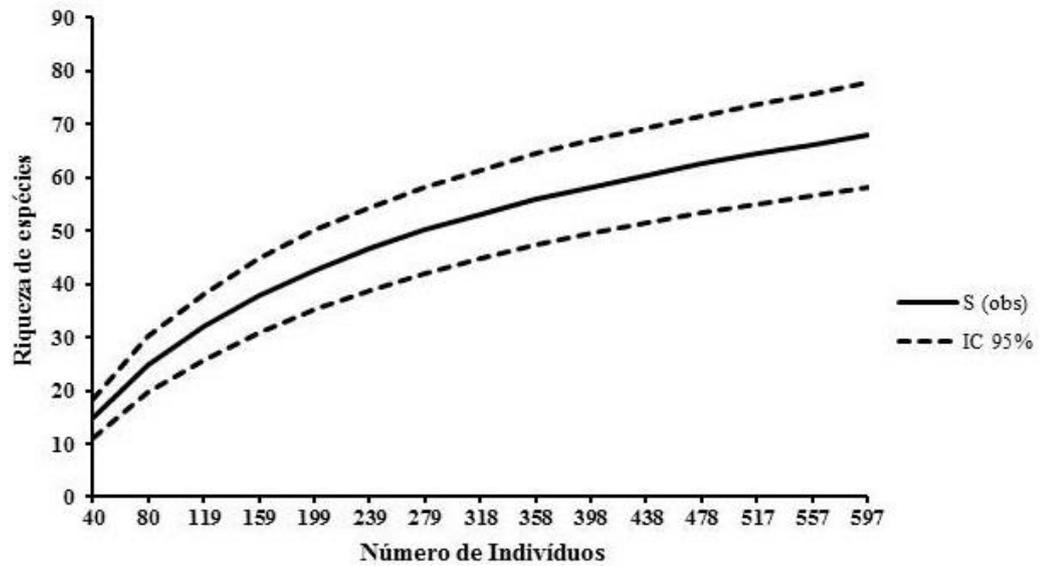


Figura A – Curva de rarefação de espécies para os indivíduos amostrados em uma floresta tropical montana nebulosa 2100 m de altitude (ITA1), na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil.

APÊNDICE B – Material suplementar

Tabela B – Diversidade filogenética (PD), distância filogenética média (MPD), e distância média entre táxons mais próximos (MNTD), em milhões de anos, de nove florestas tropicais montanas nebulares situadas na Serra da Mantiqueira, sudeste do Brasil.

Áreas	PD (Ma)	MPD(Ma)	MNTD(Ma)
ITA1	5051.43	260.28	121.32
BM	10913.60	271.48	113.69
CAM1	4284.08	264.83	134.95
CAM2	7473.11	265.26	123.20
ITA2	6732.95	262.27	122.17
MV	5039.50	268.23	132.98
SFFO	1465.02	243.96	141.53
SFMN	1451.02	256.22	170.28
SFVP	1249.74	262.30	197.09