

ESTRUTURA FILOGENÉTICA E FUNCIONAL DE ASSEMBLÉIAS: (RE)MONTANDO A ECOLOGIA DE COMUNIDADES EM DIFERENTES ESCALAS ESPACIAIS

PHYLOGENETIC AND FUNCTIONAL ASSEMBLY STRUCTURE: (RE)ASSEMBLING THE COMMUNITY ECOLOGY ON DIFFERENT SPATIAL SCALES

Fernando Landa SOBRAL¹, Marcus Vinicius CIANCIARUSO²

1. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás – UFG, Goiânia, GO, Brasil. fernandolsobral@gmail.com; 2. Professor, Doutor, Instituto de Ciências Biológicas – UFG, Goiânia, GO, Brasil.

RESUMO: As comunidades são assembléias de espécies co-ocorrentes que interagem potencialmente umas com as outras. Elas são resultado não apenas de uma série de processos ecológicos ou “regras de montagem”, mas também de processos evolutivos passados e contínuos. Nos últimos anos, as regras de montagem têm recebido maior atenção dos ecólogos e dois processos diferentes têm sido explorados: os filtros ambientais e a similaridade limitante. Como os processos envolvidos na formação das assembléias parecem variar de uma forma dependente de escala, espera-se que tais regras de montagem tenham diferentes efeitos ao longo de diferentes escalas espaciais. Compreender essa relação entre os processos ecológicos e as escalas espaciais nas quais eles atuam tem sido um grande desafio entre os estudiosos. Nesse contexto, a incorporação de dados filogenéticos e funcionais às abordagens clássicas de diversidade tem estabelecido a base de uma emergente área de pesquisa em ecologia de comunidades, impulsionando o desenvolvimento de muitas ferramentas para detectar a subjacente estrutura das assembléias e, portanto, inferir os processos de montagem responsáveis pela formação das assembléias. Aqui, demonstramos como a utilização de diferentes medidas de diversidade filogenética e funcional juntamente com o uso de diferentes modelos nulos pode ser uma abordagem promissora na solução de paradigmas ainda pouco compreendidos, discutindo como tais métodos podem aumentar o poder preditivo dessa crescente área de pesquisa.

PALAVRAS-CHAVE: Regras de montagem. Diversidade filogenética. Diversidade funcional. Modelos nulos.

INTRODUÇÃO

Um dos principais objetivos da Ecologia é esclarecer os processos responsáveis pelos padrões de composição e estrutura das assembleias de espécies (WEIHER; KEDDY, 1999). Esse antigo desafio tem estimulado a proliferação de estudos que testam a ideia de que existem conjuntos de restrições (regras) sobre a formação e manutenção (montagem) das assembleias. A expressão “*assembly rules*”, mais conhecida em português como “regras de montagem”, e muitas vezes traduzida erroneamente como “regras de assembleia”, foi originalmente usada por Diamond (1975) em um estudo clássico sobre a avifauna do arquipélago de Nova Guiné. Observando que diversos pares de espécies nunca ou raramente ocorriam juntos em uma mesma ilha, a ausência de barreiras geográficas ou restrições climáticas que limitassem a dispersão dessas espécies levou Diamond (1975) a concluir que o padrão observado deveria ser consequência da exclusão competitiva. Assim, ele definiu um número de regras de montagem que predizem como a competição pode levar a padrões não aleatórios de co-ocorrência de espécies (DIAMOND, 1975). Desde então, regras de montagem tem sido definidas como os processos

ecológicos impostos sobre um banco regional de espécies que atuam para determinar a estrutura das assembleias, definindo seus padrões no espaço e no tempo (KEDDY, 1992).

Entretanto, as regras inicialmente propostas por Diamond (1975) foram alvo de diversas críticas devido a ausência de modelos nulos apropriados para testá-las (CONNOR; SIMBERLOFF, 1979), ou seja, como definir quando um padrão de co-ocorrência é maior ou menor que o esperado ao acaso e como determinar um modelo estatístico minimamente realista para responder a essa pergunta? O que se seguiu foi um debate massivo sobre os determinantes da estrutura e composição de comunidades naturais, principalmente focado na busca por evidências empíricas de assembleias formadas (montadas) de acordo com regras previsíveis (WEIHER; KEDDY, 1999). No livro “*Ecological Assembly Rules*”, Weiher e Keddy (1999) apresentaram dois paradigmas fundamentais para a compreensão da estrutura de assembleias naturais. O primeiro, chamado paradigma da ilha, consiste em construir uma lista de espécies para um local particular e, então, testar por meio de modelos nulos o papel da competição sobre os padrões de co-ocorrência das espécies. Esse paradigma assume que espécies com requerimentos ambientais similares

não devem coexistir por causa da sobreposição dos seus nichos e, portanto, devido à competição por recursos similares. O segundo, chamado de paradigma das características ligadas ao ambiente, consiste em relacionar as características ecológicas (funcionais ou fenotípicas) das espécies com os fatores ambientais do habitat em que vivem e, então, especificar por meio de modelos nulos como a composição de características muda com mudanças específicas no ambiente. Nesse caso, assume-se que os fatores ambientais devem atuar como um filtro, removendo espécies que não possuem características que as permitam persistir sob um particular conjunto de condições. Tais paradigmas foram importantes no desenvolvimento da ecologia de comunidades e são a base de diferentes modelos atuais que buscam esclarecer o papel das regras de montagem e, portanto, explicar a composição e diversidade das assembleias.

Nos últimos anos, as regras de montagem têm recebido grande atenção dos ecólogos e os dois principais processos frequentemente investigados e considerados responsáveis pela estruturação das assembleias ecológicas são os filtros ambientais e a similaridade limitante (e.g. WEIHER; KEDDY, 1999; WEBB et al., 2002; PAUSAS; VERDÚ, 2010). Os filtros ambientais atuam como regras de montagem por selecionarem espécies que possuem características similares que as permitem sobreviver e reproduzir efetivamente em um ambiente. Por outro lado, a similaridade limitante assume que a co-ocorrência de espécies somente é possível se elas possuírem características distintas entre si (ou seja, baixa sobreposição de nicho), pois espécies com características muito similares devem se excluir por causa da competição (FUNK et al., 2008). Embora esses sejam dois processos amplamente evidenciados na literatura, existem outros mecanismos igualmente importantes para a formação das assembleias, como por exemplo, as taxas de dispersão e de colonização-extinção de espécies. Altas taxas de dispersão parecem aumentar a abundância local de espécies, reduzindo a probabilidade de extinção por causa de competidores dominantes ou predadores (KNEITEL; MILLER, 2003). Por outro lado, as dinâmicas de colonização-extinção podem regular a história de formação das assembleias, influenciando diretamente a sua estrutura e composição (HUSBAND; BARRETT, 1996; CHASE, 2003).

Escalas espaciais

Diversos estudos sugerem que diferentes processos influenciam a co-ocorrência de espécies e a manutenção das assembleias em diferentes escalas

espaciais (Figura 1, LEVIN, 1992; CHASE; LEIBOLD, 2002; BUCKLEY et al., 2010; GÓMEZ et al., 2010; GOTELLI et al., 2010; MCGILL, 2010). Os processos biogeográficos de grande escala determinam o banco regional de espécies a partir do quais as assembleias são formadas. Por sua vez, os processos ecológicos em escala local podem ser consequência da composição e diversidade do banco regional (RICKLEFS; SCHLUTER, 1993). Os processos regionais incluem aqueles fatores tais como imigração a longa distância, especiação e eventos históricos, que proporcionam a fonte de espécies para colonizar e aumentar a diversidade das assembleias locais. Em contraste, processos locais incluem fatores tais como competição, predação, parasitismo e perturbações, que influenciam a diversidade de espécies em uma assembleia. Assim, escalas regionais são definidas pela distribuição geográfica de colonizadores potenciais para as assembleias locais, enquanto que as escalas locais são definidas pela extensão espacial das interações das espécies (SRIVASTAVA, 1999; HE et al., 2005). No entanto, categorizar escalas espaciais é um exercício subjetivo uma vez que dependerá dos processos que se quer investigar e do organismo em estudo. Além disso, é preciso ter em mente que os processos ecológicos ocorrem de forma contínua através de escalas espaciais diferentes (Figura 1).

Como os processos envolvidos na formação das assembleias são dependentes da escala espacial espera-se que os filtros ambientais estruturam as assembleias predominantemente em escalas espaciais maiores, onde espécies com requerimentos ambientais similares devem ocorrer em habitats similares e específicos (por exemplo, florestas ou savanas). A alta heterogeneidade de habitats nessa escala espacial permite que diferentes grupos de espécies se distribuam por diferentes tipos de habitats, conseqüentemente, aumentando as diversidades gama e beta. Por outro lado, em escalas espaciais menores, a homogeneidade do habitat deve aumentar a importância da similaridade limitante, tornando-a uma restrição predominante para a co-ocorrência de espécies com características similares (WEBB et al., 2002).

Apesar do recente interesse em compreender os padrões espaciais dos diferentes processos ecológicos subjacentes à co-ocorrência de espécies, os limites (extensões espaciais) das assembleias ainda permanecem fortemente debatidos, com alguns pesquisadores sugerindo a desintegração das assembleias ecológicas (e.g. RICKLEFS, 2008; RICKLEFS, 2009) e outros defendendo a utilidade do conceito de assembleia (e.g. BROOKER et al., 2009). Uma das possíveis fontes de debate é a

contínua divergência e aparente contradição com relação aos processos que estruturam as assembleias – relacionada à aparente incapacidade da Ecologia de comunidades em apresentar regras e princípios gerais (PETERS, 1991; LAWTON, 1999). Por exemplo, Ricklefs (2008) argumenta que os processos podem ocorrer de forma dinâmica e contínua ao longo de diferentes escalas espaciais, enquanto que Brooker et al. (2009), mesmo concordando com a flexibilidade dos processos, defende uma abordagem hierárquica, onde os

processos tendem a ocorrer em escalas específicas. Ainda assim, existe um consenso crescente de que as assembleias são produtos comuns tanto de processos locais quanto regionais (GASTON; BLACKBURN, 2000; LOREAU, 2000; HE et al., 2005; SHURIN; SRIVASTAVA, 2005), e o que se observa é um aumento na quantidade de trabalhos abordando o contexto espacial dos processos ecológicos (BUCKLEY et al., 2010; GOTELLI et al., 2010; MEYNARD et al., 2011; ALGAR et al., 2011).

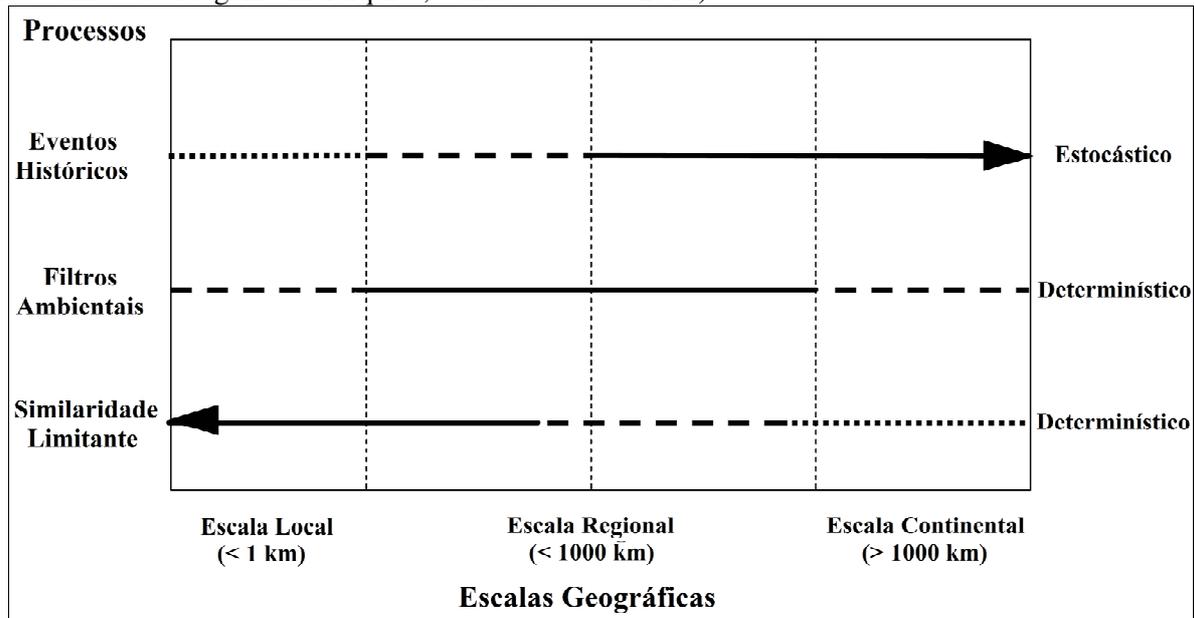


Figura 1. Representação diagramática de como diferentes processos ecológicos regulam a composição e a estrutura de assembleias ao longo de diferentes escalas espaciais. As linhas representam o gradiente de ação dos processos ecológicos sobre as diferentes escalas (linhas sólidas = forte ação dos processos; linhas tracejadas = intermediária ação dos processos; linhas pontilhadas = fraca ou nenhuma ação dos processos). Adaptado de Brooker et al. (2009).

A tendência de abandonarmos estudos específicos e particulares em escala local e partirmos para estudos que integrem diversas escalas espaciais é certamente uma das formas de aumentarmos o poder de previsão da Ecologia de comunidades. Adicionalmente, ao buscarmos compreender as estruturas filogenética e funcional dessas assembleias, como discutiremos a seguir, estaremos mais próximos de produzir generalizações que possam ser amplamente aplicadas e, portanto, mais próximos de compreender os processos que levam à composição e estrutura das comunidades.

Diversidade filogenética das assembleias

A incorporação das relações de parentesco das espécies às abordagens clássicas de diversidade estabeleceu a base da emergente área de pesquisa em filogenia de comunidades e tem impulsionado o

desenvolvimento de muitas ferramentas para detectar a subjacente estrutura das assembleias (veja revisões em WEBB et al., 2002; CAVENDER-BARES et al., 2009; VAMOSI et al., 2009; PAVOINE; BONSAI, 2011). Um dos objetivos dos métodos baseados na filogenia é inferir os processos de montagem a partir das relações filogenéticas de espécies co-ocorrentes. Nesse contexto, o parentesco é frequentemente considerado um substituto para a semelhança ecológica entre as espécies, uma vez que geralmente se assume que as características tendem a ser conservadas ao longo das linhagens e, portanto, espécies mais aparentadas devem ser mais similares em suas características ecológicas. Porém, como nem sempre isso ocorre (veja CAHILL et al., 2008; LOSOS, 2008), análises da estrutura filogenética de comunidades em conjunto com a análise da distribuição e evolução de características ecológicas entre espécies co-

ocorrentes (WEBB et al., 2002; GÓMEZ et al., 2010), permitem uma compreensão mais clara dos processos de montagem. Por isso, a estrutura filogenética das assembleias depende da forma como as características ecológicas evoluíram (Tabela 1). Por exemplo, se espécies relacionadas proximamente são similares em suas características ecológicas (conservação dos traços ou forte sinal filogenético), os filtros ambientais deverão determinar assembleias compostas por espécies com características similares e, nesse caso, mais aparentadas que o esperado ao acaso (agrupamento filogenético). Por outro lado, se espécies pouco aparentadas são mais similares em suas características ecológicas (convergência), os filtros ambientais irão determinar assembleias

caracterizadas por espécies menos aparentadas do que o esperado ao acaso (dispersão filogenética). Em contraste, se as características funcionais são conservadas, a similaridade limitante (competição) restringirá a co-ocorrência de espécies funcionalmente similares e, portanto, de espécies com relações filogenéticas próximas. Alternativamente, se as características funcionais são convergentes, a similaridade limitante restringirá a co-ocorrência de espécies filogeneticamente distantes, o que produz diferentes padrões filogenéticos dependendo do resultado das interações entre as espécies. Nesse caso, pode-se esperar um padrão filogenético igual ao esperado ao acaso (WEBB et al., 2002).

Tabela 1. Distribuição esperada de táxons amostrados sobre a filogenia de um banco regional de espécies, dada várias combinações de relações filogenéticas e processos ecológicos. Adaptado de Webb et al. (2002).
Características Ecológicas Filogeneticamente

	Conservadas	Convergentes
Processo Ecológico Dominante:		
Filtro Ambiental (Agrupamento Funcional)	Agrupado	Disperso
Similaridade Limitante (Dispersão Funcional)	Disperso	Aleatório

Para testar os processos de montagem é necessário quantificar tanto a evolução das características quanto a estrutura filogenética das assembleias. A evolução das características pode ser obtida pela análise da relação entre as distâncias funcionais e filogenéticas das assembleias. Essa relação, conhecida como sinal filogenético, pode ser estimada por diferentes métodos, incluindo a correlação de matrizes de distância (funcional versus filogenética), regressões (GRAFEN, 1989; LEGENDRE et al., 1994), contrastes filogenéticos (GARLAND et al., 1992), regressão por autovetor filogenético (DINIZ-FILHO et al., 1998), e o padrão geométrico da árvore filogenética (BLOMBERG et al., 2003; REVELL et al., 2008; STAYTON, 2008). Já a estrutura filogenética das assembleias pode ser acessada por diferentes medidas, como a Diversidade Filogenética (PD, FAITH, 1992), a Distância Média de Pares (MPD, WEBB, 2000), a Distância Média do Táxon mais Próximo (MNTD, WEBB, 2000), e a Variabilidade, Riqueza e Equitabilidade Filogenética de Espécies (PSV, PSR e PSE, HELMUS et al., 2007A). Para maiores detalhes dessas e outras medidas de diversidade filogenética, veja Cianciaruso et al. (2009), Vamosi et al. (2009) e Pavoine e Bonsall (2011).

Diversidade funcional das assembleias

A diversidade funcional é um conceito frequentemente relacionado aos bens, serviços e propriedades do ecossistema (como por exemplo, produtividade, decomposição e ciclagem de nutrientes). Prova disso é a extensa literatura existente, e ainda crescente, abordando a relação diversidade funcional versus funcionamento do ecossistema (e.g. DÍAZ; CABIDO, 2001; SRIVASTAVA; VELLEND, 2005; MAYFIELD et al., 2006; PETCHEY; GASTON, 2006; FLYNN et al., 2009; LALIBERTÉ et al., 2010). Outra consequência dessa estreita relação é o grande número de trabalhos desenvolvidos com assembleias de espécies vegetais (e.g. FONSECA; GANADE, 2001; DÍAZ et al., 2004; HOOPER; DUKES, 2004). Embora existam estudos evidenciando a relação entre assembleias de espécies animais e o funcionamento do ecossistema (veja SEKERCIOGLU, 2006 para referências), estes ainda são minoria dentro desse contexto. De modo geral, a expectativa básica aqui é que assembleias com alta diversidade funcional devem operar de forma mais eficiente pois alta diversidade funcional significa que uma ampla gama de recursos estão sendo mais bem utilizados.

Atualmente, um número crescente de trabalhos tem utilizado informações sobre as características funcionais (e.g., características morfológicas ou de história de vida) das espécies animais (e.g. BLACKBURN et al., 2005; PETCHEY et al., 2007; BLANCHARD et al., 2011; BLAUM et al., 2011; SAFI et al., 2011), proporcionando uma maior diversificação nos tipos de abordagens teóricas e nos tipos de organismos estudados. Grande parte desses estudos tem buscado principalmente compreender os mecanismos responsáveis pela formação das assembleias (veja GÓMEZ et al., 2010). Isso é possível porque as características funcionais das espécies fornecem informações sobre o uso de recursos e requerimentos do habitat e, por isso, podem esclarecer os processos que estabelecem os padrões de diversidade em múltiplas escalas (MASON et al., 2007). A diversidade funcional é um componente da biodiversidade que busca, justamente, medir a extensão das diferenças ecológicas entre as espécies de uma assembleia (DÍAZ; CABIDO, 2001; HOOPER et al., 2002) e, portanto, pode ajudar a compreender os padrões de co-ocorrência de espécies e regras de montagem dirigidas por características funcionais (MASON et al., 2007; PETCHEY et al., 2007; GÓMEZ et al., 2010; SAFI et al., 2011). Em outras palavras, a diversidade funcional leva em consideração informações que se relacionam com a capacidade das espécies em manterem suas populações em dada área, indicam como as espécies exploram os recursos do ambiente, a velocidade de crescimento populacional, a capacidade de dispersão e colonização, além da quantidade de recursos que as espécies podem adquirir. De modo geral, as medidas de diversidade funcional representam – de diferentes formas – como as espécies se distribuem em um espaço multidimensional, onde cada dimensão é definida por uma característica ecológica e, por isso, estão diretamente relacionadas com a teoria do nicho, especialmente com a visão Eltoniana de nicho ecológico (SOBERÓN, 2007).

As medidas de diversidade funcional podem ser divididas em três categorias principais, cada uma delas correspondendo a um aspecto da diversidade funcional: riqueza funcional, equitabilidade funcional e divergência funcional (MASON et al., 2005; MOUCHET et al., 2010). As três facetas são complementares e, tomadas em conjunto, descrevem a distribuição das espécies e suas abundâncias dentro do espaço funcional. A riqueza funcional representa a quantidade do espaço funcional ocupado por uma assembleia de espécies. A equitabilidade funcional corresponde a quão

regularmente as abundâncias das espécies são distribuídas no espaço funcional. Finalmente, a divergência funcional define o quão distante as abundâncias das espécies estão do centro do espaço funcional (MOUCHET et al., 2010). A escolha por uma medida depende das questões que estão sendo levantadas e o contexto do estudo. Mouchet et al. (2010) propõem um guia para o uso das medidas de diversidade funcional com base em duas questões principais: a influência da biodiversidade sobre o funcionamento do ecossistema e a elucidação dos processos que governam os padrões de biodiversidade em escala local, regional e continental. A primeira questão busca esclarecer quais facetas da biodiversidade possuem maior influência sobre os processos do ecossistema e em que condições ambientais. Para este objetivo, a combinação das medidas FRic (*Functional Richness*, VILLÉGER et al., 2008), FDiv (*Functional Divergence*, VILLÉGER et al., 2008) e FEev (*Functional Evenness*, VILLÉGER et al., 2008) parecem constituir uma combinação relevante (MOUCHET et al., 2010). Por outro lado, a segunda questão busca revelar as regras de montagem subjacentes à estrutura da assembleia e, nesse caso, as medidas GDF (*Generalized Functional Diversity*, MOUCHET et al., 2008), FD (*Functional Diversity*, PETCHEY; GASTON, 2002; PETCHEY; GASTON, 2006) e FRic (*Functional Richness*, VILLÉGER et al., 2008) parecem ser capazes de diferenciar eficientemente os processos ecológicos responsáveis pela formação das assembleias, qualquer que seja a riqueza de espécies (MOUCHET et al., 2010). De todo modo, nosso objetivo aqui não é fazer uma revisão das medidas de diversidade funcional e suas diferentes propriedades. Para revisões sobre o assunto ver Petchey e Gaston (2006), Cianciaruso et al. (2009), Mouchet et al. (2008), Mouchet et al. (2010) e Pavoine e Bonsall (2011).

Estrutura filogenética e funcional das assembleias

Historicamente, os estudos de biodiversidade têm focado em medidas onde a diversidade de uma assembleia depende do número de espécies e de suas abundâncias relativas. Entretanto, a dificuldade em chegar a previsões gerais juntamente com o acesso a características detalhadas da história de vida das espécies tem levado a novas abordagens na caracterização da biodiversidade. Nesse contexto, as “medidas de diversidade filogenética” e as “medidas de diversidade funcional” têm emergido a partir da idéia de que as distâncias filogenéticas e funcionais

entre as espécies podem ser incluídas nas medidas de biodiversidade (COUSINS, 1991).

As medidas de diversidade filogenética e funcional podem ser utilizadas para inferirmos os processos de montagem (*assembly*) das assembleias a partir das relações filogenéticas e funcionais entre as espécies presentes no banco regional. Tais relações correspondem à estrutura filogenética e funcional das assembleias e podem exibir três padrões contrastantes: agrupamento, dispersão e estrutura igual à esperada ao acaso (aleatória). O agrupamento filogenético ou funcional surge quando espécies co-ocorrentes são mais similares (filogeneticamente ou funcionalmente) do que o esperado ao acaso dado as relações filogenéticas ou funcionais do banco regional de espécies. Isso é interpretado como um efeito importante de filtros ambientais na estruturação da assembleia. Por outro lado, a dispersão filogenética ou funcional ocorre quando as espécies co-ocorrentes são mais distintas (filogeneticamente ou funcionalmente) do que o esperado ao acaso. Isso significa que a similaridade limitante deve ter um efeito predominante na estruturação da assembleia. Por fim, quando espécies co-ocorrentes não exibem uma estrutura igual à esperada ao acaso isso pode indicar que processos que independem do parentesco ou das características das espécies (e.g. limitação de dispersão e processos neutros) podem ser mais importantes na estruturação da assembleia (PAUSAS; VERDÚ, 2010) ou que tanto a similaridade limitante e os filtros ambientais operam simultaneamente na seleção das espécies que podem ocorrer na assembleia em estudo.

Muitos estudos têm explorado os padrões filogenéticos e funcionais das assembleias com o objetivo de compreender os processos responsáveis pela co-ocorrência de espécies (e.g. PRINZING et al., 2008; GÓMEZ et al., 2010; SAFI et al., 2011). A dificuldade em unir os resultados desses estudos em uma única estrutura tem sido causada, em parte, pela ampla variedade de termos utilizados para representar processos similares. Por exemplo, assembleias exibindo agrupamento filogenético ou funcional são denominadas na literatura por termos do tipo *clumped*, *clustered*, *underdispersed*, *aggregated*, *convergence* ou *patchy*; todos se referindo ao mesmo conceito. Da mesma forma, assembleias exibindo dispersão filogenética ou funcional são identificadas por termos como *evenness*, *dispersed*, *overdispersed*, *segregated*, *divergence* ou *uniform*. Com o objetivo de evitar confusões semânticas, alguns autores têm sugerido o uso dos termos *clustering* e *overdispersion* para designar, respectivamente, agrupamento e dispersão

(filogenética ou funcional), uma vez que parecem ter maior uso e consenso entre os ecólogos (veja revisões em PAUSAS; VERDÚ, 2010; PAVOINE; BONSAALL, 2011).

Integrando diversidade filogenética e funcional

Diferentes medidas têm sido desenvolvidas para quantificar a estrutura filogenética e funcional das assembleias, e cada uma delas é sensível a diferentes aspectos da estrutura da assembleia. A escolha por um índice de diversidade dependerá das suas propriedades intrínsecas e eficiência em testar a hipótese biológica de interesse (ver PETCHEY; GASTON, 2006; PAUSAS; VERDÚ, 2010; PAVOINE; BONSAALL, 2011). A diversidade filogenética é uma medida de diversidade de assembleias que incorpora as relações filogenéticas das espécies (MAGURRAN, 2004); enquanto que, a diversidade funcional representa a extensão das diferenças entre espécies baseada na distinção de suas características morfológicas, fisiológicas e ecológicas (PETCHEY; GASTON 2002). Dentre diferentes medidas, a PD (*Phylogenetic Diversity*, FAITH, 1992) é representada pela soma dos comprimentos dos ramos de uma árvore filogenética regional necessários para conectar todas as espécies presentes em uma assembleia local, da mesma forma como a medida FD (*Functional Diversity*, PETCHEY; GASTON, 2002; PETCHEY; GASTON, 2006) soma os ramos de um dendrograma funcional. Embora esse seja um claro exemplo de integração entre uma medida de diversidade evolutiva e uma ecológica, ainda existe uma falta de desenvolvimento conjunto entre os índices de diversidade filogenética e funcional (mas veja DINIZ-FILHO et al., 2011). Recentemente, Pavoine e Bonsall (2011) destacam que qualquer índice baseado em distâncias entre espécies pode ser aplicado tanto a uma distância evolutiva (filogenética) quanto ecológica (funcional), ou seja, qualquer índice baseado em uma árvore filogenética também pode ser aplicado a um dendrograma funcional e assim por diante. Por exemplo, a Distância Média de Pares (MPD, *Mean Pairwise Distance*), a Distância Média do Táxon mais Próximo (MNTD, *Mean Nearest Taxon Distance*), propostas por Webb et al. (2000), são duas medidas que se enquadram nessa lógica. A medida MPD quantifica a distância filogenética de pares entre cada uma das espécies na assembleia e, então, indica a distância filogenética média entre todos os táxons. A MPD é considerada uma medida basal das relações filogenéticas de espécies co-ocorrentes por capturar os maiores ramos de uma árvore filogenética e, por isso, as maiores distâncias

filogenéticas entre as espécies (WEBB, 2000). A medida MNTD quantifica a distância filogenética entre cada uma das espécies e sua vizinha mais próxima na árvore filogenética com o qual elas co-ocorrem na assembleia e, então, indica a distância média do táxon mais próximo. A MNTD é considerada uma medida terminal das relações filogenéticas de espécies co-ocorrentes por capturar os menores ramos de uma árvore filogenética e, por isso, as menores distâncias filogenéticas entre as espécies (WEBB, 2000).

Modelos nulos

Para determinar a estrutura – agrupamento ou dispersão – filogenética ou funcional das assembleias, os resultados observados a partir das medidas de diversidade devem ser comparados a um modelo nulo de montagem de assembleias. Os modelos nulos constituem um teste estatístico para determinar se um padrão observado pode ocorrer na ausência de um processo particular (GOTELLI; GRAVES, 1996), e durante um longo tempo tem figurado proeminentemente na literatura sobre regras de montagem (WILLIAMS, 1964; HARVEY et al., 1983). Seu papel consiste em aleatorizar os dados da assembleia de forma a remover todos os efeitos dos processos sob estudo (GOTELLI; GRAVES, 1996), isto é, retirar qualquer efeito da identidade das espécies sobre a composição e, portanto, das relações filogenéticas ou funcionais das espécies (VAMOSI et al., 2009). Assim, o termo “modelo nulo” se refere ao fato de que o teste é considerado um representante da hipótese nula, onde o padrão observado é um produto do acaso (GÖTZENBERGER et al., 2011).

A aleatorização pode ser aplicada de duas formas distintas: sobre a matriz de distância filogenética ou funcional de espécies, isto é, sobre a árvore filogenética ou dendrograma funcional; ou ainda sobre as espécies da matriz de co-ocorrência, isto é, sobre a distribuição espacial das espécies (HARDY, 2008). A aleatorização aplicada sobre a matriz de distância tende a manter a maior parte da estrutura filogenética e funcional originalmente presente no conjunto de dados. A mais simples consiste no rearranjo das posições das espécies entre as extremidades da árvore filogenética ou dendrograma funcional, mantendo assim, a estrutura e o comprimento dos braços da árvore ou do dendrograma inalterados. Se um banco de espécies é definido e contém espécies não amostradas, duas aleatorizações variantes podem existir: a aleatorização das espécies que somente foram amostradas no local de estudo; ou a aleatorização de todas as espécies do banco, estejam elas amostradas

ou não. Uma aleatorização distinta ainda considera a abundância total de cada espécie, restringindo a permutação entre espécies com abundâncias similares (veja HARDY, 2008). Por outro lado, as espécies da matriz de co-ocorrência podem ser aleatorizadas pela permutação dos elementos da matriz dentro de cada local (linhas) ou dentro de cada espécie (colunas), independentemente ou não (veja HARDY, 2008). Utilizando essa abordagem Gotelli (2000) elaborou nove modelos nulos que diferem somente na forma como as linhas e colunas de matrizes de co-ocorrência são aleatorizadas (e.g. somas fixas, equiprováveis ou proporcionais e diferentes probabilidades de ocorrência de erros Tipo I e II). O esboço dos modelos nulos torna-se mais complexo se a informação sobre as abundâncias e características das espécies é incorporada (de BELLO et al., 2009; ULRICH; GOTELLI, 2010). A construção do método de aleatorização subjacente ao modelo nulo não é meramente uma questão técnica, sua definição determina quais processos são permitidos e quais são excluídos sob o modelo nulo. Portanto, a escolha pelo tipo de aleatorização reflete diferentes hipóteses nulas sobre o funcionamento das regras de montagem (GÖTZENBERGER et al., 2011).

Todas as medidas de diversidade estão certamente sujeitas a erros, e o uso da abordagem de aleatorização deve permitir a quantificação do desempenho estatístico de cada medida em diferentes cenários. Sabe-se que a estrutura (filogenética ou funcional) das assembleias é sensível ao tamanho do banco regional, à composição de espécies das assembleias, à desigualdade e resolução da árvore ou do dendrograma, à evolução das características e aos processos de montagem (KRAFT et al., 2007; HARDY, 2008; KEMBEL, 2009; SWENSON, 2009). A aleatorização envolve a definição da árvore filogenética ou do dendrograma funcional do banco regional de espécies e a seleção das espécies que compõem cada assembleia seguindo uma das regras de montagem (filtro ambiental, similaridade limitante e montagem aleatória). Esse processo deve ser repetido muitas vezes para se obter uma taxa de erro. Para detectar o erro Tipo I é necessário gerar assembleias sem nenhuma estrutura filogenética ou funcional; enquanto que para detectar o erro Tipo II é necessário gerar assembleias com estrutura filogenética ou funcional agrupada ou dispersa (veja PAUSAS; VERDÚ, 2010). As taxas de erro do Tipo I podem ser infladas sob várias circunstâncias, incluindo quando (i) as frequências das espécies em um banco de amostras não são uniformes, e as amostras nulas são geradas a partir de uma lista de

espécies com substituição; e (ii) existem longos braços para táxons raros (veja KEMBEL; HUBBELL, 2006). Já as taxas de erro do Tipo II podem ser influenciadas pelos tamanhos relativos das amostras e dos bancos fontes de espécies (KRAFT et al., 2007), e pode ser inflado quando existe um sinal filogenético na estrutura de abundância da assembleia, mas o teste de aleatorização usa somente dados de presenças e ausências (veja KEMBEL; HUBBELL, 2006). Por fim, a limitação da dispersão sobre as escalas ecológicas e biogeográficas podem invalidar métodos simples de rearranjos para a criação de amostras nulas (VAMOSI et al., 2009).

Direções futuras

O desenvolvimento de novos métodos para detectar a estrutura filogenética e funcional das assembleias tem se afastado da simples relação entre filtro ambiental e similaridade limitante. Recentemente, a aplicação de novas abordagens filogenéticas tem ajudado a demonstrar que diferentes fatores podem influenciar a estrutura das assembleias (CAVENDER-BARES et al., 2009). As interações patógeno-hospedeiro (GILBERT; WEBB, 2007), a predação (VAMOSI; VAMOSI, 2007), as interações mutualísticas (ELIAS et al., 2008), e a introdução de espécies invasoras (LESSARD et al., 2009) também podem alterar a formação das assembleias. Além disso, tanto o filtro ambiental quanto a similaridade limitante podem ocorrer em uma mesma assembleia (WEIHER et al., 1998), produzindo padrões aparentemente estocásticos de diversidade filogenética ou funcional. Helmus et al. (2007B) mostraram por meio de um método baseado na filogenia e no ambiente que o filtro ambiental e a similaridade limitante podem levar a padrões filogenéticos e funcionais opostos, obscurecendo o efeito de um ao outro. Assim, os filtros ambientais e a similaridade limitante podem atuar de forma conjunta sobre as assembleias, o que demonstra a necessidade de ir além da visão simplista de processos de montagem opostos. Por exemplo, Valiente-Banuet e Verdú (2007) mostraram que a facilitação também pode atuar como regra de montagem favorecendo a dispersão filogenética das assembleias, pois espécies “facilitadoras” tendem a facilitar o estabelecimento de espécies pouco aparentadas à assembleia. Além disso, a similaridade limitante pode ter um efeito oposto ao usualmente esperado sobre as assembleias (Mayfield e Levine 2010). O principal argumento é que a competição, algumas vezes, pode eliminar espécies mais diferentes e menos aparentadas, mesmo quando as características subjacentes às

diferentes espécies são filogeneticamente conservadas.

A diversidade filogenética e a diversidade beta podem fornecer um avanço fundamental na compreensão de como os fatores evolutivos e ecológicos interagem para influenciar os padrões atuais de diversidade ao longo de amplas escalas espaciais (GRAHAM; FINE, 2008). Estender esses campos para incluir o componente filogenético da diversidade beta permite avaliar como as interações bióticas, as restrições filogenéticas, o isolamento geográfico passado e atual e os gradientes ambientais interagem para produzir os padrões observados de diversidade, desvincilhando efetivamente a importância relativa dos processos que atuam ao longo de diferentes escalas espaciais (GRAHAM; FINE, 2008). Nesse contexto, diferentes medidas de diversidade beta filogenética têm surgido, tais como, a Diversidade Filogenética de Jaccard (MAGURRAN, 2004), a Diversidade Filogenética de Simpson (HARDY; SANTERRE, 2007) e a Diversidade Filogenética de Sørensen (BRYANT et al., 2008). Tais medidas podem ainda ser facilmente extrapoladas para o contexto da diversidade funcional.

Apesar da grande variedade de termos e métodos, uma estrutura unificada envolvendo as relações filogenéticas e funcionais é fundamental para obter uma visão integrada dos processos que estruturam as assembleias. As medidas de diversidade futuras devem englobar a diversidade filogenética e funcional, além de atribuir pesos diferentes às abundâncias das espécies que variam ao longo de diferentes escalas espaciais e temporais (PAVOINE; BONSAI, 2011). Além disso, a aplicação da informação filogenética para a predição da dinâmica das assembleias, funções do ecossistema e respostas a mudanças globais demonstra ser uma abordagem promissora (CAVENDER-BARES et al., 2009). Recentemente, Safi et al. (2011) investigaram a distribuição espacial da diversidade filogenética e funcional de mamíferos em relação a riqueza de espécies em escala global e demonstraram que áreas tropicais são caracterizadas por um déficit na diversidade funcional em relação à diversidade filogenética, sugerindo que nessas áreas o grande número de espécies são mais similares ecologicamente do que o esperado pelo nível de história evolutiva observado. Este estudo exemplifica como o uso de múltiplas medidas de diversidade em escala global pode ajudar a esclarecer a importância relativa de processos históricos e ecológicos na formação dos gradientes atuais de diversidade. O campo da ecologia de comunidades pode se beneficiar desses

novos avanços teóricos e metodológicos que também devem fornecer a oportunidade de lidar com desafios futuros na biologia da conservação.

Outra importante questão envolve a compreensão do quanto da variação nas características funcionais dos organismos pode ser explicada pela inércia filogenética e quanto é puramente um sinal “ecológico” ou específico. Para isso, Diniz-Filho et al. (2011) demonstraram que tanto a diversidade filogenética quanto a diversidade funcional podem ser calculadas utilizando medidas simples baseadas em autovetores extraídos a partir de uma matriz de distância filogenética entre espécies, o que constitui a base de um método denominado regressão do autovetor filogenético (DINIZ-FILHO et al., 1998). Com esse método é possível extrairmos o componente filogenético da matriz de características funcionais (inércia) e, portanto calcularmos com o componente específico

(ou ecológico) as medidas de estrutura e diversidade funcional. Na medida em que formos capazes de entender o quanto da variação das características das espécies é explicada por processos evolutivos e ecológicos, assim como o papel do ambiente e das diferentes escalas espaciais nos padrões observados, a Ecologia certamente aumentará o seu poder preditivo e chegará mais próximo de apresentar as regras e princípios gerais tão desejadas por Peters (1991) e Lawton (1999)

AGRADECIMENTOS

F.L.S. agradece à CAPES pela bolsa de mestrado; M.V.C. agradece à CAPES (projeto 012/09). Agradecemos também a Leandro Duarte e Joaquín Hortal pelos comentários e sugestões em versões prévias do manuscrito.

ABSTRACT: Communities are assemblages of co-occurring species that potentially interact with each other. They are the result not only of a series of ecological processes or "assembly rules", but also of past and ongoing evolutionary processes. In recent years, the assembly rules have received increased attention from ecologists and two different processes have been explored: environmental filtering and limiting similarity. As the processes involved in the formation of the assemblages appear to vary in a manner dependent on scale, it is expected that such assembly rules have different effects over different spatial scales. Understanding this relationship between ecological processes and spatial scales in which they act has been a great challenge among scholars. In this context, the incorporation of phylogenetic and functional data to diversity classical approaches have established the basis for an emerging area of research in community ecology, promoting the development of many tools to detect the underlying structure of the assemblages and, therefore, to infer the processes assembly responsible for the formation of the assemblages. Here, we demonstrate how the use of different measures of phylogenetic and functional diversity along with the use of different null models can be a promising approach in solving paradigms still poorly understood, discussing how such methods can increase the predictive power of this growing area of research.

KEYWORDS: Assembly rules. Phylogenetic diversity. Functional diversity. Null models.

REFERÊNCIAS

- ALGAR, A. C.; KERR, J. T.; CURRIE, D. L. Quantifying the importance of regional and local filters for community trait structure in tropical and temperate zones. **Ecology**, New York, v. 92, n. 4, p. 903-914, 2011.
- BLACKBURN, T. M.; PETCHEY, O. L.; CASSEY, P.; GASTON, K. J. Functional diversity of mammalian predators and extinction in island birds. **Ecology**, New York, v. 86, n. 11, p. 2916-2923, 2005.
- BLANCHARD, J. L.; BELGRANO, A.; EBENMAN, B.; PETCHEY O. L.; VEEN, F. J. F. V. Body size and ecosystem dynamics – SIZEMIC 2010. **Oikos**, Lund, v. 120, n. 4, p. 481-563, 2011.
- BLAUM, N.; MOSNER, E.; SCHWAGER, M.; JELTSCH, F. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: Towards an animal functional type approach. **Biodiversity and Conservation**, Dordrecht, v. 00, n. 00, p. 00, 2011.
- BLOMBERG, S. P.; GARLAND, T.; IVES, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. **Evolution**, St. Louis, v. 57, n. 4, p. 717-745, 2003.

- BROOKER, R. W.; CALLAWAY, R. M.; CAVIERES, L. A.; KIKVIDZE, Z.; LORTIE, C. J.; MICHALET, R.; PUGNAIRE, F. I.; VALIENT-BANUET, A.; WHITHAM, T. G. Don't diss integration: a comment on Ricklefs's disintegrating communities. **The American Naturalist**, Chicago, v. 174, n. 6, p. 919-921, 2009.
- BRYANT, J. B.; LAMANNA, C.; MORLON, H.; KERKHOFF, A. J.; ENQUIST, B. J.; GREEN, J. L. Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. **Proceedings of the National Academy of Science**, Washington, v. 105, p. 1505-1511, 2008.
- BUCKLEY, H. L.; MILLER, T. E.; ELLISON, A. M.; GOTELLI, N. J. Local to continental-scale variation in the richness and composition of an aquatic food web. **Global Ecology and Biogeography**, Edinburgh, v. 19, n. 5, p. 711-723, 2010.
- CAHILL JR., J. F.; KEMBEL, S.; LAMB, E. G.; KEDDY, P. A. Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? **Perspectives in Plant Ecology**, Evolution and Systematics, Zurich, v. 10, n. 1, p. 41-50, 2008.
- CAVENDER-BARES, J.; KOZAK, K. H.; FINE, P. V. A.; KEMBEL, S. W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, Montpellier, v. 12, n. 7, p. 693-715, 2009.
- CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. **Nature**, London, v. 416, p. 427-430, 2002.
- CHASE, J. M. Community assembly: when should history matter? **Oecologia**, Heidelberg, v. 136, n. 4, p. 489-498, 2003.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 9, n. 3, p. 1-11, 2009.
- CONNOR, E. F.; SIMBERLOFF D. The assembly of species communities: Chance or competition? **Ecology**, New York, v. 60, n. 6, p. 1132-1140, 1979.
- COUSINS, S. H. Species diversity measurement: choosing the right index. **Trends in Ecology and Evolution**, Cambridge, v. 6, n. 6, p. 190-192, 1991.
- DE BELLO, F.; THUILLER, W.; LEPS, J.; CHOLER, P.; CLÉMENT, J. C.; MACEK, P.; SEBASTIÀ, M. T.; LAVOREL, S. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 20, n. 3, p. 475-486, 2009.
- DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In: CODY, M. L.; DIAMOND, J. (Eds), **Ecology and evolution of communities**. Cambridge: Harvard University Press. 1975, p. 342-444.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology and Evolution**, Cambridge, v. 16, n. 11, p. 646-655, 2001.
- DÍAZ, S.; HODGSON, J. G.; THOMPSON, K.; CABIDO, M.; CORNELISSEN, J. H. C.; JALILI, A.; MONTSERRAT-MARTÍ, G.; GRIME, J. P.; ZARRINKAMAR, F.; ASRI, Y.; BAND, S. R.; BASCONCELO, S.; CASTRO-DÍEZ, P.; FUNES, G.; HAMZEHEE, B.; KHOSHNEVI, M.; PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; PÉREZ-RONTOMÉ, M. C.; SHIRVANY, F. A.; VENDRAMINI, F.; YAZDANI, S.; ABBAS-AZIMI, R.; BOGAARD, A.; BOUSTANI, S.; CHARLES, M.; DEGHAN, M.; DE TORRES-ESPUNY, L.; FALCZUK, V.; GUERRERO-CAMPO, J.; HYND, A.; JONES, G.; KOWSARY, E.; KAZEMI-SAEED, F.; MAESTRO-MARTÍNEZ, M.; ROMO-DÍEZ, A.; SHAW, S.; SIAVASH, B.; VILLAR-SALVADOR, P.; ZAK, M. R. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 15, n. 3, p. 295-304, 2004.

DINIZ-FILHO, J. A. F.; DE SANT'ANA, C. E. R.; BINI, L. M. An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. **Evolution**, St. Louis, v. 52, n. 5, p. 1247-1262, 1998.

DINIZ-FILHO, J. A. F.; CIANCIARUSO, M. V.; RANGEL, T. F.; BINI, L. M. Eigenvector estimation of phylogenetic and functional diversity. **Functional Ecology**, London, v. 25, n. 4, p. 735-744, 2011.

ELIAS, M.; GOMPERT, Z.; JIGGINS, C.; WILLMOTT, K. Mutualistic interactions drive ecological niche convergence in a diverse butterfly community. **PLoS Biology**, San Francisco, v. 6, n. 12, p. 2642-2649, 2008.

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

FLYNN, D. F. B.; GOGOL-PROKURAT, M.; NOGEIRE, T.; MOLINARI, N.; RICHERS, B. T.; LIN, B. B.; SIMPSON, N.; MAYFIELD, M. M.; DECLERCK, F. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. **Ecology Letters**, Montpellier, v. 12, n. 1, p. 22-33, 2009.

FONSECA, C. R.; GANADE, G. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. **Journal of Ecology**, London, v. 89, n. 1, p. 118-125, 2001.

FUNK, J. L.; CLELAND, E. E.; SUDING, K. N.; ZAVALETA, E. S. Restoration through reassembly: Plant traits and invasion resistance. **Trends in Ecology and Evolution**, Cambridge, v. 23, n. 12, p. 695-703, 2008.

GARLAND JR., T.; HARVEY, P. H.; IVES, A. R. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. **Systematic Biology**, Oxford, v. 41, n. 1, p. 18-32, 1992.

GASTON, K. J.; BLACKBURN, T. M. **Pattern and process in macroecology**. Oxford: Blackwell Science. 2000, 377 p.

GILBERT, G. S.; WEBB C. O. Phylogenetic signal in plant pathogen-host range. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 104, n. 12, p. 4979-4983, 2007.

GÓMEZ, J. P.; BRAVO, G. A.; BRUMFIELD, R. T.; TELLO, J. G.; CADENA, C. D. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. **Journal of Animal Ecology**, London, v. 79, n. 6, p. 1181-1192, 2010.

GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. **Null Models in Ecology**. Washington: Smithsonian Institute Press. 1996, 368p.

GOTELLI, N. J. Null model analysis of species co-occurrence patterns. **Ecology**, New York, v. 81, n. 9, p. 2606-2621, 2000.

GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R.; RAHBEK, C. Macroecological signals of species interactions in the Danish avifauna. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 107, n. 11, p. 5030-5035, 2010.

GÖTZENBERGER, L.; DE BELLO, F.; BRATHEN, K. A.; DAVISON, J.; DUBUIS, A.; GUISAN, A.; LEPS, J.; LINDBORG, R.; MOORA, M.; PÄRTEL, M.; PELLISSIER, L.; POTTIER, J.; VITTOZ, P.; ZOBEL, K.; ZOBEL, M. Ecological assembly rules in plant communities – approaches, patterns and prospects. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 00, n. 00, p. 00, 2011.

GRAFEN, A. The phylogenetic regression. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, London, v. 326, n. 1233, p. 119-157, 1989.

GRAHAM, C. H.; FINE, P. V. A. Phylogenetic beta diversity: Linking ecological and evolutionary processes across space in time. **Ecology Letters**, Montpellier, v. 11, n. 12, p. 1265-1277, 2008.

- HARDY, O. J. Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: Statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. **Journal of Ecology**, London, v. 96, n. 5, p. 914-926, 2008.
- HARDY, O. J.; SENTERRE, B. Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. **Journal of Ecology**, London, v. 95, n. 3, p. 493-506, 2007.
- HARVEY, P. H.; COLWELL, R. K.; SILVERTOWN, J. W.; MAY, R. M. Null models in ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 14, p. 189-211, 1983.
- HE, F.; GASTON, K. J.; CONNOR, E. F.; SRIVASTAVA, D. S. The local-regional relationship: immigration, extinction and scale. **Ecology**, New York, v. 86, n. 2, p. 360-365, 2005.
- HELMUS, M. R.; SAVAGE, K.; DIEBEL, M. W.; MAXTED, J. T.; IVES, A. R. Separating the determinants of phylogenetic community structure. **Ecology Letters**, Montpellier, v. 10, n. 10, p. 917-925, 2007B.
- HELMUS M. R.; BLAND, T. J.; WILLIAMS, C. K.; IVES, A. R. Phylogenetic measures of biodiversity. **The American Naturalist**, Chicago, v. 169, n. 3, p. E68-E83, 2007A.
- HOOPER, D. U.; SOLAN, M.; SYMSTAD, A.; DÍAZ, S.; GESSNER, M. O.; BUCHMANN, N.; DEGRANGE, V.; GRIME, P.; HULOT, F.; MERMILLOD-BLONDIN, F.; ROY, J.; SPEHN, E.; VAN PEER, L. Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. In: LOREAU, M.; NAEEM, S.; INCHAUSTI, P. (Eds), **Biodiversity and ecosystem functioning**. Oxford: Oxford University Press. 2002, p. 195-281.
- HOOPER, D. U.; DUKES, J. S. Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment. **Ecology Letters**, Montpellier, v. 7, n. 2, p. 95-105, 2004.
- HUSBAND, B. C.; BARRETT, S. C. H. A metapopulation perspective in plant population biology. **Journal of Ecology**, London, v. 84, n. 3, p. 461-469, 1996.
- KEDDY, P. A. Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 3, n. 2, p. 157-164, 1992.
- KEMBEL, S. W. Disentangling niche and neutral influences on community assembly: Assessing the performance of community phylogenetic structure tests. **Ecology Letters**, Montpellier, v. 12, n. 9, p. 949-960, 2009.
- KEMBEL, S. W.; HUBBELL, S. P. The phylogenetic structure of a Neotropical forest tree community. **Ecology**, New York, v. 87, n. 7, p. S86-S89, 2006.
- KNEITEL, J. M.; MILLER, T. E. Dispersal rates affect community composition in metacommunities of *Sarracenia purpurea* inquilines. **The American Naturalist**, Chicago, v. 162, n. 2, p. 165-171, 2003.
- KRAFT, N. J. B.; CORNWELL, W. K.; WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. **The American Naturalist**, Chicago, v. 170, n. 2, p. 271-283, 2007.
- LALIBERTÉ, E.; WELLS, J. A.; DECLERCK, F.; METCALFE, D. J.; CATTERALL, C. P.; QUEIROZ, C.; AUBIN, I.; BONSER, S. P.; DING, Y.; FRATERRIGO, J. M.; MCNAMARA, S.; MORGAN, J. W.; MERLOS, D. S.; VESK, P. A.; MAYFIELD, M. M. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. **Ecology Letters**, Montpellier, v. 13, n. 1, p. 76-86, 2010.
- LAWTON, J. H. Are there general laws in ecology? **Oikos**, Lund, v. 84, n. 2, p. 177-192, 1999.

- LEGENDRE, P.; LAPOINTE, F.; CASGRAIN, P. Modeling brain evolution from behavior: a permutational regression approach. **Evolution**, St. Louis, v. 48, n. 5, p. 1487-1499, 1994.
- LESSARD, J.; FORDYCE, J. A.; GOTELLI, N. J.; SANDERS, N. J. Invasive ants alter the phylogenetic structure of ant communities. **Ecology**, New York, v. 90, n. 10, p. 2664-2669, 2009.
- LEVIN, S. A. The Problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur award lecture. **Ecology**, New York, v. 73, n. 6, p. 1943-1967, 1992.
- LOREAU, M. Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. **Ecology Letters**, Montpellier, v. 3, n. 2, p. 73-76, 2000.
- LOSOS, J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. **Ecology Letters**, Montpellier, v. 11, n. 10, p. 995-1007, 2008.
- MAGURRAN, A. E. **Measuring biological diversity**. Oxford: Blackwell Science Ltd. 2004, 256p.
- MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D.; LEE, W. G.; WILSON, J. B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, Lund, v. 111, n. 1, p. 112-118, 2005.
- MASON, N. W. H.; LANOISELÉE, C.; MOUILLOT, D.; IRZ, P.; ARGILLIER, C. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. **Oecologia**, Heidelberg, v. 153, n. 2, p. 441-452, 2007.
- MAYFIELD, M. M.; ACKERLY, D.; DAILY, G. C. The diversity and conservation of plant reproductive and dispersal functional traits in human-dominated tropical landscapes. **Journal of Ecology**, London, v. 94, n. 3, p. 522-536, 2006.
- MAYFIELD, M. M.; LEVINE, J. L. Opposing effects of competition exclusion on the phylogenetic structure of communities. **Ecology Letters**, Montpellier, v. 13, n. 9, p. 1085-1093, 2010.
- MCGILL, B. J. Matters of scale. **Science**, Washington, v. 328, n. 5978, p. 575-576, 2010.
- MEYNARD, C. N.; DEVICTOR, V.; MOUILLOT, D.; THULLER, W.; JIGUET, F.; MOUQUET, N. Beyond taxonomic diversity patterns: how do α , β and γ components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? **Global Ecology and Biogeography**, Edinburgh, v. 00, n. 00, p. 00, 2011.
- MOUCHET, M.; GUILHAUMON, F.; VILLEGGER, S.; MASON, N. W. H.; TOMASINI, J. A.; MOUILLOT, D. Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. **Oikos**, Lund, v. 117, n. 5, p. 794-800, 2008.
- MOUCHET, M.; VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, London, v. 24, n. 24, p. 867-876, 2010.
- PAUSAS, J. G.; VERDÚ, M. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. **BioScience**, Washington, v. 60, n. 8, p. 614-625, 2010.
- PAVOINE, S.; BONSTALL, M. B. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 00, n. 00, p. 00, 2011.

- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity (FD), species richness, and community composition. **Ecology Letters**, Montpellier, v. 5, n. 3, p. 402-411, 2002.
- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, Montpellier, v. 9, n. 6, p. 741-758, 2006.
- PETCHEY, O. L.; EVANS, K. L.; FISHBURN, I. S.; GASTON, K. J. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. **Journal of Animal Ecology**, London, v. 76, n. 5, p. 977-985, 2007.
- PETERS, R. H. **A critique for ecology**. Cambridge: Cambridge University Press. 1991, 366p.
- PRINZING, A.; REIFFERS, R.; BRAAKHEKKE, W. G.; HENNEKENS, S. M.; TACKENBERG, O.; OZINGA, W. A.; SCHAMINÉE, J. H. J.; VAN GROENENDAEL, J. M. Less lineages-more trait variation: Phylogenetically clustered plant communities are functionally more diverse. **Ecology Letters**, Montpellier, v. 11, n. 8, p. 809-819, 2008.
- REVELL, L. J.; HARMON, L. J.; COLLAR, D. C. Phylogenetic signal, evolutionary process, and rate. **Systematic Biology**, Oxford, v. 57, n. 4, p. 591-601, 2008.
- RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. **Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives**. Chicago: University of Chicago Press. 1993, 414p.
- RICKLEFS, R. E. Disintegration of the ecological community. **The American Naturalist**, Chicago, v. 172, n. 6, p. 741-750, 2008.
- RICKLEFS, R. E. A Brief Response to Brooker et al.'s Comment. **The American Naturalist**, Chicago, v. 174, n. 6, p. 928-931, 2009.
- SAFI, K.; CIANCIARUSO, M. V.; LOYOLA, R. D.; BRITO, D.; ARMOUR-MARSHALL, K.; DINIZ-FILHO, J. A. F. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, London, v. 366, n. 1577, p. 2536-2544, 2011.
- SEKERCIOGLU, C. H. Increasing awareness of avian ecological function. **Trends in Ecology and Evolution**, Cambridge, v. 21, n.8, 464-471, 2006.
- SHURIN, J. B.; SRIVASTAVA, D. S. New perspectives on local and regional diversity: beyond saturation. In: HOLYOAK, M.; LEIBOLD, M. A.; HOLT, R. D. (Eds), **Metacommunities**. Chicago: University of Chicago Press. 2005, p. 399-417.
- SOBERÓN, J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. **Ecology Letters**, Montpellier, v. 10, n. 12, p. 1115-1123, 2007.
- SRIVASTAVA, D. S. Using local-regional richness plot to test for species saturation: pitfalls and potentials. **Journal of Animal Ecology**, London, v. 68, n. 1, p. 1-16, 1999.
- SRIVASTAVA, D. S.; VELLEND, M. Biodiversity-ecosystem function research: Is it relevant to conservation? **Annual Review in Ecology and Evolution Systematics**, Palo Alto, v. 36, n. 1, p. 267-294, 2005.
- STAYTON, C. T. Is convergence surprising? An examination of the frequency of convergence in simulated datasets. **Journal of Theoretical Biology**, Shannon, v. 252, n. 1, p. 1-14, 2008.
- SWENSON, N. G. Phylogenetic resolution and quantifying the phylogenetic diversity and dispersion of communities. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 4, n. 2, p. e4390-e4390, 2009.

- ULRICH, W.; GOTELLI, N. J. Null model analysis of species associations using abundance data. **Ecology**, New York, v. 91, n. 11, p. 3384-3397, 2010.
- VALIENTE-BANUET, A.; VERDÚ M. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. **Ecology Letters**, Montpellier, v. 10, n. 11, p. 1029-1036, 2007.
- VAMOSI, J.C.; VAMOSI, S. M. Body size, rarity, and phylogenetic community structure: Insights from diving beetle assemblages of Alberta. **Diversity and Distributions**, Edinburgh, v. 13, n. 1, p. 1-10, 2007.
- VAMOSI, S. M.; HEARD, S. B.; VAMOSI, J. C.; WEBB, C. O. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. **Molecular Ecology**, Vancouver, v. 18, n. 4, p. 572-592, 2009.
- VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, New York, v. 89, n. 8, p. 2290-2301, 2008.
- 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.
- WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; MCPHEE, M. A.; DONOGHUE, M. J. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 33, n. 1, p. 475-505, 2002.
- WEIHER, E.; CLARKE, G. D. P.; KEDDY, P. A. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. **Oikos**, Lund, v. 81, n. 2, p. 309-322, 1998.
- WEIHER, E.; KEDDY, P. A. **Ecological Assembly Rules – Perspectives, advances, retreats**. Cambridge: Cambridge University Press. 1999, 418p.
- WILLIAMS, C. B. **Patterns in the balance of nature**. New York: Academic Press. 1964, 324p.