



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA E EVOLUÇÃO**



Fernando Landa Sobral

**REGRAS DE ASSEMBLEIA EM AVES DO CERRADO:
ESTRUTURA FUNCIONAL EM DIFERENTES ESCALAS
ESPACIAIS**

Orientador: Dr. Marcus Vinicius Cianciaruso

GOIÂNIA - GO
MAIO - 2011

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

Fernando Landa Sobral

**REGRAS DE ASSEMBLEIA EM AVES DO CERRADO:
ESTRUTURA FUNCIONAL EM DIFERENTES ESCALAS
ESPACIAIS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Goiás, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientador: Dr. Marcus Vinicius Cianciaruso

GOIÂNIA - GO
MAIO - 2011

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
GPT/BC/UFG

S677r Sobral, Fernando Landa.
Regras de Assembleia em aves do Cerrado [manuscrito] :
estrutura funcional em diferentes escalas espaciais / Fernando
Landa Sobral. - 2011.
iv, 79 f. : figs, tabs.

Orientador: Prof. Dr. Marcus Vinicius Cianciaruso.
Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Goiás,
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, 2011.
Bibliografia.
Apêndices.

1. Diversidade funcional. 2. Diversidade filogenética. 3.
Filtros ambientais. 4. Similaridade limitante. I. Título.

CDU: 574.2

À minha família, especialmente aos meus pais e meu irmão pelo amor, incentivo e compreensão.

Agradecimentos

À Deus, por guiar meus passos em todos os momentos;

Ao professor e amigo Dr. Marcus Vinicius Cianciaruso, pela orientação, confiança, apoio e aprendizado proporcionado ao longo da realização de todo este trabalho;

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, pelo apoio na realização deste trabalho;

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pela bolsa concedida;

Ao professor José Alexandre Felizola Diniz Filho, por indicar a orientação do professor Marcus Vinicius Cianciaruso e por disponibilizar parte dos dados utilizados no trabalho;

Ao parceiro de laboratório José Hidasi Neto, pela amizade e ajuda na compilação dos dados;

Aos professores Paulo De Marco e Rogério Pereira Bastos, pelo esforço em me disponibilizar uma bolsa de estudos, quando ainda não possuía.

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL	1
Estrutura filogenética e funcional de assembleias: (re)montando a Ecologia de Comunidades em diferentes escalas espaciais	2
Resumo:	3
Abstract:	4
Introdução	5
Escala Espaciais	7
Diversidade Filogenética das Assembleias	10
Diversidade Funcional das Assembleias	12
Estrutura Filogenética e Funcional das Assembleias	15
Integrando Diversidade Filogenética e Funcional	17
Modelos Nulos	18
Direções Futuras	21
Referências	24
CAPÍTULO	38
Regras de montagem em aves de áreas abertas e florestais do Cerrado: estrutura funcional e filogenética em diferentes escalas espaciais	39
Resumo	40
Abstract	41
Introdução	42
Materiais e Métodos	46
Resultados	52
Discussão	56
Referências Bibliográficas	64
MATERIAL SUPLEMENTAR	76

INTRODUÇÃO GERAL

**Estrutura filogenética e funcional de assembleias: (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, ICB, Universidade Federal de Goiás,
CEP 131, 74001-970, Goiânia, GO, Brasil. fernandolsobral@gmail.com;

² Departamento de Ecologia, ICB, Universidade Federal de Goiás, CEP 131, 74001-970,
Goiânia, GO, Brasil

RESUMO: As comunidades são assembleias 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 assembleias 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 assembleias e, portanto, inferir os processos de montagem responsáveis pela formação das assembleias. 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.

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.

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).

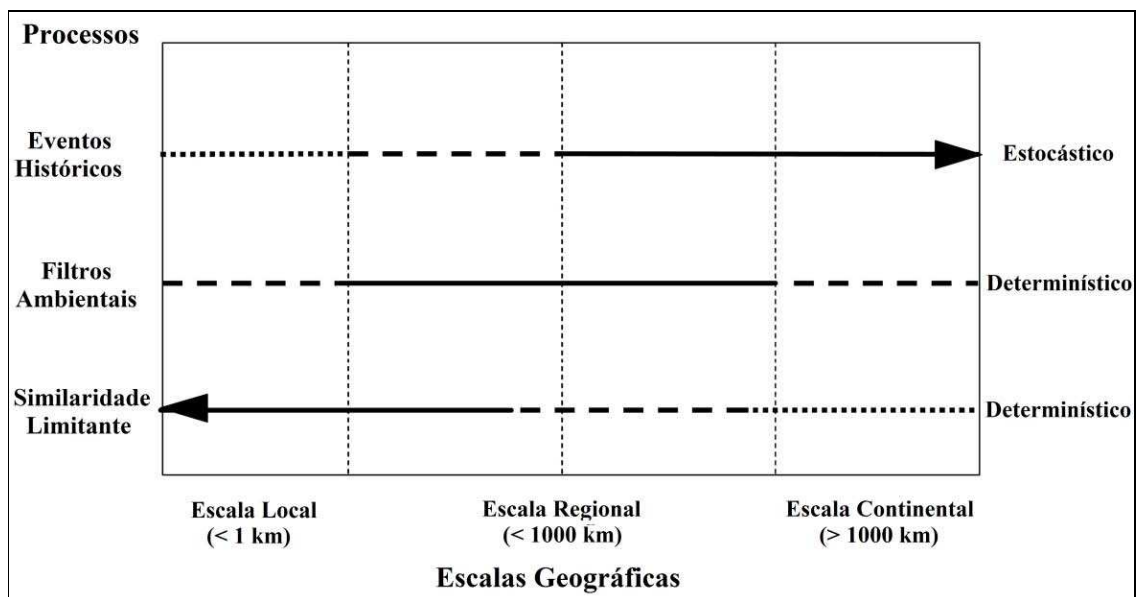


Figura 1 – Representação diagramática de como diferentes processos ecológicos regulam a composição e a estrutura de assembleias ao longo de diferentes escalas espaciais. As linhas representam o gradiente de ação dos processos ecológicos sobre as diferentes escalas (linhas sólidas = forte ação dos processos;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

Como os processos envolvidos na formação das assembleias são dependentes da escala espacial espera-se que os filtros ambientais estruturem 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, consequentemente, 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). 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 está sendo mais bem utilizada.

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 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; BONSALL, 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; BONSALL, 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, desvencilhando 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; BONSALL, 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.

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.; DEHGHAN, 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.; ZAVALA, 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.; RAHBK, 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.; GUIBAN, 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.; THUILLER, 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.; BONSALE, 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.; MCPEEK, 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.

CAPÍTULO

Regras de montagem em aves de áreas abertas e florestais do Cerrado: estrutura funcional e filogenética em diferentes escalas espaciais

Fernando Landa Sobral¹ e Marcus Vinicius Cianciaruso²

¹Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás, Brasil.

²Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás, Brasil.

Resumo

A teoria ecológica sugere que a distribuição espacial da biodiversidade é fortemente dirigida por processos de montagem de assembleias. Recentemente, tais processos de montagem de assembleias, comumente denominados regras de montagem, têm recebido grande atenção dos ecólogos, e dois processos diferentes têm sido extensivamente explorados, os filtros ambientais e a similaridade limitante. Aqui, quantificamos a diversidade funcional e filogenética de espécies de aves de áreas abertas e de áreas florestais em diferentes escalas espaciais do Cerrado (bioma, regional e local), para testar as hipóteses de que os filtros ambientais devem estruturar as assembleias tanto em escala regional quanto em escala local, enquanto que a similaridade limitante predomina em escala local. Na escala do bioma e na escala regional, as assembleias de aves de áreas florestais exibiram tanto agrupamento funcional quanto filogenético, enquanto que na escala local ainda exibiram agrupamento funcional, mas estrutura filogenética aleatória. Por outro lado, as assembleias de aves de áreas abertas exibiram estrutura funcional aleatória e estrutura filogenética agrupada tanto na escala do bioma quanto nas escalas regional e local. Nossos resultados sugerem que a conservação do nicho parece ter um papel importante na estruturação das assembleias de aves de áreas florestais, suportando a hipótese de que os processos ocorrentes em grandes escalas podem não só ter efeito sobre assembleias regionais, como também sobre assembleias locais. Por outro lado, a estrutura funcional e filogenética exibida pelas assembleias de aves de áreas abertas sugere que diferentes mecanismos podem simultaneamente estar dirigindo a reunião dessas espécies, embora a diversidade de habitats abertos deva ser considerada um fator influente na estruturação dessas assembleias. Finalmente, nossos resultados ainda demonstram que o tipo de habitat também exerce um importante papel na montagem das assembleias: habitats estáveis e produtivos (florestais) parecem produzir padrões estruturais mais congruentes, enquanto que habitats heterogêneos e perturbados (abertos) parecem produzir padrões estruturais mais imprevisíveis.

Palavras-chave: diversidade funcional, diversidade filogenética, filtros ambientais, similaridade limitante, espécies de áreas abertas, espécies de áreas florestais

Abstract

Ecological theory suggests that spatial distribution of biodiversity is strongly driven by assemblages assembly processes. Recently, such assemblages assembly processes, commonly referred to as assembly rules, have received great attention from ecologists, and two different processes have been extensively explored, the environmental filtering and limiting similarity. Here, we quantify the functional and phylogenetic diversity of bird species of open areas and forest areas at different spatial scales of the Cerrado (biome, regional and local), to test the hypothesis that environmental filtering should structure assemblages both at regional scale and local scale, while limiting similarity prevails at local scale. At biome and regional scale, the forest area bird assemblages showed both functional and phylogenetic clustering, while at local scale also showed functional clustering, but random phylogenetic structure. On the other hand, the open area bird assemblages showed random functional structure and phylogenetic structure clustered both at the biome scale as at regional and local scales. Our results suggest that niche conservatism seems to have an important role in structuring forest area bird assemblages, supporting the hypothesis that the processes occurring at large scales may not only have an effect on regional assemblages, but also about local assemblages. On the other hand, the functional and phylogenetic structure displayed by the open area bird assemblages suggests that different mechanisms may be driving the assembly of these species, although the diversity of open habitats should be considered an influential factor in structuring of these assemblages. Finally, our results also demonstrate that the type of habitat also plays an important role in the assembly of assemblages: stable and productive habitats (forest) seem to produce structural patterns more congruent, while heterogeneous and disturbed habitats (open) seem to produce structural patterns more unpredictable.

Keywords: functional diversity, phylogenetic diversity, environmental filtering, limiting similarity, open area species, forest area species

Introdução

Identificar os processos que determinam os padrões de riqueza e composição de espécies coocorrentes é um dos temas centrais da ecologia (Weiher e Keddy 1999, Chase 2003). Porém, questões relacionadas à como as comunidades são formadas ainda permanecem pouco compreendidas pelos ecólogos (Holdaway e Sparrow 2006). As comunidades são assembleias de espécies que interagem potencialmente umas com as outras. Elas são resultado não apenas de uma série de processos ecológicos ou “regras de montagem”, tais como fatores ambientais, competição e predação (Chase & Leibold 2003), mas também de processos evolutivos passados e contínuos (Tofts e Silvertown 2000, Ackerly 2003). De modo geral, regras de montagem podem ser definidas como qualquer processo ecológico que atua sobre um banco regional de espécies determinando a estrutura e a composição local de espécies (Keddy 1992) e, portanto, definindo os padrões das assembleias no espaço e no tempo (Holdaway e Sparrow 2006).

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 (Weiher e Keddy 1999, Chase 2003, Kraft et al. 2007). Estes processos provocam efeitos opostos sobre a estrutura das assembleias e têm sido testados recentemente por meio da diversidade funcional ou filogenética de espécies coocorrentes. A diversidade funcional representa a extensão na qual as espécies diferem em um conjunto de características funcionais (Petchey e Gaston 2006) ou a distribuição de características funcionais específicas em uma análise uni ou multivariada (Mouchet et al. 2010). Enquanto a diversidade filogenética reflete as relações de parentesco entre as espécies e, por isso, a história evolutiva acumulada de uma assembleia (Cavender-Bares et al. 2009). Assim, os filtros ambientais atuam como regras de montagem por selecionarem espécies que possuem características funcionais similares que as permitem sobreviver e reproduzir efetivamente em um ambiente – agrupamento funcional – (Díaz et al. 1998, Funk et al. 2008). Por outro lado, a similaridade limitante sugere que o compartilhamento de características funcionais similares entre as espécies não é possível por causa da competição entre elas – dispersão funcional – (Pausas e Verdú 2010). Se as características funcionais são conservadas na evolução das linhagens, os filtros ambientais devem selecionar espécies mais relacionadas do que o esperado ao acaso –

agrupamento filogenético –, enquanto que a similaridade limitante deve selecionar aquelas espécies menos relacionadas entre si – dispersão filogenética – (Kraft et al. 2007). Alternativamente, se as características funcionais são convergentes, os filtros ambientais devem resultar na coocorrência de espécies menos relacionadas do que o esperado ao acaso – dispersão filogenética –, enquanto que a similaridade limitante deve remover qualquer associação sistemática entre as espécies, resultando em assembleias com estrutura filogenética aleatória (Webb et al. 2002). Todavia, a teoria neutra de Hubbell (2001) tem desafiado essas visões por sugerir que os diferentes padrões de coocorrência e persistência são resultado de processos estocásticos e que independem das relações funcionais e filogenéticas das espécies.

Apesar do grande interesse em compreender os padrões de distribuição, abundância e interação das espécies, entender o papel das escalas espaciais nas quais os diferentes processos ecológicos atuam sobre as assembleias é um grande desafio (Emerson e Gillespie 2008). A coocorrência de espécies é afetada por múltiplos processos ecológicos que operam em diferentes escalas espaciais (Cavender-Bares et al. 2006, Swenson et al. 2006, Swenson et al. 2007). Em grandes escalas, os padrões estruturais das assembleias podem refletir um amplo gradiente ambiental (Hawkins et al. 2003), além de processos históricos e evolutivos (Ricklefs e Schluter 1993, Safi et al. 2011). Em escalas regionais, as distribuições das espécies podem ser resultado de dispersão (Kneitel e Miller 2003), estrutura do habitat e disponibilidade de recursos (Srivastava 2006). Enquanto que em escalas locais, as condições ambientais e as interações entre as espécies devem ser os determinantes mais importantes da composição e estrutura das assembleias (Case 1999). Portanto, em qualquer lugar particular, uma hierarquia de processos pode ser encontrada: somente aquelas características que se originaram ou podem persistir sob condições climáticas prevalecentes – escala de biomas – e, assim, tolerar regimes de perturbações predominantes – escala regional –, terão a oportunidade de serem selecionadas por meio da interação entre espécies – escala local – (Díaz et al. 1999).

Em grandes escalas espaciais (e.g. biomas), o efeito de diferentes processos históricos e evolutivos deve reunir espécies de forma estocástica, uma vez que grandes extensões biogeográficas englobam uma variedade de habitats sujeitos a diferentes processos (Ricklefs e Schluter 1993, Brooker et al. 2009). Enquanto isso, os filtros ambientais devem estruturar as assembleias predominantemente em escalas regionais, onde a alta heterogeneidade de habitats

permite que espécies com requerimentos ambientais similares se distribuam através de habitats contrastantes (Weiher e Keddy 1995, Webb et al. 2002, Cavender-Bares et al. 2009). Por outro lado, em escalas locais, a homogeneidade do habitat deve aumentar a importância da similaridade limitante, tornando-a uma limitação predominante para a coocorrência de espécies com características similares (Weiher e Keddy 1995, Webb et al. 2002, Cavender-Bares et al. 2009). Consequentemente, os padrões de diversidade funcional das assembleias devem mudar ao longo de diferentes escalas espaciais: assembleias distribuídas sobre grandes biomas devem exibir diversidade funcional igual à esperada ao acaso como resultado do efeito de diferentes processos em grande escala comumente estocásticos; enquanto que assembleias regionais devem exibir agrupamento funcional como resultado de filtros ambientais; finalmente, assembleias locais devem exibir dispersão funcional como resultado de similaridade limitante (ver Weiher e Keddy 1999, Brooker et al. 2009). Uma vez que espécies relacionadas estreitamente muitas vezes possuem nichos ecológicos similares (Peterson et al. 1999, Kozak e Wiens 2006, Warren et al. 2008), poder-se-ia esperar que os padrões de diversidade filogenética das assembleias variassem semelhantemente aos padrões de diversidade funcional. Entretanto, pelo fato de similaridade ecológica nem sempre refletir similaridade filogenética (Cahill et al. 2008, Losos 2008), análises da estrutura funcional das assembleias juntamente com análises da estrutura filogenética podem fornecer uma compreensão mais clara dos processos de montagem.

Apesar de um número crescente de estudos buscarem compreender os padrões de diversidade de espécies de aves (e.g. Lovette e Hochachka 2006, Graham et al. 2009, Parra et al. 2011), poucos têm buscado por evidências dos processos responsáveis pela estruturação de assembleias em diferentes escalas espaciais (e.g. Gómez et al. 2010, Gotelli et al. 2010, Meynard et al. 2011). Mesmo assim, nenhum deles tem avaliado diretamente a relação entre diferentes regras de montagem e a estrutura funcional e filogenética de espécies de aves ocorrentes em diferentes tipos de habitats, distribuídos ao longo de diferentes escalas espaciais. Essa falta de integração entre diferentes abordagens (funcional e filogenética) e escalas espaciais pode ser uma das limitações na busca pela compreensão dos processos responsáveis pela formação das assembleias, uma vez que tem aumentado o consenso de que as assembleias são produtos comuns tanto de processos locais quanto regionais (Gaston e Blackburn 2000, Loreau 2000, He et al. 2005, Shurin e Srivastava 2005, Ricklefs 2008, 2009).

O Cerrado ocupa a região central do Brasil, cobrindo cerca de 2 milhões de quilômetros quadrados, o que representa algo em torno de 23% da superfície do país (Ratter et al. 1997). O bioma é a maior região de savana na América do Sul, e em termos de área somente é superado pela Floresta Amazônica (Silva e Bates 2002). O clima é estacional – úmido de outubro a março e seco de abril a setembro – com temperaturas variando de 22° a 27°C e precipitação média anual de 1500mm (Klink e Machado 2005). A maior parte do bioma consiste de savanas estacionais (72%, veja Silva e Bates 2002), onde faixas de florestas ripícolas e manchas de florestas estacionais formam corredores com biomas vizinhos – Floresta Amazônica e Mata Atlântica –, o que permite a distribuição de várias espécies de aves por diferentes regiões do bioma (Silva 1996). O Cerrado é composto por um mosaico de diferentes tipos de vegetações que variam desde campos limpos, passando por savanas estacionais até fisionomias florestais (Ratter et al. 1997). Devido a sua grande área, heterogeneidade ambiental e proximidade a outros biomas, o Cerrado apresenta uma rica biodiversidade (Silva et al. 2006), incluindo espécies com diferentes características ecológicas associadas com o uso do habitat.

A avifauna do Cerrado é composta por cerca de 837 espécies residentes, distribuídas em torno de 64 famílias, e inclui espécies estritamente associadas aos diferentes habitats locais (Silva 1995a). Cerca de 51,8% das espécies de aves do bioma vivem principalmente em áreas florestais, enquanto que 27,4% habitam somente áreas abertas e 20,8% habitam tanto áreas abertas quanto florestais (Silva 1997). As áreas abertas do Cerrado estão sujeitas a uma série de perturbações naturais frequentes, como fogo, seca e alagamento, enquanto que as áreas florestais são menos perturbadas e, por isso, podem ser consideradas mais estáveis (Furley 2006). Essa variedade de habitats disponível no bioma não só suporta uma alta diversidade de aves, como também deve estar sob o efeito de diferentes regras de montagem: as perturbações naturais podem atuar como filtros ambientais, selecionando espécies com características similares e, consequentemente, determinando assembleias de áreas abertas funcionalmente agrupadas; por outro lado, em ambientes estáveis como as áreas florestais, mecanismos como a similaridade limitante podem ser mais importantes, estabelecendo espécies com características distintas e, portanto, determinando assembleias de áreas florestais funcionalmente dispersas.

Neste trabalho, nosso principal objetivo foi buscar esclarecer o papel dos processos que governam a formação das assembleias de aves de áreas abertas e de áreas florestais em diferentes escalas espaciais do Cerrado. Para isso, quantificamos a diversidade funcional dessas assembleias para testar as hipóteses de que o filtro ambiental deve estruturar as assembleias de espécies tanto em escala regional quanto em escala local, enquanto que a similaridade limitante predomina em escala local. Assim, nossas hipóteses predizem que: (i) na escala do bioma, assembleias de aves de áreas abertas e de áreas florestais devem exibir diversidade funcional igual à esperada ao acaso como resultado do efeito de diferentes processos históricos e evolutivos em grande escala, usualmente estocásticos; (ii) na escala regional, assembleias de aves de áreas abertas e de áreas florestais devem exibir agrupamento funcional como resultado da prevalência de filtros ambientais; (iii) na escala local, assembleias de aves de áreas abertas também devem exibir agrupamento funcional como resultado de perturbações naturais (e.g. fogo, seca e alagamento); e (iv) na escala local, assembleias de aves de áreas florestais devem exibir dispersão funcional como resultado da maior estabilidade ambiental e subsequente predomínio da similaridade limitante. Simultaneamente, quantificamos a diversidade filogenética das assembleias para dar suporte às nossas análises, uma vez que a inclusão da informação funcional juntamente com a filogenética pode proporcionar um maior esclarecimento dos processos que governam a estrutura das assembleias (Ingram e Shurin 2009, Kraft e Ackerly 2010, Stegen e Hurlbert 2011, Safi et al. 2011). Por fim, investigamos qual o efeito da riqueza de espécies sobre a estrutura funcional e filogenética das assembleias de aves de áreas abertas e florestais, em escala regional e local.

Materiais e Métodos

Definição do banco de espécies e assembleias

Compilamos dados referentes a 836 espécies de aves que residem no Cerrado Brasileiro. Construímos a lista de espécies com base nos dados de Blamires et al. (2008), acrescentando informações de acordo com listas locais de espécies residentes no bioma (Sick 1955, Negret 1983, Silva e Oniki 1988, Antas 1995, Bagno 1998, Silveira 1998, Dias 2000,

Bagno e Abreu 2001, Braz e Cavalcanti 2001, Santos 2001, Silveira e D'Horta 2002, Muller et al. 2003, Donatelli et al. 2004, Franchim e Marçal-Júnior 2004, Bagno et al. 2005, Hass 2005, Rodrigues et al. 2005, Olmos e Brito 2007, Lopes et al. 2008, Lopes et al. 2008, Motta-Júnior 2008, Faria et al. 2009, Ferreira et al. 2009, Lopes et al. 2009, Marçal-Júnior et al. 2009). Para chegar ao banco total de espécies, reunimos 747 espécies de aves de acordo com Blamires et al. (2008), mais 89 espécies de acordo com as nossas listas locais, removendo, quando necessário, as espécies exóticas e visitantes do Brasil (CBRO 2011). A partir desse banco, construímos três listas que representaram a composição de espécies em diferentes escalas espaciais do bioma: *i*) escala local: composta por todas as espécies (703) presentes em 25 listas locais construídas por meio de levantamentos realizados em parques, reservas ou unidades de proteção ambiental; *ii*) escala regional: composta pelas espécies (587) presentes em Blamires et al. (2008) que tiveram suas distribuições geográficas mapeadas em uma malha de 42 células com resolução de 2° de latitude-longitude; e *iii*) escala bioma: composta pela soma de todas as espécies (836) presentes na escala local e regional (Figura 1).

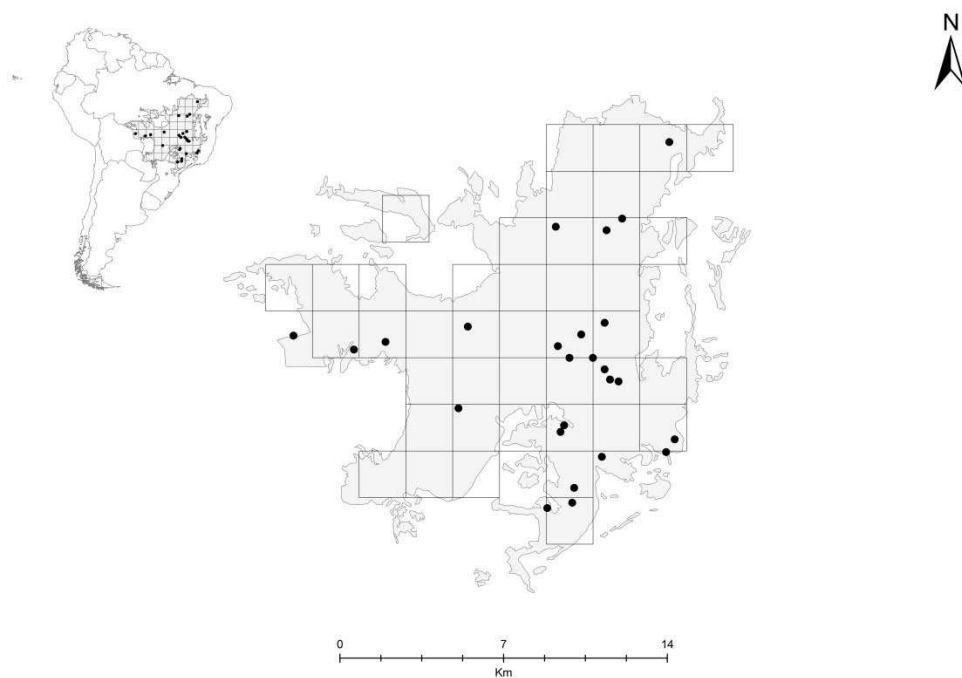


Figura 1 – Escalas espaciais utilizadas para a quantificação da estrutura funcional e filogenética das assembleias de aves do Cerrado: escala bioma representada pela distribuição do Cerrado, escala regional representada pela malha de células e escala local representada pelos pontos das áreas locais.

Selecionamos as listas locais de acordo com levantamentos que possuíam: *i)* significativo esforço amostral ou diferentes métodos de amostragem ou ainda significativa riqueza de espécies (Silva, 1995b), e *ii)* grande heterogeneidade vegetacional de forma a representarem paisagens típicas do Cerrado, sempre incluindo as de áreas abertas e as de áreas florestais (Tabela S1, Material Suplementar).

Classificação de espécies

Classificamos cada espécie em duas categorias quanto ao uso do habitat: *i)* espécies de áreas abertas: aves que ocorrem em vegetações abertas – brejo, campo úmido, campo limpo, campo sujo, campo cerrado e cerrado *sensu stricto* –; e *ii)* espécies de áreas florestais: aves que ocorrem principalmente em vegetações florestais – cerradão, floresta ripícola e floresta estacional. Classificamos as espécies das escalas bioma e regional com base em três literaturas: 768 espécies de acordo com Silva (1995a), 65 espécies de acordo com Stotz et al. (1996) e 3 espécies de acordo com Batalha et al. (2010). Para a escala local, seguimos a classificação das espécies indicada pelos autores das listas locais. Nos casos em que os autores não descreviam o uso do habitat pelas espécies, utilizamos a classificação adotada para as outras escalas.

Quantificação da estrutura funcional

Para quantificar a estrutura funcional das assembleias utilizamos a medida denominada Diversidade Funcional (FD, Pechey & Gaston, 2002, 2006). Seu cálculo se baseia nos fundamentos de uma análise de agrupamento e consiste em: *i)* obter uma matriz de características, *ii)* converter a matriz de características em uma matriz de distância, *iii)* realizar o agrupamento da matriz de distância para produzir um dendrograma, e *iv)* calcular o comprimento total das ramificações do dendrograma que ligam todas as espécies em determinada assembleia. Para construir a matriz de características utilizamos características funcionais que representam aspectos importantes relacionados à aquisição e uso de recursos pelas espécies: *massa do corpo* (gramas), *dieta* (vertebrados, invertebrados, folhagem, tubérculos e caules, frutas e sementes, grãos, flores e botões florais, néctar), *método de forrageio* (perseguir, catar, agarrar, bicar, pastar, ciscar, explorar), *substrato de forrageio*

(água, lama, solo, vegetação, ar), e *período de atividade* (diurno, noturno). Essas características são importantes, pois 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 (Sekercioglu 2006). Além disso, essas características foram utilizadas em outros estudos envolvendo a estrutura funcional de assembleias de aves (Bailey et al. 2004, Petchey et al. 2007, Batalha et al. 2010, Devictor et al. 2010, Trindade-Filho et al. no prelo). Separamos as características qualitativas (e.g. método e substrato de forrageio) em características categóricas multiescolha, pois as espécies podem se enquadrar em mais de uma categoria (e.g. forragear no solo e na vegetação). Compilamos as características funcionais a partir de Del Hoyo et al. (1992-2002, 2003-2006) e Batalha et al. (2010). Apenas para *Xiphorhynchus elegans*, em que não foi possível encontrar informação sobre massa do corpo, utilizamos o valor médio encontrado para o gênero (Blackburn e Gaston 1999). Para produzir a matriz de distância utilizamos uma generalização da distância de Gower (Pavoine et al. 2009) dedicada ao tratamento de dados mistos (e.g. quantitativos e qualitativos), e então o método de agrupamento pela média (UPGMA) para produzir o dendrograma funcional com base nas 836 espécies de aves que compilamos para o Cerrado Brasileiro.

Quantificação da estrutura filogenética

Para quantificar a estrutura filogenética das assembleias utilizamos a medida denominada Diversidade Filogenética (PD, Faith, 1992). Essa medida é representada pela soma dos comprimentos dos ramos de uma árvore filogenética necessários para conectar todas as espécies presentes em uma assembleia, assim como a medida FD soma os comprimentos dos ramos de um dendrograma funcional. Para realizar o seu cálculo, construímos uma árvore filogenética tomando como base a filogenia disponível pelo projeto eletrônico Tree of Life (Neornithes; Mindell e Brown 2005). De acordo com essa filogenia, a divergência inicial dentro dos Neornithes – aves existentes atualmente – está entre Paleognathae e Neognathae que inclui os dois táxons primários Galloanserae e Neoaves (Mindell e Brown 2005). Paleognathae inclui principalmente os táxons Struthionidae, Casuariidae, Dromaiidae, Apterygidae, Aepyornithidae, Rheidae, Tinamiformes e Dinornithidae (Harshman e Brown

2010), enquanto que Galloanserae inclui Anseriformes e Galliformes (Mindell e Brown 2007). Por outro lado, Neoaves representa as relações dos principais clados de aves modernas, tais como, Passeriformes, Ciconiiformes e Apodiformes (Mindell et al. 2008). A partir dessa filogenia, extraímos as relações filogenéticas de 637 espécies de aves, sendo 25 ao nível de gênero. Para as 199 espécies ausentes, utilizamos diferentes filogenias construídas para as seguintes famílias: Accipitridae (Lerner e Mindell 2005), Apodidae (Price et al. 2004), Cardinalidae (Klicka et al. 2007), Coerebidae (Klicka et al. 2007), Corvidae (Bonaccorso et al. 2010), Emberizidae (Klicka et al. 2000, Loughheed et al. 2000, Lijtmaer et al. 2004, Klicka et al. 2007, Campagna et al. 2009, Dávalos e Porzecanski 2009, Campagna et al. 2011), Fringillidae (Yuri e Mindell 2002), Hirundinidae (Sheldon et al. 2005), Mimidae (Lovette et al. no prelo), Motacillidae (Voelker 1999), Parulidae (Lovette et al. 2010), Thraupidae (Burns 1997, Burns 1998, Burns et al. 2003, Burns e Naoki 2004, Klicka et al. 2007, Burns e Racicot 2009), Trochilidae (McGuire et al. 2009), Turdidae (Nylander et al. 2008) e Vireonidae (Cicero e Johnson 2001). Extraímos todas as relações filogenéticas a partir da filogenia do projeto Tree of Life usando a função “prune.sample” do pacote “picante” no ambiente computacional R (R Development Core Team 2011). Finalmente, incluímos todas as relações filogenéticas das espécies ausentes na filogenia por meio do ambiente computacional Mesquite (Maddison e Maddison 2010).

Análise de Dados

Para quantificar a estrutura funcional e filogenética de cada assembleia de aves – áreas abertas e florestais – presente na escala bioma, regional e local, utilizamos modelos nulos para comparar os resultados observados das medidas calculadas com o esperado para 1000 assembleias construídas aleatoriamente, com base no banco total de espécies do bioma. Para construir as assembleias utilizamos um modelo nulo que aleatoriza a posição das espécies presentes no dendrograma funcional e na árvore filogenética. Isso significa que todas as assembleias simuladas mantiveram o mesmo número de espécies observado, embora possam ter sido compostas por espécies de qualquer uma das categorias de uso de habitat.

Então, calculamos o tamanho do efeito padronizado de FD e PD para cada uma das assembleias em relação as suas respectivas distribuições aleatorizadas:

$$\text{Efeito padronizado (z)} = - (\text{obsMedida} - \text{aleMedida}) / \text{dp.aleMedida}$$

onde obsMedida é o valor observado da medida em análise; aleMedida é a média dos valores aleatorizados da medida; e dp.aleMedida é o desvio padrão dos valores aleatorizados da medida.

Para testar se, na média, o tamanho dos efeitos padronizados encontrados para as assembleias de aves de áreas abertas e florestais das escalas regional e local apresentaram desvios significativos a partir do esperado ao acaso, calculamos a soma dos logarítimos (Fisher, 1932) para cada uma delas, comparando a estatística P calculada com uma distribuição de χ^2 ($\alpha = 5\%$) com 2k graus de liberdade:

$$P = -2 \sum_{i=1}^k \log(p_i)$$

onde k é o número de “assembleias” presentes em cada escala (cada uma das 42 células distribuídas pela escala regional e cada uma das 25 áreas distribuídas pela escala local são consideradas como diferentes assembleias neste estudo); e p_i é o nível de significância do efeito padronizado para cada “assembleia” i ($i = 1 \dots k$). Calculamos a estatística P para valores de efeitos padronizados positivos (agrupamento funcional ou filogenético) separadamente de efeitos padronizados negativos (dispersão funcional ou filogenética). Valores de P maiores do que a distribuição de χ^2 indicam um efeito significativo geral – agrupamento ou dispersão.

Uma vez que na escala bioma não tínhamos replicações para cada assembleia de área aberta e florestal observamos se os efeitos padronizados eram menores – agrupamento funcional ou filogenético – ou maiores – dispersão funcional ou filogenética – que o esperado ao acaso ($\alpha = 5\%$). Escolhemos a medida de diversidade funcional FD – estruturalmente similar à medida de diversidade filogenética PD – por ser considerada uma das melhores medidas para detectar regras de montagem usando modelos nulos em diferentes cenários de simulação (Mouchet et al. 2010). Além disso, FD e PD têm sido amplamente utilizadas para explicar os padrões estruturais de assembleias de aves (Devictor et al. 2010, Trindade-Filho et al. no prelo), buscando até mesmo por sinais de filtros ambientais ou similaridade limitante em diferentes assembleias. Por fim, optamos por não incluir outras medidas – NRI e NTI – recentemente empregadas não só na quantificação da estrutura filogenética, como também da

estrutura funcional de espécies coocorrentes, por demonstrarem desempenho similar na detecção de padrões de diversidade filogenética e funcional (Cianciaruso et al. no prelo). Realizamos as análises e aleatorizações usando a função “ses.pd” do pacote “picante”, com o argumento “taxa.label” para os modelos nulos (Kembel et al. 2010) no ambiente computacional R (R Development Core Team 2011).

Relação entre riqueza e estrutura das assembleias

Para testar a relação entre a riqueza de espécies e a estrutura funcional e filogenética das assembleias de aves de áreas abertas e florestais, realizamos uma regressão linear múltipla entre o número de espécies de cada assembleia regional e local e seus respectivos efeitos padronizados de FD e PD, separadamente. Em seguida, para investigar como essa relação varia entre as assembleias de áreas abertas e as de áreas florestais, realizamos uma análise de covariância entre as riquezas de espécies e os efeitos padronizados de FD e PD das assembleias de aves de áreas abertas contra as riquezas de espécies e os efeitos padronizados de FD e PD das assembleias de aves de áreas florestais. De acordo com a análise de covariância, interceptos e inclinações diferentes para as relações entre as duas variáveis indicam, respectivamente, diferenças nas estruturas funcionais ou filogenéticas das assembleias, e diferenças no efeito da riqueza sobre as estruturas funcionais ou filogenéticas das mesmas.

Resultados

Estrutura funcional e filogenética das assembleias

A estrutura funcional e filogenética das assembleias de aves de áreas florestais foram quase que completamente consistentes e congruentes ao longo de todas as escalas espaciais testadas. Nas escalas bioma e regional as assembleias de áreas florestais exibiram tanto agrupamento funcional quanto filogenético, enquanto que na escala local ainda exibiram agrupamento funcional, mas estrutura filogenética aleatória (Tabela 1). Por outro lado, a estrutura funcional e filogenética das assembleias de aves de áreas abertas não foram

congruentes ao longo das escalas espaciais. As assembleias de áreas abertas exibiram estrutura funcional aleatória e estrutura filogenética agrupada tanto na escala bioma quanto nas escalas regional e local (Tabela 1). Espacialmente, nenhuma das assembleias – espécies de áreas florestais e espécies de áreas abertas – exibiu um claro padrão de distribuição de diversidade funcional e filogenética, tanto em escala regional (Figuras S1 e S2, Material Suplementar) quanto local (Figuras S3 e S4, Material Suplementar).

Tabela 1 – Estrutura funcional e filogenética das assembleias de aves de áreas florestais e de áreas abertas ao longo das diferentes escalas espaciais do bioma Cerrado. Os resultados obtidos para a escala Bioma se basearam apenas no cálculo do tamanho do efeito padronizado, enquanto que os resultados obtidos para a escala Regional e Local se basearam na comparação da estatística P de Fisher com a distribuição de X^2 .

Assembleia	Escala	Estrutura	Efeito Padronizado	P Observado	P de Fisher	X^2	Resultado
Área Florestal	Bioma	Funcional	5,85	< 0,01	---	---	Agrupada
		Filogenética	12,64	< 0,01	---	---	Agrupada
	Regional	Funcional	---	---	137,70	106,39	Agrupada
		Filogenética	---	---	193,14	106,39	Agrupada
	Local	Funcional	---	---	103,79	67,50	Agrupada
		Filogenética	---	---	66,34	67,50	Aleatória
Área Aberta	Bioma	Funcional	-0,65	0,25	---	---	Aleatória
		Filogenética	11,64	< 0,01	---	---	Agrupada
	Regional	Funcional	---	---	61,48	106,39	Aleatória
		Filogenética	---	---	252,04	106,39	Agrupada
	Local	Funcional	---	---	43,71	67,50	Aleatória
		Filogenética	---	---	134,08	67,50	Agrupada

Relação entre riqueza e estrutura das assembleias

Na escala regional, tanto as assembleias de áreas florestais quanto as de áreas abertas exibiram uma relação significativa entre riqueza de espécies e efeito padronizado de FD ($R^2 = 0,29$, $p < 0,01$; e $R^2 = 0,38$, $p < 0,01$, respectivamente). Isso significa, neste caso, que um aumento no número de espécies proporcionou maior agrupamento funcional das assembleias de áreas florestais e uma tendência ao agrupamento funcional por parte das assembleias de áreas abertas (Figura 2a). Por outro lado, a análise de covariância indicou que essa relação possui interceptos e inclinações de diferentes ajustes para as assembleias de áreas florestais e as de áreas abertas (Tabela 2). Esse resultado não só corrobora que, de modo geral, as assembleias possuem estruturas funcionais diferentes – estrutura agrupada para assembleias

de áreas florestais e estrutura aleatória para assembleias de áreas abertas –, como também mostra que a riqueza de espécies teve um efeito maior sobre a estrutura funcional das assembleias de aves de áreas abertas (Figura 2a). Ainda na escala regional, o aumento no número de espécies também proporcionou maior agrupamento filogenético das assembleias de áreas florestais ($R^2 = 0,81$, $p < 0,01$) e das assembleias de áreas abertas ($R^2 = 0,5$, $p < 0,01$). No geral, as assembleias de áreas abertas foram filogeneticamente mais agrupadas do que as assembleias de áreas florestais (Figura 2b), embora a estrutura filogenética de ambas tenha correspondido similarmente ao efeito da riqueza de espécies (Tabela 2).

Na escala local, nenhuma das assembleias exibiu relação significativa entre riqueza de espécies e efeito padronizado de FD (áreas florestais, $R^2 = 0,005$, $p = 0,73$; áreas abertas, $R^2 = 0,08$, $p = 0,18$). Neste caso, a análise de covariância somente corroborou que as assembleias possuem estruturas funcionais diferentes (Tabela 2) – estrutura agrupada para as assembleias de áreas florestais e estrutura aleatória para as assembleias de áreas abertas (Figura 2c). Por outro lado, as assembleias de áreas abertas exibiram relação significativa entre riqueza de espécies e efeito padronizado de PD ($R^2 = 0,36$, $p = 0,001$), indicando que um aumento no número de espécies também proporcionou maior agrupamento filogenético dessas assembleias em escala local (Figura 2d). Diferentemente, as assembleias de áreas florestais não exibiram relação significativa entre as variáveis em escala local ($R^2 = 0,08$, $p = 0,17$). Portanto, mesmo que as assembleias tenham exibido estrutura filogenética aparentemente similar de acordo com a análise de covariância – resultado refutado pelas análises de PD –, a riqueza de espécies somente teve efeito sobre as assembleias de áreas abertas (Tabela 2).

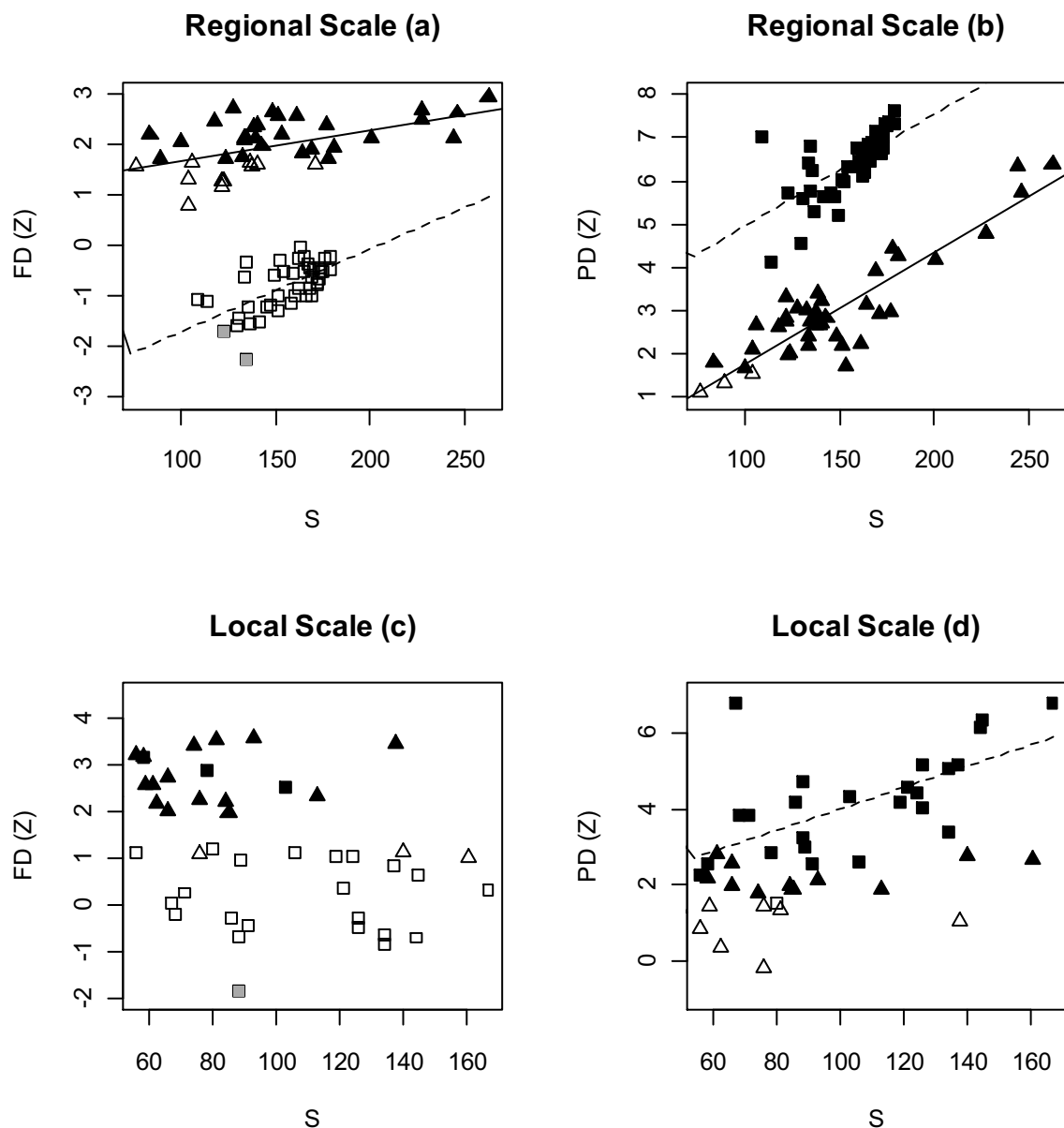


Figura 2 – Relação entre riqueza (S) de espécies de áreas florestais (Δ) e abertas ($\square$) e seus respectivos efeitos padronizados (Z) de FD e PD nas escalas regional (a e b) e local (c e d). Símbolos na cor preta indicam estrutura funcional ou filogenética agrupada, símbolos na cor branca indicam estrutura funcional ou filogenética aleatória e símbolos na cor cinza indicam estrutura funcional ou filogenética dispersa. Linhas contínuas indicam relação significativa entre as variáveis relacionadas às assembleias de aves de áreas florestais e linhas pontilhadas indicam relação significativa entre as variáveis relacionadas às assembleias de aves de áreas abertas.

Tabela 2 – Análise de covariância (ANCOVA) entre a relação riqueza de espécies (S) e efeito padronizado (Z) de FD e PD das assembleias de áreas florestais e abertas. Os valores de P indicam a significância entre as “diferenças” de interceptos e inclinações das regressões referentes às assembleias de áreas florestais e abertas.

Escala	ANCOVA	Intercepto	Valor de P	Inclinação	Valor de P
Regional	(S) x FD (Z)	- 4,46	< 0,001	1,27	< 0,01
Regional	(S) x PD (Z)	3,18	< 0,001	0,15	0,48
Local	(S) x FD (Z)	- 1,77	< 0,001	0,99	0,39
Local	(S) x PD (Z)	0,23	0,81	5,2	< 0,05

Discussão

Estrutura funcional e filogenética das assembleias

- Assembleias de aves de áreas florestais

A assembleia de aves de áreas florestais exibiu agrupamento funcional e filogenético na escala bioma, o que contrasta com a hipótese inicial que predizia que os processos ocorrentes em grandes escalas poderiam reunir aleatoriamente as espécies. Esse resultado pode estar relacionado a processos biogeográficos recentes de colonização das áreas florestais do Cerrado por espécies de aves que se originaram em biomas mais antigos, especialmente a Floresta Amazônica e Mata Atlântica (Silva 1995a, Silva 1996). A distribuição espacial das espécies de áreas florestais pelo Cerrado não só indica que essas aves mantiveram uma preferência intrínseca pelo habitat florestal de origem, como também o compartilhamento de características funcionais similares que devem estar diretamente relacionadas com o uso desse habitat e com o parentesco filogenético das espécies (Wiens e Graham 2005). Em outras palavras, isso indica que essas espécies não apenas tiveram o uso de habitat conservado ao longo do tempo evolutivo (Silva 1995a, Hawkins et al. 2006), mas também uma aparente conservação das características funcionais. Além disso, nossos resultados confirmam empiricamente a evidência de que altos níveis de diversidade de espécies tendem a promover seleção estabilizadora sobre características ecológicas, inibindo respostas evolutivas dentro das espécies e, portanto, levando a altos níveis de conservação do nicho (de Mazancourt et al. 2008). Isso significa que em ambientes com alta riqueza, as espécies ficam restritas a somente aqueles habitats cujas condições são estreitamente relacionadas com as características de seus ancestrais, restringindo a oportunidade ecológica para novas respostas evolutivas (de

Mazancourt et al. 2008). Esse mecanismo deve, portanto, levar a espécies de áreas florestais do Cerrado com características funcionais similares, uma vez que sua origem biogeográfica se encontra em biomas altamente diversos (Floresta Amazônica e Mata Atlântica). Safi et al. (2011) observaram que assembleias de mamíferos distribuídas pelas regiões tropicais (e.g. Floresta Amazônica) são funcionalmente mais similares do que o esperado ao acaso. Ainda, Straub et al. (2010) encontraram um padrão semelhante de agrupamento funcional para assembleias tropicais de girinos (Florestas de Madagascar); estrutura também encontrada para assembleias de aves de sub-bosque na Amazônia (Hidasi-Neto et al. no prelo). Todos esses resultados provêm de ambientes extremamente ricos em espécies e sugerem que esse possa ser um padrão geral: espécies que ocorrem em ambientes tropicais megadiversos tendem a apresentar um alto nível de redundância funcional.

Na escala regional, as assembleias de aves de áreas florestais também exibiram agrupamento funcional e filogenético, o que evidencia uma possível conservação do nicho. Além disso, esse resultado indica que o filtro ambiental é importante para a montagem de assembleias de aves em escalas regionais (Petchey et al. 2007, Gómez et al. 2010), sugerindo que espécies coocorrentes em uma região são particularmente adequadas ao ambiente e ao habitat. Formações estruturais complexas, como os ambientes florestais, oferecem uma variedade de diferentes unidades estruturais (e.g. folhagem e galhos) que podem restringir a locomoção e os movimentos de espécies de aves pelo seu interior (Polo e Carrascal 1999). Essa hipótese foi corroborada por estudos que mostram que a complexidade estrutural pode atuar como filtro ambiental, favorecendo o estabelecimento de espécies de pequeno tamanho corporal em habitats florestais (Miles e Ricklefs 1984, Carrascal et al. 1990, Telleria e Carrascal 1994, With 1994), inclusive no Cerrado (Blamires 2007). Assim, a complexidade estrutural dos ambientes florestais pode estar influenciando não só o tamanho corporal das espécies de aves, como também pode estar selecionando outras características funcionais estreitamente relacionadas (e.g. dieta). Outra explicação plausível é que o nível de redundância funcional pode ter sido suficientemente alto na escala bioma, de modo que qualquer escala subjacente seja necessariamente formada por espécies funcionalmente mais similares do que o esperado ao acaso.

Diferentemente das outras escalas espaciais, as assembleias de aves de áreas florestais exibiram apenas agrupamento funcional em escala local. Esse resultado é inconsistente com a

hipótese da similaridade limitante, a qual deveria resultar em maiores diferenças nas características funcionais das espécies. Entretanto, outros estudos envolvendo assembleias de diferentes organismos revelam o mesmo resultado. Muitos deles atribuem o agrupamento de características em escalas locais aos efeitos de filtros ambientais, sugerindo que esse processo também pode ser importante na montagem de assembleias locais. Além disso, esse resultado sugere a possibilidade de que a competição possa ter um efeito menor sobre assembleias tropicais – dada a alta disponibilidade de recursos –, permitindo que espécies funcionalmente similares coocorram localmente. Essa interpretação explicaria a alta riqueza local de aves funcionalmente agrupadas nos habitats florestais do Cerrado. Outra explicação é que a competição entre espécies funcionalmente similares pode não ser refletida na riqueza, mas ao contrário, nas abundâncias das espécies. Isso parece provável, uma vez que algumas populações de aves de áreas florestais exibem menor abundância do que populações de aves de áreas abertas (Negret, 1983). Ainda assim, mesmo que funcionalmente agrupadas para as características que avaliamos, as espécies podem divergir em dimensões mais refinadas que não incluímos. Se considerarmos que a estrutura funcional das assembleias de áreas florestais é congruente com a estrutura filogenética – padrão claramente observado nas escalas anteriores –, isso pode ser possível, porque as assembleias florestais locais exibiram estrutura filogenética aleatória. Claramente, isso seria uma evidência de que a competição pode ser importante na reunião de espécies em escala local. De qualquer forma, a obtenção de dados mais refinados é bastante difícil para o número de espécies que abordamos aqui, especialmente por se tratar de espécies tropicais, as quais raramente conhecemos grandes detalhes sobre suas autoecologias.

- Assembleias de aves de áreas abertas

Como havíamos predito para a escala bioma, a assembleia de aves de áreas abertas exibiu estrutura funcional aleatória, resultado que pode estar relacionado à dinâmica história de vida do grupo (Silva 1995c). A assembleia de aves do Cerrado apresenta uma variedade de padrões biogeográficos, suportado por espécies que ocupam diferentes tipos de habitats abertos (Silva 1995a), espécies que demonstram diferentes padrões migratórios (Cavalcanti 1990), e ainda aquelas que exibem diferentes extensões de distribuição (Silva 1995c). Além disso, a baixa diferenciação genética entre algumas populações de aves de áreas abertas do

Cerrado sugere que o intercâmbio entre a Floresta Amazônica e Mata Atlântica, realizado pelas espécies de áreas florestais, não isolou completamente as espécies de áreas abertas do bioma (Bates et al. 2003). Essa alta conectividade entre diferentes populações pode ter provocado uma falta de isolamento reprodutivo, diminuindo não somente a diversificação *in situ* para as espécies de áreas abertas, como também o surgimento de adaptações específicas a esse tipo de habitat, o que pode explicar a aleatoriedade na estrutura funcional da assembleia. Nossos resultados ainda revelaram que as espécies de áreas abertas foram filogeneticamente agrupadas na escala bioma, o que refuta a interpretação generalizada de que as relações ecológicas refletem diretamente as relações filogenéticas entre as espécies. Claramente, a informação sobre a composição de características não pode substituir a informação sobre a composição filogenética das assembleias. No geral, esse resultado indica que espécies estreitamente relacionadas provavelmente divergiram em algumas características funcionais (estrutura funcional aleatória), de modo a permitir a coocorrência entre elas em ambientes abertos distribuídos em grande escala.

As assembleias de áreas abertas também exibiram estrutura funcional aleatória em escala regional. Como alternativa à hipótese de filtro ambiental, essas assembleias podem ser estruturadas em consequência da distribuição de espécies por regiões biogeográficas distintas (Emerson e Gillespie 2008). O rigor e a periodicidade dos gradientes de umidade influenciam vários aspectos estruturais das assembleias de aves de áreas abertas do Cerrado, incluindo o tempo de reprodução, ocorrência e composição de bandos, migração, mudanças no comportamento de forrageio e competição por recursos (Macedo 2002). A variação temporal e espacial de recursos dentro dos ambientes abertos, que em média tende a ser muito menor nos ambientes florestais, é um importante fator que induz os movimentos sazonais, bem como as mudanças nas abundâncias e na composição das assembleias de aves de áreas abertas (Macedo 2002). Essa dinâmica altamente mutável apresentada pelas assembleias pode indicar que as espécies que se distribuem pelos ambientes abertos possuem características distintas e adaptadas a diferentes regiões, influenciando diretamente os padrões de diversidade ao ponto de produzir uma estrutura funcional indiferente à esperada ao acaso. Concomitantemente, as assembleias de aves de áreas abertas também exibiram agrupamento filogenético em escala regional. Isso sugere que os movimentos sazonais estabelecidos pelas espécies de áreas abertas não afetam diretamente a estrutura filogenética das assembleias, de modo a restringir que espécies relacionadas estreitamente possam coocorrer.

Mantendo consistência entre as escalas espaciais anteriores, as assembleias de aves de áreas abertas novamente exibiram estrutura funcional aleatória em escala local, o que contrasta com a hipótese de filtro ambiental, mas se assemelha aos resultados encontrados por Gómez et al. (2010). Esse resultado pode ser esperado se os processos ecológicos ocorrentes localmente no Cerrado estiverem exercendo um papel distinto ao dos filtros ambientais. Nesse caso, as perturbações naturais (e.g. fogo, seca, alagamento) devem reiniciar os processos de montagem das assembleias e, portanto, alterar a distribuição das espécies de áreas abertas e de seus recursos dentro do ambiente de forma mais dinâmica que em áreas florestais (Sanders et al. 2007). A lógica por trás disso é que, se as perturbações ou migrações removem espécies de uma assembleia, os processos de montagem podem ser reiniciados, alterando aleatoriamente a estrutura funcional dessas assembleias (Gotelli e Arnett 2000, Badano et al. 2005, Sarà et al. 2006, Sanders et al. 2007). Finalmente, as assembleias de aves de áreas abertas também exibiram agrupamento filogenético em escala local. Dada a aleatoriedade na estrutura funcional, a competição pode, teoricamente, permitir que espécies relacionadas estreitamente coocorram localmente através do deslocamento (aleatório) das características funcionais. Essa interpretação suporta a hipótese de que espécies coocorrentes em ambientes altamente perturbados não competem fortemente entre si.

Relação entre riqueza e estrutura das assembleias

- Escala Regional

Nossos resultados revelaram que as assembleias de aves de áreas florestais exibiram uma relação significativa, porém baixa, entre riqueza de espécies e o efeito padronizado de FD, em escala regional. Essa baixa relação entre as variáveis indica uma alta redundância funcional, com grandes mudanças na riqueza de espécies provocando pequenas alterações no efeito padronizado de FD. Esse resultado suporta nossa discussão anterior, evidenciando que as espécies de áreas florestais conservaram suas características funcionais, pois o aumento no número de espécies não torna as estruturas das assembleias substancialmente mais agrupadas. Similarmente, as assembleias de aves de áreas abertas também exibiram uma relação baixa e significativa entre riqueza de espécies e o efeito padronizado de FD, em escala regional. Entretanto, a riqueza de espécies teve efeito um pouco maior sobre a estrutura funcional

dessas assembleias em relação às assembleias de áreas florestais. Uma explicação plausível é que as perturbações ambientais presentes nas áreas abertas talvez possam ter um efeito importante sobre essa relação. Assim, à medida que o número de espécies aumenta, as perturbações ambientais devem tender a selecionar as espécies funcionalmente mais similares, fazendo com que as assembleias mostrem uma tendência ao agrupamento funcional. Contrastando nossos resultados, Petchey et al. (2007) revelaram que mudanças na estrutura funcional de assembleias de aves britânicas são quase que completamente proporcionais a mudanças na riqueza de espécies, indicando uma ausência de redundância funcional. Uma interpretação que talvez possa explicar a causa das diferenças nos resultados é que as regiões tropicais disponibilizam uma quantidade maior de recursos em relação às regiões temperadas, permitindo que assembleias altamente redundantes se estabeleçam nessas regiões.

Ainda na escala regional, tanto as assembleias de aves de áreas florestais quanto às de áreas abertas exibiram uma baixa e significativa relação entre riqueza de espécies e o efeito padronizado de PD, indicando alta redundância filogenética. Ambas assembleias exibiram estrutura altamente agrupada em quase todas as escalas espaciais testadas – exceto as assembleias de aves de áreas florestais em escala local –, o que indica um alto grau de parentesco filogenético entre as espécies de cada assembleia. Assim, mesmo que o número de espécies aumente, as estruturas filogenéticas de ambas assembleias são esperadas a se tornarem cada vez mais agrupadas pela inclusão de espécies com alto grau de parentesco, o que as tornam redundantes filogeneticamente.

- Escala local

Na escala local, nenhuma das assembleias – áreas florestais e abertas – exibiu relação significativa entre riqueza de espécies e efeito padronizado de FD, sugerindo que a competição pode ser importante na montagem de assembleias locais. A interpretação é que o aumento no número de espécies só é possível, se as assembleias não forem compostas por espécies similares funcionalmente. Para as assembleias de aves de áreas abertas isso pode ser possível, uma vez que exibiram estrutura funcional aleatória. Entretanto, isso não parece ser consistente com a estrutura – agrupamento funcional – exibida pelas assembleias de aves de áreas florestais. Talvez a alta quantidade de recursos disponível pelos habitats florestais possa

ter influência sobre a relação, de modo que o aumento no número de espécies não aumente diretamente o efeito da competição ao ponto de provocar mudanças na estrutura funcional das assembleias. Além disso, a alta redundância funcional do banco de espécies, e a ausência de dados mais refinados – como discutimos anteriormente – são fatores que podem estar influenciando o resultado. Mesmo assim é complexa a identificação de um mecanismo específico que explique essa inexistente relação.

Ainda na escala local, as assembleias de aves de áreas abertas exibiram relação significativa, porém baixa, entre a riqueza de espécies e o efeito padronizado de PD. Esse resultado novamente indica alta redundância filogenética, e pode estar diretamente relacionado ao alto grau de parentesco filogenético do banco de espécies. Por outro lado, as assembleias de áreas florestais não exibiram relação significativa entre riqueza de espécies e o efeito padronizado de PD. Neste caso, poderíamos interpretar que a competição possui um papel importante na montagem dessas assembleias, limitando que espécies filogeneticamente similares possam coocorrer. Entretanto, isso seria um erro, uma vez que as assembleias de aves de áreas florestais exibiram agrupamento de características funcionais. Isso coloca em evidência a importância de se analisar a estrutura filogenética das assembleias juntamente com a estrutura funcional (Cavender-Bares et al. 2009). Assim, o que podemos assumir é que o aumento no número de espécies não tem efeito sobre a estrutura filogenética das assembleias de aves de áreas florestais, em escala local.

Os padrões de diversidade funcional e filogenética exibidos pelas assembleias de áreas abertas não foram tão congruentes quanto aos observados para as assembleias de áreas florestais. Tais resultados indicam que diferentes mecanismos podem simultaneamente estar governando a reunião dessas espécies. Além disso, outro fator que talvez possa ter influenciado nossos resultados e levado a valores de diversidade funcional iguais aos esperados ao acaso, foi a grande diversidade de vegetações abertas que agrupamos nessa categoria. Essa alta variedade de tipos de habitats abertos apresentado pelo Cerrado pode suportar espécies com diferentes características associadas ao amplo gradiente vegetacional, o que influencia diretamente a estrutura funcional das assembleias de aves de áreas abertas. Todavia é bastante complexo classificar as espécies de aves de acordo com o uso de habitats abertos tão específicos, especialmente pelo alto intercâmbio de espécies entre as diferentes fisionomias abertas. Apesar disso, estudos que considerem a composição de espécies de aves

dentro dessa ampla diversidade de habitats abertos, especialmente em escala local, podem esclarecer melhor o papel de diferentes regras de montagem para a avifauna que habita essas vegetações.

Alguns autores argumentam que um dos mais importantes avanços na ecologia tem sido o amplo reconhecimento de que as assembleias são resultado tanto de processos em escala local quanto regional (Gaston e Blackburn 2000, He et al. 2005, Shurin e Srivastava 2005, Brooker et al. 2009). Embora seja difícil ordenar e determinar a importância das diferentes escalas para a estrutura das assembleias (Ricklefs 2008, Brooker et al. 2009), observamos padrões de diversidade funcional e filogenética que evidenciam o efeito de diferentes processos sobre a montagem de espécies de aves ao longo de diferentes escalas espaciais do Cerrado. Além disso, mostramos que o tipo de habitat também exerce um importante papel na formação das assembleias: habitats mais estáveis e produtivos, como as florestas que estudamos, parecem produzir padrões mais congruentes, enquanto que habitats mais heterogêneos e sujeitos a perturbações são mais imprevisíveis. Nossos resultados, especialmente para as aves florestais, suportam o pensamento de que é importante incorporar a influência de processos em grandes escalas sobre assembleias ecológicas locais (He et al. 2005, Ricklefs 2008, 2009) se quisermos aumentar nossa compreensão sobre regras de montagem.

Referências Bibliográficas

- Ackerly, D. D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *Int. J. Plant Sci.* 164: S165-S184.
- Antas, P. T. Z. 1995. Aves do Parque Nacional de Brasília. Brasília: Ibama.
- Badano, E. I. et al. 2005. Species richness and structure of ant communities in a dynamic archipelago: effects of island area and age. *J. Biogeogr.* 32: 221-227.
- Bagno, M. A. 1998. A avifauna da Estação Ecológica de Águas Emendadas. – In: Marinho-Filho, J. et al. (eds), *Vertebrados da Estação Ecológica de Águas Emendadas*. Brasília: Ibama, pp. 22-33.
- Bagno, M. A. and Abreu T. L. S. 2001. Avifauna da região da Serra do Lajeado, Tocantins. *Humanitas* 3: 51-57.
- Bagno, M. A. et al. 2005. Espécies de aves presentes na Área de Proteção Ambiental de Cafuringa, Distrito Federal. – In *APA de Cafuringa*, pp. 492-501.
- Bailey, S. A. et al. 2004. Primary productivity and species richness: relationships among functional guilds, residency groups and vagility classes at multiple spatial scales. *Ecography* 27: 207-217.
- Batalha, M. A. et al. 2010. Consequences of simulated loss of open cerrado areas to bird functional diversity. *Natureza & Conservação* 8: 34-40.
- Bates, J. M. et al. 2003. Initial Assessment of Genetic Diversity in Ten Bird Species of South American Cerrado. *Stud. Neot. Fauna and Environ.* 38: 87-94.
- Blackburn, T. M. and Gaston, K. J. 1999. The relationship between animal abundance and body size: a review of the mechanisms. *Adv. Ecol. Res.* 28: 181-210.
- Blamires, D. 2007. Macroecologia e prioridades de conservação em aves do cerrado. [MSc Dissertation]. Goiânia: Universidade Federal de Goiás.

- Blamires, D. et al. 2008. Habitat use and deconstruction of richness patterns in Cerrado birds. *Acta Oecologica* 33: 97-104.
- Bonaccorso, E. et al. 2010. Molecular systematics and evolution of the Cyanocorax jays. *Mol. Phylogenet. and Evol.* 54: 897-909.
- Braz, V. S. and Cavalcanti R. B. 2001. A representatividade de áreas protegidas do Distrito Federal na conservação da avifauna do Cerrado. *Ararajuba* 9: 61-69.
- Brooker, R. W. et al. 2009. Don't diss integration: a comment on Ricklefs's disintegrating communities. *Am. Nat.* 174: 919-921.
- Burns, K. J. 1997. Molecular Systematics of Tanagers (Thraupinae): Evolution and Biogeography of a Diverse Radiation of Neotropical Birds. *Mol. Phylogenet. and Evol.* 8: 334-348.
- Burns, K. J. 1998. A phylogenetic perspective on the evolution of sexual dichromatism in Tanagers (Thraupidae): the role of female versus male plumage. *Evolution* 52: 1219-1224.
- Burns, K. J. et al. 2003. Phylogenetic relationships of Neotropical honeycreepers and the evolution of feeding morphology. *J. Avian Biol.* 34: 360-370.
- Burns, K. J. and Naoki, K. 2004. Molecular phylogenetics and biogeography of Neotropical tanagers in the genus *Tangara*. *Mol. Phylogenet. and Evol.* 32: 838-854.
- Burns, K. J. and Racicot, R. A. 2009. Molecular phylogenetics of a clade of lowland Tanagers: implications for avian participation in the great American interchange. *Auk* 126: 635-648.
- Cahill Jr, J. F. et al. 2008. Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 10: 41-50.
- Campagna, L. et al. 2009. DNA barcodes provide new evidence of a recent radiation in the genus *Sporophila* (Aves: Passeriformes). *Mol. Ecol. Res.* 10: 409-581.
- Campagna, L. et al. 2011. A molecular phylogeny of the Sierra-Finches (*Phrygilus*, Passeriformes): Extreme polyphyly in a group of Andean specialists. *Mol. Phylogenet. and Evol.* 61: 521-533.

- Carrascal, L. M. et al. 1990. Ecomorphological relationships in a group of insectivorous birds of temperate Forest in winter. *Hol. Ecol.* 13: 105-111.
- Case, T. J. 1999. *An illustrated guide to theoretical ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Cavalcanti, R. B. 1990. Migrações de aves no cerrado. *Anais do IV Encontro Nacional de Anilhadores de Aves*. Recife: Pernambuco, pp. 110-116.
- Cavender-Bares, J. et al. 2006. Phylogenetic structure of floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology* 87: 109-122.
- Cavender-Bares, J. et al. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol. Lett.* 12: 693-715.
- Chase, J. M. 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecologia* 136: 489-498.
- Chase, J. M. and Leibold, M. A. 2003. *Ecological niches. Linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago.
- Cianciaruso, M. V. et al. in press. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: moving from species to individuals. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*
- Cicero, C. and Johnson, N. K. 2001. Higher-Level Phylogeny of New World Vireos (Aves: Vireonidae) Based on Sequences of Multiple Mitochondrial DNA Genes. *Mol. Phylogenet. and Evol.* 20: 27-40.
- Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (CBRO). 2011. *Lista de aves do Brasil*, 8ª edição.
- Dávalos, L. M. and Porzecanski, A. L. 2009. Accounting for molecular stochasticity in systematic revisions: Species limits and phylogeny of *Paroaria*. *Mol. Phylogenet. and Evol.* 53: 234-248.
- de Mazancourt, C. et al. 2008. Biodiversity inhibits species' evolutionary responses to changing environments. *Ecol. Lett.* 11: 380-388.

- Del Hoyo, J. et al. 1992-2002. Handbook of the birds of the world. Barcelona: Lynx. (Ostrich to ducks, vols. 1-7).
- Del Hoyo, J. et al. 2003-2006. Handbook of the birds of the world. Barcelona: Lynx. (Broadbills to tapaculos, vols. 8-11).
- Devictor, V. et al. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecol. Lett.* 13: 1030-1040.
- Dias, M. M. 2000. Avifauna das Estações Ecológica de Jataí e Experimental de Luiz Antônio, São Paulo, Brasil. – In: Santos, J. E. and Pires, J. S. R. (eds), Estação Ecológica de Jataí. Rima, São Carlos, pp. 285-301.
- Díaz, S. et al. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *J. Veg. Sci.* 9: 113-122.
- Díaz, S. et al. 1999. Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. – In: Weiher, E. and Keddy, P. (eds), *Ecological Assembly Rules. Perspectives, advances, retreats.* Cambridge University Press, pp. 338-362.
- Donatelli, R. J. et al. 2004. Dinâmica da avifauna em fragmentos de mata na Fazenda Rio Claro, Lençóis Paulistas, São Paulo, Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 21: 97-114.
- Emerson, B. and Gillespie, R. 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends Ecol. Evol.* 23: 619-630.
- Faith, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol. Conserv.* 61: 1-10.
- Faria, L. C. P. et al. 2009. The birds of Fazenda Brejão: a conservation priority area of Cerrado in northwestern Minas Gerais, Brazil. *Biota Neotropica* 9: 223-240.
- Ferreira, J. D. et al. 2009. Aves de um remanescente florestal do Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais. *Biota Neotropica* 9: 39-54.
- Fisher, R. A. 1932. Statistical methods for research workers. 4th Edition, Oliver & Boyd, London.

- Franchim, A. G. and Marçal-Júnior, O. 2004. A riqueza da avifauna no Parque Municipal do Sabiá, zona urbana de Uberlândia (MG). *Biotemas* 17: 179-202.
- Funk, J. L. et al. 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends Ecol. Evol.* 23: 695-703.
- Furley, P. 2006. Tropical savannas. *Prog. Phys. Geogr.* 30: 105-121.
- Gaston, K. J., and T. M. Blackburn. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Graham, C. H. et al. 2009. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 106: 19673-19678.
- Gómez, J. P. et al. 2010. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *J. Anim. Ecol.* 79: 1181-1192.
- Gotelli, N. J. and Arnett, A. E. 2000. Biogeographic effects of red fire ant invasion. *Ecol. Lett.* 3: 257-261.
- Gotelli, N. J. et al. 2010. Macroecological signals of species interactions in the Danish avifauna. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 107: 5030-5035.
- Harshman, J. and Brown, J. W. 2010. Palaeognathae. Version 13 May 2010 (<http://tolweb.org/Palaeognathae>).
- Hass, A. 2005. Relatório de avifauna. Plano de manejo do PNE/GO-MS-MT, pp. 67.
- Hawkins, B. A. et al. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84: 3105–3117.
- Hawkins, B. A. et al. 2006. Post-eocene climate change, niche conservation, and the latitudinal gradient of new world birds. *J. Biogeogr.* 33: 770-780.
- He, F. et al. 2005. The local-regional relationship: immigration, extinction and scale. *Ecology* 86: 360-365.

- Hidasi-Neto, J. et al. in press. Bird functional diversity and wildfires in the Amazon: the role of forest structure. *Anim. Conserv.*
- Holdaway, R. J. and Sparrow, A. D. 2006. Assembly rules operating along a primary riverbed-grassland successional sequence. *J. Ecol.* 94: 1092-1102.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Ingram, T. and Shurin, J. B. 2009. Trait-based assembly and phylogenetic structure in northeast Pacific rockfish assemblages. *Ecology* 90: 2444-2453.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* 3: 157-164.
- Kembel, S. W. et al. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26: 1463-1464.
- Klicka, J. et al. 2000. New World Nine-Primaried Oscine Relationships: Constructing A Mitochondrial DNA Framework. *Auk* 117: 321-336.
- Klicka, J. et al. 2007. Defining a monophyletic Cardinalini: A molecular perspective. *Mol. Phylogenet. and Evol.* 45: 1014-1032.
- Klink, C. A. and Machado, R. B. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conserv. Biol.* 19: 707-713.
- Kneitel, J. M. and Miller, T. E. 2003. Dispersal rates affect community composition in metacommunities of *Sarracenia purpurea* inquilines. *Am. Nat.* 162: 165-171.
- Kozak, K. H. and Wiens, J. J. 2006. Does niche conservatism drive speciation? A case study in North American salamanders. *Evolution* 60: 2604-2621.
- Kraft, N. J. B. et al. 2007. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *Am. Nat.* 170: 271-283.
- Kraft, N. J. B. and Ackerly, D. D. 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecol. Monogr.* 80: 401-422.

- Lerner, H. R. L. and Mindell, D. P. 2005. Phylogeny of eagles, Old World vultures, and other Accipitridae based on nuclear and mitochondrial DNA. *Mol. Phylogenet. and Evol.* 37: 327-346.
- Lijtmaer, D. A. et al. 2004. Molecular phylogenetics and diversification of the genus *Sporophila* (Aves: Passeriformes). *Mol. Phylogenet. and Evol.* 33: 562-579.
- Lopes, L. E. et al. 2008. Aves da região de Unaí e Cabeceira Grande, noroeste de Minas Gerais, Brasil. *Rev. Bras. Ornith.* 16: 193-206.
- Lopes, L. E. et al. 2009. Aves da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil: uma síntese histórica do conhecimento. *Pap. Avul. Zool.* 49: 9-47.
- Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecol. Lett.* 3: 73-76.
- Lougheed, S. C. et al. 2000. A Molecular Phylogeny of Warbling-Finches (*Polioptila*): Paraphyly in a Neotropical Emberizid Genus. *Mol. Phylogenet. and Evol.* 17: 367-378.
- Losos, J. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecol. Lett.* 11: 995-1003.
- Lovette, I. and Hochachka, W. 2006. Simultaneous effects of phylogenetic niche conservatism and competition on avian community structure. *Ecology* 87: 14-28.
- Lovette, I. J. et al. 2010. A comprehensive multilocus phylogeny for the wood-warblers and a revised classification of the Parulidae (Aves). *Mol. Phylogenet. and Evol.* 57: 753-770.
- Lovette, I. J. et al. in press. Phylogenetic relationships of the mockingbirds and thrashers (Aves: Mimidae). *Mol. Phylogenet. and Evol.*
- Macedo, R. H. F. 2002. The Avifauna: Ecology, Biogeography, and Behavior. – In: Oliveira, P. S. and Marquis, R. J. (eds), *The cerrados of Brazil*. New York: Columbia University, pp. 242-265.
- Marçal-Júnior, O. et al. 2009. Levantamento da avifauna na Reserva Ecológica Panga (Uberlândia, MG, Brasil). *Biosci. J.* 25: 149-164.

- Maddison, W. P. and Maddison, D. R. 2010. Mesquite: A Modular System for Evolutionary Analysis. Version 2.74 (<http://mesquiteproject.org/>).
- McGuire, J. A. et al. 2009. A higher-level taxonomy for hummingbirds. *J. Ornith.* 150: 155-165.
- Meynard, C. N. et al. 2011. Beyond taxonomic diversity patterns: how do α , β and γ components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? *Global Ecol. Biogeogr.* 20: 893-903.
- Miles, D. B. and Ricklefs, R. E. 1984. The correlation between ecology and morphology in deciduous forest passerine birds. *Ecology* 65: 1629-1640.
- Mindell, D. P. and Brown, J. W. 2005. Neornithes. *Modern Birds*. Version 14 December 2005 (<http://tolweb.org/Neornithes>).
- Mindell, D. P. and Brown, J. W. 2007. Galloanserae. Version 07 March 2007 (<http://tolweb.org/Galloanserae>).
- Mindell, D. P. et al. 2008. Neoaves. Version 27 June 2008 (<http://tolweb.org/Neoaves>).
- Motta-Júnior J. C. et al. 2008. Aves da Estação Ecológica de Itirapina, estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica* 8: 203-223.
- Mouchet, M. et al. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct. Ecol.* 24: 867-876.
- Muller, R. R. et al. 2003. Plano de manejo área de proteção ambiental – APA Jalapão, pp. 209.
- Negret, A. J. 1983. Diversidade e abundância da avifauna da Reserva Ecológica do IBGE, Brasília-DF. [MSc Dissertation]. Brasília: Universidade de Brasília.
- Nylander, J. A. A. et al. 2008. Accounting for Phylogenetic Uncertainty in Biogeography: A Bayesian Approach to Dispersal-Vicariance Analysis of the Thrushes (Aves: Turdus). *Syst. Biol.* 57: 257-268.

- Olmos, F. and Brito, G. R. R. 2007. Aves da região da Barragem da Boa Esperança, médio Rio Parnaíba, Brasil. *Rev. Bras. Ornith.* 15: 37-52.
- Parra, J. L. et al. 2011. Contrasting patterns of phylogenetic assemblage structure along the elevational gradient for major hummingbird clades. *J. Biogeogr.* 38: 2350-2361.
- Pausas, J. G. and Verdú, M. 2010. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *BioScience* 60: 614-625.
- Pavoine, S. et al. 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118: 391-402.
- Petchey, O. L. and Gaston, K. J. 2002. Functional diversity (FD), species richness, and community composition. *Ecol. Lett.* 5: 402-411.
- Petchey, O. L. and Gaston, K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* 9: 741-758.
- Petchey, O. L. et al. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *J. Anim. Ecol.* 76: 977-985.
- Peterson, A. T. et al. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267.
- Polo, V. and Carrascal, L. M. 1999. Shaping the body mass distribution of passeriformes: habitat use and body mass are evolutionarily and ecologically related. *J. Anim. Ecol.* 68: 324-337.
- Price, J. J. et al. 2004. The evolution of echolocation in swiftlets. *J. Avian Biol.* 35: 135-143.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing (<http://www.r-project.org>).
- Ratter, J. A. et al. 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Ann. Bot.* 80: 223-230.
- Ricklefs, R. E. and Schluter, D. 1993. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, Chicago.

- Ricklefs, R. E. 2008. Disintegration of the ecological community. *Am. Nat.* 172: 741-750.
- Ricklefs, R. E. 2009. A Brief Response to Brooker et al.'s Comment. *Am. Nat.* 174: 928-931.
- Rodrigues, M. et al. 2005. Aves do Parque Nacional da Serra do Cipó: o Vale do Rio do Cipó, Minas Gerais, Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 22: 326-338.
- Safi, K. et al. 2011. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Phil. Trans. R. Soc. B* 366: 2536-2544.
- Sanders, N. J. et al. 2007. Assembly rules of ground-foraging ant assemblages are contingent on disturbance, habitat and spatial scale. *J. Biogeogr.* 34: 1632-1641.
- Santos, M. P. D. 2001. Composição da avifauna nas áreas de proteção ambiental Serra da Tabatinga e Chapada das Mangabeiras, Brasil. *Mus. Par. Em. Goeldi* 17: 43-67.
- Sarà, M. et al. 2006. Fire disturbance disrupts co-occurrence patterns of terrestrial vertebrates in mediterranean woodlands. *J. Biogeogr.* 33: 843-852.
- Sekercioglu, C. H. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends Ecol. Evol.* 21: 464-471.
- Sheldon, F. H. et al. 2005. Phylogeny of swallows (Aves: Hirundinidae) estimated from nuclear and mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phylogenet. and Evol.* 35: 254-270.
- Shurin, J. B. and Srivastava, D. S. 2005. New perspectives on local and regional diversity: beyond saturation. – In: Holyoak, M. et al. (eds), *Metacommunities*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Sick, H. 1955. O aspecto fisionômico da paisagem do médio rio das Mortes, Mato Grosso, e a avifauna da região. *Arq. Mus. Nac.* 42: 541-576.
- Silva, J. M. C. 1995a. Birds of the Cerrado region, South America. *Steenstrupia* 21: 69-92.
- Silva, J. M. C. 1995b. Avian inventory of the cerrado region, South America: implications for biological conservation. *Bird Conserv. Internat.* 5: 291-304.
- Silva, J. M. C. 1995c. Biogeographic analysis of the South American Cerrado avifauna. *Steenstrupia* 21: 49-67.

- Silva, J. M. C. 1996. Distribution of Amazonian and Atlantic birds in gallery forest of the Cerrado region, South America. *Ornit. Neot.* 7: 1-18.
- Silva, J. M. C. 1997. Endemic bird species and conservation in the Cerrado region, South America. *Biodivers. Conserv.* 6: 435-450.
- Silva, J. M. C. and Oniki, Y. 1988. Lista preliminar da avifauna da Estação Ecológica Serra das Araras, Mato Grosso, Brasil. *Bol. Mus. Paran. Hist. Nat. Ethnogr.* 4: 122-143.
- Silva, J. F. et al. 2006. Spatial heterogeneity, land use and conservation in the Cerrado region of Brazil. *J. Biogeogr.* 33: 536-548.
- Silva, J. M. C. and Bates, J. M. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience* 52: 225-233.
- Silveira, L. F. 1998. The birds of Serra da Canastra National Park and adjacent areas, Minas Gerais, Brazil. *Cotinga* 10: 55-63.
- Silveira, L. F. and D'Horta, F. M. 2002. A avifauna da região de Vila Bela da Santíssima Trindade, Mato Grosso. *Pap. Avul. Zool.* 42: 265-286.
- Srivastava, D. S. 2006. Habitat structure, trophic structure and ecosystem function: interactive effects in a bromeliad-insect community. *Oecologia* 149: 493-504.
- Stegen, J. C. and Hurlbert, A. H. 2011. Inferring Ecological Processes from Taxonomic, Phylogenetic and Functional Trait β -Diversity. *Plos One* 6: e20906.
- Stotz, D. F. et al. 1996. Neotropical birds. The university of Chicago press, pp. 483.
- Straub A. et al. 2010. The world's richest tadpole communities show functional redundancy and low functional diversity: ecological data on Madagascar's stream-dwelling amphibian larvae. *BMC Ecology* 10: 1-12.
- Swenson, N. G. et al. 2006. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology* 87: 2418-2424.
- Swenson, N. G. et al. 2007. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology* 88: 1770-1780.

- Telleria, J. L. and Carrascal, L. M. 1994. Weight-density relationships between and within bird communities: implications of niche space and vegetation structure. *Am. Nat.* 143: 1083-1092.
- Tofts, R. and Silvertown, J. 2000. A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267: 363-369.
- Trindade-Filho, J. et al. in press. Using indicator groups to represent bird phylogenetic and functional diversity. *Biol. Conserv.*
- Voelker, G. 1999. Molecular Evolutionary Relationships in the Avian Genus *Anthus* (Pipits: Motacillidae). *Mol. Phylogenet. and Evol.* 11: 84-94.
- Warren, D. L. et al. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62: 2868-2883.
- Webb, C. et al. 2002. Phylogenies and community ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33: 475-505.
- Weiher, E. and Keddy, P. A. 1995. The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos* 73: 323-335.
- Weiher, E. and Keddy, P. 1999. *Ecological Assembly Rules. Perspectives, advances, retreats.* Cambridge University Press, pp. 418.
- Wiens, J. J. and Graham, C. H. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 519-539.
- With, K. A. 1994. Using fractal analysis to assess how species perceive landscape structure. *Landscape Ecol.* 9: 25-36.
- Yuri, T. and Mindell D. P. 2002. Molecular phylogenetic analysis of Fringillidae, “New World nine-primaried oscines” (Aves: Passeriformes). *Mol. Phylogenet. and Evol.* 23: 229-243.

MATERIAL SUPPLEMENTAR

Tabela S1 – Coordenadas geográficas, área (hectares), riqueza de espécies, esforço amostral (horas) e método de amostragem das áreas incluídas na escala local: 1) APA de Cafuringa (Bagno et al. 2005); 2) APA Jalapão (Muller et al. 2003); 3) APAs Serra da Tabatinga e Chapada das Mangabeiras (Santos 2001); 4) Barragem da Boa Esperança (Olmos e Brito 2007); 5) EE Águas Emendadas (Bagno 1998); 6) (Dias 2000); 7) EE Itirapina (Motta-Junior 2008); 8) EE Serra das Araras (Silva e Oniki 1988); 9) Fazenda Água Limpa (Braz e Cavalcanti 2001); 10) Fazenda Brejão (Faria et al. 2009); 11) Fazenda Rio Claro (Donatelli et al. 2004); 12) Fazenda São Miguel (Lopes et al. 2008); 13) Fazenda Três Rios (Lopes et al. 2008); 14) PM do Sabiá (Franchim e Marçal-Júnior 2004); 15) PN Brasília (Antas 1995); 16) PN Chapada dos Guimarães (Lopes et al. 2009); 17) PN Emas (Hass 2005); 18) PN Serra da Canastra (Silveira 1998); 19) PN Serra do Cipó (Rodrigues et al. 2005); 20) Reserva Ecológica Panga (Marçal-Júnior et al. 2009); 21) Reserva IBGE (Negret 1983); 22) Rio das Mortes (Sick 1955); 23) RPPN Mata Samuel de Paula (Ferreira et al. 2009); 24) Serra do Lajeado (Bagno e Abreu 2001); 25) Vila Bela da Santíssima Trindade (Silveira e D'Horta 2002). APA = Área de proteção Ambiental, EE = Estação Ecológica, RPPN = Reserva Particular do Patrimônio Natural, PN = Parque Nacional, ND = Não disponível.

Local	Coordenadas Geográficas	Área (ha)	Riqueza	Esforço Amostral (hs)	Método de Amostragem
01	15°30'-15°41'S e 47°40'-48°13'W	46.000	257	ND	ND
02	10°32'51"S e 46°25'16"W	461.730	267	ND	ND
03	10°16'33"S e 46°00'W/9°48'20"S e 45°35'04"W	157.742	250	664	I, II e III
04	06°45'S e 43°44'W	280.547	208	76	I e II
05	15°32'-15°38' S e 47°33'-47°37' W	10.500	274	8000	I, II, IV e V
06	21°33'-37'S e 47°45'-51W	10.720	278	ND	I e II
07	22°13'S e 47°53'W	2.300	226	580	II e IV
08	15°39'S e 57°13'W	28.700	227	360	I e III
09	15°45'S e 47°57'W	4.500	208	ND	IV
10	17°01'48"S e 45°54'04"W	32.000	270	1440	I e II
11	22°27'S e 48°57'W	21.854	219	96	I e II
12	15°50'S e 46°30'W	45.000	226	ND	ND
13	16°56'S e 46°16'W	12.000	215	48	I e II
14	48°14'02"O e 18°54'52"S	185	144	334	I
15	15°35'-15°45'S e 47°53'-48°05'W	30.000	223	ND	ND
16	15°19'S e 55°52'W	32.630	228	2280	I, III, IV e V
17	17°49'-18°28'S e 52°39'-53°10'W	131.800	336	ND	I, II e III
18	20°15'S e 46°37'W	71.525	312	ND	I, II e IV
19	19°00'-20°00'S e 43°00'-44°00'W	1.500	224	ND	I, II e III
20	19°11'10"-48°24'35"S e 48°23'20"W	409,57	230	216	I, II e III
21	15°56'S e 47°53'W	1.300	263	ND	ND
22	14°40'S e 52°21'W	ND	240	ND	ND
23	20°03'30"S e 43°52'25"W	147,83	154	236	I, II e III
24	09°00'-11°45'S e 47°30'-49°45'W	121.417	339	ND	ND
25	15°03'S e 59°48'W	200	309	2055	I, II, III e IV

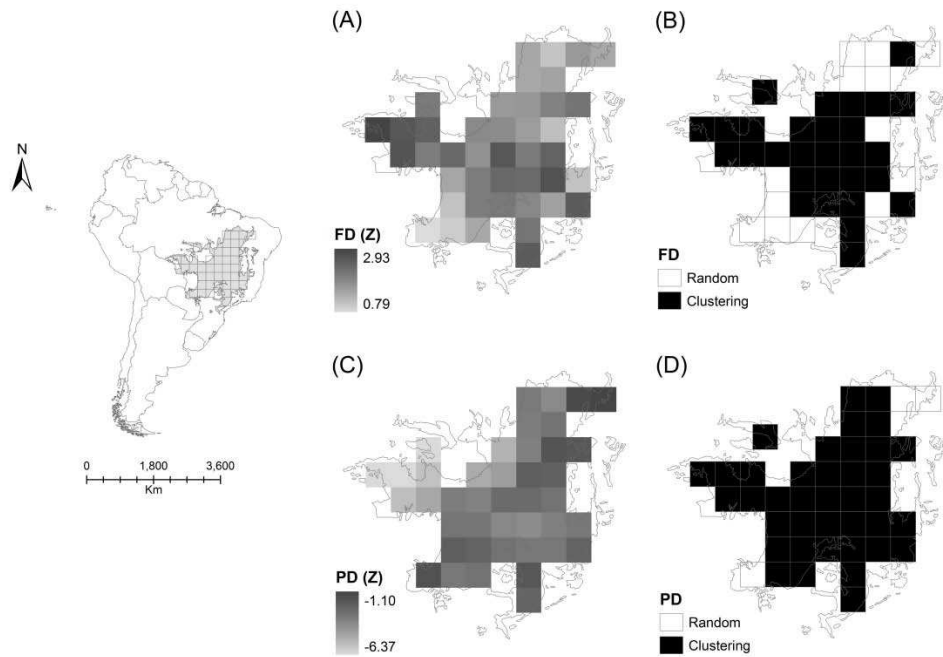


Figura S1 – Padrões espaciais de diversidade funcional (A) e filogenética (C) de acordo com o tamanho do efeito padronizado (z) para as assembleias de aves de áreas florestais em escala regional, e regiões do Cerrado que abrigam assembleias com estrutura funcional (B) e filogenética (D) aleatória (células brancas) ou agrupada (células pretas).

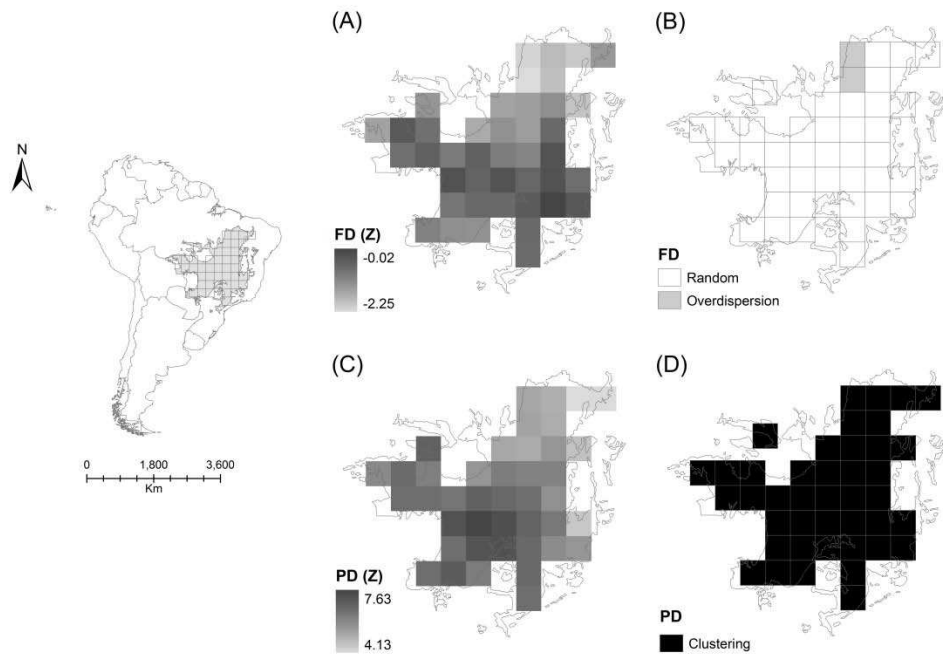


Figura S2 – Padrões espaciais de diversidade funcional (A) e filogenética (C) de acordo com o tamanho do efeito padronizado (z) para as assembleias de aves de áreas abertas em escala regional, e regiões do Cerrado que abrigam assembleias com estrutura funcional (B) e filogenética (D) aleatória (células brancas), agrupada (células pretas) ou dispersa (células cinza).

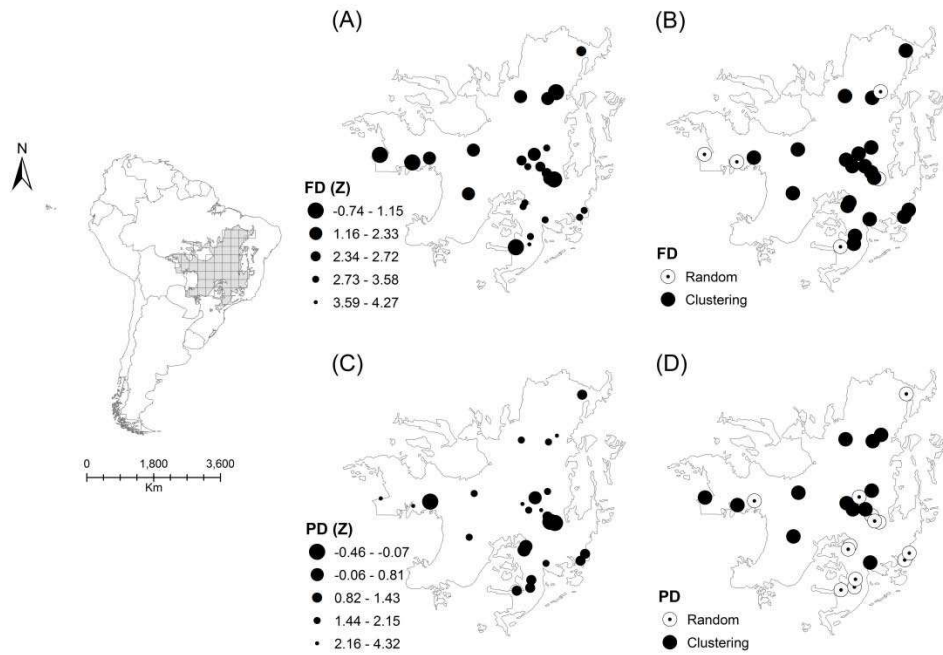


Figura S3 – Padrões espaciais de diversidade funcional (A) e filogenética (C) de acordo com o tamanho do efeito padronizado (z) para as assembleias de aves de áreas florestais em escala local, e regiões do Cerrado que abrigam assembleias com estrutura funcional (B) e filogenética (D) aleatória (pontos brancos) ou agrupada (pontos pretos).

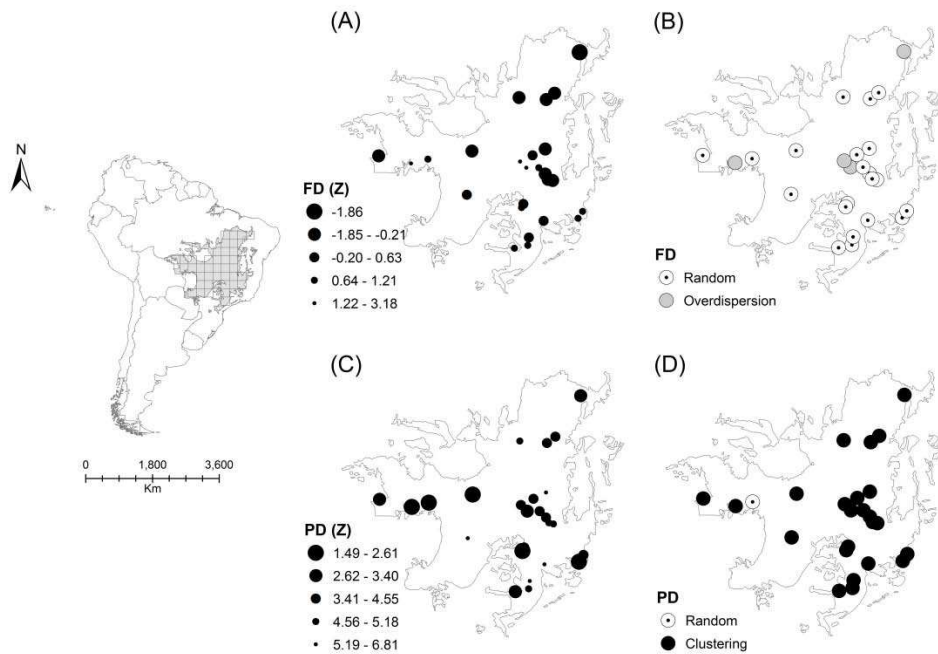


Figura S4 – Padrões espaciais de diversidade funcional (A) e filogenética (C) de acordo com o tamanho do efeito padronizado (z) para as assembleias de aves de áreas abertas em escala local, e regiões do Cerrado que abrigam assembleias com estrutura funcional (B) e filogenética (D) aleatória (pontos brancos), agrupada (pontos pretos) ou dispersa (pontos cinza).