

Gabriel Ponzoni Frey

Estrutura filogenética e demografia de árvores em uma
floresta de Restinga



São Paulo

2013

Gabriel Ponzoni Frey

Estrutura filogenética e demografia de árvores em uma
floresta de Restinga

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo,
para a obtenção de Título de Mestre em
Ciências, na Área de Ecologia de
Ecossistemas Terrestres e Aquáticos.

Orientador(a): Dr. Alexandre Adalardo de
Oliveira

São Paulo

2013

Ponzoni Frey, Gabriel

Estrutura filogenética e demografia de
árvores em uma floresta de Restinga

69 páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo.
Departamento de Ecologia.

1. Estrutura da comunidade vegetal 2.
Análise de elasticidade 3. Árvores tropicais
4. Estratégias ecológicas

I. Universidade de São Paulo. Instituto de
Biociências. Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Alexandre Adalardo de Oliveira

Orientador

Dedico este trabalho aos meus pais,
que estão sempre presentes,
sempre me incentivando,
e sempre me aconselhando.

Agradecimentos

Ao Alexandre pela orientação, ensinamentos, “puxões de orelha” e incentivo profissional.

À CAPES, pela bolsa de mestrado.

À Petrobrás pelo financiamento ao projeto “Recuperação e conservação dos ecossistemas de restinga do litoral sul de São Paulo”, no qual este trabalho está inserido.

Ao Instituto Florestal, por permitir as coletas no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

A todos professores que contribuíram para minha formação.

À Vera Lima, pela paciência e competência.

Ao Paulo Inácio e ao Paulo Guimarães Jr. “Miúdo”, que contribuíram imensamente com os comentários e ideias discutidos durante os comitês de acompanhamento, e foram peça fundamental para este trabalho.

Ao Dr. Jérôme Chave, pelo convite para ir à França realizar o DNA *barcoding*, pela recepção amigável, pela pronta disponibilidade para ajudar com os problemas e com a construção da árvore filogenética molecular. À “Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité”, “CNRS”, e “ANR” pelo financiamento dessa visita.

À Amaia Iribar-Pelozuelo, pela ajuda e paciência no laboratório, por todo o trabalho técnico, pela companhia e pelas dicas para o dia-a-dia em Toulouse.

À Bruna Arantes, Diana Graça, Juliana Vendrami e Márcia Pannuti, pela ajuda com as coletas.

Ao Renato Lima, pela companhia em campo e pelas identificações botânicas.

À Dani, ao Selmo, à Márcia e ao Adriano, pelo acolhimento em Cananéia e na Ilha do Cardoso.

À Ivy, pela amizade e pela companhia. Pelo trabalho burocrático e administrativo também.

A todos os membros do LabTrop, pela convivência e troca de ideias.

À Maíra, pela amizade e contribuição constante para um bom humor e ânimo.

À Thayná e à Juliana, pela leitura e comentários sobre a dissertação.

Aos meus pais e à minha irmã pelo incentivo e apoio.

Ao meu amor, por compartilhar das minhas felicidades e desânimos.

Índice

Resumo	1
<i>Abstract</i>	2
Introdução	3
Material e Métodos	11
Resultados	26
Discussão	41
Referências Bibliográficas	48
Apêndice	61

Resumo

Explicar os padrões de diversidade de espécies e entender os processos que geram e mantêm essa diversidade na natureza é um dos grandes objetivos da Ecologia. A teoria clássica de competição prevê que duas espécies só podem coexistir quando há divergência no uso de recursos. Portanto, há um limite de similaridade imposto pela competição entre as espécies, que leva à co-ocorrência de espécies com estratégias ecológicas mais diferentes entre si. Por outro lado, o ambiente físico pode impor restrições às possíveis estratégias ecológicas das espécies. Ambientes com limitações de recursos ou condições desfavoráveis permitem apenas a sobrevivência de espécies com estratégias mais similares, um processo conhecido como filtro ambiental. Dois processos podem então gerar padrões antagônicos na estrutura das comunidades, selecionando estratégias ecológicas mais parecidas ou mais diferentes entre si. Há ainda a possibilidade de que os dois processos ou mesmo nenhum dos dois seja importante na estruturação das comunidades, levando a um padrão aleatório ou neutro. Utilizando-se das contribuições proporcionais (elasticidades) das três taxas vitais demográficas – sobrevivência, crescimento e fecundidade – para a taxa de crescimento populacional para inferir as estratégias ecológicas das espécies de árvores de uma comunidade, nos propusemos a responder a pergunta: “Qual processo é responsável pela estruturação de comunidades de árvores tropicais?”. O trabalho foi realizado em uma parcela permanente de 10,24 hectares na Restinga da Ilha do Cardoso, São Paulo. Todos os indivíduos com mais de 15cm de perímetro à altura do peito foram marcados, identificados e tiveram seus diâmetros à altura do peito registrados para dois censos. As elasticidades das três taxas vitais para 89 espécies de árvores foram obtidas por meio de um modelo de projeção integral (IPMs). Os IPMs são ferramentas modernas mais robustas que os clássicos modelos matriciais, comumente utilizados em estudos demográficos. Definimos um espaço ecológico no triângulo onde as estratégias ecológicas das espécies são classificadas de acordo com as elasticidades das três taxas demográficas. Construímos também uma filogenia molecular específica para a comunidade baseada nos marcadores cloroplásticos *rbcL* e *matK*, com a qual obtivemos as distâncias entre todos os pares de espécies. Calculamos o sinal filogenético das estratégias ecológicas por meio da correlação entre a distância entre as espécies no espaço ecológico e suas distâncias filogenéticas. Aceitamos a premissa de conservação das estratégias ecológicas na filogenia. As espécies puderam ser classificadas em quatro grupos demográficos distintos no espaço ecológico, distribuídos principalmente no eixo crescimento-sobrevivência, o que é esperado para árvores. Não há sinal filogenético para as estratégias ecológicas, o que indica que ambos os processos ou nenhum dos dois processos é importante na estruturação dessa comunidade. Nosso trabalho traz uma nova abordagem metodológica e resultados que contradizem a literatura recente, em que a importância dos filtros ecológicos na estruturação de comunidades tropicais é repetidamente encontrada. A confirmação deste padrão para outras comunidades poderá colaborar para o melhor entendimento dos processos estruturadores das comunidades tropicais.

Abstract

One of Ecology's biggest goals is to explain the patterns of species' diversity and to understand the processes that generate and maintain this diversity in natural communities. Classical competition theory predicts that two species will be able to coexist only when there is divergence in the use of resources, i.e., competition imposes a limiting similarity among species that allows co-occurrence of species with divergent ecological strategies. On the other hand, the physical environment may impose restrictions to the range of possible ecological strategies of species. Environments with limited resources or adverse conditions will allow the survival of species with more specific strategies, a process known as environmental filtering. These two processes will generate opposite effects on the structure of communities, as more similar or more different ecological strategies will be selected. There is still the possibility that both processes are occurring simultaneously, or neither are important for the community. In both cases, a neutral or random pattern is expected. Using the proportional contribution (elasticities) of the three demographic vital rates – survival, growth and fecundity – to the finite rate of increase of population as a mean of inferring the ecological strategy of trees in a community, we intended to answer the question: “What process is responsible for the structuring of tropical tree communities?”. Data was collected in a Restinga forest 10.24 ha permanent plot. All individuals with more than 15cm of perimeter at breast height were marked, identified and had their diameters at breast height registered for two censuses. Elasticities of the three vital rates for 89 tree species were obtained with an Integral Projection Model (IPM). IPMs are modern tools more robust than classical matrix models, commonly used in demographic studies. We defined an ecological space in the triangle where ecological strategies are plotted according to elasticities of the three vital rates. We also generated a molecular phylogeny based on *rbcL* and *matK* chloroplast markers, and used it to obtain the phylogenetic distance between all pairs of species. We calculated the phylogenetic signal of ecological strategies using the correlation between ecological distances in the ecological space and phylogenetic distances. We assumed ecological strategies to be conserved in the phylogeny. Species could be classified into four demographic groups in ecological space, distributed mainly in a growth-survival axis. This is expected for trees. No phylogenetic signal was found for the ecological strategies. This can mean that either both processes are structuring this community, or neither is important. Our study uses a new methodological approach and presents new results that contradict recent literature, on which environmental filtering is repeatedly accounted as the main process structuring tropical communities. Confirmation of this pattern for other communities may bring further understanding of structuring of tropical communities.

Introdução

Um dos objetivos da Ecologia é explicar os padrões de diversidade de espécies e entender os processos que geram e mantêm essa diversidade na natureza. A coexistência das espécies, principalmente em áreas com alta diversidade, como os trópicos, é uma questão fundamental em Ecologia de Comunidades. Charles Darwin notou que espécies de um mesmo gênero apresentam normalmente, mas não invariavelmente, alguma similaridade de hábitos e constituição, uma tendência a serem ecologicamente mais similares, e portanto devem competir mais fortemente entre si que com espécies de outros gêneros (Darwin 1859). De fato, o limite de similaridade entre as espécies imposto pela competição foi e ainda é bastante utilizado para explicar a coexistência de espécies (e.g. Hutchinson 1959, MacArthur & Wilson 1967, Tilman 1976, Chesson 2000, Adler *et al.* 2007, Chave 2009).

A teoria clássica de competição prevê que duas espécies que possuam estratégias ecológicas idênticas não poderão coexistir ao mesmo tempo num mesmo local. A ocorrência das duas espécies concomitantemente levaria à exclusão competitiva de uma delas. Para que as duas espécies possam coexistir na comunidade, deve haver divergência na utilização dos recursos, espacialmente ou temporalmente (Kingsland 1985). Se a hipótese de Darwin de que espécies de um mesmo gênero são ecologicamente mais similares, e portanto devem competir mais, for verdadeira, então esperar-se-ia uma baixa taxa de co-ocorrência de espécies congêneres numa mesma comunidade devido à exclusão competitiva. Elton (1946), baseado nesta premissa, explicou o baixo número de espécies por gênero encontrado em comunidades de diferentes climas da Grã-Bretanha. Por outro lado, Cahill Jr. *et al.* (2008) encontraram, em um dos primeiros testes empíricos diretos sobre competição em plantas vasculares, que enquanto a intensidade de competição é maior entre monocotiledôneas mais filogeneticamente relacionadas, não há

uma relação entre intensidade de competição e proximidade filogenética para eudicotiledônias.

O ambiente físico também pode impor restrições à ocorrência das espécies. Ambientes em que há limitação de recursos ou de condições essenciais, ou condições restritivas aos organismos, tais como água, luz, nutrientes e temperatura, podem limitar o número de estratégias ecológicas possíveis e permitir apenas a co-ocorrência de espécies com requerimentos ecológicos parecidos. Essa seleção de estratégias similares promovida pelo ambiente sobre as espécies que chegam na comunidade é chamada de filtro ambiental (Keddy 1992, Webb *et al.* 2002, Lortie *et al.* 2004).

Temos então dois processos que geram padrões de estratégias antagônicas nas comunidades, fazendo com que as estratégias ecológicas das espécies coexistentes sejam mais parecidas ou mais diferentes entre si. Há ainda a possibilidade de que os dois processos sejam importantes na estruturação das comunidades, levando a um padrão aleatório ou neutro (Purves & Pacala 2005, Swenson & Enquist 2009). A observação do padrão de estratégias ecológicas encontradas entre as espécies que compõem uma comunidade poderia indicar qual dos processos é o responsável pela estruturação daquela comunidade.

Na prática, medir a estratégia ecológica das espécies não é uma tarefa fácil (Violle & Jiang 2009). A estratégia ecológica pode ser entendida como a maneira que uma espécie interage com o ambiente e outros organismos, e tem relação direta com o desempenho dos indivíduos daquela espécie em uma comunidade. O desempenho de uma espécie em um habitat específico pode ser medido pela habilidade de seus indivíduos sobreviverem, crescerem ou se reproduzirem (Viola *et al.* 2007). Estes parâmetros demográficos, ou taxas vitais de uma população (taxa de crescimento, taxa de sobrevivência e taxa de fecundidade), são uma maneira direta de observar o desempenho

e indiretamente quantificar a estratégia ecológica das espécies em uma comunidade. Porém, a quantidade de indivíduos e o tempo necessários para se obter boas estimativas das taxas vitais podem ser uma restrição a este tipo de abordagem (Violle & Jiang 2009).

Os avanços na área de Ecologia Funcional possibilitaram a medição de caracteres que representam indiretamente as estratégias ecológicas de plantas. Caracteres funcionais são definidos por Violle *et al.* (2007) como quaisquer características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas que tenham impacto sobre o desempenho dos indivíduos. Por exemplo, a área foliar específica está correlacionada à importância da fotossíntese em relação à gastos com defesa da folha por meio da razão entre área foliar e biomassa seca da folha. Um maior investimento em área foliar implica em maiores taxas fotossintéticas, e conseqüentemente, maior investimento em crescimento do indivíduo. Se o investimento for maior em biomassa da folha em relação à área foliar, há indicação de maior gasto com defesas, principalmente estruturais, e conseqüentemente, um maior investimento em sobrevivência do indivíduo. Outro caractere funcional é a massa da semente, que além de estar relacionada com o sucesso reprodutivo da espécie, também pode estar relacionada à sobrevivência das plântulas por meio de investimento em reservas (Cornelissen *et al.* 2003).

A importância dos filtros ambientais e do limite de similaridade na estruturação de uma comunidade foi testada por Baraloto *et al.* (2012) com o uso de caracteres funcionais. Os autores mediram 17 caracteres funcionais de aproximadamente 5000 árvores de mais de 650 espécies na Guiana Francesa, e puderam demonstrar que o filtro ambiental é o processo mais importante na estruturação da comunidade. Kraft *et al.* (2008) também demonstraram uma maior importância relativa do filtro ambiental em relação ao limite de similaridade na estruturação de uma comunidade de árvores tropicais no Equador, com medidas de seis caracteres funcionais em mais de 150.000 indivíduos e

mais de 1100 espécies. Fica evidenciado que medir as estratégias ecológicas das espécies em uma comunidade pode ser bastante trabalhoso e certamente financeiramente dispendioso. Definir quantos e quais os caracteres funcionais pertinentes tão pouco é uma tarefa simples (Poorter *et al.* 2009). Ainda que o método de medição das estratégias ecológicas com caracteres funcionais seja promissor, há uma dificuldade em se definir quais caracteres estariam especificamente relacionados aos processos de exclusão competitiva ou filtros ambientais (Violle & Jiang 2009).

Outro caminho aparentemente mais simples para estudar a estruturação de comunidades seria presumir as estratégias ecológicas das espécies a partir de suas relações de parentesco. A hipótese de Darwin de que espécies de um mesmo gênero têm maior similaridade ecológica pode ser traduzida em similaridade de estratégias ecológicas entre espécies mais próximas filogeneticamente (Webb *et al.* 2002, Losos 2008). Neste contexto, Webb *et al.* (2002) construíram um arcabouço teórico para estudar a estrutura filogenética das comunidades (Tabela 1). Se presumirmos a hipótese de conservação de estratégias ecológicas na filogenia (i.e., similaridade de estratégias ecológicas entre espécies mais próximas filogeneticamente), os filtros ambientais irão gerar um padrão de agregação filogenética (i.e., co-ocorrência de espécies mais relacionadas filogeneticamente), e a exclusão competitiva irá gerar um padrão de sobredispersão filogenética (i.e., co-ocorrência de espécies mais distantes filogeneticamente). Porém, ainda há a possibilidade de que as estratégias ecológicas sejam convergentes na filogenia (i.e., surgimento de estratégias semelhantes em linhagens distintas). Neste caso, o filtro ambiental irá gerar um padrão de sobredispersão, enquanto a exclusão competitiva irá gerar um padrão filogenético aleatório.

Como apontado por Baraloto *et al.* (2012), o poder de detecção dos padrões de distribuição filogenética na comunidade previstos por Webb *et al.* (2002) (Tabela 1)

dependem diretamente do grau de suporte da hipótese filogenética subjacente. O uso de filogenias que não fazem hipóteses sobre as relações das espécies abaixo do nível de família (politomias), como por exemplo, o sistema APG III (Angiosperm Phylogeny Group 2009) ou a filogenia de Davies *et al.* (2004), pode mascarar os padrões que ocorrem dentro das famílias (Cavender-Bares *et al.* 2004, Kress *et al.* 2009).

Tabela 1. Distribuição filogenética esperada para as espécies em uma comunidade, sob diferentes histórias evolutivas das estratégias ecológicas e processos de estruturação da comunidade. Modificado de Webb *et al.* (2002).

	<i>Estratégia ecológica filogeneticamente</i>	
	Conservada	Convergente
<i>Processo ecológico dominante:</i>		
<i>Filtro ambiental</i>	Agregação	Sobredispersão
<i>Exclusão competitiva</i>	Sobredispersão	Aleatório

As técnicas de reconstrução filogenética tiveram grandes avanços nas últimas décadas. O sequenciamento de trechos do DNA revolucionou a sistemática e possibilitou o acréscimo de mais caracteres na reconstrução das filogenias, e assim a resolver antigos debates sobre a monofilia ou a posição de grupos (Judd *et al.* 2008). O uso de sequências curtas e padronizadas de genes, os *DNA barcodes*, tem proporcionado maneiras rápidas, acuradas e automáticas de identificação de espécies e construção de filogenias adequadas à perguntas específicas em Ecologia (Hebert & Gregory 2005).

O desenvolvimento de áreas como a Ecologia Funcional e Ecologia Evolutiva trouxe novas possibilidades de elucidação da importância de processos ecológicos na estruturação de comunidades, mas a inferência das estratégias ecológicas continua sendo um desafio. Ainda que Violle & Jiang (2009) estejam certos sobre a dificuldade de se

medir parâmetros demográficos de uma grande quantidade de espécies de plantas, Silvertown *et al.* (1993) já haviam proposto uma maneira de se classificar as estratégias ecológicas das espécies utilizando suas taxas vitais. Os autores utilizaram modelos matriciais, nos quais a dinâmica de uma população é descrita pelas probabilidades dos indivíduos passarem de uma categoria de tamanho para outra (Lefkovitch 1965, Caswell 2001), para calcular a taxa finita de crescimento da população (λ), que nada mais é que uma medida do desempenho da população. A análise da contribuição proporcional de cada uma das transições da matriz para a taxa finita de crescimento da população, chamada de Análise de Elasticidade (Caswell 2001), permite inferir a contribuição relativa dos três processos demográficos, também chamados de taxas vitais – Fecundidade (F), Crescimento (G) e Sobrevivência (L) – para o λ . Um triângulo demográfico delimitado pelos três parâmetros é construído, e as espécies são distribuídas neste espaço ecológico de acordo com os valores proporcionais de F, G e L. Franco & Silvertown (2004) refinaram o método com o cálculo das elasticidades das próprias taxas vitais, e não mais das probabilidades de transição, que são compostas por mais de uma taxa vital. Este método possibilita a classificação das estratégias ecológicas das espécies e uma comparação entre essas estratégias.

Um dos maiores problemas encontrados nos modelos matriciais é a divisão da população em classes discretas de tamanho. Tamanho, que para árvores pode ser medido por meio do diâmetro, é normalmente uma variável contínua. Sempre que possível as classes de tamanho devem refletir a ontogenia da espécie (Caswell 2001), mas muitas vezes este não é o caso e as classes são definidas artificialmente (Easterling *et al.* 2000). Tanto o valor de λ quanto as elasticidades das taxas vitais são altamente sensíveis a variações no número de classes. Ramula & Lehtilä (1995) testaram variações no número de classes de modelos matriciais e observaram que matrizes menores (i.e., com menos

classes), apesar de requererem menos dados para serem construídas, são mais imprecisas em relação ao valor de λ e às elasticidades das taxas vitais.

Easterling *et al.* (2000) propuseram o Modelo de Projeção Integral (*Integral Projection Model* - IPM) para descrever a dinâmica de uma população. Este modelo utiliza relações contínuas das taxas vitais em relação ao tamanho e produz as mesmas estimativas que os modelos matriciais, evitando entretanto o problema da discretização em classes (Easterling *et al.* 2000, Zuidema *et al.* 2010). Na prática, após a construção das funções contínuas que descrevem as taxas vitais em função do tamanho, é construída uma matriz de transição com inúmeras classes pequenas, e então os métodos já bem sedimentados para os clássicos modelos matriciais podem ser aplicados. Os modelos matriciais descrevem a dinâmica populacional por meio da equação

$$n(t + 1) = A n(t)$$

em que n é um vetor de comprimento m que contém o número de indivíduos em cada uma das categorias i de 1 a m , e A é a matriz quadrada de dimensão $m \times m$ que contém as transições das categorias j (de 1 até m) no tempo t para as categorias i (de 1 até m) no tempo $t+1$ (Caswell 2001). Já o IPM descreve a dinâmica populacional por meio da equação

$$n(y, t + 1) = \int_L^U K(y, x)n(x, t)dx$$

em que $[L, U]$ indica os possíveis tamanhos mínimos e máximos x no tempo t , y é o tamanho no tempo $t+1$, e K é o núcleo de projeção (*projection kernel*) que retorna o número de novos indivíduos de tamanho y no tempo $t+1$ produzidos por um indivíduo de tamanho x no tempo t (Easterling *et al.* 2000). O uso dos modelos integrais de projeção vem se tornando cada vez mais comum (Easterling *et al.* 2000, Zuidema *et al.* 2010, Ress & Rose 2012, Williams *et al.* 2012, Metcalf *et al.* 2013), e os modelos matriciais devem

ser progressivamente abandonados, sem que comparações com trabalhos anteriores sejam perdidas.

Além de modelos robustos para estudos demográficos, já existem grandes bancos de dados demográficos para espécies em várias regiões do mundo. O *Center for Tropical Forest Science* (CTFS) (<http://www.ctfs.si.edu/>) do *Smithsonian Institute* monitora o crescimento e sobrevivência de milhões de árvores de diversas espécies em 47 parcelas permanentes. Uma destas parcelas está localizada na Ilha do Cardoso, no litoral do Estado de São Paulo. Além de possuímos um de um banco de dados demográficos para esta parcela, suas características são particularmente interessantes para se testar questões de estruturação de comunidades. O solo é de formação geológica recente (menos de 5000 anos; Gomes *et al.* 2007; Scheel-Ybert 2000) e as espécies de árvores que ali ocorrem não evoluíram localmente, não havendo limitação de dispersão das florestas adjacentes (Araújo 1992, Scarano 2002). Dessa forma, espera-se que apenas o filtro ambiental ou o limite de similaridade por competição sejam os responsáveis pela estruturação dessa comunidade.

Munidos de um extenso banco de dados demográficos de uma comunidade em que as espécies não evoluíram localmente, além de um modelo adequado para descrição da dinâmica populacional e uma hipótese filogenética bem resolvida usando *DNA barcoding* para as espécies da própria comunidade, revisitamos a pergunta “Qual processo é responsável pela estruturação de comunidades de árvores tropicais?”. Testamos se há sinal filogenético para a demografia das espécies e o grau de agregação ou dispersão das estratégias ecológicas das espécies na filogenia com seus parâmetros demográficos, sob a premissa de que as contribuições relativas das três taxas vitais sejam conservadas na filogenia.

Material e Métodos

Área de Estudo

O estudo foi realizado no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC), localizado no município de Cananéia (25°03'05" – 25°18'18" S, 47°53'48" – 48°05'42" W), litoral sul do Estado de São Paulo, Brasil. A Ilha do Cardoso pertence ao complexo estuarino-lagunar de Iguape, Cananéia e Paranaguá e possui aproximadamente 22500 hectares (Sugiyama 1998). O relevo da ilha é predominantemente montanhoso, com um maciço de rochas cristalinas em sua região central que alcança mais de 800m de altitude e planícies costeiras distribuídas nas partes norte, nordeste, sul e sudeste (Barros *et al.* 1991, Sugiyama 1998). As planícies são resultado de sedimentação marinha recente, e possuem solos arenosos, pouco orgânicos e de baixa fertilidade, com baixas quantidades de argila e silte (Negreiros *et al.* 1974; Mattos 1989). A alta salinidade também é uma característica dos solos das planícies costeiras da Ilha do Cardoso, pela proximidade do oceano (Scarano 2002).

O clima da ilha é tropical e úmido, sem uma estação seca definida, e descrito como clima do tipo *Caf*, segundo a classificação de Köppen (1948) (Barros *et al.*, 1991). A precipitação anual média varia entre 1330mm e 2216mm, e apenas o mês de Agosto apresenta precipitação média abaixo de 100mm. Não há, portanto, déficit hídrico durante o ano, e há excesso hídrico no verão. A temperatura média anual é de 22,4°C, variando entre mínima de 6,3°C e máxima de 40,2°C (Faria 2008, Lima *et al.* 2011).

A vegetação encontrada na ilha é variada, e inclui uma amostra em pequena escala de todos os tipos de vegetação ocorrentes na faixa costeira do Brasil. Nas planícies costeiras da Ilha do Cardoso ocorre principalmente a vegetação de Restinga, um mosaico de fisionomias herbáceas, arbustivas e florestais relacionadas à proximidade do mar e a

depósitos marinhos terciários e quaternários (Araújo 1992). É portanto uma formação recente em termos geológicos. Um pequeno canal de 100m de largura no ponto mais próximo é a única barreira geográfica entre a restinga na Ilha do Cardoso e as florestas de planície e de encosta do continente, indicando que não deve haver limitação de dispersão entre estas florestas (Ribeiro *et al.* 2009, Lima *et al.* 2011, Oliveira *et al.* 2013). A composição florística nas florestas de Restinga é de fato muito similar às florestas de encosta e de planície adjacentes. A limitação imposta principalmente pela alta salinidade e a baixa fertilidade do solo assinala uma alta plasticidade ecológica das espécies. A baixa taxa de endemismo indica que não houve tempo suficiente para eventos de especiação nas Restingas (Scarano 2002).

Em 2002 foi estabelecida uma parcela permanente de 10,24 hectares (320m x 320m) na planície costeira setentrional da Ilha do Cardoso, como parte do projeto temático BIOTA/FAPESP “Diversidade, dinâmica e conservação em Florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes”. A parcela foi incluída à rede do CTFS em 2008. A vegetação na parcela é a floresta de Restinga Alta, um subtipo da floresta de Restinga caracterizado por um dossel contínuo e árvores chegando a 15m de altura. O terreno da parcela é plano e varia de 3m a 8m de altitude acima do nível do mar. Na porção mais setentrional da parcela o lençol freático aflora, mantendo a área alagada praticamente o ano inteiro (Faria 2008, Lima *et al.* 2011).

Todos os indivíduos arbóreos com mais de 15cm de perímetro à altura do peito (PAP) (ou 4,8cm de diâmetro à altura do peito (DAP)) foram marcados com placas de alumínio numeradas, mapeados, identificados à nível de espécie, e tiveram a altura e o DAP registrado em um censo em 2004/2005, seguindo o protocolo do CTFS (Condit 1998). Um segundo censo foi realizado em 2009/2010, em que todos os novos indivíduos com mais de 15cm de PAP foram marcados, mapeados e identificados à nível de espécie

e tiveram seu DAP e altura registrados. Além disso, foi verificada a sobrevivência e registrados os DAPs dos indivíduos presentes no censo anterior.

Hipótese filogenética

Uma hipótese filogenética para as espécies da parcela permanente foi gerada à partir de sequências dos genes *rbcL* e *matK*. O gene *rbcL* está presente nos cloroplastos e codifica para a maior subunidade da enzima RuBisCO, responsável pela fixação do carbono na fotossíntese de eucariotos e cianobactérias (Judd *et al.* 2008). É um gene que apresenta uma baixa taxa de mutação por codificar para uma proteína altamente conservada, e separa bem as espécies ao nível de família (Chase *et al.* 2003, Judd *et al.* 2008).

Foram coletadas amostras de aproximadamente 10 cm² de tecido foliar para 89 das espécies encontradas na parcela permanente. Para diminuir as chances de contaminação do material, procurou-se escolher amostras em que o limbo foliar estivesse livre de marcas ou manchas que pudessem indicar a presença de outros organismos com DNA vegetal (como algas ou líquens). As amostras foram colocadas em filtro de papel, identificadas e mantidas em sílica-gel para preservação do material genético.

As amostras foram levadas para o Laboratório de Evolução e Diversidade Biológica (EDB) da Universidade de Toulouse, França, onde trabalha o Dr. Jérôme Chave, com quem mantemos uma parceria. Aproximadamente 30 g de tecido foliar de cada espécie foram colocados em um tubo de 2ml com duas esferas de tungstênio e trituradas por 5 minutos a 30Hz no aparelho disruptor de células TissueLyser (Qiagen, California, USA). Após a trituração, foram adicionados a cada tubo 800 µl de solução tampão de Brometo de Cetil-Trimetil-Amônio (CTAB) e 10 µl de Proteinase K a 100

mg/ml. Os tubos foram então incubados por 2 horas a 55°C. Após a incubação os tubos foram centrifugados a 15000 rpm. Foram recuperados 200 µl de sobrenadante para a extração de DNA total, realizada com o kit *BioSprint 15* para DNA de plantas no aparelho *Biosprint 15 workstation* (Qiagen, California, USA), seguindo o protocolo do fabricante. Este protocolo inclui a precipitação do material em isopropanol, lavagem em etanol puro e conservação em água deionizada.

A amplificação do DNA foi feita por reação em cadeia da polimerase (*Polymerase Chain Reaction* – PCR), como descrito em Bardon *et al.* (2013). Para o *barcode* do gene *rbcL* (chamado daqui em diante de *rbcLa*) a combinação de primers foi

1F(5'ATGTCACCACAAACAGAAA) e 724R(3'TCGCATATGTACCTGCAGTAGC) (Savolainen *et al.* 2000). Para *matK* a combinação de primers foi

1R_KIM(5'ACCCAGTCCATCTGGAAATCTTGGTTC) e

3F_KIM(3'CGTACAGTACTTTTGTGTTTACGAG) (Dunning & Savolainen 2010).

Um total de 1 µl de extrato de DNA foi adicionado a 10 µl de tampão para PCR, 1 µl de deoxinucleotídeos trifosfato (dNTPs) (dNTP Mix - Promega, Madison, WI, USA), 1 µl de cada um dos primers correspondentes a um dos *barcodes* (*rbcLa* ou *matK*) a uma concentração de 20 µM, 0,2 µl de Taq polimerase (GoTaq® DNA Polymerase 5U µl⁻¹ – Promega, Madison, WI, USA) e 35.8 µl de água deionizada para completar 50 µl. Para *rbcLa*, um primeiro estágio de desnaturação a 95°C por 1 min precede 35 ciclos de amplificação (cada ciclo com 1 min de desnaturação a 95°C, 30 s de hibridização a 50°C e um minuto de polimerização das fitas de DNA a 72°C) e finalmente 7 min a 72°C para obter a polimerização de todas as fitas de DNA. O protocolo de PCR para a sequência de *matK* seguiu o apresentado por Dunning & Savolainen (2010). Todas as amostras amplificadas foram sequenciadas em um Sequenciador Automático de DNA ABI3730XL (Genoscreen, Lille, France). As duas fitas de DNA complementares foram

manualmente corrigidas e editadas usando o software Sequencher versão 4.8 (Gene Codes Corporation 2003). O alinhamento das sequências de cada uma as espécies para cada marcador foi feito no software MUSCLE (Edgar 2004). A matriz de sequências obtida foi ainda corrigida manualmente no software MEGA 4 (Tamura *et al.* 2007). A sequência dos dois *barcodes* para *Podocarpus sellowii* Klotzsch ex Endl.

(Podocarpaceae), uma gimnosperma, foi adicionada e alinhada à matriz como grupo externo. *P. sellowii* não pôde ser sequenciado com as amostras coletadas na parcela.

Com a matriz de sequências, uma árvore filogenética foi construída com o software Seaview 4.0 (Gouy *et al.* 2010) usando o algoritmo PhyML (Guindon *et al.* 2010) e enraizada em *P. sellowii*. PhyML constrói a hipótese filogenética baseado no princípio de máxima verossimilhança. Esta árvore será referida como “árvore molecular”.

Das 89 espécies amostradas, 16 não puderam ser incluídas na árvore molecular, pois pelo menos uma das duas sequências levava a espécie a uma posição incoerente na filogenia. É provável que estas amostras tenham sido identificadas incorretamente em campo. Estas sequências foram substituídas por: (i) 5 sequências de espécies do mesmo gênero que as espécies substituídas, obtidas pelo projeto BRIDGE (Bridging Information on Tree Diversity in French Guiana, and a Test of Ecological Theories) (<http://www.ecofog.gf/Bridge/>), e (ii) 11 sequências das mesmas espécies encontradas na parcela permanente ou espécies congêneres, obtidas no genBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>), já que não estavam disponíveis no projeto BRIDGE. Para o presente trabalho, a substituição das sequências de espécies congêneres não é um problema, já que a posição das espécies originais seria a mesma na filogenia. As substituições realizadas e suas respectivas fontes estão descritas na tabela 2.

Análises estatísticas

Todas as análises estatísticas foram realizadas no ambiente R (R Development Core Team 2012), e os pacotes utilizados serão citados sempre que tiverem sido empregados. Quando nenhum pacote for mencionado, as funções utilizadas pertencem ao pacote base do R.

Distância filogenética

A distância filogenética entre as espécies para a árvore molecular foi obtida da seguinte forma. A árvore foi transformada em uma árvore ultramétrica, em que as distâncias dos nós terminais à raiz da árvore são as mesmas. O método utilizado para esta transformação foi *mean path length* (MPL). Este método assume (i) que as substituições de nucleotídeos ocorrem aleatoriamente e independentemente em diferentes locais na sequência de DNA e (ii) há um relógio molecular, em que as taxas de substituição são aproximadamente constantes (Britton *et al.* 2002). Essa transformação é feita pela função *chronMPL()* do pacote *ape* no R (Paradis *et al.* 2004). Em seguida uma matriz de distância cofenética entre as espécies foi obtida com a função *cophenetic()* no R.

Modelo de projeção integral

Foi construído um IPM para as 89 espécies com mais de 5 indivíduos que estavam presentes no primeiro censo e sobreviveram até o segundo censo, e para as quais foram obtidas sequências de DNA. Os IPMs foram construídos com o pacote *IPMpack* para R (Metcalf *et al.* 2013).

Tabela 2. Espécies da parcela permanente do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, São Paulo, as quais tiveram suas sequências de DNA foram substituídas para a construção de uma filogenia molecular. As fontes das novas sequências foram o projeto BRIDGE (Bridging Information on Tree Diversity in French Guiana, and a Test of Ecological Theories) (<http://www.ecofog.gf/Bridge/>), e o genBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>), para o qual a referência de cada sequência está especificada.

espécie	código	substituição	fonte	referência
<i>Euterpe edulis</i>	NB1	sequência matK de Euterpe oleracea	BRIDGE	
<i>Tabebuia cassinoides</i>	NB2	sequência rbcL de Tabebuia serratifolia	BRIDGE	
<i>Hedyosmum brasiliense</i>	NB3	sequência matK de Chloranthaceae Hedyosmum arborescens	genBank	DQ401339
<i>Clethra scabra</i>	NB4	sequência matK de Clethraceae Clethra arborea	genBank	HM850891
<i>Calophyllum brasiliense</i>	NB5	sequência matK de Clusiaceae Calophyllum brasiliense	genBank	HQ331550
<i>Garcinia gardneriana</i>	NB6	sequência matK de Clusiaceae Garcinia madruno	genBank	JQ587259
<i>Erythroxylum amplifolium</i>	NB7	sequência matK de Erythroxylaceae Erythroxylum macrophyllum	genBank	JQ589775
<i>Alchornea triplinervia</i>	NB8	sequência matK de Euphorbiaceae Alchornea latifolia	genBank	HM641813
<i>Maprounea guianensis</i>	NB10	sequência matK de Euphorbiaceae Maprounea guianensis	genBank	EF135563
<i>Pera glabrata</i>	NB11	sequência matK de Euphorbiaceae Pera bicolor	genBank	EF135578
<i>Andira anthelmia</i>	NB12	sequência matK de Fabaceae Andira legalis	genBank	JF491264
<i>Guarea macrophylla</i>	NB14	sequência rbcL de Meliaceae Guarea grandifolia	BRIDGE	
		sequência matK de Meliaceae Guarea silvatica	BRIDGE	
<i>Ouratea parviflora</i>	NB16	sequência matK de Ochnaceae Ouratea CCD 2012	genBank	JX661955
<i>Matayba guianensis</i>	NB17	sequência matK de Sapindaceae Matayba guianensis	genBank	EU720675
<i>Clusia criuva</i>	NB21	sequência completa de Clusiaceae Clusia grandiflora	BRIDGE	
<i>Pouteria beaurepairei</i>	NB23	sequência completa de Pouteria singularis	BRIDGE	

A fecundidade foi calculada como a razão entre o número de indivíduos recrutados no segundo censo (com DBH \geq 4,8cm) e o número de indivíduos no primeiro censo. Esta

é uma medida indireta da fecundidade real da população, que é definida pelo número de sementes produzidos por indivíduos sexualmente maduros no censo anterior. Esta medida de recrutamento, referida como fecundidade daqui em diante, tem a vantagem de não incorporar os processos estocásticos e a predação aos quais as plântulas e indivíduos mais jovens estão sujeitos.

Os limites de integração $[L,U]$ para o núcleo de projeção K de cada população foram definidos em 10% abaixo do menor valor de DBH ($0,9 \times$ DBH mínimo) e 10% acima do maior valor de DBH ($1,1 \times$ DBH máximo). Após a obtenção do núcleo de projeção para cada população, matrizes de transição com 100 classes foram construídas (referidas como IPMs discretizados). Para cada IPM discretizado foram calculadas as taxas finitas de crescimento da população (λ) utilizando-se o primeiro autovalor da matriz. Um intervalo de confiança foi construído para as estimativas de λ por meio de bootstrapping, com 5000 permutações com reposição dos indivíduos para cada espécie.

Elasticidades das taxas vitais

As elasticidades das taxas vitais foram obtidas como em Franco & Silvertown (2004). Nas matrizes de transição para árvores temos quatro tipos de elementos. Dada a matriz de transição \mathbf{A} ($m \times m$)

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} & \dots & a_{1m} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} & \dots & a_{2m} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} & \dots & a_{3m} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{m1} & a_{m2} & a_{m3} & \dots & a_{mm} \end{bmatrix}$$

em que cada elemento a_{ij} representa a probabilidade de transição da classe j no tempo t para a classe i no tempo $t+1$, a diagonal da matriz representa as probabilidades de

permanência na classe j (P). As probabilidades abaixo da diagonal da matriz representam progressão de classes (crescimento positivo, G) e as probabilidades acima da diagonal representam regressão de classes (crescimento negativo, R). Há ainda as taxas de fecundidade ou recrutamento, representadas pelo número de indivíduos recrutados pelo total de adultos de cada classe, na primeira linha da matriz (contribuição de outras classes para a primeira classe, F). Cada uma das transições é resultado das combinações de processos demográficos básicos, como a sobrevivência em uma classe (σ_j), crescimento positivo (γ_{ij}), crescimento negativo (ρ_{ij}) e fecundidade individual (φ_{ij}). Por exemplo, a transição da classe 1 para a 2 (a_{21}) inclui a probabilidade de sobreviver na classe 1 e crescer para a classe 2. Já a permanência em uma classe (P_j) é calculada pela probabilidade de sobreviver naquela classe e não crescer nem regredir. As transições podem ser descritas pelas equações:

$$P_j = \sigma_j \left(1 - \sum \gamma_{ij} - \sum \rho_{ij} \right) \quad (2)$$

$$G_{ij} = \sigma_j \gamma_{ij} \quad (3)$$

$$R_{ij} = \sigma_j \rho_{ij} \quad (4)$$

$$F_{ij} = \sigma_j \varphi_{ij} \quad (5)$$

Podemos renomear os valores da matriz \mathbf{A} com as respectivas referências

$$\mathbf{B} = \begin{bmatrix} P_1 & F_{12} & F_{13} & \dots & F_{1m} \\ G_{21} & P_2 & R_{23} & \dots & R_{2m} \\ G_{31} & G_{32} & P_3 & \dots & R_{3m} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ G_{m1} & G_{m2} & G_{m3} & \dots & P_m \end{bmatrix}$$

Substituindo o primeiro valor da coluna 1 da matriz \mathbf{B} na equação (2), temos que

$$P_1 = \sigma_1 \left(1 - \sum_{i=1}^m \gamma_{i1} - \sum_{i=1}^m \rho_{i1} \right)$$

Como para a primeira classe da matriz não temos probabilidade de regressão, deduzimos que

$$\begin{aligned} P_1 &= \sigma_1 \left(1 - \sum_{i=1}^m \gamma_{i1} - 0 \right) \\ &= \sigma_1 \left(1 - \sum_{i=1}^m \gamma_{i1} \right) \end{aligned}$$

Igualando $\mathbf{B} = \mathbf{A}$, temos

$$P_1 = a_{11} \tag{6}$$

$$G_{21} = a_{21} \tag{7}$$

$$G_{31} = a_{31} \tag{8}$$

⋮

$$G_{m1} = a_{m1} \tag{9}$$

Substituindo as fórmulas para o crescimento da classe 1, obtemos

$$G_{21} = \sigma_1 \gamma_{21} = a_{21}$$

$$G_{31} = \sigma_1 \gamma_{31} = a_{31}$$

⋮

$$G_{m1} = \sigma_1 \gamma_{m1} = a_{m1}$$

e portanto

$$\gamma_{21} = \frac{a_{21}}{\sigma_1}$$

$$\gamma_{31} = \frac{a_{31}}{\sigma_1}$$

\vdots

$$\gamma_{m1} = \frac{a_{m1}}{\sigma_1}$$

Logo,

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^m \gamma_{i1} &= \frac{a_{21}}{\sigma_1} + \frac{a_{31}}{\sigma_1} + \dots + \frac{a_{m1}}{\sigma_1} \\ &= \frac{a_{21} + a_{31} + \dots + a_{m1}}{\sigma_1} \end{aligned} \quad (10)$$

Igualando o primeiro elemento da matriz **B** com o primeiro elemento da matriz **A**, obtemos

$$\sigma_1 \left(1 - \sum_{i=1}^m \gamma_{i1} \right) = a_{11} \quad (11)$$

e substituindo (10) em (11), temos

$$\sigma_1 \left(1 - \frac{a_{21} + a_{31} + \dots + a_{m1}}{\sigma_1} \right) = a_{11}$$

$$\sigma_1 = a_{11} + a_{21} + a_{31} + \dots + a_{m1}$$

$$\sigma_1 = \sum_{i=1}^m a_{i1}$$

Por raciocínio semelhante temos que

$$\sigma_2 = \sum_{i=1}^m a_{i2}$$

$$\sigma_3 = \sum_{i=1}^m a_{i3}$$

$$\begin{aligned} & \vdots \\ \sigma_m &= \sum_{i=1, m=1}^m a_{im} \end{aligned}$$

Por substituição dos m valores de σ é possível então obter todos os valores de γ_{ij} , ρ_{ij} e ϕ_{ij} .

Calculamos as elasticidades das taxas vitais da população (E) em relação a λ como a soma das elasticidades de cada taxa vital para cada transição (e). Apesar de termos quatro taxas vitais (σ_j , γ_{ij} , ρ_{ij} e ϕ_{ij}), crescimento positivo e negativo estão relacionados a um processo, o crescimento. Assim,

$$(E_{sobrevivência}) E_{\sigma} = \sum e_{\sigma}$$

$$(E_{crescimento}) E_{\gamma} + E_{\rho} = \sum |e_{\gamma}| + \sum |e_{\rho}|$$

$$(E_{fecundidade}) E_{\phi} = \sum e_{\phi}$$

As elasticidades (e) das taxas vitais de cada classe em relação a λ podem ser calculadas de acordo com as seguintes equações (Caswell 2001, Franco & Silvertown 2004):

- sobrevivência:

$$\begin{aligned} e_{\sigma_j} &= \frac{\sigma_j}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial \sigma_j} \\ &= \frac{\sigma_j}{\lambda} \left[s_{jj} \left(1 - \sum_i \gamma_{ij} - \sum_i \rho_{ij} \right) + \sum_i s_{ij} \gamma_{ij} + \sum_i s_{ij} \rho_{ij} + \sum_i s_{ij} \phi_{ij} \right] \end{aligned}$$

- crescimento positivo, em que $i > j$:

$$e_{\rho ij} = \frac{\rho_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial \rho_{ij}}$$

$$= \frac{\rho_{ij}}{\lambda} [s_{jj}(-\sigma_j) + s_{ij}\sigma_j]$$

- crescimento negativo, em que $i < j$:

$$e_{\gamma ij} = \frac{\gamma_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial \gamma_{ij}}$$

$$= \frac{\gamma_{ij}}{\lambda} [s_{jj}(-\sigma_j) + s_{ij}\sigma_j]$$

- fecundidade:

$$e_{\varphi ij} = \frac{\varphi_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial \varphi_{ij}}$$

$$= \frac{\varphi_{ij}}{\lambda} (s_{jj}\sigma_j)$$

em que s_{jj} e s_{ij} são as sensibilidades dos elementos da matriz de transição, que representam as contribuições absolutas de cada elemento sobre λ .

Como σ_j aparece com um sinal positivo e um sinal negativo nas equações de elasticidade para o crescimento positivo e negativo, as elasticidades e_γ e e_ρ podem assumir valores negativos, como discutido por Franco & Silvertown (2004). Estamos interessados na magnitude das mudanças relacionadas ao crescimento, e não no seu sinal, e portanto utilizamos os valores absolutos dessas elasticidades.

Para obter os valores proporcionais das elasticidades sobre λ , cada uma delas foi dividida pela soma das três elasticidades

$$S = \frac{E_{sobrevivência}}{E}$$

$$G = \frac{E_{\text{crescimento}}}{E}$$

$$F = \frac{E_{\text{fecundidade}}}{E}$$

em que

$$E = E_{\text{sobrevivência}} + E_{\text{crescimento}} + E_{\text{fecundidade}}$$

Os valores de S, G e F para cada população foram plotados no espaço ecológico do triângulo definido pelas três taxas vitais. As distâncias ecológicas foram calculadas por meio das distâncias euclidianas entre as espécies no espaço ecológico.

Sinal filogenético

O sinal filogenético foi calculado por meio da correlação entre a matriz de similaridade demográfica e a matriz de similaridade filogenética. A correlação é calculada pela estatística r padronizada do teste de Mantel (1967), que funciona como um índice de correlação de Pearson e varia de -1 a +1 (Legendre & Legendre 1998). Valores positivos indicam que quanto maior a distância filogenética, maior é a distância ecológica entre as espécies, com uma correlação perfeita entre as matrizes dada pelo valor 1. Valores negativos indicam que aumentos na distância filogenética levam a diminuições na distância ecológica entre as espécies, e alcançam correlação negativa máxima em -1. Quando não há correlação entre as matrizes, $r=0$.

Para se calcular a probabilidade de se obter ao acaso o valor observado da estatística r foi construído um modelo nulo, proposto por Lapointe & Garland (2001), em que os elementos da matriz são permutados de acordo com a distância filogenética (comprimento dos ramos) que separa as espécies as quais aquele elemento corresponde. Espécies mais próximas na filogenia têm então maior probabilidade de serem permutadas

que espécies mais distantes (Harmon & Glor 2010). O modelo nulo é construído da seguinte forma: as distâncias filogenéticas (d_{ij}) são escalonadas entre zero e um, dividindo-as pela maior distância filogenética encontrada (d_{\max}). As distâncias filogenéticas escalonadas (d'_{ij}) são então convertidas em medidas de similaridade por meio da fórmula

$$s_{ij} = k - d'_{ij}$$

em que k é um valor maior ou igual a um. As similaridades são então convertidas em probabilidades dividindo-as pela soma total da linha i a qual d_{ij} pertence. O parâmetro k determina o peso dado para as probabilidades de permutação. Valores muito altos de k geram um modelo nulo em que as permutações têm todas as mesmas probabilidades de ocorrer (Lapointe & Garland 2001, Harmon & Glor 2010). Foram realizadas 9999 permutações com $k=1$. A função para implantação do modelo nulo foi construída por Harmon & Glor (2010) e está disponível em seu material suplementar.

A fim de compreender o efeito da categoria de inclusão utilizada para a construção dos IPMs ($n=5$) sobre o sinal filogenético foi realizada uma análise de sensibilidade, selecionando espécies com 20, 50 ou 100 indivíduos que sobreviveram de um censo a outro. Além disso, testou-se o sinal filogenético para três atributos funcionais: (i) densidade da madeira, relacionada ao crescimento e defesas contra patógenos (sobrevivência); (ii) altura máxima, relacionada à habilidade competitiva e à fecundidade da planta; e (iii) comprimento da semente, relacionado à fecundidade (Cornelissen *et al.* 2003). Os valores de densidade da madeira foram obtidos de fontes diversas e estão relacionados no Apêndice. Os valores de comprimento da semente foram obtidos de Zanelatto (2012), e estão disponíveis para 72 das 89 espécies. Para os atributos funcionais o sinal filogenético foi obtido utilizando-se a estatística K de Blomberg (Blomberg *et al.* 2003), que assume o valor zero na ausência de sinal filogenético e o valor um quando o

atributo não tem valores diferentes do esperado caso tivesse evoluído por deriva genética ou movimento Browniano. Valores maiores que um indicam que as espécies são mais parecidas do que o esperado por uma evolução por movimento Browniano. O significância estatística foi obtida com variância de contrastes filogenéticos independentes, randomizando-se os nomes das espécies na filogenia 9999 vezes. Para obtenção de K e p, utilizou-se o pacote *picante* no R (Kembel *et al.* 2010).

O sinal filogenético para os três atributos funcionais também foi calculado utilizando-se a estatística r padronizada do teste de Mantel (1967), transformando os valores dos atributos para cada espécie em distâncias euclidianas entre as espécies, para efeito de comparação. Harmon & Glor (2010) apontam para um fraco desempenho do teste de Mantel na obtenção de sinal filogenético, e deve ser utilizado apenas no caso em que os dados só possam ser expressos como distâncias par-a-par. A significância estatística foi obtida utilizando-se o modelo nulo proposto por Lapointe & Garland (2001), com 9999 permutações.

Resultados

Filogenia

As relações produzidas pela hipótese filogenética molecular são coerentes com a filogenia reconhecida para as Angiospermas (Angiosperm Phylogeny Group 2009), com duas exceções. Chlorantaceae, representada por *Hedyosmum brasiliense*, não apareceu dentro do complexo Magnoliids e sim como grupo irmão das Monocotiledôneas, aqui representadas pela família Arecaceae (Figura 1). Além disso, o clado formado pelas monocotiledôneas e Chlorantaceae é grupo irmão de Eudicotiledôneas+Magnoliids, quando a relação aceita por Angiosperm Phylogeny Group (2009) é de Magnoliids como

grupo irmão de Eudicotiledôneas+Monocotiledôneas. Como apontam Oliveira *et al.* (2013), a estrutura filogenética da comunidade é sensível às relações mais recentes na filogenia, e portanto não deve ser afetada por essas duas relações incongruentes.

Demografia

A fecundidade tem uma correlação negativa moderada com o número de sobreviventes (Tabela 3). Há uma fraca correlação linear negativa entre λ e o número de indivíduos que sobreviveu, porém ela não é estatisticamente significativa. O número de sobreviventes não tem uma relação significativa com a elasticidade da fecundidade, mas se relaciona de forma fraca e positiva com a elasticidade do crescimento e fraca e negativa com a elasticidade do crescimento. Porém, *Euterpe edulis* (Arecaceae) tem claramente um valor discrepante (Figura 2), e a relação perde significância estatística quando a espécie é retirada dos cálculos das duas correlações.

A correlação entre a fecundidade e a taxa de crescimento finita das populações é positiva e fraca, mas não se correlaciona significativamente com nenhuma das elasticidades das taxas vitais (Tabela 3). Tão pouco há correlação significativa entre λ e a elasticidade da sobrevivência. Já a elasticidade da fecundidade tem forte relação positiva com a taxa finita de crescimento (0.603, $p < 0.05$), enquanto a elasticidade do crescimento tem uma fraca relação negativa com λ (-0.321, $p < 0.05$). Todas as elasticidades estão negativamente relacionadas entre si, com correlações fracas entre a elasticidade da fecundidade e as outras elasticidades, e uma correlação muito forte negativa entre a elasticidade do crescimento e a elasticidade da sobrevivência (-0.893, $p < 0.05$).

A amplitude do intervalo de confiança de 95% da estimativa de λ está fraca e negativamente correlacionada ao número de indivíduos que sobreviveu de um censo ao

outro (-0.28, $p < 0.01$) (Tabela 3). Apesar disso, espécies com baixo número de indivíduos estão relacionadas tanto a baixas como altas amplitudes de variação na estimativa de λ (Figura 3). A variação do intervalo de confiança de 95% da estimativa de λ tem uma fraca correlação positiva significativa com a elasticidade da sobrevivência (0.231, $p < 0.05$), e uma fraca correlação negativa significativa com a elasticidade do crescimento (-0.285, $p < 0.05$). A correlação entre a amplitude do intervalo de confiança de λ e a elasticidade da fecundidade é fraca e não significativa. Há portanto evidência de que o número de sobreviventes não tem relevância expressiva para as estimativas de λ e das elasticidades das taxas vitais. Além disso, o grau de incerteza da estimativa de λ não tem forte relação com λ ou as elasticidades das taxas vitais.

As taxas finitas de crescimento (λ) encontradas para as populações de cada espécie variaram entre 0.615 para *Aparisthium cordatum* (Euphorbiaceae) e 2.350 para *Mollinedia schottiana* (Monimiaceae) (Tabela 3). 13 espécies tiveram λ s inferiores a um, e quatro espécies tiveram λ s superiores a dois. Porém, apenas três espécies tiveram λ significativamente menor do que um, enquanto mais da metade teve λ significativamente maior que um (Figura 4, Tabela 3). Portanto 37 espécies têm populações estatisticamente em equilíbrio ($\lambda=1$) para o período amostrado.

Aproximadamente um quarto das espécies (22) possui um intervalo de confiança de 95% com amplitude maior que 0,5 (Figura 4, tabela 3). Dessas espécies, 14 possuem menos de 20 indivíduos que sobreviveram, 20 espécies possuem um número de sobreviventes menor que 50 e apenas uma possui um número de sobreviventes maior que 100. Portanto, as diferentes categorias de inclusão do número de indivíduos que sobreviveu de um censo ao outro retiraram progressivamente as espécies com maior amplitude de variação na estimativa de λ das análises de sensibilidade do sinal filogenético.

Sete espécies apresentaram elasticidades nulas para a Fecundidade, sempre acompanhadas de elasticidade nula para o Crescimento, e portanto elasticidade máxima para a Sobrevivência (Tabela 3; Figura 5). Dentre as espécies com elasticidade nula para a Fecundidade, *Aiouea saligna* (Lauraceae) foi a mais abundante, com mais de 40 indivíduos que sobreviveram de um censo a outro.

Tabela 3. Correlação entre atributos da demografia das espécies de árvores encontradas na parcela permanente do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, São Paulo. n - número de sobreviventes; fec – fecundidade; λ – taxa finita de crescimento; eF – elasticidade da fecundidade em relação a λ ; eS – elasticidade da sobrevivência em relação a λ ; eG – elasticidade do crescimento em relação a λ ; dif – amplitude do intervalo de confiança de 95% de λ . Os valores em negrito têm $p < 0.05$.

	fec	λ	eF	eS	eG	dif
n	-0.403	-0.176	-0.105	-0.265	0.316	-0.281
fec		0.339	-0.021	0.062	-0.053	0.563
λ			0.603	0.041	-0.321	0.302
eF				-0.248	-0.214	0.112
eS					-0.893	0.231
eG						-0.285

Distância ecológica

A sobrevivência foi responsável por 20% a 100% da elasticidade total para todas as espécies, enquanto o crescimento abrangeu zero a 80% da elasticidade total e a fecundidade zero a 21% da elasticidade total (Figura 5, Tabela 3). Dentro dessa distribuição, a sobrevivência compreende 50% ou mais da elasticidade total para 86 das 89 espécies. As três espécies para as quais a sobrevivência teve menor importância

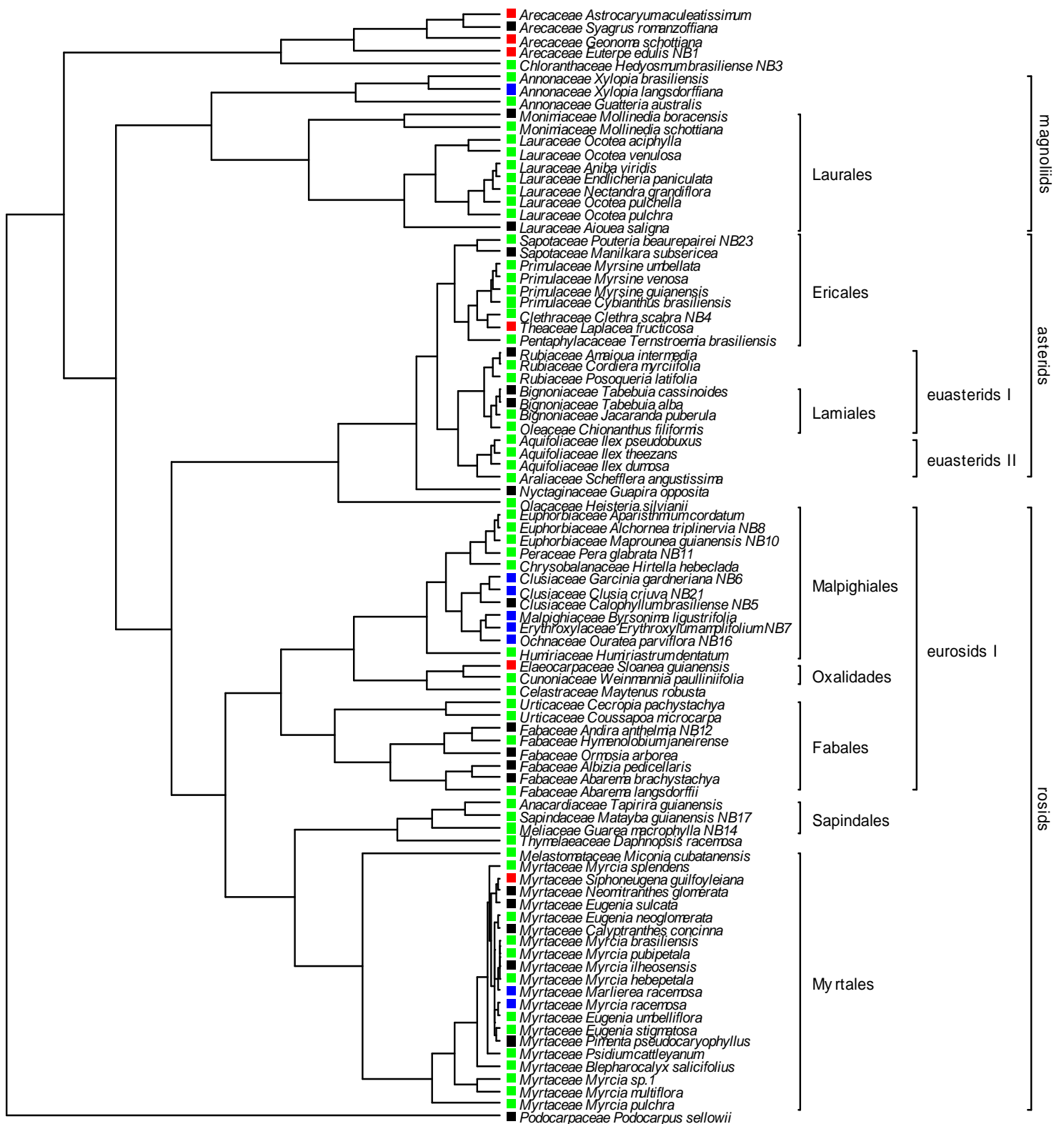


Figura 1. Árvore filogenética das espécies de árvores encontradas na parcela permanente do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, São Paulo, construída à partir das sequências dos

(fig. 1 cont.) barcodes *rbcLa* e *matK*, com algoritmo de máxima verossimilhança. As cores representam grupos demográficos encontrados no espaço ecológico que é definido pelas elasticidades das três taxas vitais em relação à taxa de crescimento finita da população de cada espécie. Vermelho – Grupo I; azul – grupo II; verde – grupo III; preto – grupo IV.

foram *Laplacea fruticosa* (Theaceae), *Astrocaryum aculeatissimum* (Arecaceae) e *Euterpe edulis* (Arecaceae).

É possível separar as espécies em quatro grupos demográficos distintos no espaço ecológico (Figura 5). O grupo I inclui todas as espécies com uma contribuição do crescimento para a elasticidade total de mais de 40%; o Grupo II possui elasticidades do crescimento entre 20% e 40%; o grupo III inclui as espécies com uma elasticidade para o crescimento menor que 20% e menor que 80% para a sobrevivência; e o grupo IV tem espécies com uma sobrevivência contribuindo com mais de 80% da elasticidade total.

Dentre as três famílias com o maior número de espécies na parcela permanente, Myrtaceae é a que possui maior diversidade de estratégias (Figura 6A, Figura 1), com espécies distribuídas nos quatro grupos demográficos. Já Lauraceae, a segunda família mais rica na parcela, possui uma distribuição mais agregada no espaço ecológico, com todas as espécies no grupo III, tendo uma contribuição da sobrevivência para a elasticidade total entre 69% e 78%, e uma contribuição do crescimento entre 7% e 18%. A única exceção dentro da família foi *Aiouea saligna*, com elasticidade máxima para a sobrevivência (grupo IV; Figura 6B, Tabela 3). Fabaceae, com seis espécies, teve todas as espécies com elasticidades para o crescimento menores que 12%, e elasticidades para a sobrevivência maiores que 72% (Figura 6C), distribuídas nos grupos III e IV. Arecaceae tem três espécies classificadas no grupo I, e uma espécie com elasticidade da sobrevivência igual a um (Figura 1, Tabela 3). Bignoniaceae tem três espécies representadas no espaço ecológico, todas com uma elasticidade para a sobrevivência

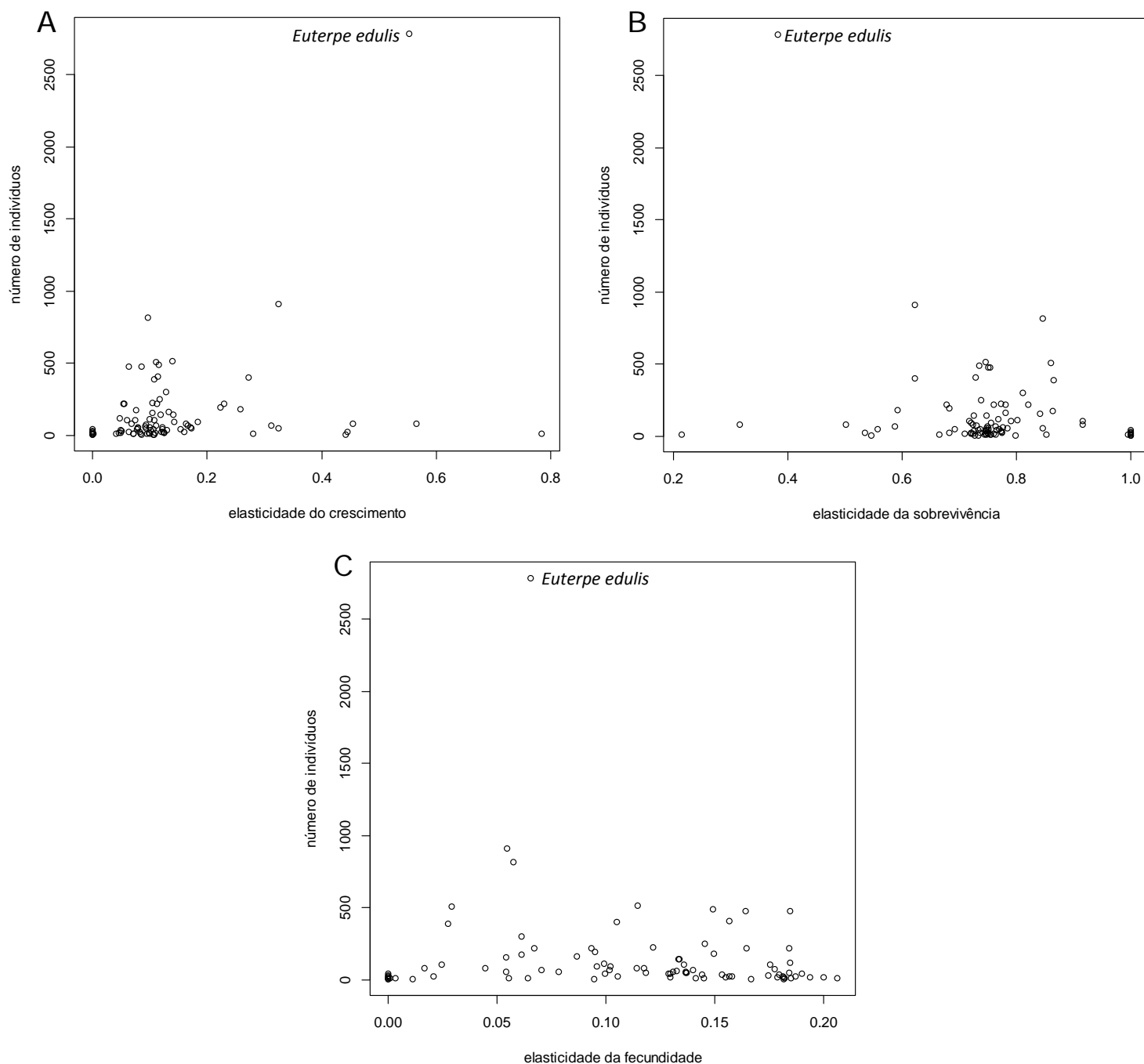


Figura 2. Relação entre atributos demográficos das espécies de árvores encontradas na parcela permanente do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, São Paulo. A – relação entre a elasticidade do crescimento em relação à taxa finita de crescimento populacional e o número de sobreviventes; B - relação entre a elasticidade da sobrevivência em relação à taxa finita de crescimento populacional e o número de sobreviventes; C - relação entre a elasticidade da fecundidade em relação à taxa finita de crescimento populacional e o número de sobreviventes. *Euterpe edulis* apresenta um valor discrepante.

maior que 78%, dentre as quais as duas espécies do gênero *Tabebuia* apresentam sobrevivência máxima no espaço ecológico (Tabela 3). Vemos que enquanto algumas famílias têm suas espécies mais concentradas no espaço ecológico, outras têm maior amplitude de estratégias.

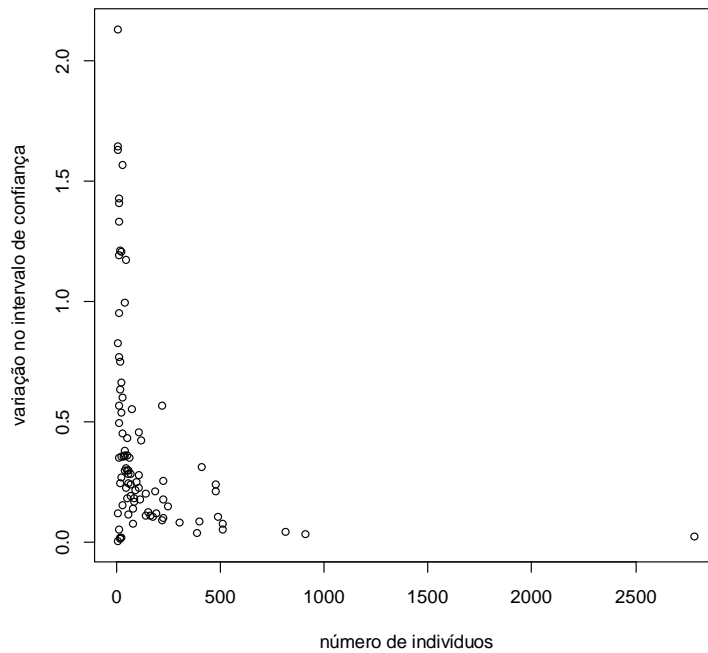


Figura 3. Relação entre o número de sobreviventes e a amplitude do intervalo de confiança de 95% da taxa finita de crescimento das populações espécies de árvores encontradas na parcela permanente do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, São Paulo.

Os grupos demográficos parecem ser conservados na filogenia para alguns clados (Figura 1). É esse o caso das famílias *Arecaceae*, *Lauraceae*, *Primulaceae*, além do clado euasterids II (representado pelas famílias *Aquifoliaceae* e *Araliaceae*), e da ordem Sapindales. Para algumas espécies as estratégias ecológicas são compatíveis com um padrão de convergência na filogenia, como por exemplo *Syagrus romanzoffiana* (*Arecaceae*), *Xylopia langsdorffiana* (*Annonaceae*), *Mollinedia boracensis* (*Monimiaceae*) e *Laplacea fruticosa* (*Theaceae*).

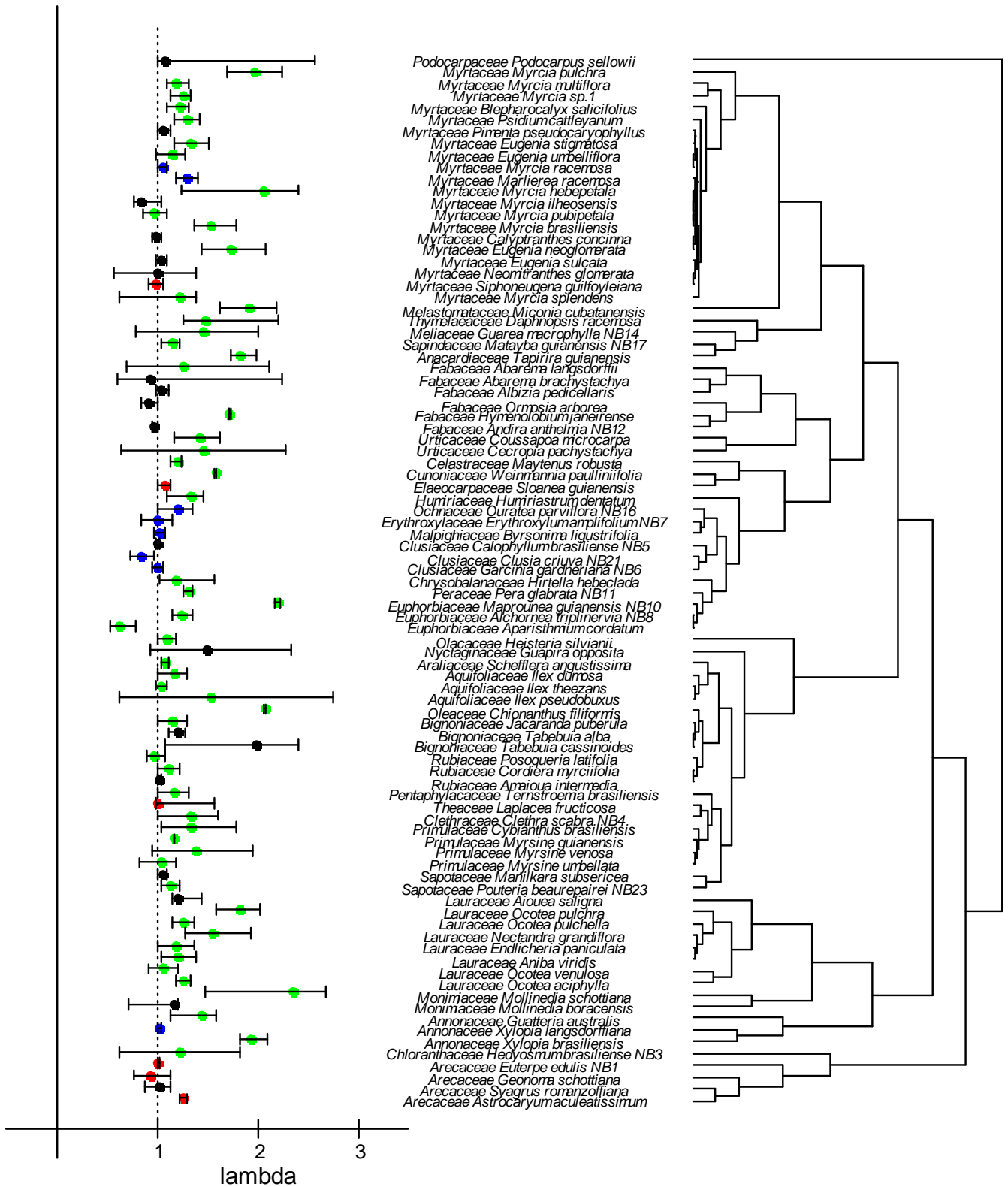


Figura 4. Distribuição das taxas finitas de crescimento das espécies de árvores encontradas na parcela permanente do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, São Paulo, com os respectivos intervalos de confiança. As cores representam grupos demográficos encontrados no espaço ecológico que é definido pelas elasticidades das três taxas vitais

(**fig. 4 cont.**) em relação à taxa de crescimento finita da população de cada espécie. Vermelho – Grupo I; azul – grupo II; verde – grupo III; preto – grupo IV.

Sinal filogenético

A correlação entre distância filogenética e distância ecológica é muito fraca ou ausente para distâncias filogenéticas menores que 1.2 (Figura 7). Há uma grande amplitude de valores de distância ecológica relacionados às diferentes distâncias na filogenia, porém a tendência dos valores está entre 0.1 e 0.2. A partir de uma distância filogenética de 1.2 uma correlação positiva forte pôde ser detectada.

A correlação entre as matrizes de distância ecológica e distância filogenética foi fraca para qualquer uma das categorias de inclusão de indivíduos que sobreviveram de um censo a outro (Tabela 5). O sinal filogenético indicou uma correlação positiva de 15% entre as duas distâncias para a menor categoria de inclusão. Essa correlação aumentou para 21%, caiu para 8% nas categorias de inclusão seguintes, e teve uma inversão de sinal para a maior categoria de inclusão. Porém, os sinais filogenéticos não foram significativamente diferente de um modelo com ausência de sinal. O teste de Mantel indicou um fraco sinal filogenético positivo significativo para a densidade da madeira, e ausência de sinal filogenético significativo para os outros dois atributos funcionais (Tabela 5). Já a estatística K, preferível para este tipo de análise, indicou ausência de sinal filogenético significativo para a densidade da madeira e para a altura máxima, e um fraco sinal filogenético significativo para o comprimento da semente. Atributos funcionais e a demografia apresentaram ausência ou valores muito baixos de sinal filogenético.

Tabela 4. Taxas finitas de crescimento (λ) e elasticidades das taxas vitais das populações de espécies de árvores encontradas na parcela permanente do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, São Paulo, calculadas a partir de 2 censos. n – número de sobreviventes; fec – fecundidade; λ min – limite inferior do intervalo de confiança de 95% para a taxa finita de crescimento; λ max – limite superior do intervalo de confiança de 95% para a taxa finita de crescimento; eF – elasticidade da fecundidade em relação a λ ; eS – elasticidade da sobrevivência em relação a λ ; eG – elasticidade do crescimento em relação a λ ; Grupo – grupo demográfico. Em negrito estão os valores de λ significativamente diferentes de 1.

Familia	Espécie	n	fec	λ	λ min	λ max	eF	eS	eG	Grupo
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	479	0.092	1.827	1.737	1.979	0.184	0.753	0.063	III
Annonaceae	<i>Guatteria australis</i> A. St.-Hil.	105	0.706	1.436	1.124	1.582	0.175	0.717	0.108	III
	<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.	21	0.714	1.934	1.826	2.096	0.181	0.736	0.083	III
	<i>Xylopia langsdorffiana</i> St.Hilaire & Tulasne	909	0.154	1.018	1.001	1.035	0.054	0.621	0.324	II
Aquifoliaceae	<i>Ilex dumosa</i> Reissek	65	0.439	1.157	1.009	1.294	0.140	0.750	0.111	III
	<i>Ilex pseudobuxus</i> Reissek	5	1.222	1.530	0.615	2.745	0.182	0.734	0.085	III
	<i>Ilex theezans</i> Mart. ex Reissek	162	0.158	1.033	0.979	1.089	0.087	0.781	0.132	III
Araliaceae	<i>Schefflera angustissima</i> (Marchal) Frodin	512	0.120	1.080	1.040	1.118	0.114	0.746	0.140	III
Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret	77	0.301	1.252	1.218	1.293	0.117	0.317	0.566	I
	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	2785	0.104	1.007	0.996	1.018	0.066	0.382	0.552	I
	<i>Geonoma schottiana</i> Mart.	24	1.263	0.920	0.770	1.123	0.021	0.534	0.445	I
	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	18	0.933	1.012	0.876	1.120	0.000	1.000	0.000	IV
Bignoniaceae	<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	55	0.429	1.146	1.010	1.292	0.137	0.784	0.079	III
	<i>Tabebuia alba</i> (Cham.) Sandwith	28	0.579	1.209	1.114	1.269	0	1	0	IV
	<i>Tabebuia cassinoides</i> (Lam.) DC.	8	1	1.979	1.072	2.403	0	1	0	IV

Familia	Espécie	n	fec	λ	λ min	λ max	eF	eS	eG	Grupo
Celastraceae	<i>Maytenus robusta</i> Reissek	142	0.291	1.193	1.130	1.241	0.134	0.726	0.141	III
Chloranthaceae	<i>Hedyosmum brasiliense</i> Mart. ex Miq.	10	0.815	1.223	0.622	1.815	0.182	0.747	0.071	III
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.	23	0.893	1.188	1.020	1.557	0.105	0.775	0.120	III
Clethraceae	<i>Clethra scabra</i> Pers.	25	0.605	1.332	1.002	1.602	0.157	0.720	0.123	III
Clusiaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	389	0.074	1.008	0.989	1.026	0.027	0.864	0.108	IV
	<i>Clusia criuva</i> Cambess.	68	0.264	0.840	0.726	0.968	0.102	0.587	0.312	II
	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	221	0.166	1.001	0.954	1.053	0.093	0.678	0.229	II
Cunoniaceae	<i>Weinmannia paulliniifolia</i> Pohl ex Ser.	24	0.600	1.577	1.562	1.579	0.158	0.683	0.160	III
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	7	1.312	1.077	1.009	1.129	0.011	0.547	0.442	I
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum amplifolium</i> (Mart.) O.E.Schulz	49	0.329	0.995	0.845	1.143	0.118	0.558	0.324	II
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	50	0.393	1.239	1.155	1.339	0.137	0.770	0.093	III
	<i>Aparisthium cordatum</i> (A. Juss.) Baill.	92	0.292	0.615	0.534	0.783	0.096	0.720	0.184	III
	<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	8	1.222	2.205	2.171	2.222	0.185	0.744	0.071	III
Fabaceae	<i>Abarema brachystachya</i> (DC.) Barneby & J.W.Grimes	6	1.235	0.936	0.603	2.235	0	1	0	IV
	<i>Abarema langsdorffii</i> (Benth.) Barneby & J.W.Grimes	10	0.913	1.247	0.684	2.110	0.206	0.753	0.041	III
	<i>Albizia pedicellaris</i> (DC.) L.Rico	153	0.179	1.036	0.982	1.107	0.054	0.842	0.104	IV
	<i>Andira anthelmia</i> (Vell.) Benth.	508	0.080	0.972	0.947	0.999	0.029	0.860	0.111	IV
	<i>Hymenolobium janeirensense</i> Kuhlmann	18	0.724	1.716	1.703	1.724	0.178	0.724	0.098	III
	<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms	82	0.228	0.915	0.838	1.008	0.017	0.915	0.069	IV
Humiriaceae	<i>Humiriastrum dentatum</i> (Casar.) Cuatrec.	36	0.46	1.320	1.088	1.449	0.153	0.745	0.101	III
Lauraceae	<i>Aiouea saligna</i> Meisn.	43	0.453	1.206	1.137	1.445	0	1	0	IV
	<i>Aniba viridis</i> Mez	62	0.387	1.199	1.032	1.381	0.132	0.776	0.092	III

Familia	Espécie	n	fec	λ	λ min	λ max	eF	eS	eG	Grupo
Lauraceae (cont.)	<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F.Macbr.	48	0.500	1.190	0.994	1.357	0.137	0.691	0.172	III
	<i>Nectandra grandiflora</i> Nees	20	0.719	1.555	1.270	1.934	0.182	0.709	0.110	III
	<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees & Mart.) Mez	247	0.226	1.261	1.184	1.334	0.145	0.739	0.116	III
	<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	475	0.051	1.256	1.151	1.364	0.164	0.751	0.085	III
	<i>Ocotea pulchra</i> Vattimo-Gil	48	0.483	1.822	1.591	2.022	0.184	0.737	0.079	III
	<i>Ocotea venulosa</i> (Nees) Baitello	39	0.462	1.058	0.903	1.203	0.100	0.748	0.153	III
Malpighiaceae	<i>Byrsonima ligustrifolia</i> A.Juss.	191	0.213	1.017	0.958	1.078	0.095	0.682	0.223	II
Melastomataceae	<i>Miconia cubatanensis</i> Hoehne	220	0.205	1.916	1.624	2.191	0.184	0.760	0.056	III
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	14	1	1.447	0.781	1.995	0.155	0.720	0.125	III
Monimiaceae	<i>Mollinedia boracensis</i> Peixoto	10	1	1.157	0.713	1.205	0.064	0.853	0.083	IV
	<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	23	1.219	2.350	1.471	2.678	0.187	0.749	0.064	III
Myrtaceae	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	45	0.373	1.213	1.084	1.308	0.129	0.750	0.121	III
	<i>Calyptranthes concinna</i> DC.	300	0.116	0.992	0.952	1.036	0.061	0.810	0.129	IV
	<i>Eugenia neoglomerata</i> Sobral	15	0.885	1.724	1.430	2.066	0.194	0.761	0.046	III
	<i>Eugenia stigmatorosa</i> DC.	35	0.644	1.333	1.163	1.519	0.144	0.725	0.130	III
	<i>Eugenia sulcata</i> Spring ex Mart.	174	0.141	1.034	0.991	1.097	0.061	0.862	0.077	IV
	<i>Eugenia umbelliflora</i> O.Berg	57	0.315	1.150	0.979	1.277	0.131	0.747	0.122	III
	<i>Marlierea racemosa</i> (Vell.) Kiaersk.	182	0.538	1.301	1.182	1.396	0.149	0.592	0.259	II
	<i>Myrcia brasiliensis</i> Kiaersk.	115	0.200	1.525	1.367	1.792	0.184	0.768	0.048	III
	<i>Myrcia hebeptala</i> DC.	43	0.424	2.050	1.232	2.404	0.190	0.733	0.077	III
	<i>Myrcia ilheosensis</i> Kiaersk.	107	0.182	0.842	0.757	1.035	0.024	0.916	0.060	IV
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	104	0.205	1.182	1.087	1.314	0.136	0.790	0.074	III	

Familia	Espécie	n	fec	λ	λ min	λ max	eF	eS	eG	Grupo
Myrtaceae (cont.)	<i>Myrcia pubipetala</i> Miq.	55	0.370	0.968	0.852	1.097	0.078	0.750	0.172	III
	<i>Myrcia pulchra</i> (O.Berg) Kiaersk.	73	0.294	1.963	1.685	2.238	0.178	0.729	0.093	III
	<i>Myrcia racemosa</i> (O.Berg) Kiaersk.	398	0.169	1.056	1.009	1.095	0.105	0.623	0.273	II
	<i>Myrcia sp.1</i>	140	0.220	1.257	1.124	1.325	0.133	0.747	0.120	III
	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	12	0.962	1.212	0.612	1.381	0.145	0.755	0.100	III
	<i>Neomitranthes glomerata</i> (D.Legrand) D.Legrand	7	1.105	0.999	0.558	1.386	0	1	0	IV
	<i>Pimenta pseudocaryophyllus</i> (Gomes) Landrum	57	0.316	1.056	1.008	1.124	0.054	0.846	0.100	IV
	<i>Psidium cattleyanum</i> Sabine	221	0.100	1.298	1.161	1.416	0.165	0.781	0.054	III
<i>Siphoneugena guilfoyleiana</i> Proença	79	0.27	0.987	0.912	1.050	0.045	0.501	0.454	I	
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	9	1.235	1.497	0.925	2.333	0.003	0.995	0.002	IV
Ochnaceae	<i>Ouratea parviflora</i> (A.DC.) Baill.	8	1.600	1.200	1.000	1.350	0.055	0.665	0.280	II
Olacaceae	<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke	110	0.202	1.091	0.997	1.174	0.099	0.801	0.100	III
Oleaceae	<i>Chionanthus filiformis</i> (Vell.) P.S.Green	15	1.080	2.069	2.060	2.074	0.200	0.751	0.050	III
Pentaphylacaceae	<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess.	410	0.056	1.158	0.997	1.309	0.157	0.729	0.114	III
Peraceae	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	490	0.124	1.304	1.247	1.354	0.149	0.735	0.116	III
Podocarpaceae	<i>Podocarpus sellowii</i> Klotzsch ex Endl.	26	0.632	1.070	0.994	2.560	0	1	0	IV
Primulaceae	<i>Cybianthus brasiliensis</i> (Mez) G.Agostini	16	0.808	1.326	1.033	1.785	0.130	0.745	0.125	III
	<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	7	1.167	1.166	1.163	1.168	0.094	0.798	0.108	III
	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	39	0.386	1.043	0.810	1.188	0.129	0.765	0.105	III
	<i>Myrsine venosa</i> A.DC.	38	0.439	1.385	0.943	1.937	0.179	0.772	0.049	III
Rubiaceae	<i>Amaioua intermedia</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	815	0.089	1.020	0.997	1.041	0.057	0.846	0.096	IV
	<i>Cordia myrciifolia</i> (K.Schum.) C.H.Perss. & Delprete	91	0.305	1.113	0.999	1.215	0.102	0.755	0.143	III

Familia	Espécie	n	fec	λ	λ min	λ max	eF	eS	eG	Grupo
Rubiaceae (cont.)	<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult.	65	0.244	0.969	0.885	1.076	0.070	0.763	0.166	III
Sapindaceae	<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	82	0.263	1.140	1.040	1.223	0.114	0.723	0.163	III
Sapotaceae	<i>Manilkara subsericea</i> (Mart.) Dubard	219	0.148	1.050	1.004	1.097	0.067	0.820	0.113	IV
	<i>Pouteria beaurepairei</i> (Glaz. & Raunk.) Baehni	223	0.098	1.126	1.045	1.221	0.122	0.773	0.105	III
Theaceae	<i>Laplacea fructicosa</i> (Schrad.) Kobuski	10	0.846	1.000	0.991	1.559	0.001	0.215	0.785	I
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis racemosa</i> Griseb.	9	1.211	1.482	1.255	2.205	0.141	0.763	0.095	III
Urticaceae	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	6	1.158	1.462	0.633	2.275	0.167	0.727	0.106	III
	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	29	0.786	1.411	1.173	1.625	0.175	0.775	0.051	III

Discussão

Demografia

A distribuição das espécies no espaço ecológico foi similar àquela encontrada por Silvertown *et al.* (1993) e Franco & Silvertown (2004) para árvores, em que há uma tendência a se aproximar do vértice da sobrevivência. Fica claro que há um eixo mais importante entre a sobrevivência e o crescimento para as espécies da parcela permanente, tanto pela correlação entre suas elasticidades como pela distribuição das espécies no espaço ecológico. De fato, é esperado que árvores, que em geral são espécies de vida longa, invistam primeiramente em sobrevivência e em segundo lugar, crescimento (Franco & Silvertown 2004). A correlação negativa entre as elasticidades das taxas vitais é esperada, já que sua soma é igual a um e um aumento em uma das elasticidades implica na diminuição de uma ou das outras duas elasticidades simultaneamente. Há portanto indícios de que mesmo com uma subestimativa da fecundidade, a importância relativa das três taxas vitais para a taxa de crescimento finita da população permanece como o esperado para árvores.

A incerteza das estimativas das taxas de crescimento finitas foi bastante variável, porém não tem uma relação significativa com o sinal filogenético encontrado, porque a variação na categoria de inclusão de espécies retirou progressivamente as espécies com maior amplitude de variação no intervalo de confiança do λ , e o sinal filogenético permaneceu estatisticamente nulo.

Comunidade

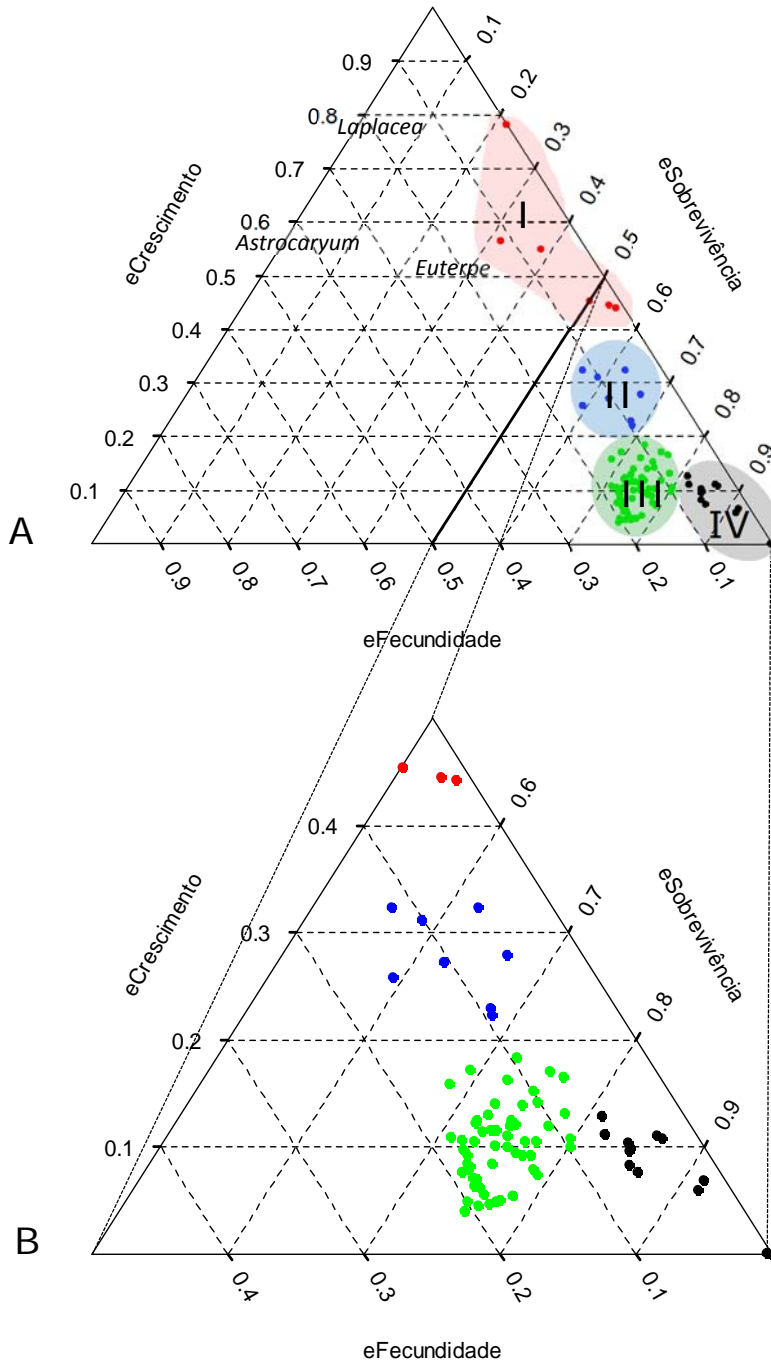


Figura 5. Espaço ecológico definido pelas elasticidades das taxas vitais em relação à taxa finita de crescimento das populações de espécies de árvores encontradas na parcela permanente do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, São Paulo. As espécies estão

(**fig. 5 cont.**) representadas por pontos, divididos em quatro grupos demográficos: I (vermelho) – crescimento corresponde a 40% ou mais da elasticidade total e sobrevivência corresponde a menos de 60% da elasticidade total; II (azul) – crescimento corresponde a 20% a 40% da elasticidade total e sobrevivência corresponde a mais de 50% da elasticidade total; III (verde) – crescimento corresponde a menos de 20% da elasticidade total, e sobrevivência a menos de 80% da elasticidade total; IV (preto) – sobrevivência corresponde a 80% ou mais da elasticidade total. A – Espaço ecológico completo; B – espaço ecológico em que 50% ou mais da elasticidade total é representada pela sobrevivência.

Distância ecológica

Há fortes indícios de conservação de estratégias ecológicas para alguns clados na filogenia, e os grupos demográficos parecem de fato representar tipos de estratégias. Porém também ocorrem alguns casos compatíveis com um padrão de convergência de estratégias. Qualquer conclusão a esse respeito só pode ser confirmada com o acréscimo de outras espécies não presentes na comunidade para a construção de uma filogenia completa de todos os clados e uma análise de evolução de caracteres. Porém, a obtenção de dados demográficos comparáveis para todas as espécies seria, se é que possível, de grande dificuldade.

Sinal filogenético

Enquanto muitos trabalhos vêm demonstrando uma maior importância relativa dos filtros ambientais para a estruturação de comunidades de árvores tropicais com testes de sinal filogenético (Kembel & Hubbell 2006, Kraft & Ackerly 2010, Uriarte *et al.* 2010, Paine *et al.* 2011, Baraloto *et al.* 2012, Hardy *et al.* 2012), outros trabalhos

demonstraram que o limite de similaridade também pode ser importante (Cavender-Bares *et al.* 2004, Swenson & Enquist 2009). A ausência de sinal filogenético para as estratégias ecológicas encontrado neste trabalho pode ter duas explicações. A primeira é que tanto o limite de similaridade como os filtros ecológicos são importantes na estruturação desta comunidade. Por outro lado, a comunidade pode ser estruturada sem que qualquer um destes processos tenha importância, numa dinâmica neutra (Hubbell 2001). Neste caso, a limitação de dispersão e os processos estocásticos seriam importantes processos estruturadores da comunidade.

Tabela 5. Sinal filogenético calculado para a distância no espaço ecológico delimitado pelas elasticidades das taxas vitais em relação à taxa finita de crescimento da população e para três atributos funcionais das espécies de árvores encontradas na parcela permanente do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, São Paulo. O sinal filogenético para distâncias é obtido por meio da Estatística *r* padronizada de Mantel. O teste foi realizado para diferentes categorias de inclusão: espécies com 5 indivíduos ou mais sobreviventes de um censo a outro; espécies com 20 indivíduos ou mais sobreviventes de um censo a outro; espécies com 50 indivíduos ou mais sobreviventes de um censo a outro; e espécies com 100 indivíduos ou mais sobreviventes de um censo a outro. Para os atributos funcionais, em que há valores únicos para cada espécie, também foi calculada a Estatística *K* de Blomberg. A significância para as duas estatísticas foi obtida por bootstrapping com 9999 repetições. *n* – número de espécies.

	n	estatística r de Mantel	p	K	p
Distância ecológica (5)	89	0.1555	0.071	-	-
Distância ecológica (20)	67	0.2131	0.081	-	-
Distância ecológica (50)	46	0.0897	0.999	-	-
Distância ecológica (100)	30	-0.0441	0.874	-	-
Densidade da madeira	89	0.1119	0.007	0.0284	0.244
Altura máxima	89	0.0310	0.241	0.0200	0.278
Comprimento da semente	72	0.1474	0.061	0.0432	0.048

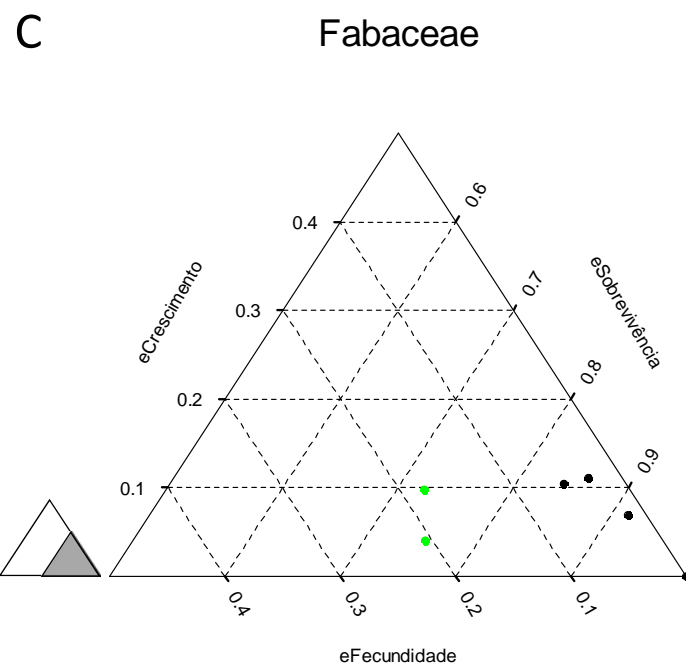
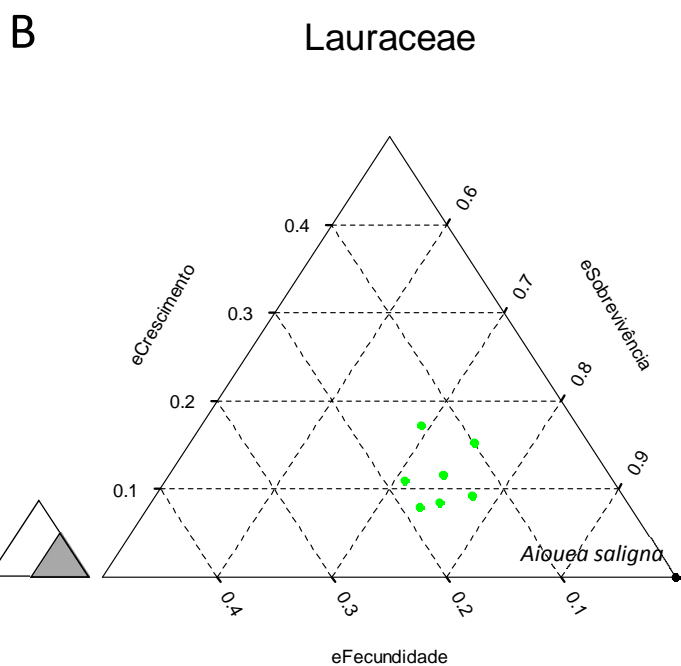
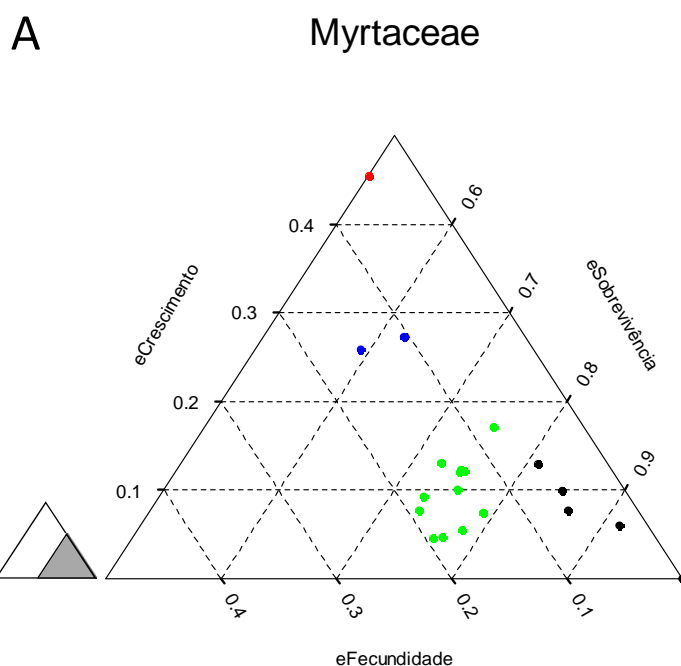


Figura 6. Espaço ecológico definido pelas elasticidades das taxas vitais em relação à taxa finita de crescimento das populações das espécies de árvores das três famílias com maior riqueza encontradas na parcela permanente do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, São Paulo. As espécies estão representadas por pontos, divididos em quatro grupos demográficos, definidos na figura 4. **A** – Distribuição das espécies da família Myrtaceae;

(fig. 6 cont.) B – distribuição das espécies da família Lauraceae; **C** – distribuição das espécies da família Fabaceae.

Swenson *et al.* (2007) sugerem que a escala espacial de observação dos padrões filogenéticos de atributos pode contribuir para a detecção mais fina dos processos estruturadores da comunidade. Os autores observaram a ausência de sinal filogenético para atributos funcionais na escala da comunidade, porém um sinal filogenético consistente com um padrão de sobredispersão para alguns atributos e agregação para outros atributos em escalas menores dentro da comunidade. Neste caso, portanto, a ausência de sinal filogenético na escala da comunidade é resultado do balanço entre o limite de similaridade e os filtros ambientais.

Oliveira *et al.* (2013) demonstram que espécies mais filogeneticamente relacionadas tendem a ocorrer em habitats edáficos diferentes dentro da parcela permanente onde este estudo também foi realizado, e indivíduos espacialmente próximos tendem a pertencer a espécies mais distantes na filogenia. Esse padrão de sobredispersão pode estar relacionado à força do limite de similaridade operando nos diferentes habitats dentro da comunidade, mas ainda assim poderia haver um balanço dos processos na estruturação da comunidade como um todo.

A grande amplitude de estratégias ecológicas relacionadas a uma mesma distância filogenética também mostra que não estão sendo selecionadas estratégias mais ou menos similares na comunidade. Ainda assim, para espécies mais relacionadas na filogenia há uma tendência de ocorrerem menores diferenças de estratégias, um padrão coerente com a ação dos filtros ecológicos em caracteres conservados na filogenia. Uma correlação positiva entre distância filogenética e distância ecológica, como a encontrada para maiores distâncias filogenéticas, é esperada caso as estratégias ecológicas sejam

conservadas na filogenia e haja um balanço entre os filtros ambientais e o limite de similaridade, ou uma dinâmica neutra esteja operando.

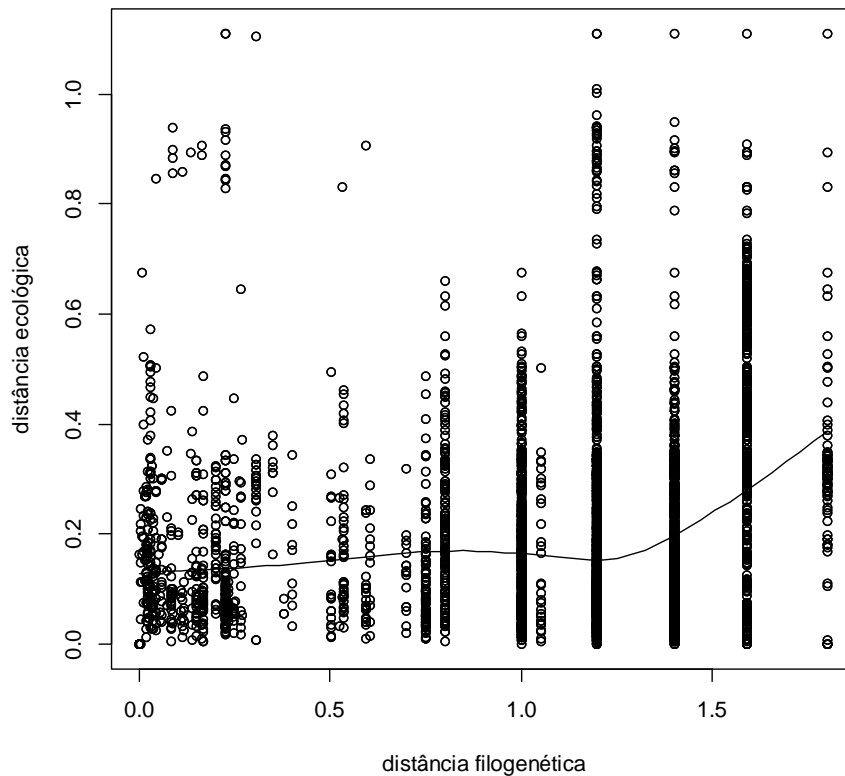


Figura 7. Correlação entre distância filogenética e distância ecológica para as espécies de árvores das três famílias com maior riqueza encontradas na parcela permanente do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, São Paulo. A linha não-paramétrica de tendência está representada.

Schreeg *et al.* (2010) encontraram pouco ou nenhum sinal filogenético geral para atributos ecológicos relacionados às características do solo, porem sinal significativo para diferentes nós dentro da filogenia. Nosso trabalho encontrou um padrão parecido, em que grupos demográficos parecem estar conservados em alguns clados.

Conclusão

Ainda que haja indícios de que ambos os processos possam estar atuando de maneira a produzir um padrão aparentemente neutro na comunidade, não temos dados suficientes para afirmá-lo. Porém, enquanto muitos trabalhos já demonstraram a importância dos filtros ecológicos na estruturação de comunidades tropicais por meio de atributos funcionais, este trabalho traz uma nova abordagem metodológica e indica que os filtros ambientais podem não ter tanta importância na estruturação de comunidades como antes demonstrado, ou pelo menos para esta comunidade. Futuros trabalhos poderão testar a premissa de conservação das estratégias ecológicas medidas por meio da análise de elasticidade. Observar a relação entre o conjunto regional de espécies e as espécies presentes nesta comunidade pode trazer também contribuições para o entendimento dos processos importantes em sua estruturação e manutenção. A análise da demografia para os diferentes habitats edáficos da comunidade pode revelar padrões em escalas menores. Finalmente, comparações com outras parcelas permanentes, como a da Ilha de Barro Colorado, Panamá, por exemplo, poderão trazer confirmações da generalidade do padrão encontrado.

Referências Bibliográficas

Adler, P.B., HilleRisLambers, J., Levine, J.M. 2007. A niche for neutrality. *Ecology Letters* **10**:95-104.

- Angiosperm Phylogeny Group 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* **161**:105-121.
- Araújo, D.S.D. 1992. Vegetation types of Sandy coastal plains of tropical Brazil: a first approximation. In: *Coastal plant communities of Latin America* (Seeliger, U., coord). New York: Academic Press.
- Baraloto, C., Hardy, O.J., Paine, C.E.T., Dexter, K.G., Cruaud, C., Dunning, L.T., Gonzalez, M.A., Molino, J.F., Sabatier, D., Savolainen, V. & Chave, J. 2012. Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. *Journal of Ecology* **100**:690-701.
- Bardon, L., Chamagne, J., Dexter, K.G., Sothers, C.A., Prance, G.T. & Chave, J. 2013. Origin and evolution of Chrysobalanaceae: insights into the evolution of plants in the Neotropics. *Botanical Journal of the Linnean Society* **171**:19–37.
- Barros, F., Melo, M.M.R.F., Chiea, S.A.C., Kirizawa, M., Wanderley, M.G. & Jung-Mendaçolli, S.L. 1991. Caracterização geral da vegetação e listagem das espécies ocorrentes. Em: Melo, M.M.R.F., Barros, F., Wanderley, M.G., Kirizawa, M., Jung-Mendaçolli, S.L. & Chiea, S.A.C. (Eds.). *Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso v.1*. São Paulo: Instituto de Botânica.
- Blomberg, S.P., Garland, Jr., T. & Ives, A.R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* **57**:717-745.

- Britton, T., Oxelman, B., Vinnersten, A. and Bremer, K. 2002. Phylogenetic dating with confidence intervals using mean path lengths. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **24**:58–65.
- Cahill, J.F., Kembel, S.W., Lamb, E.G. & Keddy, P.A. 2008. Does phylogenetic relatedness influence the strength of competition among vascular plants? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **10**:41–50.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Second Edition. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D.D., Baum, D.A. & Bazzaz, F.A. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist* **163**:823–843.
- Chase, M.W., Soltis, D.E., Olmstead, R.G., Morgan, D., Les, D.H., Mishler, B.D., Duvall, M.R., Price, R.A., Hills, H.G., Qiu, Y.L., Kron, K.A., Rettig, J.H., Conti, E., Palmer, J.D., Manhart, J.R., Sytsma, K.J., Michaels, H.J., Kress, W.J., Karol, K.G., Clark, W.D., Hedren, M., Gaut, B.S., Jansen, R.K., Kim, K.J., Wimpee, C.F., Smith, J.F., Furnier, G.R., Strauss, S.H., Xiang, Q.Y., Plunkett, G.M., Soltis, P.S., Swensen, S.M., Williams, S.E., Gadek, P.A., Quinn, C.J., Eguiarte, L.E., Golenberg, E., Learn, G.H., Graham, S.W., Barrett, S.C.H., Dayanandan, S. & Albert, V.A. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **80**:528-580.

- Chave, J. 2009. Competition, neutrality, and community organization. In: Levin, S.A., ed. *The Princeton Guide to Ecology*, pp. 264-273. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**:343-366.
- Condit, R. 1998. *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. Springer-Verlag and R. G. Landes Company. Berlin, Germany, and Georgetown, Texas.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**:335–380.
- Darwin, C. 1859. *The Origin of Species*. Modern Library, New York.
- Davies, T.J., Barraclough, T.G., Chase, M.W., Soltis, P.S., Soltis, D.E. & Savolainen, V. 2004. Darwin's abominable mystery: insights from a supertree of the angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **101**:1904-1909.
- Dunning, L.T. & Savolainen, V. 2010. Broad-scale amplification of matK for DNA barcoding plants, a technical note. *Botanical Journal of the Linnean Society* **164**:1–9.

- Easterling, M.R., Ellner, S.P. & Dixon, P.M. 2000. Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology* **81**:694-708.
- Edgar, R.C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* **32**:1792-1797.
- Elton, C.S. 1946. Competition and the structure of animal communities. *J. Anim. Ecol.* **15**, 54-68.
- Faria, M.B.B.C. 2008. *Diversidade e regeneração natural de árvores em Florestas de Restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil*. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Franco, M. & Silvertown, J. 2004. A Comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology* **85**(2):531-538.
- Gene Codes Corporation 2003. *Sequencher version 4.8 sequence analysis software*. Disponível em <http://www.genecodes.com> (verificado em 20 Mar. 2013). Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI.
- Gomes, F.H., Vidal-Torrado, P., Macias, F., Gherardi, B. & Perez, X.L.O. 2007. Solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso (SP). I - Caracterização e classificação. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* **31**: 1563-1580.

- Gouy, M., Guindon, S. & Gascuel, O. 2010. SeaView version 4: a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Molecular Biology and Evolution* **27**:221-224.
- Guindon, S., Dufayard, J.F., Lefort, V., Anisimova, M., Hordijk, W. & Gascuel, O. 2010. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology* **59**:307-321.
- Hardy, O.J., Couteron, P., Munoz, F., Ramesh, B.R. & Pélissier, R. 2012. Phylogenetic turnover in tropical tree communities: impact of environmental filtering, biogeography and mesoclimate niche conservatism. *Global Ecology and Biogeography* **21**:1007-1016.
- Harmon, L.J. & Glor, R.E. 2010. Poor statistical performance of the mantel test in phylogenetic comparative analyses. *Evolution* **64**:2173-2178.
- Hebert, P.D.N. & Gregory, T.R. 2005. The promise of DNA barcoding for taxonomy. *Systematic Biology* **54**:852–859.
- Hubbell, S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals. *American Naturalist* **93**:145–159.

- Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A., Stevens, P.F. & Donoghue, M.J. 2008. *Plant Systematics: a Phylogenetic Approach*. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**:157–164.
- Kembel, S.W. & Hubbell, S.P. 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology* **87**(7):S86-S99
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P. & Webb, C.O. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* **26**:1463-1464.
- Kingsland, S. (1985). *Modeling Nature*. The University of Chicago Press. Chapter 7.
- Köppen, W. 1948. *Climatología*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R. & Ackerly, D.D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* **322**:580 – 582.
- Kress, W.J., Erickson, D.L., Jones, F.A., Swenson, N.G., Perez, R., Sanjur, O. & Bermingham, E. 2009. Plant DNA barcodes and a community phylogeny of a tropical forest dynamics plot in Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **106**:18621–18626.

- Lapointe, F.J., & Garland, T. 2001. A generalized permutation model for the analysis of cross-species data. *Journal of Classification* **18**:109–127.
- Lefkovich, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* **21**:1-18.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. 2nd edition. Elsevier, Amsterdam.
- Lima, R.A.F., Oliveira, A.A., Martini, A.M.Z., Sampaio, D., Souza, V.C. & Rodrigues, R.R. 2011. Structure, diversity, and spatial patterns in a permanent plot of a high Restinga forest in southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* **25**(3):633-645.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I. & Callaway, R.M. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* **107**:433-438.
- Losos, J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* **11**:995-1007.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. *The Theory of Island Bio-geography*. Princeton University Press, Princeton.
- Mantel, N.A. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* **27**:209–220.

- Mattos, N.S. de 1989. *A Região Lagunar-Estuarina de Iguape-Cananéia-Paranaguá*. Programa de Educação Ambiental do Vale do Ribeira. São Paulo, Secretaria do Meio Ambiente. 44p (v.3).
- Metcalf, C.J.E., McMahon, S.M., Salguero-Gómez, R. & Jongejans, E. 2013. IPMPack: an R package for Integral Projection Models. *Methods in Ecology and Evolution* **4**:195-200.
- Negreiros, O.C., Carvalho, C.T., Cesar, S.F., Duarte, R., Deshler, W.O. & Thelen, K.D. 1974. Plano de manejo para o Parque Estadual da Ilha do Cardoso. *Boletim Técnico do Instituto Florestal* **9**:1-57.
- Oliveira, A.A.O., Vicentini, A. Chave, J., Lima, R., Castanho, C.T., Davies, S.J., Martini, A., Rodrigues, R.R., Iribar, A. & Sousa, V.C. 2013. Habitat specialization and phylogenetic structure of tree species in coastal Brazilian white sand forest. *Journal of plant Ecology*. (no prelo).
- Paine, C.E.T, Baraloto, C., Chave, J. & Hérault, B. 2011. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos* **120**:720-727.
- Paradis E., Claude, J. & Strimmer, K. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* **20**:289-290.
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J.-C., Peña-Claros, M., Sterck, F., Villegas, Z. & Sass-Klaassen, U. 2009. The importance of wood traits and hydraulic

conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* **185**:481–492.

Purves, D.W. & Pacala, S.W. 2005. Ecological drift in niche-structured communities: neutral pattern does not imply neutral process. In: *Biotic Interactions in the Tropics* (Burslem, D., Pinard, M. & Hartley, S., eds.), pp. 107–138. Cambridge University Press, Cambridge.

R Development Core Team, 2012. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, www.R-project.org.

Ramula, S. & Lehtilä, K. 2005. Matrix dimensionality in demographic analyses of plants: when to use smaller matrices? *Oikos* **111**:563-573.

Rees, M. & Rose, K.E. 2012. Evolution of flowering strategies in *Oenothera glazioviana*: an integral projection model approach. *Proceedings of the Royal Society of London B* **269**:1509-1515.

Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* **142**:1141-1153.

- Savolainen, V., Chase, M.W., Hoot, S.B., Morton, C.M., Soltis, D.E., Bayer, C., Fay, M.F., De Bruijn, A.Y., Sullivan, S. & QiuY-L. 2000. Phylogenetics of flowering plants based on combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* gene sequences. *Systematic Biology* **49**:306–362.
- Scarano, F.R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany* **90**:517–524.
- Scheel-Ybert, R. 2000. Vegetation stability in the Southeastern Brazilian coastal área from 5500 to 1400 ¹⁴C yr BP deduced from charcoal analysis. *Review of Palaeobotany and Palynology* **110**: 111-138.
- Schreeg, L.A., Kress, W.J., Erickson, D.L. & Swenson, N.G. 2010. Phylogenetic analysis of local-scale tree soil associations in a lowland moist tropical forest. *PLoS ONE* **5**(10):e13685.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. & Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography—relative importance of lifecycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* **81**:465–476.

Sugiyama, M. 1998. Estudo de florestas da restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* **11**:119-159.

Swenson, N.G. & Enquist, B.J. 2009. Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology* **90**:2161–2170.

Swenson, N. G., B. J. Enquist, J. Thompson, & J. K. Zimmerman. 2007. The influence of spatial and size scales on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology* **88**:1770–1780.

Tamura, K., Dudley, J., Nei, M. & Kumar, S. 2007. MEGA4: molecular evolutionary genetics analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* **24**:1596–1599.

Tilman, D. 1976. Ecological competition between algae: experimental confirmation of resource-based competition theory. *Science* **192**:463–465.

Uriarte, M., Swenson, N.G., Chazdon, R.L., Comita, L.S., Kress, W.J., Erickson, D., Forero-Montaña, J., Zimmerman, J.K. & Thomson, J. 2010. Trait similarity, shared ancestry, and the structure of neighborhood interactions in a subtropical wet forest: implications for community assembly. *Ecology Letters* **13**:1503–1514.

Violle, C. & Jiang, L. 2009. Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology* **2**:87-93.

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. 2007.

Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**:882-892.

Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**:475-505.

Williams, J.L., Miller, T.E.X. & Ellner, S.P. 2012. Avoiding unintentional eviction from integral projection models. *Ecology* **93**(9):2008-2014.

Zanelato, D. 2012. *Comunidades arbóreas em florestas de restinga: o papel das demandas conflitantes e dos inimigos naturais no nicho de regeneração*. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo.

Zuidema, P., Jongejans, E., Chien, P.D., During, H.J. & Schieving, F. 2010. Integral projection models for trees: a new parameterization method and a validation of model output. *Journal of Ecology* **98**:345–355.

Apêndice

Tabela A1. Densidade da madeira para as espécies de árvores encontradas na parcela permanente do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, São Paulo. Para algumas espécies a densidade da madeira não foi obtida na literatura, e o valor para o gênero ou para a família foi utilizado (especificado na coluna “nível id”). dens – densidade da madeira.

Família	Espécie	dens	nível id
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	0.457	espécie
Annonaceae	<i>Guatteria australis</i> A. St.-Hil.	0.565	gênero
Annonaceae	<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.	0.700	espécie
Annonaceae	<i>Xylopia langsdorffiana</i> St.Hilaire & Tulasne	0.670	espécie
Aquifoliaceae	<i>Ilex dumosa</i> Reissek	0.564	gênero
Aquifoliaceae	<i>Ilex pseudobuxus</i> Reissek	0.564	gênero
Aquifoliaceae	<i>Ilex theezans</i> Mart. ex Reissek	0.564	gênero
Araliaceae	<i>Schefflera angustissima</i> (Marchal) Frodin	0.680	espécie
Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret	0.508	gênero
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	0.440	gênero
Arecaceae	<i>Geonoma schottiana</i> Mart.	0.569	família
Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	0.569	família
Bignoniaceae	<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	0.580	espécie
Bignoniaceae	<i>Tabebuia alba</i> (Cham.) Sandwith	0.753	gênero
Bignoniaceae	<i>Tabebuia cassinoides</i> (Lam.) DC.	0.390	espécie
Celastraceae	<i>Maytenus robusta</i> Reissek	0.770	espécie
Chloranthaceae	<i>Hedyosmum brasiliense</i> Mart. ex Miq.	0.450	gênero
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.	0.720	espécie
Clethraceae	<i>Clethra scabra</i> Pers.	0.486	espécie
Clusiaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	0.589	espécie
Clusiaceae	<i>Clusia criuva</i> Cambess.	0.665	gênero
Clusiaceae	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	0.610	gênero
Cunoniaceae	<i>Weinmannia paulliniifolia</i> Pohl ex Ser.	0.634	gênero
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	0.821	espécie
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum amplifolium</i> (Mart.) O.E.Schulz	0.720	gênero
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	0.467	espécie
Euphorbiaceae	<i>Aparisthium cordatum</i> (A. Juss.) Baill.	0.390	espécie
Euphorbiaceae	<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	0.588	espécie
Fabaceae	<i>Abarema brachystachya</i> (DC.) Barneby & J.W.Grimes	0.567	gênero
Fabaceae	<i>Abarema langsdorffii</i> (Benth.) Barneby & J.W.Grimes	0.567	gênero

Família	Espécie	dens	nível id
Fabaceae	<i>Albizia pedicellaris</i> (DC.) L.Rico	0.497	espécie
Fabaceae	<i>Andira anthelmia</i> (Vell.) Benth.	0.778	espécie
Fabaceae	<i>Hymenolobium janeirense</i> Kuhlm.	0.653	gênero
Fabaceae	<i>Ormosia arbórea</i> (Vell.) Harms	0.700	espécie
Humiriaceae	<i>Humiriastrum dentatum</i> (Casar.) Cuatrec.	0.668	gênero
Lauraceae	<i>Aiouea saligna</i> Meisn.	0.450	espécie
Lauraceae	<i>Aniba viridis</i> Mez	0.666	gênero
Lauraceae	<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F.Macbr.	0.631	espécie
Lauraceae	<i>Nectandra grandiflora</i> Nees	0.610	espécie
Lauraceae	<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees & Mart.) Mez	0.511	espécie
Lauraceae	<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	0.650	espécie
Lauraceae	<i>Ocotea pulchra</i> Vattimo-Gil	0.526	gênero
Lauraceae	<i>Ocotea venulosa</i> (Nees) Baitello	0.526	gênero
Malpighiaceae	<i>Byrsonima ligustrifolia</i> A.Juss.	0.480	espécie
Melastomataceae	<i>Miconia cubatanensis</i> Hoehne	0.680	espécie
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	0.645	espécie
Monimiaceae	<i>Mollinedia boracensis</i> Peixoto	0.588	família
Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	0.420	espécie
Myrtaceae	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	0.708	espécie
Myrtaceae	<i>Calyptranthes concinna</i> DC.	0.770	espécie
Myrtaceae	<i>Eugenia neoglomerata</i> Sobral	0.724	gênero
Myrtaceae	<i>Eugenia stigmatosa</i> DC.	0.724	gênero
Myrtaceae	<i>Eugenia sulcata</i> Spring ex Mart.	0.780	espécie
Myrtaceae	<i>Eugenia umbelliflora</i> O.Berg	0.724	gênero
Myrtaceae	<i>Marlierea racemosa</i> (Vell.) Kiaersk.	0.945	gênero
Myrtaceae	<i>Myrcia brasiliensis</i> Kiaersk.	0.780	gênero
Myrtaceae	<i>Myrcia hebetata</i> DC.	0.780	espécie
Myrtaceae	<i>Myrcia ilheosensis</i> Kiaersk.	0.780	gênero
Myrtaceae	<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	0.710	espécie
Myrtaceae	<i>Myrcia pubipetala</i> Miq.	0.590	espécie
Myrtaceae	<i>Myrcia pulchra</i> (O.Berg) Kiaersk.	0.814	gênero
Myrtaceae	<i>Myrcia racemosa</i> (O.Berg) Kiaersk.	0.710	espécie
Myrtaceae	<i>Myrcia sp.1</i>	0.814	gênero
Myrtaceae	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	0.870	espécie
Myrtaceae	<i>Neomitranthes glomerata</i> (D.Legrand) D.Legrand	0.767	família
Myrtaceae	<i>Pimenta pseudocaryophyllus</i> (Gomes) Landrum	0.928	gênero
Myrtaceae	<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	0.810	gênero
Myrtaceae	<i>Siphoneugena guilfoyleiana</i> Proença	0.767	família

Família	Espécie	dens	nível id
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	0.830	espécie
Ochnaceae	<i>Ouratea parviflora</i> (A.DC.) Baill.	0.727	gênero
Olacaceae	<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke	0.760	espécie
Oleaceae	<i>Chionanthus filiformis</i> (Vell.) P.S.Green	0.714	gênero
Pentaphylacaceae	<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess.	0.470	espécie
Peraceae	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	0.670	espécie
Podocarpaceae	<i>Podocarpus sellowii</i> Klotzsch ex Endl.	0.478	gênero
Primulaceae	<i>Cybianthus brasiliensis</i> (Mez) G.Agostini	0.593	gênero
Primulaceae	<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	0.650	gênero
Primulaceae	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	0.705	espécie
Primulaceae	<i>Myrsine venosa</i> A.DC.	0.650	gênero
Rubiaceae	<i>Amaioua intermedia</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	0.590	espécie
Rubiaceae	<i>Cordia myrciifolia</i> (K.Schum.) C.H.Perss. & Delprete	0.738	gênero
Rubiaceae	<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult.	0.570	espécie
Sapindaceae	<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	0.820	espécie
Sapotaceae	<i>Manilkara subsericea</i> (Mart.) Dubard	0.888	gênero
Sapotaceae	<i>Pouteria beaurepairei</i> (Glaz. & Raunk.) Baehni	0.714	gênero
Theaceae	<i>Laplacea fructicosa</i> (Schrad.) Kobuski	0.519	espécie
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis racemosa</i> Griseb.	0.410	gênero
Urticaceae	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	0.410	espécie
Urticaceae	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	0.590	espécie