

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALFENAS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS DA NATUREZA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS**

BRUNO FARIA DA CUNHA BARBOSA ADORNO

**RESPOSTAS FILOGENÉTICAS DAS COMUNIDADES DE AVES À
HETEROGENEIDADE DA PAISAGEM EM DIFERENTES USOS DA TERRA**

Alfenas - MG

2018

BRUNO FARIA DA CUNHA BARBOSA ADORNO

**RESPOSTAS FILOGENÉTICAS DAS COMUNIDADES DE AVES À
HETEROGENEIDADE DA PAISAGEM EM DIFERENTES USOS DA TERRA**

Projeto de Dissertação apresentado como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ciências Ambientais pela Universidade Federal de Alfenas/UNIFAL-MG.

Orientadora: Prof. Dra. Érica Hasui
Coorientador: Prof. Dr. Vinícius Xavier da Silva

Alfenas - MG

2018



BRUNO FARIA DA CUNHA BARBOSA ADORNO

“Respostas filogenéticas das comunidades de aves à heterogeneidade da paisagem em diferentes usos da terra”

A Banca julgadora, abaixo assinada, aprova a Dissertação apresentada como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Universidade Federal de Alfenas. Área de Concentração: Ciências Ambientais.

Aprovado em: 11 de dezembro de 2018.

Profa. Dra. Érica Hasui

Instituição: UNIFAL - MG

Assinatura:

Prof. Dr. Fernando Rodrigues da Silva

Instituição: UFSCAR

Assinatura:

Dra. Sara Ribeiro Mortara

Instituição: UNIFAL - MG

Assinatura:

Dedico este trabalho aos meus pais, irmãos e amigos, com admiração e gratidão pelo apoio, carinho e presença ao longo de todo esse tempo.

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais Marco e Nerita, por serem os alicerces da minha vida e por sempre me apoiarem em todos os momentos.

Aos meus irmãos Caio e Helena, por encherem os meus dias de felicidade.

À minha querida avó Wal, por sempre disponibilizar um ‘escritório’ para que eu pudesse estudar.

À minha orientadora Érica Hasui, pelo aprendizado e amizade ao longo de toda a graduação e mestrado. Meu mais sincero obrigado!

Ao meu coorientador Vinícius Xavier da Silva, obrigado por me auxiliar nesses anos de mestrado em todas as questões filogenéticas, assunto que era totalmente novo para mim.

Ao pessoal da UNESP, Miltinho e Fabio, pela ajuda em todo o trabalho. Espero, com meus mais sinceros sentimentos, poder trabalhar com vocês novamente.

À todo o pessoal da ECOFRAG, por cativarem o amor à Ecologia e transmitirem esse sentimento tanto em aulas, quanto em reuniões e conversas no corredor.

Ao pessoal do LEEC, pelas dicas e sugestões fundamentais à esse trabalho.

À secretária Denise, por toda a paciência com os mestrados perdidos.

Agradeço todos os meus amigos, tanto meus amigos de infância de Descalvado, quanto aqueles que tive o prazer de conhecer em todos esses anos de Alfenas. Minha vida ficou mais feliz com vocês.

Agradeço à Universidade Federal de Alfenas, pelo ensino, e à CAPES pelo financiamento.

Meus mais sinceros agradecimentos!

Uma mente necessita de livros da mesma forma que
uma espada necessita de uma pedra de amolar, se
quisermos que se mantenha afiada.

(Tyrion Lannister)

RESUMO

A intensificação agrícola é um dos principais fatores relacionados ao declínio mundial de biodiversidade. Portanto, o entendimento de como as espécies são estruturadas em comunidades inseridas em áreas agrícolas, e as características das paisagens que influenciam esses processos são uma das principais questões em Ecologia de Comunidades. No primeiro capítulo dessa dissertação, a partir de uma revisão bibliográfica, buscamos elucidar como a incorporação de regras de assembleia associados à métodos filogenéticos pode resolver questões relacionadas à estruturação de comunidades, e como essas abordagens podem ser aplicadas em áreas agrícolas. No segundo capítulo, utilizando aves como objeto de estudo, buscamos compreender como a intensificação agrícola afeta os parâmetros filogenéticos das comunidades. Para isso, analisamos como a heterogeneidade espacial da paisagem afeta a estrutura e diversidade filogenética das comunidades de aves em interfaces de bordas florestais adjacentes à matrizes antropogênicas (floresta-pasto e floresta-eucalipto), através de modelos lineares generalizados mistos. Adicionalmente, comparamos estes índices filogenéticos em cada um dos tipos de cobertura. Para isto, utilizamos tanto índices filogenéticos tradicionais, quanto aqueles corrigidos para a riqueza de espécies. Nós hipotetizamos que a heterogeneidade da paisagem atue como um filtro ambiental, gerando comunidades de aves filogeneticamente agrupadas em paisagens de menor heterogeneidade. Nossos resultados mostraram que a diversidade filogenética varia significativamente entre os usos da terra, entretanto, essa variação não ocorre quando removemos os efeitos associados à riqueza de espécies, sugerindo que esses habitats conservam níveis similares de história evolutiva. Além disso, nossos melhores modelos mostraram que a diversidade filogenética corrigida para riqueza de espécies é mais bem explicada pela heterogeneidade da paisagem, portanto, paisagens mais heterogêneas tendem a abrigar maior diversidade filogenética de aves. Em relação à estrutura filogenética, a maioria das comunidades amostradas apresentaram padrões filogenéticos aleatórios. Entretanto, nossos modelos mostraram que há uma relação positiva entre a heterogeneidade da paisagem e a estrutura filogenética das comunidades de aves, o que sugere o efeito de filtro ambiental. Em síntese, nosso trabalho ressalta a importância da heterogeneidade da paisagem na diversidade e estrutura filogenética das comunidades de aves, reforçando a necessidade da incorporação da mesma em estudos e trabalhos conservacionistas.

Palavras-chave: Mata Atlântica, competição, neutralidade, nicho, regras de assembleia.

ABSTRACT

The agricultural intensification is one of the major factors related to the biodiversity declines worldwide. Therefore, understanding how species are assembled in farmland communities and the landscape characteristics that influence those processes is one of the most important questions in Community Ecology. In the first chapter of this work, through a literature review, we elucidated how the incorporation of assembly rules associated to phylogenetic methods may resolve questions related to community assemblage, and how those approaches can be applied in farmlands. In the second chapter, using birds as study object, we assess how the agricultural intensification affects the phylogenetic indexes of communities. Then, we analyzed whether the spatial landscape heterogeneity affects the phylogenetic indexes of diversity and structure of bird communities in interfaces between forest edges and matrices of pasture and eucalyptus plantations through generalized linear mixed models. Additionally, we compared the phylogenetic indexes among each cover type. We used both traditional phylogenetic indexes as well as those corrected for species richness. We hypothesize that landscape heterogeneity acts as an environmental filter, generating communities with clustered patterns of phylogenetic structure in less heterogeneous landscapes. Our results showed that the phylogenetic diversity varies significantly among cover types. However, it did not occur when we removed the effects associated to species richness, suggesting that all cover types preserve similar levels of evolutionary history. Additionally, our best models showed that the phylogenetic diversity corrected for species richness is best explained by the landscape heterogeneity. Therefore, more heterogeneous landscapes tend to harbor greater phylogenetic diversity of bird communities. Regarding the phylogenetic structure, most communities exhibited random phylogenetic patterns. Moreover, our best models showed that there is a positive relationship between landscape heterogeneity and the phylogenetic structure of bird communities, suggesting the effect of an environmental filter. In summary, our work highlights the importance of the landscape heterogeneity in the phylogenetic indexes of diversity and structure of bird communities, reinforcing its incorporation in conservationist studies.

Key words: Atlantic Forest, competition, neutrality, niche, assembly rules.

Sumário

1 INTRODUÇÃO GERAL	11
1.1 REGRAS DE ASSEMBLEIA	12
1.1.1. <i>Filtro ambiental</i>	12
1.1.2 <i>Competição</i>	13
1.1.3 <i>Neutralidade</i>	13
1.1.4 <i>Histórico das regras de assembleia</i>	13
1.1.5 <i>Regras de Assembleia e Filogenia</i>	15
1.1.6 <i>Filogenia e Ecologia de Comunidades</i>	18
1.2 INTENSIFICAÇÃO AGRÍCOLA.....	19
1.2.1 <i>Matriz</i>	19
1.2.2 <i>Heterogeneidade</i>	22
1.2.3 <i>Conclusão</i>	25
REFERÊNCIAS	26
2 PHYLOGENETIC RESPONSES OF BIRD COMMUNITIES TO LANDSCAPE HETEROGENEITY WITHIN FOREST AND MATRIX EDGES	37
2.1 INTRODUCTION	39
2.2 MATERIAL AND METHODS	40
2.2.1 <i>Study Region</i>	40
2.2.2 <i>Study sites and landscape metrics</i>	41
2.2.3 <i>Bird sampling</i>	42
2.2.4 <i>Bird phylogenetic tree</i>	42
2.2.5 <i>Phylogenetic metrics</i>	42
2.2.6 <i>Statistical Analysis</i>	43
2.3 RESULTS	44
2.3.1 <i>Phylogenetic diversity</i>	44
2.3.2 <i>Phylogenetic structure</i>	44
2.4 DISCUSSION.....	45
2.4.1 <i>Phylogenetic responses to land uses</i>	45
2.4.2 <i>Phylogenetic responses to landscape heterogeneity</i>	46
2.5 CONCLUSIONS AND MANAGEMENT IMPLICATIONS	48
2.6 ACKNOWLEDGEMENTS.....	48
REFERENCES	49

TABLES	56
--------------	----

1 INTRODUÇÃO GERAL

Um dos principais objetivos da ecologia de comunidades é a compreensão dos padrões de diversidade, abundância e composição de espécies em comunidades, através do tempo e espaço, assim como os mecanismos responsáveis por esses padrões (CLEMENTS, 1936; GLEASON, 1927; WEIHER; KEDDY, 2004; VELLEND, 2010;). Em geral, os padrões de distribuição de espécies em comunidades são associados a processos ecológicos, evolucionários e biogeográficos (LEIBOLD et al., 2004; RICKLEFS, 2007). Atualmente, existem duas principais perspectivas relacionadas à forma com que as espécies são distribuídas e estruturadas em comunidades. Essas perspectivas são conhecidas como regras de assembleia, que estabelecem padrões estruturais nas comunidades ao longo do tempo e espaço, a partir de um *pool*¹ regional de espécies (FIGURA 1.1).

A primeira perspectiva remete a processos relacionados ao nicho, que criam padrões de diversidade não aleatórios com base nas características das espécies e do ambiente, tais como o filtro ambiental e a exclusão competitiva (MACARTHUR; LEVINS, 1967; DIAMOND, 1975; CHASE; LEIBOLD, 2003). Em contrapartida, a segunda perspectiva se baseia em padrões aleatórios, onde comunidades são estruturadas a partir de processos neutros e estocásticos (CONNOR; SIMBERLOFF, 1979; HUBBELL, 2001). Neste capítulo de revisão bibliográfica, iremos revisar o conceito e o contexto histórico das regras de assembleia. Adicionalmente, iremos abordar como a incorporação de métodos filogenéticos nesses estudos ajudam a resolver questões relacionadas às regras de assembleia. Por fim, revisaremos os efeitos da intensificação agrícola na biodiversidade e de que forma esse processo altera os índices filogenéticos em comunidades inseridas em paisagens agrícolas.

¹ Pool regional de espécies é o conjunto de espécies presentes em determinada região.

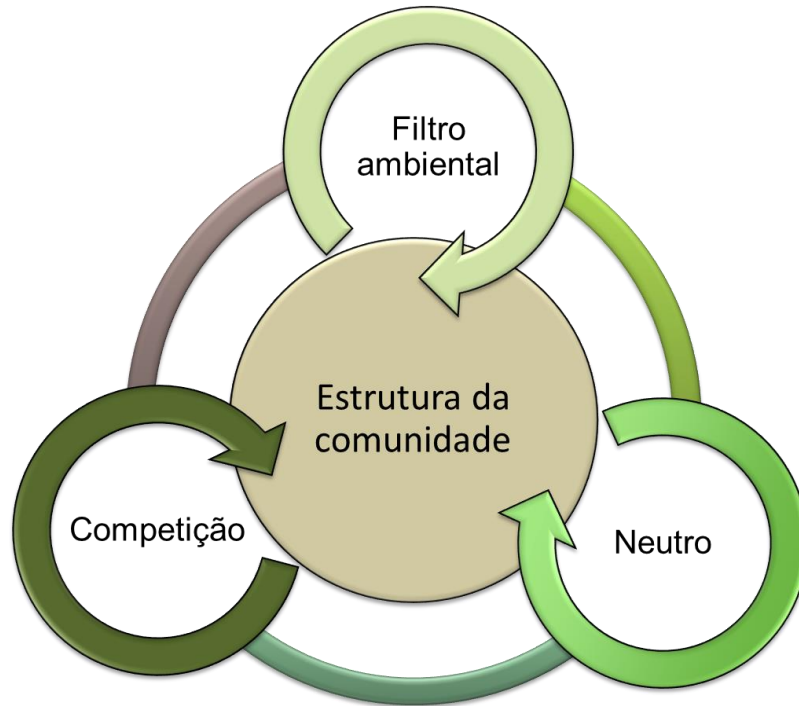


Figura 1.1: Perspectivas relacionadas aos processos referentes às regras de assembleia.

1.1 Regras de Assembleia

Os processos por trás das regras de assembleia podem ser revelados a partir dos padrões de distribuição de atributos fenotípicos em uma comunidade (agrupado, disperso ou aleatório). Nesse tópico, iremos elucidar os processos por trás das regras de assembleia e abordar o histórico científico dos mesmos, de maneira a incorporar todo o desenvolvimento empírico e teórico ao longo dos anos.

1.1.1. *Filtro ambiental*

De acordo com essa perspectiva, os habitats são vistos como filtros que selecionam um conjunto de espécies de um *pool* regional com base em seus atributos fenotípicos que aumentam o *fitness*² de determinadas espécies sobre outras (WEIHER; KEDDY, 1999; LEIBOLD et al., 2004). Portanto, o resultado desse processo seriam comunidades formadas por um subconjunto de espécies de um *pool* regional que compartilham atributos em comum. Por exemplo, um determinado habitat poderia refletir condições abióticas homogêneas ou

² Fitness se refere ao valor adaptativo de um fenótipo, onde aqueles que sobrevivem e produzem maior número de prole capaz de se reproduzir, garantem a persistência populacional nas próximas gerações.

estressantes, dessa forma, somente espécies com atributos fenotípicas que permitem a sobrevivência nesse ambiente iriam persistir, eliminando espécies mais sensíveis e ocasionando comunidades com espécies mais similares do que o esperado ao acaso (WEBB et al., 2002; KRAFT et al., 2014).

1.1.2 Competição

A perspectiva da competição ressalta a importância do papel das interações interespecíficas na montagem de comunidades. De acordo com essa visão, espécies fenotipicamente similares apresentam sobreposição de nicho e, portanto, não devem coexistir na mesma comunidade por competirem pelos mesmos recursos (MACARTHUR; LEVINS, 1967; DIAMOND, 1975; WEIHER; KEDDY, 2004). Sendo assim, comunidades dominadas por processos de competição iriam apresentar padrões de dispersão fenotípica, onde as espécies seriam menos similares do que o esperado ao acaso (WEIHER; KEDDY 2004; KRAFT; VALENCIA; ACKERLY, 2008).

1.1.3 Neutralidade

A perspectiva neutra, contrária aos processos de nicho, apresenta padrões aleatórios referentes às estruturas fenotípicas das comunidades (CONNOR; SIMBERLOFF, 1979; HUBBELL, 2001). Essa perspectiva destaca os papéis da dispersão, distúrbios e processos estocásticos como nascimento e morte na montagem de comunidades (HUBBELL, 2001). Nesse contexto, as diferenças fenotípicas das espécies são totalmente irrelevantes, e a composição de espécies em comunidades varia de forma aleatória no espaço, independente das condições ambientais.

1.1.4 Histórico das regras de assembleia

A questão sobre como as espécies são estruturadas em comunidades a partir de um *pool* regional remete desde os tempos de Darwin, quando foi apontado que a similaridade fenotípica entre espécies poderia limitar a coexistência das mesmas devido à competição. Essa questão se manteve presente no início do século XX, onde estudos indagaram se as espécies nas comunidades são estruturadas a partir de processos determinísticos (nichos) ou estocásticos (neutros) (CLEMENTS, 1916; GLEASON, 1926). Gause (1934), por exemplo, mostrou que a

competição por recursos pode levar à exclusão de espécies de menor aptidão competitiva em um experimento com espécies de paramécios. Em contrapartida, MacArthur e Wilson (1967), com a famosa Teoria da Biogeografia de Ilhas, postularam que processos estocásticos também são determinantes na composição de assembleias. Entretanto, mesmo com a publicação da Teoria de Biogeografia de Ilhas, até a década de 1980 prevaleceu a ideia de que os processos de nicho eram os principais estruturadores das comunidades (HUTCHINSON, 1959; DIAMOND, 1975).

Este debate nicho versus neutralidade foi reacendido no final dos anos 1970 e começo dos anos 1980 (DIAMOND, 1975; CONNOR; SIMBERLOFF, 1979). Diamond, em seu estudo sobre comunidades de aves em ilhas da Nova Guiné, mostrou que determinados pares de espécies raramente coexistiam. Essa ausência de coexistência foi atribuída à exclusão competitiva, visto que não havia restrição à dispersão. Porém, esse trabalho foi duramente criticado por Connor e Simberloff (1979) devido à ausência de testes estatísticos, por meio de modelos nulos³, que comprovassem os padrões de distribuição não aleatórios, típicos de competição. Dessa forma, Connor e Simberloff (1979) trouxeram de volta os papéis dos processos estocásticos e aleatórios na montagem de comunidades utilizando modelos nulos. Assim, mostraram que os padrões estruturais das comunidades podem ser aleatórios. Anos mais tarde, os argumentos em prol dos processos aleatórios foram fortalecidos com a criação da Teoria Neutra Unificadora (HUBBELL, 2001). A Teoria Neutra Unificadora (TNU) foi desenvolvida a fim de explicar os padrões encontrados nas comunidades a partir de modelos nulos. Segundo a mesma, a presença ou ausência de espécies em determinadas comunidades dependem somente de eventos estocásticos, tais como dispersão, colonização e extinção.

O trabalho de Connor e Simberloff (1979), que questionou a base estatística de Diamond (1975), impulsionou um desenvolvimento metodológico em torno de modelos nulos (WEIHER; KEDDY, 1999). Estes modelos permitiram a busca por padrões de estruturas em comunidades ao compararem os padrões observados com o resultado dos modelos nulos (GOTELLI; GRAVES, 1996). Portanto, com base nesses resultados, pode-se atribuir padrões estruturais agrupados, aleatórios ou dispersos às comunidades, o que seria resultado de processos como filtro ambiental, neutralidade e competição, respectivamente (WEIHER; KEDDY, 1999). Esse avanço metodológico com base nos modelos nulos ajudou a esclarecer como se dá a montagem de espécies em comunidades. Atualmente, há um consenso de que tantos processos de nicho quanto neutros afetam a montagem de comunidades (TILMAN

³ Modelos nulos são procedimentos de geração de padrões baseados na aleatorização de dados ecológicos ou amostras aleatórias de uma distribuição de dados de uma suposta distribuição (GOTELLI; GRAVES, 1996).

2004; GRAVEL et al., 2006; ADLER, HILLERISLAMBERS & LEVINE 2007; VELLEND et al. 2014) e uma das grandes questões em ecologia de comunidades é a compreensão da importância relativa de cada um desses processos.

1.1.5 Regras de Assembleia e Filogenia

A filogenia – estudo das relações evolutivas entre os grupos de organismos – atua como um indicador de semelhança entre as espécies de uma comunidade, o que pode refletir o nicho que as mesmas ocupam. A incorporação de dados filogenéticos em estudos sobre regras de assembleia foi influenciada por Brooks (1985) e Ricklefs (1987), que abordaram os efeitos de processos históricos nas estruturas de comunidades. Entretanto, foi o trabalho de Webb et al. (2002), influenciado por Darwin (1859), que incorporou dados sobre o parentesco de espécies a fim de compreender os processos que estruturam as comunidades. Darwin constatou que espécies mais aparentadas tendem a compartilhar atributos fisiológicos e ecológicos semelhantes, o que acaba por limitar a coexistência dessas espécies nas mesmas comunidades devido à forte competição por recursos. Contudo, esse limite de similaridade remete à um paradoxo. De um lado, a similaridade limitante entre espécies aparentadas pode induzir a extinção, gerando comunidades com padrões fenotípicos dispersos. Por outro, determinados ambientes podem exercer pressão sobre alguns atributos fenotípicos através do filtro ambiental, o que acaba por selecionar espécies com os mesmos atributos, acarretando em um agrupamento fenotípico. Sendo assim, a partir do princípio de que espécies mais aparentadas compartilham atributos semelhantes, Webb et al. (2002) constataram que a partir do padrão filogenético – agrupado, disperso ou aleatório – seria possível separar respectivamente entre os processos de filtro ambiental, competição e neutralidade.

Em síntese, a análise das relações filogenéticas entre os organismos pode revelar os mecanismos por trás da montagem de comunidades, refletindo processos relacionados ao nicho e à neutralidade (CAVENDER-BARES et al., 2009; VAMOSI et al., 2009). Essa abordagem filogenética foi fortalecida ao longo dos anos, visto que houve um crescente número de estudos referentes a questões teóricas (WEBB et al., 2002; KRAFT et al., 2007; CAVENDER-BARES et al., 2009) e analíticas (WEBB; ACKERLY; KEMBEL, 2008; KEMBEL et al., 2010), além do desenvolvimento paralelo de modelos nulos (GOTELLI; GRAVES et al., 1996). Entretanto, esse desenvolvimento científico mostrou que há brechas na conexão entre padrão e processo proposta por Webb et al. (2002). A competição, por exemplo, pode acarretar em padrões filogenéticos agrupados (MAYFIELD; LEVINE, 2010),

enquanto que forças opostas de filtro e competição podem gerar padrões aleatórios de estrutura filogenética (VAMOSI et al., 2009; CAVENDER-BARES et al., 2009). Além disso, as escalas em que os trabalhos são realizados – tanto temporais, quanto espaciais e filogenéticas – também pode influenciar a estrutura filogenética das comunidades (CAVENDER-BARES et al., 2009). Cavender-Bares et al. (2009) propuseram que em escalas mais amplas, a distribuição de espécies é afetada principalmente por processos biogeográficos como especiação, extinção e dispersão. Em escalas mais finas, são principalmente os processos de nicho e interações denso-dependentes que influenciam a distribuição de espécies em comunidades (FIGURA 1.2).

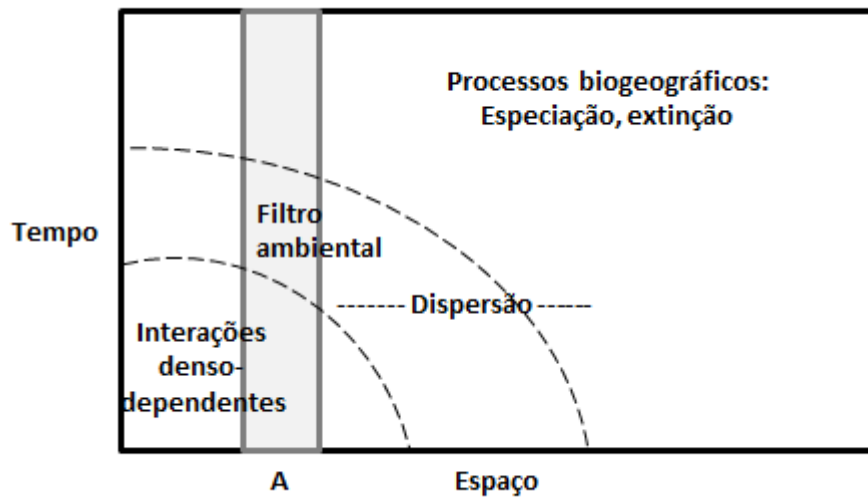


Figura 1.2: Os processos estruturadores das comunidades variam de acordo com a escala espacial e temporal. Levando em conta a capacidade dispersiva das espécies, se espera, em escalas de vizinhança, que interações denso-dependentes sejam os principais processos estruturadores de comunidades, seguidos por filtro ambiental em escalas de habitat. Em escalas temporais e espaciais mais amplas, são os processos biogeográficos que estruturam as comunidades. Pode-se notar também que diferentes processos estruturadores das comunidades podem atuar na mesma escala (A). Adaptado de Cavender-Bares et al. (2009).

A inferência de processos ecológicos a partir de padrões filogenéticos também se dá a partir dos atributos funcionais das espécies presentes em comunidades, assim como as variáveis ambientais (WEBB et al., 2002; PAUSAS; VERDU, 2010; MOUQUET et al., 2012). Na perspectiva filogenética, a seleção de atributos a partir de processos, como filtro ambiental e competição, resulta em padrões distintos de parentesco entre as espécies (WEBB et al., 2000; WEBB et al., 2002; KRAFT et al., 2007). Contudo, esses padrões podem ser controversos dependendo do tipo de evolução dos atributos ao longo da filogenia, que podem ser conservados ou convergentes (FIGURA 1.3) (CAVENDER-BARES; KEEN; MILES, 2006;

EMERSON; GILLESPIE, 2008; GOMEZ et al., 2010; HILLERISLAMBERS et al., 2012; MAYFIELD; LEVINE, 2010; SWENSON et al., 2007).

Quando os atributos fenotípicos de determinado grupo taxonômico são conservados ao longo da filogenia, espécies mais aparentadas tendem a exibir menor variação fenotípica. Portanto, quando comunidades são dominadas pelo processo de filtro ambiental, as comunidades tendem a exibir padrões agrupados, tanto de forma fenotípica, quanto filogenética. Sendo assim, as comunidades apresentarão espécies mais aparentadas do que o esperado ao acaso (PAUSAS; VERDU, 2010). Contrariamente, quando as comunidades são dominadas por processos de competição, a similaridade fenotípica e filogenética limita a coexistência de espécies mais aparentadas, levando à exclusão de espécies com menor aptidão competitiva. Sendo assim, nessas comunidades, os padrões fenotípicos e filogenéticos serão dispersos, e as espécies serão menos aparentadas do que esperado ao acaso (PAUSAS; VERDU, 2010).

Em contrapartida, atributos fenotípicos convergentes costumam determinar que espécies mais aparentadas apresentam maior variação fenotípica. Sendo assim, comunidades estruturadas principalmente pelo filtro ambiental, ainda que apresentem um padrão fenotípico agrupado, apresentarão padrão filogenético disperso. Em relação à competição, as comunidades dominadas por esse processo irão apresentar padrões fenotípicos dispersos e padrões filogenéticos aleatórios, dependendo de quais espécies persistem com a competição (WEBB et al., 2002; PAUSAS; VERDU, 2010).

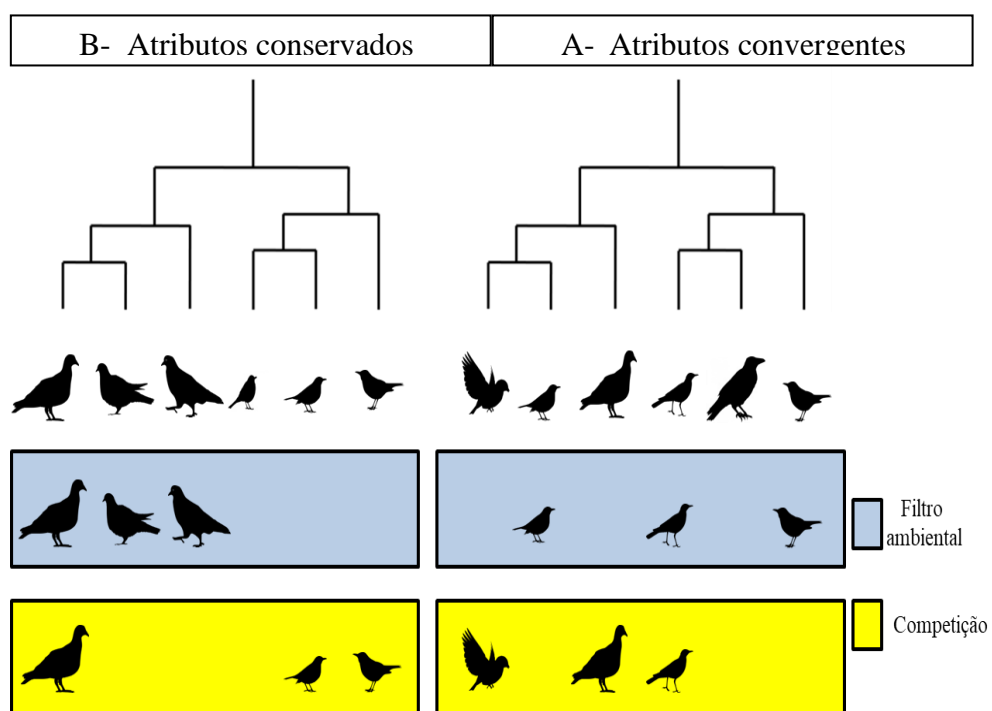


Figura 1.3: Exemplo hipotético da evolução dos atributos fenotípicos (tamanho e forma corporal) ao longo da filogenia. Os atributos podem ser conservados (a) ou convergentes (b), e o padrão de distribuição dos mesmos em comunidades varia de acordo com os processos por trás das regras de assembleia. Na figura acima, quando os atributos são conservados, o filtro ambiental resulta em comunidades com padrões fenotípicos e filogenéticos agrupados, enquanto que a competição resulta em padrões fenotípicos e filogenéticos dispersos. Em contrapartida, quando os atributos são convergentes, o filtro ambiental resulta em comunidades com padrões fenotípicos agrupados e filogenéticos dispersos. Contrariamente, a competição resulta em padrões fenotípicos dispersos e filogenéticos aleatórios. Adaptado de Pausas e Verdú (2010).

1.1.6 Filogenia e Ecologia de Comunidades

Tendo em vista a constante perda e destruição de habitat, o entendimento de como as comunidades são estruturadas e as forças que influenciam suas dinâmicas, diversidade e funcionamento ecossistêmico é crucial para o manejo e restauração da biota. Entretanto, a maioria dos trabalhos ecológicos é baseada em dados taxonômicos como riqueza e abundância de espécies, fornecendo poucas informações relacionadas à filogenia (SANTOS et al., 2010). A incorporação de dados filogenéticos em estudos ecológicos pode revelar táxons prioritários à conservação (PAVOINE; OLLIER; DUFOUR, 2005), preencher lacunas entre questões ecológicas e evolutivas (LETCHER, 2010), inferir os processos por trás das regras de assembleia (WEBB et al., 2002; CAVENDER-BARES et al., 2009) e fornecer benefícios para o funcionamento e estabilidade ecossistêmica (CADOTTE; DINNAGE; TILMAN, 2012). Além disso, estudos filogenéticos também podem aperfeiçoar a compreensão dos efeitos antrópicos sobre a diversidade. Se ações antrópicas funcionam como um filtro ambiental, por exemplo, é possível observar seus efeitos a partir da filogenia das comunidades.

Uma das ações antrópicas que causam grande impacto na biodiversidade é a intensificação agrícola, que pode filtrar as espécies com base em seus atributos e causar a homogeneização da biota (VIRUES et al., 2015). A intensificação agrícola também pode afetar índices filogenéticos de estrutura e diversidade (FRISHKOFF et al., 2014), assim como um de seus processos resultantes, a fragmentação (ARROYO-RODRIGUEZ et al., 2012; VAN MERBEEK; HELSEN; HERMY, 2014). Os próximos tópicos dessa revisão bibliográfica irão abordar os efeitos da intensificação agrícola na biodiversidade, de maneira a integrar tanto índices taxonômicos quanto evolutivos.

1.2 Intensificação agrícola

A intensificação agrícola e as alterações do uso da terra são consideradas as principais ameaças à biodiversidade mundial (SALA et al., 2000; NEWBOLD et al., 2014; JOHNSON et al., 2017). Esses processos afetam as estruturas de comunidades ecológicas de forma a induzir a extinção de espécies e reduzir os serviços ecossistêmicos (TILMAN et al., 2001; CARDINALE et al., 2006). Esses processos são ainda mais alarmantes nos trópicos, visto que suas paisagens se tornaram alvos de novos empreendimentos agrícolas nas últimas décadas (GIBBS et al., 2010). Para se ter ideia, cerca de 150Mha de florestas tropicais foram perdidos entre o anos de 1980 e 2012 (GIBSON et al., 2011; HANSEN et al., 2013). Como resultado, a maioria das paisagens agrícolas foi dominada por processos de fragmentação, no qual os remanescentes florestais foram reduzidos, isolados e ficaram sob grande efeito de borda (LAURANCE et al., 2006; ARROYO-RODRIGUEZ et al., 2013). Nesse contexto, diversos trabalhos buscam maneiras de mitigar a perda de biodiversidade em áreas agrícolas. Os próximos tópicos irão abordar os fatores – decorrentes da intensificação agrícola – que podem influenciar a perda de biodiversidade e que serão tratados ao longo dos próximos capítulos. Sendo assim, o tipo de matriz circundante aos fragmentos e a heterogeneidade da paisagem serão os temas abordados em diante.

1.2.1 Matriz

O processo de fragmentação florestal – resultado da intensificação agrícola e mudanças no uso da terra – culmina em três principais mudanças na paisagem: redução da área florestal, aumento do isolamento entre os fragmentos florestais e a criação de bordas, onde os fragmentos encontram novas áreas modificadas. Essas mudanças causam diversos impactos na biodiversidade e podem ser mediados pela composição da matriz⁴ adjacente aos fragmentos. Aqui, iremos explicar os efeitos de cada um desses processos e mostrar o papel do tipo de matriz na biodiversidade.

Um aspecto básico desses estudos é o entendimento de que espécies de uma mesma comunidade apresentam respostas distintas aos diferentes tipos de matrizes, visto que há variações em seus atributos fenotípicos referentes às suas histórias de vida (PREVEDELLO et al., 2009). Espécies especialistas, por exemplo, são mais afetadas pela conversão de habitats

⁴ Para este trabalho, usaremos o termo ‘matriz’ para nos referirmos à áreas modificadas pelo homem, tais como áreas recém desmatadas, campos agrícolas, pastagens e outras áreas antropizadas.

florestais em matrizes do que espécies generalistas (WETHERED; LAWES, 2003). Além disso, as matrizes diferem em características estruturais, o que também influencia diversos processos e respostas ecológicas (TSCHARNTKE et al., 2012). Sendo assim, a maioria dos estudos ecológicos atuais busca compreender como as comunidades ecológicas respondem à conversão de áreas naturais em matrizes antropogênicas.

1.2.1.1 Efeitos de área

Um dos principais efeitos da fragmentação é a quebra da continuidade de habitat, o que reduz a área habitada por espécies. Entretanto, a matriz originada nessas áreas ainda pode atuar como fonte de recursos para algumas espécies. Em alguns casos, esse fornecimento de recursos pode fazer com que a matriz atue até mesmo como habitats primários ou secundários (PERFECTO; VANDERMEER, 2002; UMETSU; PARDINI, 2007). Dessa forma, a capacidade de algumas espécies em utilizar matrizes antropogênicas acaba por mitigar os efeitos da perda de habitat, visto que as mesmas são capazes de realizar as mesmas funções na matriz e fragmento. Entretanto, essa capacidade em utilizar a matriz depende das características da espécie e do tipo de matriz em questão e está altamente associada às probabilidades de extinção em áreas agrícolas (PREVEDELLO et al., 2009).

A utilização de recursos em matrizes antropogênicas ocorre pelos processos de complementação e suplementação da paisagem (DUNNING et al., 1992). A complementação da paisagem se refere à disponibilidade de recursos insubstituíveis e que estão espacialmente separados. Algumas espécies de anfíbios, por exemplo, necessitam tanto de habitats terrestres quanto aquáticos para completarem seus ciclos de vida, sendo assim, a ocorrência dessas espécies é mais provável em matrizes que contenham algum desses recursos (POPE et al. 2000). Por outro lado, a suplementação de paisagem se refere à disponibilidade de recursos que podem ser substituíveis. Carnívoros mustelídeos, por exemplo, podem migrar para matrizes que forneçam presas mais abundantes quando a matriz atual possui baixa abundância (AHLERS; HESKE; SCHOOLEY, 2016). Nesse contexto, matrizes que fornecem uma maior variedade de recursos tendem a possuir maior biodiversidade.

1.2.1.2 Efeito na dispersão

O processo de fragmentação faz com que os fragmentos florestais remanescentes fiquem isolados na paisagem. Esse isolamento afeta a movimentação animal, visto que

espécies antes presentes em habitats contínuos, agora se encontram em manchas de habitat adjacentes a matrizes antropogênicas. Portanto, para se moverem de um fragmento para o outro, espécies necessitam atravessar matrizes antropogênicas que variam no grau de permeabilidade. O êxito dessa movimentação, portanto, depende do grau de isolamento entre os fragmentos, da composição da matriz e da habilidade dispersiva da espécie em questão (TSCHARNTKE et al., 2012).

A movimentação entre fragmentos muito isolados aumenta o gasto energético e as chances de predação. Nesse contexto, a composição da matriz pode facilitar ou dificultar a movimentação de espécies (GUSTAFSON; GARDNER, 1996; HAYNES; CRONIN, 2004). Vandermeer e Carvajal (2001), por exemplo, mostraram que matrizes com estruturas semelhantes aos fragmentos florestais facilitam processos dispersivos. Por outro lado, matrizes urbanas já foram retratadas como barreira à movimentação de aves (HODGSON et al., 2007). Nesse contexto, a magnitude dos efeitos relacionados ao isolamento de fragmentos em áreas agrícolas também é mediada pela matriz (BENDER; FARIG, 2005). Portanto, fragmentos circundados por matrizes mais permeáveis terão maior conectividade do que fragmentos inseridos em matrizes menos permeáveis.

1.2.1.3 Borda

Os efeitos de borda resultam da interação entre dois ecossistemas adjacentes, onde os organismos presentes nestes habitats são expostos às diferentes condições ambientais de cada habitat. No contexto da fragmentação, os remanescentes florestais possuem uma parcela de área que encontra a matriz antropogênica adjacente, essa área é denominada como borda. Essas interações entre os remanescentes florestais e as matrizes antropogênicas geram fluxos de energia e nutrientes de um ecossistema para o outro, o que altera diversas condições bióticas e abióticas (TSCHARNTKE et al., 2012).

A parcela do remanescente florestal que encontra a matriz adjacente possui suas características físicas e estruturais modificadas, o que pode inviabilizar alguns aspectos do ecossistema original, reduzindo a área do fragmento para fins conservacionistas (MURCIA, 1995). Como consequência, a composição de espécies, estrutura e processos ecológicos podem ser alterados. A magnitude desses efeitos pode ser mediada pela composição da matriz adjacente (HODGESON et al., 2007), em outras palavras, por sua heterogeneidade.

1.2.1.4 Estudos filogenéticos em matrizes

Por mais que estudos filogenéticos em áreas agrícolas sejam escassos, a composição da matriz já foi reportada como um dos aspectos influenciadores dos índices de diversidade e estrutura filogenética em comunidades. Matrizes de sistemas intensivos geralmente apresentam baixos índices de diversidade filogenética comparados à matrizes de sistemas agro-florestais, que por sua vez apresentam índices filogenéticos menores do que áreas naturais (PRESCOTT et al., 2015; CHAPMAN et al., 2018; KUSUMA et al., 2018).

1.2.2 Heterogeneidade

A intensificação agrícola decorrente das últimas décadas teve como principal resultado o declínio da heterogeneidade espacial. Esse processo resultou em paisagens simplificadas e uniformes, de forma que a quantidade e distribuição de recursos naturais fossem alteradas (BENTON; VICKERY; WILSON, 2003; TSCHARNTKE et al., 2005; STOATE et al., 2009). Nesse contexto, diversos estudos mostraram que a biodiversidade em áreas agrícolas está fortemente correlacionada com a heterogeneidade espacial, seja calculada em pequenas ou grandes escalas (BENTON; VICKERY; WILSON, 2003; FAHRIG et al., 2011). Portanto, o manejo da heterogeneidade em áreas agrícolas pode moderar os efeitos negativos da intensificação do uso da terra e influenciar a persistência de espécies nesses habitats (TSCHARNTKE et al., 2012).

Essa correlação entre biodiversidade e heterogeneidade espacial geralmente é associada à disponibilidade de recursos. Ambientes heterogêneos geralmente apresentam maior quantidade e variedade de recursos, o que permite a coexistência de espécies com diferentes requerimentos ecológicos (BENTON; VICKERY; WILSON, 2003; VICKERY; ARLETTAZ, 2012). Em pequenas escalas, por exemplo, áreas de vegetação mais densa apresentam maior abundância de alimentos e/ou maior segurança contra possíveis predadores (VICKERY; ARLETTAZ, 2012). Dessa forma, a estrutura da vegetação em escalas mais finas pode influenciar diferentes respostas ecológicas de forma direta ou indireta. De forma direta, a estrutura da vegetação pode influenciar as atividades de uma espécie pela simples obstrução física do habitat, ou, de forma indireta, pode alterar o *trade-off*⁵ entre atividades como forrageamento e vigilância de predadores (VICKERY et al., 2001; MORRIS et al., 2002). Alguns grupos de aves, por exemplo, nidificam e forrageiam em áreas de vegetação

⁵ O conceito de trade-off se refere à uma correlação negativa entre os efeitos do fitness de dois atributos em um organismo, de forma que tais atributos não possam ser otimizados simultaneamente (TILMAN, 1990).

densa para se protegerem de predadores, enquanto que outras utilizam áreas de vegetação esparsa para perceberem a presença de predadores de forma antecipada (VICKERY; ARLETTAZ, 2012).

Em escala de paisagem, a heterogeneidade espacial também afeta sistemas ecológicos (WIENS et al., 2002), influenciando diversas respostas ecológicas, tais como movimentação e reprodução animal (FAHRIG et al., 2007; MICHEL et al., 2017), persistência populacional (FRATERRIGO et al., 2009), interações interespecíficas (DEVAULT et al., 2005) e funções ecossistêmicas (LOVETT et al., 2005). Fahrig e Nuttle (2005) classificaram a heterogeneidade da paisagem em dois componentes: o composicional e o configuracional (FIGURA 1.4). O primeiro se refere à diversidade de coberturas (quantidade e equidade) em uma paisagem, onde quanto maior a diversidade, maior a heterogeneidade. O segundo componente ignora a composição dos tipos de cobertura e é relacionado ao número, tamanho e arranjo espacial dos mesmos. Teoricamente, paisagens com maior heterogeneidade composicional possuem maior quantidade de nichos, os quais suportam maior diversidade de espécies. Em contrapartida, paisagens com maior heterogeneidade configuracional promovem maiores efeitos de borda, o que pode influenciar processos de *spillover*⁶ de organismos entre recursos complementares, além de regular efeitos de tamanho e conectividade dos fragmentos (FAHRIG et al., 2011).

⁶ O conceito de *spillover* se refere ao transbordamento de espécies, onde há um fluxo de espécies de um habitat para o outro.

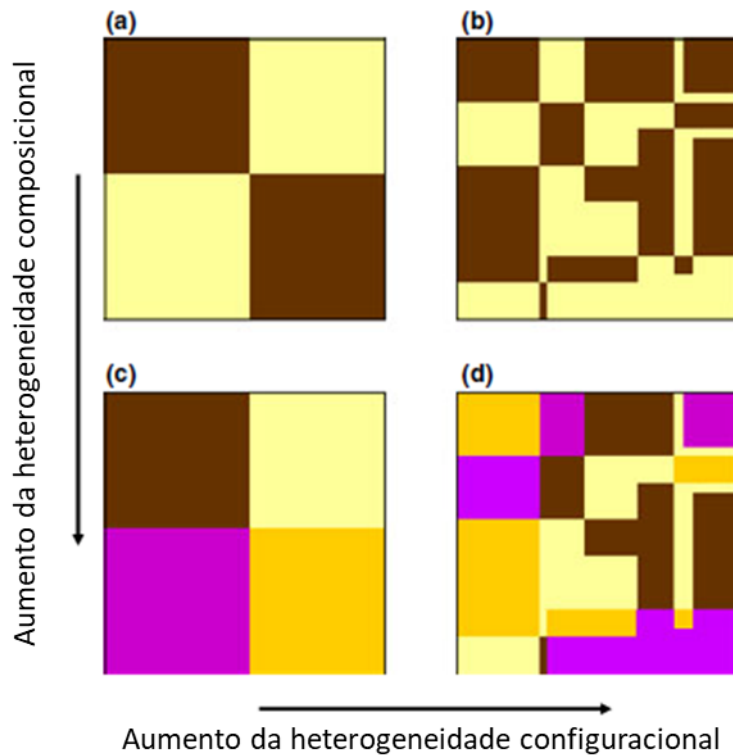


Figura 1.4: Ilustração dos dois maiores eixos da heterogeneidade espacial: composicional e configuracional. Os quadrados maiores representam paisagens e as diferentes cores representam os diferentes tipos de cobertura dentro da paisagem. A heterogeneidade composicional aumenta com o aumento do número de tipos de cobertura. A heterogeneidade configuracional aumenta com o aumento da complexidade espacial. Extraído e traduzido de Fahrig et al. (2011).

A correlação entre heterogeneidade da paisagem e biodiversidade geralmente está associada aos processos de complementação e suplementação de recursos (FAHRIG et al., 2011). Paisagens com maior heterogeneidade composicional possuem maior número de coberturas que, conseqüentemente, fornecem diferentes recursos para diferentes espécies. Portanto, à medida que novas coberturas são criadas, há um aumento ou diminuição de espécies associadas a esse tipo de habitat. A intensificação agrícola, portanto, se torna uma ameaça ao destruir habitats que fazem parte do ciclo de vida dessas espécies. Estudos já reportaram, por exemplo, que a redução da heterogeneidade composicional da paisagem pode resultar na extinção de habitats necessários para a fase larval de alguns artrópodes, reduzindo a representatividade dos mesmos nas paisagens (PEROVIC et al., 2015).

A heterogeneidade configuracional da paisagem também está correlacionada com a diversidade em áreas agrícolas (FAHRIG et al., 2011). Essa correlação geralmente é explicada a partir de efeitos de área e de borda (TSCHARNTKE et al., 2010), que acabam por influenciar os níveis de conectividade entre os fragmentos. Perovic et al. (2015), por exemplo,

mostrou que paisagens com maior heterogeneidade configuracional promovem a presença de borboletas com baixa capacidade dispersiva. Isso ocorre porque paisagens heterogêneas possuem maior proximidade espacial entre os diferentes tipos de habitat, o que facilita o *spillover* de espécies com capacidades dispersivas limitadas.

Em síntese, diversas respostas ecológicas são influenciadas pela heterogeneidade da paisagem, tanto pelo componente composicional, quanto pelo configuracional (FAHRIG et al., 2011). A redução da heterogeneidade resultante da intensificação agrícola, portanto, restringe respostas ecológicas ao reduzir os processos de complementação e suplementação de paisagem (MICHEL et al., 2017). Esses processos são reduzidos pela remoção da heterogeneidade estrutural da paisagem, que reduz a quantidade de recursos, e também pela homogeneização da paisagem, que aumenta a separação espacial dos mesmos. Portanto, mesmo que frequentemente negligenciada, a heterogeneidade espacial deveria ser incorporada em ações conservacionistas em áreas agrícolas (BENTON; VICKERY; WILSON, 2003).

1.2.2.1 Estudos filogenéticos e Heterogeneidade

Em relação à heterogeneidade espacial, nenhum estudo, até o momento, relacionou diretamente os índices de heterogeneidade com a filogenia de comunidades. Entretanto, estudos já discutiram o papel da heterogeneidade espacial como um filtro ambiental, que poderia resultar em comunidades com padrões filogenéticos agrupados (FRISKOFF et al., 2014; GIANUCA et al., 2013; SI et al., 2017).

1.2.3 Conclusão

Esforços significativos foram realizados ao longo dos anos para incorporar índices filogenéticos na inferência dos processos estruturadores de comunidades. Entretanto, esses esforços não foram tão expressivos à fim de compreender as consequências das ações antrópicas nos índices de diversidade filogenética das comunidades. Portanto, há uma considerável escassez de estudos filogenéticos entorno de comunidades inseridas em áreas agrícolas. Além disso, os poucos estudos realizados nesses lugares são, em sua maioria, feitos com espécies de plantas (ARROYO-RODRIGUEZ et al., 2012), provendo pouca informação sobre outros grupos taxonômicos. Portanto, a base teórica sobre como os padrões de diversidade e estrutura filogenética de comunidades respondem à intensificação agrícola é escassa. Com base nas lacunas existentes nesse tema, o próximo capítulo desta dissertação irá

abordar os efeitos da intensificação agrícola nos índices de estrutura e diversidade filogenética de comunidades de aves, levando em conta parâmetros como o nível de heterogeneidade da paisagem e o tipo de uso da terra em que essas comunidades se encontram.

REFERÊNCIAS

ADLER, P. B.; HILLERISLAMBERS, J.; LEVINE, J. M. A niche for neutrality. **Ecology Letters**, v. 10, n. 2, p. 95–104, 2007.

AHLERS, Adam A.; HESKE, Edward J.; SCHOOLEY, Robert L.. Prey distribution, potential landscape supplementation, and urbanization affect occupancy dynamics of American mink in streams. **Landscape Ecology**, [s.l.], v. 31, n. 7, p.1601-1613, 24 fev. 2016. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1007/s10980-016-0350-5>.

ARROYO-RODRÍGUEZ, Víctor et al. Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. **Journal Of Ecology**, [s.l.], v. 100, n. 3, p.702-711, 12 jan. 2012. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01952.x>.

BENDER, Darren J.; FAHRIG, Lenore. MATRIX STRUCTURE OBSCURES THE RELATIONSHIP BETWEEN INTERPATCH MOVEMENT AND PATCH SIZE AND ISOLATION. **Ecology**, [s.l.], v. 86, n. 4, p.1023-1033, abr. 2005. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1890/03-0769>.

BENTON, Tim G.; VICKERY, Juliet A.; WILSON, Jeremy D.. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key?. **Trends In Ecology & Evolution**, [s.l.], v. 18, n. 4, p.182-188, abr. 2003. Elsevier BV. [http://dx.doi.org/10.1016/s0169-5347\(03\)00011-9](http://dx.doi.org/10.1016/s0169-5347(03)00011-9).

BROOKS, D. R. Historical ecology: a new approach to studying the evolution of ecological associations. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 660–680, 1985.

CADOTTE, Marc W.; DINNAGE, Russell; TILMAN, David. Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. **Ecology**, [s.l.], v. 93, n. 8, p.223-233, ago. 2012. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1890/11-0426.1>

CARDINALE, Bradley J. et al. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. **Nature**, [s.l.], v. 443, n. 7114, p.989-992, out. 2006. Springer Nature.

<http://dx.doi.org/10.1038/nature05202>.

CAVENDER-BARES, J.; KEEN, A.; MILES, B. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. **Ecology**, v. 87, n. sp7, p. S109–S122, 2006.

CAVENDER-BARES, J.; KOZAK, K. H.; FINE, P. V; KEMBEL, S. W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecol Lett**, v. 12, n. 7, p. 693–715, 2009.

CHAPMAN, Philip M. et al. Contrasting impacts of land-use change on phylogenetic and functional diversity of tropical forest birds. **Journal Of Applied Ecology**, [s.l.], v. 55, n. 4, p.1604-1614, 16 jan. 2018. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2664.13073>.

CHASE, J.M.; LEIBOLD, M. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. Chicago: University of Chicago: University of Chicaco Press, 2003.

CLEMENTS, F. E. Nature and structure of the climax. **Journal of Ecology**, v. 24, n. 1, p. 252–284, 1936.

CONNOR, E. F.; SIMBERLOFF, D. The assembly of species communities: chance or competition? **Ecology**, p. 1132–1140, 1979.

DARWIN, C. The origin of species by means of natural selection: or, the preservation of favored races in the struggle for life. **London, John Murray**, 1859.

DEVAULT, Travis I. Food Webs at the Landscape Level. Edited by Gary A Polis, Mary E Power, and , Gary R Huxel. Chicago (Illinois): University of Chicago Press. \$95.00 (hardcover); \$36.00 (paper). xviii + 548 p; ill.; index. ISBN. **The Quarterly Review Of Biology**, [s.l.], v. 80, n. 1, p.140-141, mar. 2005. University of Chicago Press.

<http://dx.doi.org/10.1086/431114>.

DIAMOND, J. M. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the

design of natural reserves. **Biological conservation**, v. 7, n. 2, p. 129–146, 1975.

DUNNING, John B.; DANIELSON, Brent J.; PULLIAM, H. Ronald. Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. **Oikos**, [s.l.], v. 65, n. 1, p.169-175, out. 1992. JSTOR. <http://dx.doi.org/10.2307/3544901>.

EMERSON, B. C.; GILLESPIE, R. G. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. **Trends Ecol Evol**, v. 23, n. 11, p. 619–630, 2008.

FAHRIG, Lenore et al. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. **Ecology Letters**, [s.l.], v. 14, n. 2, p.101-112, 18 nov. 2010. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>.

FAHRIG, Lenore. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. **Functional Ecology**, [s.l.], v. 21, n. 6, p.1003-1015, dez. 2007. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01326.x>.

FAHRIG, Lenore; NUTTLE, William K.. Population Ecology in Spatially Heterogeneous Environments. **Ecosystem Function In Heterogeneous Landscapes**, [s.l.], p.95-118, 2005. Springer New York. http://dx.doi.org/10.1007/0-387-24091-8_6.

FRATERRIGO, Jennifer M.; PEARSON, Scott M.; TURNER, Monica G.. Joint effects of habitat configuration and temporal stochasticity on population dynamics. **Landscape Ecology**, [s.l.], v. 24, n. 7, p.863-877, 29 maio 2009. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1007/s10980-009-9364-6>.

FRISHKOFF, L. O. et al. Loss of avian phylogenetic diversity in neotropical agricultural systems. **Science**, [s.l.], v. 345, n. 6202, p.1343-1346, 11 set. 2014. American Association for the Advancement of Science (AAAS). <http://dx.doi.org/10.1126/science.1254610>.

GASCON, Claude et al. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. **Biological Conservation**, [s.l.], v. 91, n. 2-3, p.223-229, dez. 1999. Elsevier BV. [http://dx.doi.org/10.1016/s0006-3207\(99\)00080-4](http://dx.doi.org/10.1016/s0006-3207(99)00080-4).

GAUSE, G. F. The struggle for existence. **Williams and Wilkins, Baltimore**, 1934.

GIANUCA, Andros Tarouco et al. Habitat filtering influences the phylogenetic structure of avian communities across a coastal gradient in southern Brazil. **Austral Ecology**, [s.l.], v. 39, n. 1, p.29-38, 28 mar. 2013. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/aec.12042>.

GIBBS, H. K. et al. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [s.l.], v. 107, n. 38, p.16732-16737, 31 ago. 2010. Proceedings of the National Academy of Sciences. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0910275107>.

GIBSON, Luke et al. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. **Nature**, [s.l.], v. 478, n. 7369, p.378-381, 14 set. 2011. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1038/nature10425>.

GLEASON, H. A. Further views on the succession-concept. **Ecology**, v. 8, n. 3, p. 299–326, 1927.

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

GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. Null models in ecology. , 1996.

GRAVEL, Dominique et al. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. **Ecology Letters**, [s.l.], v. 9, n. 4, p.399-409, 31 mar. 2006. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00884.x>.

GUSTAFSON, Eric J.; GARDNER, Robert H.. The Effect of Landscape Heterogeneity on the Probability of Patch Colonization. **Ecology**, [s.l.], v. 77, n. 1, p.94-107, jan. 1996. Wiley. <http://dx.doi.org/10.2307/2265659>.

HANSEN, M. C. et al. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. **Science**, [s.l.], v. 342, n. 6160, p.850-853, 14 nov. 2013. American Association for the Advancement of Science (AAAS). <http://dx.doi.org/10.1126/science.1244693>.

HAYNES, Kyle J.; CRONIN, James T.. Confounding of patch quality and matrix effects in herbivore movement studies. **Landscape Ecology**, [s.l.], v. 19, n. 2, p.119-124, 2004. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1023/b:land.0000021721.41349.85>.

HILLERISLAMBERS, J.; ADLER, P. B.; HARPOLE, W. S.; LEVINE, J. M.; MAYFIELD, M. M. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 43, n. 1, p. 227–248, 2012.

HODGSON, Patricia; FRENCH, Kristine; MAJOR, Richard E.. Avian movement across abrupt ecological edges: Differential responses to housing density in an urban matrix. **Landscape And Urban Planning**, [s.l.], v. 79, n. 3-4, p.266-272, mar. 2007. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.landurbplan.2006.02.012>.

HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton University Press, 2001.

HUTCHINSON, G. E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? **The American Naturalist**, v. 93, n. 870, p. 145–159, 1959.

JOHNSON, Christopher N. et al. Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. **Science**, [s.l.], v. 356, n. 6335, p.270-275, 20 abr. 2017. American Association for the Advancement of Science (AAAS). <http://dx.doi.org/10.1126/science.aam9317>.

KEMBEL, S. W. et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, [s.l.], v. 26, n. 11, p.1463-1464, 15 abr. 2010. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>

KRAFT, N. J. B.; CORNWELL, W. K.; WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. **The American Naturalist**, v. 170, n. 2, p. 271–283, 2007.

KRAFT, N. J. B.; VALENCIA, R.; ACKERLY, D. D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. **Science**, v. 322, n. 5901, p. 580–582, 2008.

KRAFT, Nathan J. B. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, [s.l.], v. 29, n. 5, p.592-599, 8 out. 2014. Wiley.
<http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12345>

KUSUMA, Yayan Wahyu C. et al. Tropical rainforest conversion and land use intensification reduce understorey plant phylogenetic diversity. **Journal Of Applied Ecology**, [s.l.], v. 55, n. 5, p.2216-2226, 7 jul. 2018. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2664.13201>.

LAURANCE, W. F. et al. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [s.l.], v. 103, n. 50, p.19010-19014, 5 dez. 2006. Proceedings of the National Academy of Sciences.
<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0609048103>.

LEIBOLD, M. A.; HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, n. 7, p. 601–613, 2004.

LETCHER, S. G.. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession. **Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences**, [s.l.], v. 277, n. 1678, p.97-104, 2 out. 2009. The Royal Society. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2009.0865>.

LOVETT, G.M., JONES, C.G., TURNER, M.G. & WEATHERS, K.C. (eds) (2005). *Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes*. Springer-Verlag, New York.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. The theory of island biogeography. **Princeton, New jersey**, 1967.

MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **American naturalist**, p. 377–385, 1967.

MAYFIELD, M. M.; LEVINE, J. M. Opposing effects of competitive exclusion on the

phylogenetic structure of communities. **Ecology letters**, v. 13, n. 9, p. 1085–93, 2010.

MICHEL, Vanja T. et al. Reproductive consequences of farmland heterogeneity in little owls (*Athene noctua*). **Oecologia**, [s.l.], v. 183, n. 4, p.1019-1029, 28 jan. 2017. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-017-3823-6>

MORRIS, A. J., BRADBURY, R. B. AND WILSON, J. D.. Determinants of patch selection by yellowhammers *Emberiza citrinella* foraging in cereal crops..., 67, 43–50, 2002. *Aspects Appl. Biol.*

MOUQUET, N.; DEVICTOR, V.; MEYNARD, C. N.; et al. Ecophylogenetics: advances and perspectives. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 87, n. 4, p. 769–85, 2012.

MURCIA, Carolina. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends In Ecology & Evolution**, [s.l.], v. 10, n. 2, p.58-62, fev. 1995. Elsevier BV. [http://dx.doi.org/10.1016/s0169-5347\(00\)88977-6](http://dx.doi.org/10.1016/s0169-5347(00)88977-6)

NEWBOLD, T. et al. A global model of the response of tropical and sub-tropical forest biodiversity to anthropogenic pressures. **Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences**, [s.l.], v. 281, n. 1792, p.20141371-20141371, 20 ago. 2014. The Royal Society. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.1371>

PAUSAS, J. G.; VERDÚ, M. The Jungle of Methods for Evaluating Phenotypic and Phylogenetic Structure of Communities. **BioScience**, v. 60, n. 8, p. 614–625, 2010.

PAVOINE, Sandrine; OLLIER, Sébastien; DUFOUR, Anne-béatrice. Is the originality of a species measurable? **Ecology Letters**, [s.l.], v. 8, n. 6, p.579-586, 12 abr. 2005. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00752.x>.

PERFECTO, Ivette; VANDERMEER, John. Quality of Agroecological Matrix in a Tropical Montane Landscape: Ants in Coffee Plantations in Southern Mexico. **Conservation Biology**, [s.l.], v. 16, n. 1, p.174-182, fev. 2002. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.99536.x>.

PEROVIĆ, David et al. Configurational landscape heterogeneity shapes functional community composition of grassland butterflies. **Journal Of Applied Ecology**, [s.l.], v. 52, n. 2, p.505-513, 3 fev. 2015. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2664.12394>.

POPE, Shealagh E.; FAHRIG, Lenore; MERRIAM, H. Gray. LANDSCAPE COMPLEMENTATION AND METAPOPULATION EFFECTS ON LEOPARD FROG POPULATIONS. **Ecology**, [s.l.], v. 81, n. 9, p.2498-2508, set. 2000. Wiley. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2498:lcameo\]2.0.co;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2498:lcameo]2.0.co;2).

PRESCOTT, Graham W. et al. Managing Neotropical oil palm expansion to retain phylogenetic diversity. **Journal Of Applied Ecology**, [s.l.], v. 53, n. 1, p.150-158, 14 dez. 2015. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2664.12571>.

PREVEDELLO, Jayme Augusto; VIEIRA, Marcus Vinícius. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. **Biodiversity And Conservation**, [s.l.], v. 19, n. 5, p.1205-1223, 29 nov. 2009. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-009-9750-z>.

RICKLEFS, R. E. Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science**, v. 235, n. 4785, p. 167–171, 1987.

RICKLEFS, R. E. History and diversity: explorations at the intersection of ecology and evolution. **The American Naturalist**, v. 170, n. S2, p. S56–S70, 2007.

SALA, O. E.. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100 . **Science**, [s.l.], v. 287, n. 5459, p.1770-1774, 10 mar. 2000. American Association for the Advancement of Science (AAAS). <http://dx.doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>.

SANTOS, Bráulio A. et al. Edge-Related Loss of Tree Phylogenetic Diversity in the Severely Fragmented Brazilian Atlantic Forest. **Plos One**, [s.l.], v. 5, n. 9, p.12625-12626, 8 set. 2010. Public Library of Science (PLoS). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0012625>.

STEVENS, Virginie M. et al. How is dispersal integrated in life histories: a quantitative analysis using butterflies. **Ecology Letters**, [s.l.], v. 15, n. 1, p.74-86, 10 nov. 2011. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01709.x>

STOATE, C. et al. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review. **Journal Of Environmental Management**, [s.l.], v. 91, n. 1, p.22-46, out. 2009. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.07.005>.

SWENSON, N. G.; ENQUIST, B. J.; THOMPSON, J.; ZIMMERMAN, J. K. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. **Ecology**, v. 88, n. 7, p. 1770–80, 2007.

TILMAN, D.. Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment. **Science**, [s.l.], v. 294, n. 5543, p.843-845, 26 out. 2001. American Association for the Advancement of Science (AAAS). <http://dx.doi.org/10.1126/science.1060391>.

TILMAN, D.. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [s.l.], v. 101, n. 30, p.10854-10861, 8 jul. 2004. Proceedings of the National Academy of Sciences. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0403458101>.

TSCHARNTKE, Teja et al. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. **Ecology Letters**, [s.l.], v. 8, n. 8, p.857-874, ago. 2005. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>.

UMETSU, Fabiana; PARDINI, Renata. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats—evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. **Landscape Ecology**, [s.l.], v. 22, n. 4, p.517-530, 19 out. 2006. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1007/s10980-006-9041-y>.

VAMOSI, S. M.; HEARD, S. B.; VAMOSI, J. C.; WEBB, C. O. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. **Mol Ecol**, v. 18, n. 4, p. 572–592, 2009.

VAN MEERBEEK, Koenraad; HELSEN, Kenny; HERMY, Martin. Impact of land-use intensity on the conservation of functional and phylogenetic diversity in temperate semi-natural plant communities. **Biodiversity And Conservation**, [s.l.], v. 23, n. 9, p.2259-2272, 21 maio 2014. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-014-0720-8>.

VANDERMEER, John; CARVAJAL, Ricardo. Metapopulation Dynamics and the Quality of the Matrix. **The American Naturalist**, [s.l.], v. 158, n. 3, p.211-220, set. 2001. University of Chicago Press. <http://dx.doi.org/10.1086/321318>.

VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. **The Quarterly review of biology**, v. 85, n. 2, p. 183–206, 2010.

VELLEND, M.; SRIVASTAVA, D. S.; ANDERSON, K. M.; et al. Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. **Oikos**, v. 123, n. 12, p. 1420–1430, 2014.

VICKERY, J.a. et al. The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. **Journal Of Applied Ecology**, [s.l.], v. 38, n. 3, p.647-664, jun. 2001. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00626.x>.

VICKERY, Juliet; ARLETTAZ, Raphaël. The importance of habitat heterogeneity at multiple scales for birds in European agricultural landscapes. **Birds And Habitat**, [s.l.], p.177-204, nov. 2012. Cambridge University Press. <http://dx.doi.org/10.1017/cbo9781139021654.009>.

WEBB, C. Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. **The American naturalist**, v. 156, n. 2, p. 145–155, 2000.

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; MCPEEK, M. A.; DONOGHUE, M. J. Phylogenies and Community Ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 475–505, 2002.

WEBB, Campbell O.; ACKERLY, David D.; KEMBEL, Steven W.. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. **Bioinformatics**, [s.l.], v.

24, n. 18, p.2098-2100, 4 ago. 2008. Oxford University Press (OUP).

<http://dx.doi.org/10.1093/bioinformatics/btn358>.

WEIHER, E.; KEDDY, P. **Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats**. Cambridge University Press, 2004

WETHERED, Robyn; LAWES, Michael J.. Matrix effects on bird assemblages in fragmented Afromontane forests in South Africa. **Biological Conservation**, [s.l.], v. 114, n. 3, p.327-340, dez. 2003. Elsevier BV. [http://dx.doi.org/10.1016/s0006-3207\(03\)00052-1](http://dx.doi.org/10.1016/s0006-3207(03)00052-1).

WIENS, John A.. Central Concepts and Issues of Landscape Ecology. **Applying Landscape Ecology In Biological Conservation**, [s.l.], p.3-21, 2002. Springer New York.
http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4613-0059-5_1.

2 PHYLOGENETIC RESPONSES OF BIRD COMMUNITIES TO LANDSCAPE HETEROGENEITY WITHIN FOREST AND MATRIX EDGES⁷

Bruno F. C. B. Adorno ^{* a}, Fábio M. Barros ^b, Milton Cezar Ribeiro ^b, Vinícius X. Silva ^a, Érica Hasui ^a. ^a Instituto de Ciências da Natureza, Universidade Federal de Alfenas, Alfenas-MG, Brazil, ^b Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro-SP, Brazil.

For correspondence*: brunoadorno.bio@gmail.com

ABSTRACT

The agricultural intensification is one of the major factors related to biodiversity declines worldwide. Therefore, understanding how species are assembled in farmland communities and the landscape characteristics that influence those processes is one of the most important questions in Community Ecology. In order to resolve those questions, studies associated to phylogenetic methods and assembly rules become extremely necessary. In this work, we analyzed how the spatial heterogeneity affects the phylogenetic indexes of diversity and structure of bird communities in interfaces between forest edges and anthropogenic matrices (forest-pasture and forest-eucalyptus) through generalized linear mixed models. Additionally, we compared the phylogenetic indexes among each cover type. We used both traditional phylogenetic indexes as well as those corrected for species richness. We hypothesize that landscape heterogeneity acts as an environmental filter, generating communities with clustered patterns of phylogenetic structure in less heterogeneous landscapes. Our results showed that the phylogenetic diversity varies significantly among cover types. However, it did not occur when we removed the effects associated to species richness, suggesting that all cover types preserve similar levels of evolutionary history. Additionally, our best models showed that the phylogenetic diversity corrected for species richness is best explained by the landscape heterogeneity. Therefore, more heterogeneous landscapes tend to harbor greater phylogenetic diversity of bird communities. Regarding the phylogenetic structure, most communities exhibited random phylogenetic patterns. Moreover, our best models showed that there is a positive relationship between landscape heterogeneity and the phylogenetic structure

⁷ This chapter will be submitted as a manuscript to Ecology and Evolution.

of bird communities, suggesting the effect of an environmental filter. In summary, our work highlights the importance of the landscape heterogeneity in the phylogenetic indexes of diversity and structure of bird communities, reinforcing its incorporation in conservationist studies.

Keywords: Atlantic Forest, landscape homogenization, monoculture, grazing, competition, environmental sorting, evolution.

2.1 INTRODUCTION

The expansion of agricultural frontiers and land use intensification are considered the main causes of biodiversity declines worldwide (SALA et al., 2000; NEWBOLD et al., 2014; JOHNSON et al., 2017). These processes are more threatening in tropical landscapes (LEWIS; EDWARDS; GALBRAITH, 2015), since they have been targets of new farmlands in the last decades (GIBBS et al., 2010). The Brazilian Atlantic Forest, for instance, lost about 80% of its forest cover and almost half of them is under edge effects (RIBEIRO et al., 2009). Previous studies has already reported the negative impacts of edge effects on biological communities showing that it may vary with the degree of contrast between habitat patch and adjacent matrix (RIES et al., 2004; LAURANCE et al., 2007; BENÍTEZ-MALVIDO et al., 2014).

The landscape simplification is another consequence originated by human induced modifications in farmed landscapes (TSCHARNTKE et al., 2012). This process reduces both the compositional (diversity of land uses) and configurational (the spatial arrangement of land uses) heterogeneity (FAHRIG et al., 2010), which negatively affects biodiversity (BENTON; VICKERY; WILSON, 2003). Heterogeneous landscapes provide a variety of habitats that allow the coexistence of species with different ecological requirements (BENNETT; RADFORD; HASLEM, 2006), increasing the spillover between complementary resources (TSCHARNTKE et al., 2012). However, most studies assessing the effects of habitat heterogeneity or adjacent forest matrices on biodiversity have been based on taxonomic indexes (species richness, abundance and composition) (BENTON; VICKERY; WILSON, 2003), providing little information about changes in the phylogenetic relatedness of species (see SANTOS et al., 2010).

Accounting for phylogenetic diversity (i.e., the total evolutionary history shared across species within communities) into conservation programs may reduce the chances of losing unique phenotypic and ecological traits (JETZ et al., 2014), and determine whether the evolutionary relationships among species of an assemblage are related to ecological processes and ecosystem functioning (WEBB et al, 2002; CADOTTE; DINNAGE; TILMAN, 2012). Importantly, phylogenetic indexes could mirror patterns of species coexistence, reflecting mechanisms of niche-based assembly rules or neutral processes (WEBB et al., 2002; CAVENDER-BARES et al 2009), which in turn, may predict whether the phylogenies are clustered, overdispersed, or random (HUBBELL, 2001; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2012; SI et al., 2017).

Previous studies showed that phylogenetic indexes of communities may respond differently to several features of farmed landscapes. Forest fragmentation (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2012), edge density (SANTOS et al., 2010) and landscape simplification (VAN MEERBEEK; HELSEN; HERMY, 2014), for instance, were reported to affect the phylogenetic diversity and structure of communities. However, most of these studies were performed with plants, providing little information about animal taxa. The few studies with animals in farmed landscapes were generally performed with birds (but see CISNEROS; FAGAN; WILLIG, 2014), in which their phylogenetic diversity differed with land uses (PRESCOTT et al., 2015; CHAPMAN et al., 2018; KUSUMA et al., 2018) and among different levels of farming intensity (FRISHKOFF et al., 2014). The phylogenetic structure of bird communities were also reported to be clustered (presence of closely related species) with increasing environmental harshness (FRISHKOFF et al., 2014; GIANUCA et al., 2013; SI et al., 2017), which could be associated to the lack of spatial heterogeneity. However, none of these studies directly evaluated the spatial heterogeneity (either for the compositional or configurational components). Additionally, even with all the information available about forest edges, few studies related to this habitat have attempt to incorporate phylogenetic relationships in their scope.

In this study, we analyzed the effects of landscape compositional heterogeneity on the phylogenetic diversity and structure of bird communities across forest edge-pasture and forest edge-eucalyptus plantation interfaces. We also compared these phylogenetic indexes in different land uses such as forest edges, eucalyptus plantations and pastures. Since landscape heterogeneity is a well known driver of biodiversity (BENTON; VICKERY; WILSON, 2003) and may also filter species regarding their traits (GÁMEZ-VIRUÉS et al., 2015), we expected to find a positive relationship between landscape heterogeneity and phylogenetic diversity. Furthermore, we expected that landscape heterogeneity may act as a phylogenetic environmental filter. Thus, we hypothesized that communities embedded in less heterogeneous landscapes exhibit clustered patterns of phylogenetic structure (closely related species; FIGURE 1A), while communities with overdispersed phylogenies (less related species; FIGURE 1B) are expected to be found in more heterogeneous landscapes.

2.2 MATERIAL AND METHODS

2.2.1 Study Region

We realized our study in a highly disturbed region in the State of São Paulo, Brazil (FIGURE 2). A fraction of the study area is located in two large continuous of Atlantic Forest (Serra da Cantareira and Serra da Mantiqueira) that compose one of the major ecological corridor within Atlantic Forest biodiversity hotspot, the Cantareira-Mantiqueira Corridor (SEMA/SP, 2009). The region is classified as Cwa (ALVARES et al. 2013) by the Köpper's climate classification and the elevation varies between 700-1700 m (OLIVEIRA; FONTES, 2000).

The region was formerly characterized by dense ombrophilous forest which was replaced by crops, pastures, and urban lands throughout the years due to the intense human exploration (MORELLATO, 2000; RIBEIRO et al. 2009). Currently, the region is mainly composed by pastures and eucalyptus plantations with a few areas dedicated for other land uses, such as sugar cane, maze, peach, grape, etc. (MAPBIOMAS, 2017). Also, the forest remnants are mostly dominated by fragments of secondary forest with high levels of disturbance.

2.2.2 Study sites and landscape metrics

We realized our study in 34 sampling sites, in which 32 were interfaces between forest edges and matrices (16 forest-pasture and 16 forest-eucalyptus) and 2 control sites. In our sampling design, no entirely grazed pastures were considered. The eucalyptus plantations were, in general, homogenous with low or no presence of native vegetation. We included control sites in our study to create the regional pool of species which were posterior used to infer phylogenetic relationships. The landscape sites were selected in order to create a gradient of compositional heterogeneity (FAHRIG et al., 2011) which is measured through the diversity of land uses (calculated through the Shannon diversity index for matrix lands; 0.6 to 1.8). We set the landscapes as circular buffers with 1.2 km radius and they were at least 2 km apart from each other to avoid spatial autocorrelation. We choose this landscape size because it should include the home range of most bird populations (SCHOENER, 1968). This landscape size was also the scale with the highest importance to both abundance and richness of birds according to Random Forest Analysis (CUTLER et al., 2007; BRADTER et al., 2013), calculated in previous studies with the same data set (BARROS et al., under review).

We created landscape buffers in the ArcGis software (ESRI, 2011), and categorized the different land uses in 14 classes (FIGURE 2). We made these categorizations using satellite images from the Google Earth Pro Software (accessed from 25th March to 25th June 2016) and then validated in the field. The images were classified at the field scale of 1:4000

with spatial resolution around 1m. Finally, we computed the Shannon diversity index for matrix lands using the Fragstat v.4 software (MCGARIGAL; CUSHMAN; ENE, 2012).

2.2.3 Bird sampling

We sampled bird communities three times, in different days, in the first three hours after sunrise, during two breeding seasons (from Set 2014 to Jan 2015, and then from Oct to Dec 2015) in all the 34 sampling sites – all the sampling was made by FB. Except for control sites (N=2), each sampling site included two pairwise sampling counts, one in the forest edges and other in the adjacent matrices of pastures (N=16) or eucalyptus plantations (N=16), both located around 70-100 m far from the edge. The control sampling points were located within the interior of large patches of continuous forest at least 1 km away from the edge.

We recorded bird communities by 50 m fixed radius point counts method (BIBBY; BURGESS; SIMON, 2002, SUTHERLAND; NEWTON; GREEN, 2004) in each sampling point with the aid of a Nikon Monarch 10 x 40 binocular to register all birds seen or heard during 10 minutes. We also checked the species recorded by a portable audio recorder (Zoom NH4) later in lab. In order to maximize species detections, we also considered every species registered during 30 minutes of irregular transects along 70-100 m trails from the edge to the sampling point. For this last method, we took care to avoid individual double counting between transects and point counts. Lastly, we measured species abundance as the highest values obtained among point counts and transects over the three sampling days.

2.2.4 Bird phylogenetic tree

We considered all the species registered in the 34 landscapes as the regional pool of species. Then, to construct the phylogenetic tree, we used the phylogeny database of bird species built by Jetz et al. (2014), available for download at <http://birdtree.org/>, using the option of Hackett All Species as the source of trees. From the 1000 trees pruned for our full set of species, we created a consensus tree in the Mesquite 2.75 program (MADDISON; MADDISON, 2010).

2.2.5 Phylogenetic metrics

To evaluate the phylogenetic metrics of communities, we used the Picante package (KEMBEL et al., 2010) in R statistical software (R CORE TEAM, 2018). We choose four phylogenetic metrics to represent the phylogenetic diversity and structure of bird communities:

1. Phylogenetic diversity (PD): described as the total sum of phylogenetic history and is measured through the total branch length of a phylogeny representing the species in a community (FAITH, 1992).
2. Standard effect size of PD (SES.PD): PD may be correlated with species richness (SR) (SWENSON et al., 2014). Thus, the effect of SR can be removed by comparing the PD values of the observed communities with that of communities of equal species richness generated by null models draw randomly from the regional species pool.
3. Mean nearest taxon index (MNTD): MNTD is weighted by abundance and represents the average phylogenetic distance between an individual and the most closely related non-conspecific individual (WEBB, 2000; WEBB et al., 2002). High MNTD indexes indicate the co-occurrence of less related species in the communities (phylogenetic evenness), while low levels indicate the co-occurrence of more related species (phylogenetic clustering).
4. MNTD corrected for species richness (SES.MNTD): MNTD may also be correlated with SR. Communities with high values of MNTD than expected for a given SR indicate the co-occurrence of less related species (phylogenetic overdispersion), while low values indicate the co-occurrence of more related ones (phylogenetic clustering).

To determine whether the SES values differed from the community expected by chance, we compared the observed values among individuals to the expected SES values for 999 communities using the independent swap algorithm (GOTELLI, 2000).

We also calculated the phylogenetic signal (BLOMBERG; GARLAND; IVES, 2003) for six bird functional traits in order to assess whether the traits are conserved over the phylogeny (TABLE S1). For this, we used phylogenetically independent contrast analysis in the Phylocom software with the aotf function (WEBB et al., 2008).

2.2.6 Statistical Analysis

To assess whether the phylogenetic diversity indexes differed among forest edges and matrices, we performed paired sample T tests once we measured bird communities twice in each landscape (matrix/forest edge), resulting in pairs of observations (REZENDE; DINIZ-FILHO, 2012). To compare only matrices, we performed simple T tests. The results were

interpreted through the p values ($p < 0.05$ indicates differences between land uses). The statistical analyses were performed in the R Statistical Software (R CORE TEAM, 2018).

To assess whether the phylogenetic metrics are explained by landscape heterogeneity, we translated our hypotheses as generalized linear mixed models (GLMM; BOLKER et al., 2009). To create our models, we treat phylogenetic metrics as response variables and landscapes sites as random effects. Then, we related the phylogenetic metrics with landscape heterogeneity with a Gaussian error distribution (TABLE 2). Lastly, to evaluate our best models, we compared them using Akaike Information Criterion corrected for small samples (AICc). We considered as best models the ones with the lowest AICc values. Models with Δ AICc differences less than two were also considered acceptables. For each model, we also calculated the Akaike weights (range 0 to 1) and those with higher values were considered the most acceptables. Those analysis were performed using the lme4 package in the R statistical software (R CORE TEAM, 2018).

2.3 RESULTS

We recorded 3813 birds from 206 species spanning 48 families across the avian phylogeny. The species richness (SR) differed widely among land uses (Anova, $F=64.94$, $p \ll 0.001$ Figure 3A). Both adjacent matrices (pasture and eucalyptus plantations) exhibited significantly higher SR richness than their respective forest edges. Additionally, pastures exhibited higher SR than eucalyptus plantations, as well as forest-edges adjacent to pastures compared to forest-edges adjacent to eucalyptus plantations.

2.3.1 *Phylogenetic diversity*

We found that PD statistically differed among land uses. Both forest edges of pastures and eucalyptus plantations had higher PD than their respective matrices (pasture, $p = 0,0003$; eucalyptus plantation, $p \ll 0.001$). Moreover, pastures had significantly higher PD than eucalyptus plantations ($p = 0,002$). However, removing the effects associated with species richness (SES.PD), no differences among land uses were found (Anova, $F=0.555$, $p=0.647$, Figure 3B). In addition, our best model showed that SES.PD is best explained by landscape heterogeneity (TABLE 3), which did not occur to PD.

2.3.2 *Phylogenetic structure*

We found that most communities exhibited random patterns of phylogenetic structures (94%) (TABLE S2). Only four communities exhibited non-random phylogenetic structures, one of them with over-dispersed pattern (higher SES.MNTD value) and other three with clustered patterns (lower SES.MNTD values).

We found that SES.MNTD is best explained by landscape heterogeneity (TABLE 3), which did not occur with MNTD. These results suggest that the phylogenetic structure of bird communities gets over-dispersed with increasing landscape heterogeneity.

Since most of our communities had random patterns of community structure, we were not able to precisely infer which clades and traits are being filtered out. However, we observed that entire families were absent in some communities with non random patterns of community structure. The Trochilidae family, for instance, was totally absent in eucalyptus and pasture communities structured by environmental filter (FIGURE 6).

2.4 DISCUSSION

Our findings demonstrated that the phylogenetic diversity (PD) of bird communities differed widely among lands uses, although these differences did not occur to their indexes corrected for species richness (SES.PD). The hypotheses regarding the positive linear relationship between landscape heterogeneity and the standard phylogenetic metrics of diversity (SES.PD) and structure (SES.MNTD) were also validated.

2.4.1 Phylogenetic responses to land uses

The PD of bird communities were significantly higher in forest edges than their respective adjacent matrices of pasture and eucalyptus plantations. Comparing matrices, pastures exhibited significantly higher PD values than eucalyptus plantations. Similarly, higher PD values of bird communities have already been found in forests compared to farmlands (FRISHKOFF et al., 2014; PRESCOTT et al., 2016). In our study, PD and species richness (SR) exhibited very similar responses to land use. Therefore, differences in PD among land uses may be just a reflection of their differences in SR, since they can be correlated (SWENSON et al., 2014).

Removing the effects associated to SR, no significantly SES.PD differences were found, indicating that all land uses conserve similar levels of phylogenetic history. We think that similarities among forest edges and pastures occurs through compensatory dynamics (MATOS et al., 2016; MORANTE-FILHO et al., 2017) which implies that the phylogenetic

impoverishment of forest birds are offsetted by the phylogenetic enrichment of non-forest birds. However, this dynamics does not occur in eucalyptus plantations since their bird communities were just a subset of those communities inhabiting forest edges (nested pattern; WETHERED; LAWES, 2003; JACOBOSKY; MENDONÇA-LIMA; HARTZ, 2016). Except for *Cariama cristata* and *Elaenia flavogaster*, all species recorded in eucalyptus plantations were found in forest edges. Thus, bird communities may exhibit different responses to eucalyptus plantations within the same clades, but without significantly differing the SES.PD values among land uses. A caveat to the possible explanations cited above, as also pointed by Prescott et al. (2016), is that the most sensitive forest species may have already been extirpated due to the historic forest loss and fragmentation. Therefore, only clades with higher plasticity were able to keep representants in continuously changing landscapes, dropping SES.PD of forest birds values over the time.

Although several studies indicated the correlation between phylogenetic diversity indexes and ecosystem functioning (EF) (CAVENDER-BARES et al., 2009; CADOTTE et al., 2009; SRIVASTAVA et al., 2012), few disentangled the effects of SR. Thus, there is an increasing number of studies questioning the strength of phylogenetic diversity indexes as EF predictors (MAZEL et al., 2018). Also, recent studies have pointed to an integrate use of phylogenetic and functional indexes, which could provide a better understanding of the human induced effects on biodiversity (SI et al., 2017; CHAPMAN et al., 2017; MAZEL et al., 2018). In our study, the phylogenetic similarities related to SES.PD in each land use did not indicate similar levels of EF. Barros et al. (under review), using our same dataset, showed that the provision of EF differed widely among cover types, as well as our PD values. Thus, the SES.PD index used here is not a reliable EF predictor.

2.4.2 Phylogenetic responses to landscape heterogeneity

The positive linear relationship between landscape heterogeneity and SES.PD indicates that the representation of different bird lineages becomes greater as landscape heterogeneity increases. Thus, the novelty here is that, besides affect multiple taxonomic and functional (BENTON; VICKERY; WILSON, 2003) facets of bird communities, landscape heterogeneity also affects their phylogenetic diversity despite species richness. As discussed below, these findings suggests that landscape heterogeneity is an important parameter in safeguarding the evolutionary history of bird communities.

We found a positive linear relationship between SES.MNTD and landscape heterogeneity. This finding indicates that the landscape heterogeneity may influence the

phylogenetic structure of bird communities. Thus, higher SES.MNTD values - which indicates phylogenetic overdispersion - are expected to be found in more heterogeneous landscapes. Generally, overdispersed patterns of communities assemblage are associated to competition (CAVENDER-BARES et al., 2009), in which interspecific interactions overcomes abiotic factors in shaping communities. Thus, there is a limit in the coexistence of closely related species, since they experience stronger competition compared to distantly related species (MACARTHUR; LEVINS, 1967). Conversely, the SES.MNTD of our bird communities had a trend to decrease with the reduction of landscape heterogeneity. Thus, bird communities had a tendency to exhibit clustered patterns of phylogenetic structure as the landscape heterogeneity is reduced. This finding is corroborated by previous studies that showed the association between clustered patterns of bird communities with the lack of spatial heterogeneity in coastal and islands habitats (GIANUCA et al., 2013; SI et al., 2017).

We highlight the role of landscape heterogeneity as an environmental filter (GÁMEZ-VIRUÉS, 2015) in which only a subset of species with a particular set of traits are able to coexist in less heterogeneous landscapes. This assumption makes sense, since most of our analysed traits exhibited phylogenetic signal (BLOMBERG; GARLAND; IVES, 2003). As these traits were ecologically relevant from an evolutionary and adaptive point of view (BARNAGAUD et al., 2014), they may be highly determinant in maintain bird lineages in low heterogeneous landscapes. Seeing that the degree of landscape heterogeneity may reflect farming intensity (TSCHARNTKE et al., 2011), our results related to the trend towards environmental filter are also consistent to the simulations made by Frishkoff et al. (2014). These simulations showed that, in farmed landscapes, more evolutionarily distinct species experienced greater extirpation rates compared to less evolutionarily distinct ones. This differences in extirpation rates suggests that, over time, more distinct evolutionarily species will face challenges in maintaining their populations in farmed landscapes (FRISHKOFF et al., 2014), leading to clustered patterns of community structure.

Even with this filtering trend, most communities presented random phylogenetic structures (ses.MNTD values between 0.05 and 0.95). Therefore, bird lineages may be fluctuating in their species richness, but no entire clades are being extirpated to the point of changing the phylogenetic structure of most communities. These results indicate that neutrality may also be operating and obscuring the detection of non random phylogenetic patterns of community assemblage, since both neutral and niche processes can jointly affect local communities (ADLER; HILLERISLAMBERS; LEVINE, 2007; VELLEND et al., 2014). Another possibility is that the opposing mechanisms of niche-based assembly rules

(environmental filter and competition) are canceling each other, creating patterns indistinguishable from those originated by random processes (VAMOSI et al., 2009; CAVENDER-BARES et al., 2009). In addition, these random patterns found in our communities could be also associated to the relatively recent history of landscape modification in the study area, which may not be long enough to promote evolutionarily processes such as in situ speciation and character displacement (CARDILLO; GITTLEMAN; PURVIS, 2008). Thus, species were not able to keep up with landscape modifications and were excluded randomly through the tree of life.

2.5 CONCLUSIONS AND MANAGEMENT IMPLICATIONS

It is well known that spatial heterogeneity affects ecological systems (Wiens, 2002), nevertheless, the agricultural intensification continues reducing it (BENTON; VICKERY; WILSON, 2003). Therefore, understanding the relationships between spatial heterogeneity and biodiversity is quite important in farmed landscapes (TSCHARNTKE et al., 2005; FAHRIG et al., 2011).

Here, we found that the phylogenetic diversity differed widely among land uses, but these differences probably occur due to their differences of species richness. Therefore, we could infer that pastures, eucalyptus plantations and their respective forest edges preserve similar amounts of bird lineages, but do not the exactly ones. These findings suggests that the phylogenetic indexes corrected for species richness are not reliable predictors of ecosystem functions, since the ecosystem functions differed widely among our land uses (BARROS et al., under review). We also found that landscape heterogeneity may act as a phylogenetic environmental filter. According to this, habitats embedded in low heterogeneous landscapes are expected to harbour closely related species (clustered patterns of phylogenetic structure). Conversely, heterogeneous landscapes are expect to exhibit a broader representation of different bird lineages (overdispersed patterns of phylogenetic structure) and higher phylogenetic diversity.

Considering these results, we reinforce that spatial heterogeneity management at landscape scale should be considered whether the conservation of the full spectrum of lineage diversity is in focus. We also recommend studies relating phylogenetic metrics at landscape scale with different taxa, since most of these studies are related to plants and birds.

2.6 ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful for all the help provided by ECOFRAG and LEEC staff in the Universidade Federal de Alfenas and Universidade Estadual Paulista (UNESP), respectively. We are also grateful to CAPES for funding. MCR thanks FAPESP (process #2013/50421-2), CNPq (processes # 312045/2013-1; #312292/2016-3) and PROCAD/CAPES (project # 88881.068425/2014-01) for their financial support.

REFERENCES

ADLER, Peter B.; HILLERISLAMBERS, Janneke; LEVINE, Jonathan M.. A niche for neutrality. **Ecology Letters**, [s.l.], v. 10, n. 2, p.95-104, fev. 2007. Wiley.

<http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00996.x>.

ALVARES, Clayton Alcarde et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, [s.l.], v. 22, n. 6, p.711-728, 1 dez. 2013. Schweizerbart.

<http://dx.doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>.

ARROYO-RODRÍGUEZ, Víctor et al. Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. **Journal Of Ecology**, [s.l.], v. 100, n. 3, p.702-711, 12 jan. 2012.

Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01952.x>.

BARNAGAUD, Jean-yves et al. Ecological traits influence the phylogenetic structure of bird species co-occurrences worldwide. **Ecology Letters**, [s.l.], v. 17, n. 7, p.811-820, 22 abr. 2014. Wiley.

<http://dx.doi.org/10.1111/ele.12285>.

BENÍTEZ-MALVIDO, Julieta et al. Influence of matrix type on tree community assemblages along tropical dry forest edges. **American Journal Of Botany**, [s.l.], v. 101, n. 5, p.820-829, maio 2014. Wiley.

<http://dx.doi.org/10.3732/ajb.1300396>.

BENNETT, Andrew F.; RADFORD, James Q.; HASLEM, Angie. Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. **Biological Conservation**, [s.l.], v. 133, n. 2, p.250-264, nov. 2006. Elsevier BV.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2006.06.008>

BENTON, Tim G.; VICKERY, Juliet A.; WILSON, Jeremy D.. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key?. **Trends In Ecology & Evolution**, [s.l.], v. 18, n. 4, p.182-188, abr. 2003. Elsevier BV. [http://dx.doi.org/10.1016/s0169-5347\(03\)00011-9](http://dx.doi.org/10.1016/s0169-5347(03)00011-9).

BIBBY; BURGESS; SIMON. **Bird census techniques**. 2. ed. London: Academic Press, 2000

BLOMBERG, Simon P.; GARLAND, Theodore; IVES, Anthony R.. TESTING FOR PHYLOGENETIC SIGNAL IN COMPARATIVE DATA: BEHAVIORAL TRAITS ARE MORE LABILE. **Evolution**, [s.l.], v. 57, n. 4, p.717-745, abr. 2003. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x>.

BRADTER, Ute et al. Identifying appropriate spatial scales of predictors in species distribution models with the random forest algorithm. **Methods In Ecology And Evolution**, [s.l.], v. 4, n. 2, p.167-174, 16 out. 2012. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00253.x>.

CADOTTE, Marc W. et al. Using Phylogenetic, Functional and Trait Diversity to Understand Patterns of Plant Community Productivity. **Plos One**, [s.l.], v. 4, n. 5, p.56-95, 27 maio 2009. Public Library of Science (PLoS). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0005695>.

CADOTTE, Marc W.; DINNAGE, Russell; TILMAN, David. Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. **Ecology**, [s.l.], v. 93, n. 8, p.223-233, ago. 2012. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1890/11-0426.1>.

CARDILLO, M.; GITTLEMAN, J. L.; PURVIS, A.. Global patterns in the phylogenetic structure of island mammal assemblages. **Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences**, [s.l.], v. 275, n. 1642, p.1549-1556, 7 jul. 2008. The Royal Society. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2008.0262>.

CAVENDER-BARES, J., KOZAK, K.H., FINE, P.V.A. & Kembel, S.W. (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715.

CHAPMAN, Philip M. et al. Contrasting impacts of land-use change on phylogenetic and functional diversity of tropical forest birds. **Journal Of Applied Ecology**, [s.l.], v. 55, n. 4, p.1604-1614, 16 jan. 2018. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2664.13073>.

CISNEROS, Laura M.; FAGAN, Matthew E.; WILLIG, Michael R.. Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. **Diversity And Distributions**, [s.l.], v. 21, n. 5, p.523-533, 10 nov. 2014. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/ddi.12277>.

CUTLER, D. Richard et al. RANDOM FORESTS FOR CLASSIFICATION IN ECOLOGY. **Ecology**, [s.l.], v. 88, n. 11, p.2783-2792, nov. 2007. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1890/07-0539.1>.

ESRI - Environmental Systems Research Institute (2014). ArcGIS Desktop Help 10.2 Geostatistical Analyst.

FAHRIG, Lenore et al. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. **Ecology Letters**, [s.l.], v. 14, n. 2, p.101-112, 18 nov. 2010. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>

FAITH, Daniel P.. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. **Biological Conservation**, [s.l.], v. 61, n. 1, p.1-10, 1992. Elsevier BV. [http://dx.doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)91201-3](http://dx.doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3).

FRISHKOFF, L. O. et al. Loss of avian phylogenetic diversity in neotropical agricultural systems. **Science**, [s.l.], v. 345, n. 6202, p.1343-1346, 11 set. 2014. American Association for the Advancement of Science (AAAS). <http://dx.doi.org/10.1126/science.1254610>.

GÁMEZ-VIRUÉS, Sagrario et al. Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. **Nature Communications**, [s.l.], v. 6, n. 1, p.327-345, 20 out. 2015. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1038/ncomms9568>.

GIANUCA, Andros Tarouco et al. Habitat filtering influences the phylogenetic structure of avian communities across a coastal gradient in southern Brazil. **Austral Ecology**, [s.l.], v. 39, n. 1, p.29-38, 28 mar. 2013. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/aec.12042>.

GIBBS, H. K. et al. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [s.l.], v. 107, n. 38, p.16732-16737, 31 ago. 2010. Proceedings of the National Academy of Sciences. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0910275107>.

GOTELLI, Nicholas J.. NULL MODEL ANALYSIS OF SPECIES CO-OCCURRENCE PATTERNS. **Ecology**, [s.l.], v. 81, n. 9, p.2606-2621, set. 2000. Wiley. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2606:nmaosc\]2.0.co;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2606:nmaosc]2.0.co;2).

HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton University Press, 2001.

JETZ, Walter et al. Global Distribution and Conservation of Evolutionary Distinctness in Birds. **Current Biology**, [s.l.], v. 24, n. 9, p.919-930, maio 2014. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.011>.

JOHNSON, Christopher N. et al. Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. **Science**, [s.l.], v. 356, n. 6335, p.270-275, 20 abr. 2017. American Association for the Advancement of Science (AAAS). <http://dx.doi.org/10.1126/science.aam9317>.

KEMBEL, S. W. et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, [s.l.], v. 26, n. 11, p.1463-1464, 15 abr. 2010. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>.

KUSUMA, Yayan Wahyu C. et al. Tropical rainforest conversion and land use intensification reduce understorey plant phylogenetic diversity. **Journal Of Applied Ecology**, [s.l.], v. 55, n. 5, p.2216-2226, 7 jul. 2018. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2664.13201>.

L. PATRICIA C. MORELLATO, AND CELIO F. B. HADDAD. "Introduction: The Brazilian Atlantic Forest." *Biotropica*, vol. 32, no. 4b, 2000, pp. 786–792. *JSTOR*, JSTOR, www.jstor.org/stable/2663917.

LAURANCE, W. F. et al. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. **Proceedings Of The National Academy Of Sciences**, [s.l.], v. 103, n. 50, p.19010-19014, 5 dez. 2006. Proceedings of the National Academy of Sciences. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0609048103>.

LEWIS, S. L.; EDWARDS, D. P.; GALBRAITH, D.. Increasing human dominance of tropical forests. **Science**, [s.l.], v. 349, n. 6250, p.827-832, 20 ago. 2015. American Association for the Advancement of Science (AAAS). <http://dx.doi.org/10.1126/science.aaa9932>.

MACARTHUR, ROBERT, AND RICHARD LEVINS. "The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species." *The American Naturalist* 101, no. 921 (1967): 377-85. <http://www.jstor.org/stable/2459090>.

MAZEL, Florent et al. Prioritizing phylogenetic diversity captures functional diversity unreliably. **Nature Communications**, [s.l.], v. 9, n. 1, p.1-9, 23 jul. 2018. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1038/s41467-018-05126-3>.

MCGARIGAL, K., SA CUSHMAN, AND E ENE. 2012. FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following web site: <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>

MORANTE-FILHO, José Carlos et al. Compensatory dynamics maintain bird phylogenetic diversity in fragmented tropical landscapes. **Journal Of Applied Ecology**, [s.l.], v. 55, n. 1, p.256-266, 20 jul. 2017. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2664.12962>.

NEWBOLD, T. et al. A global model of the response of tropical and sub-tropical forest biodiversity to anthropogenic pressures. **Proceedings Of The Royal Society B: Biological**

Sciences, [s.l.], v. 281, n. 1792, p.20141371-20141371, 20 ago. 2014. The Royal Society.
<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.1371>

PRESCOTT, Graham W. et al. Managing Neotropical oil palm expansion to retain phylogenetic diversity. **Journal Of Applied Ecology**, [s.l.], v. 53, n. 1, p.150-158, 14 dez. 2015. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2664.12571>.

REZENDE, Enrico L.; DINIZ-FILHO, José Alexandre F.. Phylogenetic Analyses: Comparing Species to Infer Adaptations and Physiological Mechanisms. **Comprehensive Physiology**, [s.l.], p.639-674, jan. 2012. John Wiley & Sons, Inc.. <http://dx.doi.org/10.1002/cphy.c100079>.

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** p.142:1141-1153.

RIES, Leslie et al. Ecological Responses to Habitat Edges: Mechanisms, Models, and Variability Explained. **Annual Review Of Ecology, Evolution, And Systematics**, [s.l.], v. 35, n. 1, p.491-522, 15 dez. 2004. Annual Reviews.
<http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130148>.

SALA, O. E.. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100 . **Science**, [s.l.], v. 287, n. 5459, p.1770-1774, 10 mar. 2000. American Association for the Advancement of Science (AAAS). <http://dx.doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>.

SANTOS, Bráulio A. et al. Edge-Related Loss of Tree Phylogenetic Diversity in the Severely Fragmented Brazilian Atlantic Forest. **Plos One**, [s.l.], v. 5, n. 9, p.12625-12626, 8 set. 2010. Public Library of Science (PLoS). <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0012625>.

SCHOENER, Thomas W.. Sizes of Feeding Territories among Birds. **Ecology**, [s.l.], v. 49, n. 1, p.123-141, jan. 1968. Wiley. <http://dx.doi.org/10.2307/1933567>.

SI, Xingfeng et al. Functional and phylogenetic structure of island bird communities. **Journal Of Animal Ecology**, [s.l.], v. 86, n. 3, p.532-542, 27 mar. 2017. Wiley.
<http://dx.doi.org/10.1111/1365-2656.12650>.

SRIVASTAVA, Diane S. et al. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. **Ecology Letters**, [s.l.], v. 15, n. 7, p.637-648, 15 maio 2012. Wiley.

<http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01795.x>.

SUTHERLAND; NEWTON; GREEN. **A handbook of techniques**. [s.l]: Oxford, 2004.

MADDISON, W.P. AND MADDISON, D.R. (2011) Mesquite: A Modular System for Evolutionary Analysis. Version 2.75.

SWENSON, Nathan G.. Functional and Phylogenetic Ecology in R. **Use R!**, [s.l.], p.1-201, 2014. Springer New York. <http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4614-9542-0>.

TSCHARNTKE, Teja et al. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. **Biological Reviews**, [s.l.], v. 87, n. 3, p.661-685, 24 jan. 2012. Wiley.

<http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-185x.2011.00216.x>.

VAN MEERBEEK, Koenraad; HELSEN, Kenny; HERMY, Martin. Impact of land-use intensity on the conservation of functional and phylogenetic diversity in temperate semi-natural plant communities. **Biodiversity And Conservation**, [s.l.], v. 23, n. 9, p.2259-2272, 21 maio 2014. Springer Nature. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-014-0720-8>.

VELLEND, Mark et al. Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. **Oikos**, [s.l.], v. 123, n. 12, p.1420-1430, 30 set. 2014. Wiley.

<http://dx.doi.org/10.1111/oik.01493>.

WEBB, Campbell O. et al. Phylogenies and Community Ecology. **Annual Review Of Ecology And Systematics**, [s.l.], v. 33, n. 1, p.475-505, nov. 2002. Annual Reviews.

<http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>.

WEBB, Campbell O.. Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. **The American Naturalist**, [s.l.], v. 156, n. 2, p.145-155, ago. 2000. University of Chicago Press. <http://dx.doi.org/10.1086/303378>.

TABLES

Table 1: Descriptions and data source of bird traits to evaluate the phylogenetic signal.

Functional trait	Subdivision	Description	Reference
<i>Body mass</i>		mean body mass	Wilman <i>et al.</i> (2014)
<i>Forest affinity</i>		probability of the species being found within forest environment	Expert guess
<i>Clutch size</i>		maximum clutch size	del Hoyo <i>et al.</i> (2016)
<i>Diet</i>	Invertebrates	proportion of invertebrates in diet	Wilman <i>et al.</i> (2014) <i>*adapted</i>
	Vertebrates	proportion of vertebrates in diet	
	Fruits	proportion of fruits in diet	
	Néctar	proportion of nectar in diet	
	Seed	proportion of seed in diet	
	Plant	proportion of leaf in diet	
	Waste	proportion of carrion or waste in diet	
<i>Foraging strata</i>	Ground	proportion of ground use	Wilman <i>et al.</i> (2014) <i>*adapted</i>
	Understory	proportion of understory use	
	Canopy	proportion of canopy use	
<i>Social behavior</i>	Alone	probability of the species being observed alone in the field	del Hoyo <i>et al.</i> (2016)

	Pair	probability of the species being observed in pairs in the field	
	Mixed-flocks	probability of the species being observed within mixed species flocks in the field	
	Mono-flocks	probability of the species being observed within mono specific flocks in the field	

Table 2: Fixed and random effects in each model. PM=phylogenetic metrics (ses.PD and ses.MNTD values); L=landscapes sites; H=landscape heterogeneity; CT=cover type; | =conditioned to; ~ =interacting with.

Models	Effects	
	Fixed	Random
Null		PM~1 L
Model 1	PM~H	1 L
Model 2	PM~H+CT	1 L
Model 3	PM~CT	1 L

Table 3: Model selection regarding the standardized values for phylogenetic structure and diversity of bird communities:

Phylogenetic Structure (ses.MNTD)				
	AICc	dAICc	df	weight
Model 1	160.0	0.0	4	0.880
Model 2	165.1	5.2	7	0.066
Null	166.0	6.0	3	0.044
Model 3	169.1	9.1	6	0.001
Phylogenetic diversity (ses.PD)				
	AICc	dAICc	df	weight
Model 1	156.1	0.0	4	0.8483
Null	159.7	3.6	3	0.1370
Model 2	164.5	8.4	7	0.0128
Model 3	168.3	12.2	6	0.0019

FIGURES

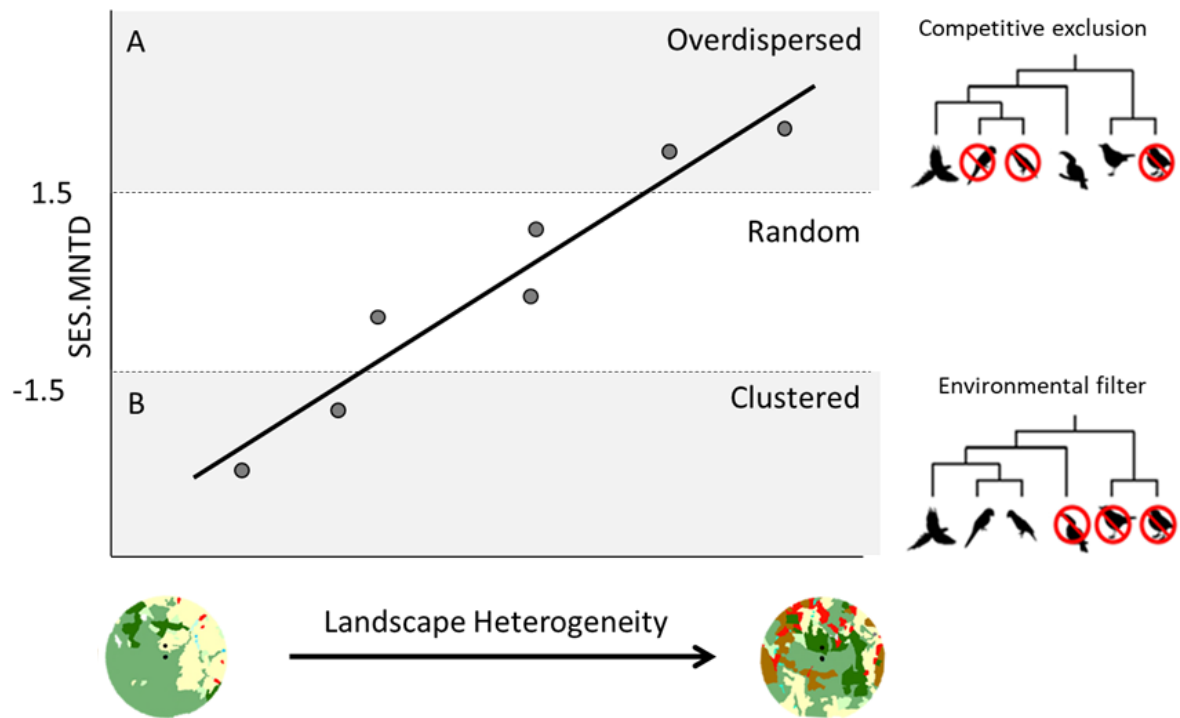


Figure 1: Hypothetical communities under different mechanisms of community assemblage and their predicted patterns of community structure within the context of landscape heterogeneity. In the scenario of competitive exclusion (A), more related species found in communities with higher degrees of landscape heterogeneity are excluded due to the intense competition for resources. Thus, the competitive scenario results in bird communities more overdispersed. In the environmental filter scenario (B), the phylogenetic structure of bird communities is strongly influenced by the landscape heterogeneity. Low levels of landscape heterogeneity may result in an environmental filter and eliminate vulnerable species. Therefore, only species with particular traits will persist in communities embedded in landscapes with low heterogeneity, leading to patterns of phylogenetic clustering. The cladogram on the top represents a hypothetical bird lineage under the competitive exclusion scenario. Conversely, the cladogram on the bottom represents a hypothetical bird lineage under the environmental filter scenario. Bird silhouettes with red circles represents species which were extirpated from the communities. Black dots represents the bird communities along a gradient of landscape heterogeneity. SES.MNTD represents a measure of phylogenetic structure. SES.MNTD values under -1,5 indicates communities with clustered patterns of community structure, while values above 1,5 indicates overdispersed patterns.

SES.MNTD values between -1,5 and 1,5 indicates communities with random patterns of community structure (see more details in Methods).

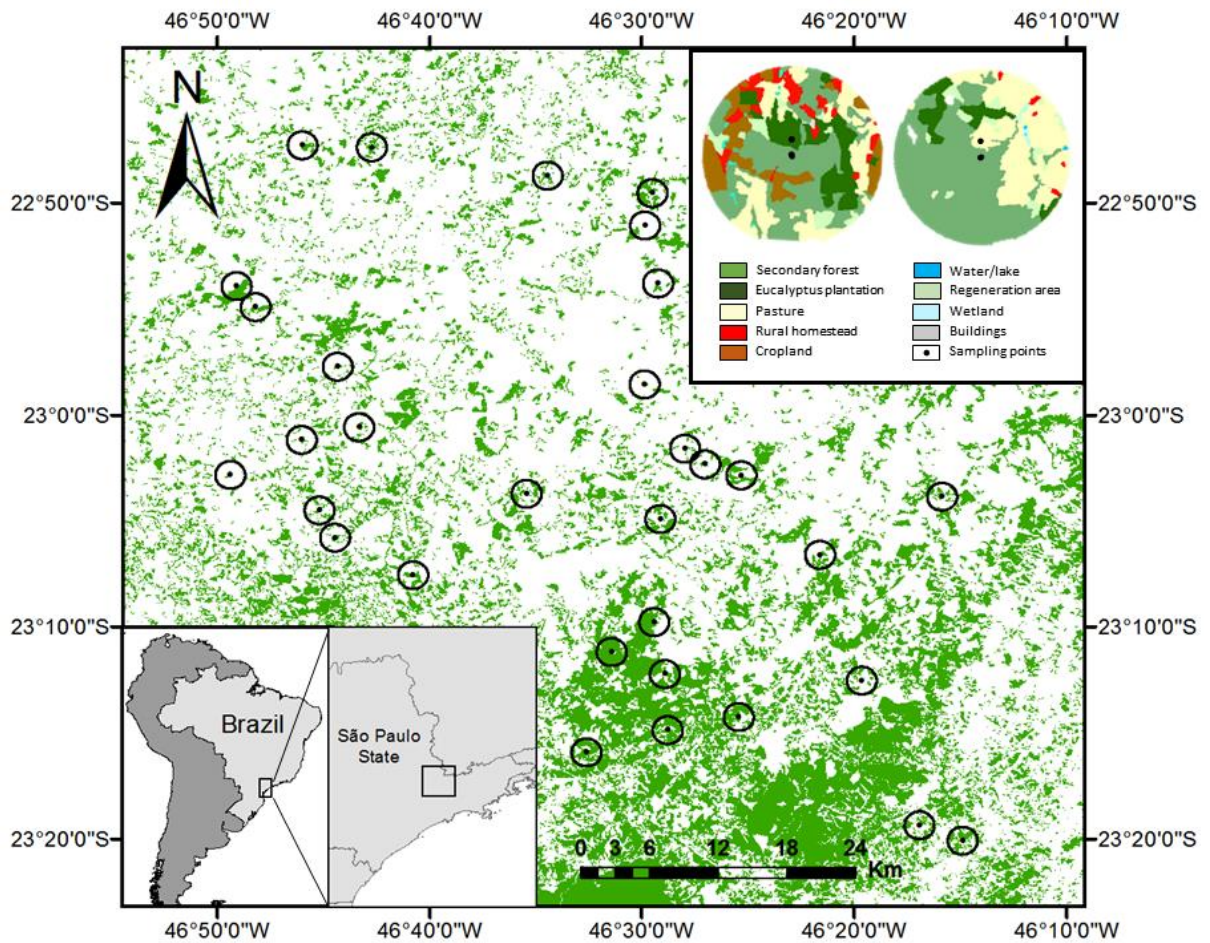


Figure 2: Study region in which are inserted the 34 bird sampling sites (black dots) surrounded by circular landscapes in southeastern Brazil. The green areas represents the native forest cover and the background represents the non-forest matrix. The box in the upper right corner display the spatial design of paired point counts sampled in forest/pasture (right) and forest/eucalyptus (left) in different contexts.

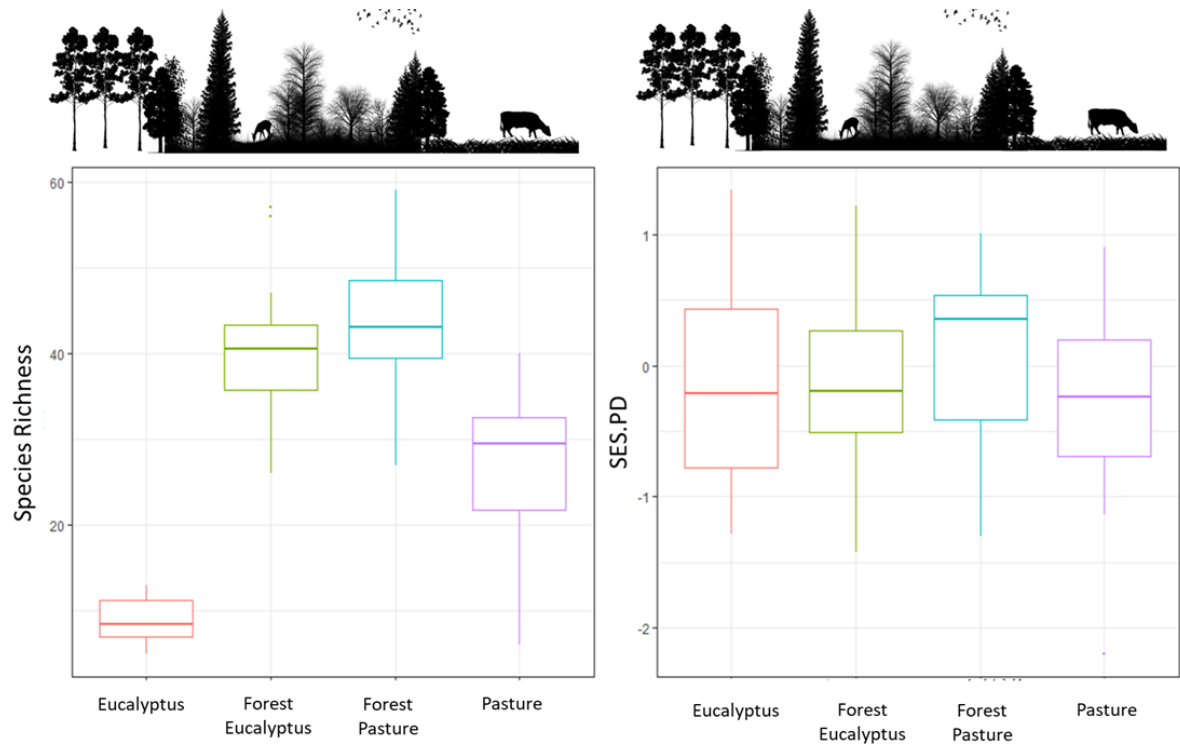


Figure 3: Differences in species richness and standard effect size of phylogenetic diversity (SES.PD) in different cover types of eucalyptus, forest edges adjacent to eucalyptus, forest edges adjacent to pastures, and pastures. Values are shown as mean and standard deviations.

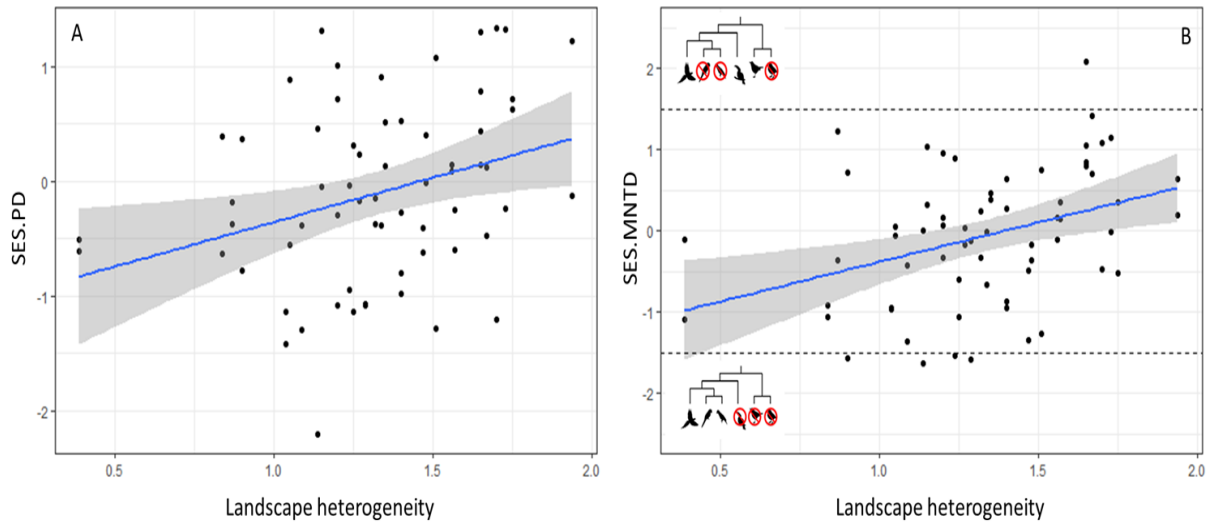


Figure 4: Effects of landscape heterogeneity on the standard effect size of phylogenetic diversity (SES.PD; A) and mean nearest taxon index corrected for species richness (SES.MNTD; B) of bird communities. Black dots represents bird communities. SES.MNTD values above the dashed black lines in panel B indicates bird communities with overdispersed patterns of community structure. Conversely, SES.MNTD values below the dashed black lines in panel B indicates communities with clustered patterns of community structure. The cladograms exhibited in panel B represents the phylogenetic structure of communities outside the dashed lines.

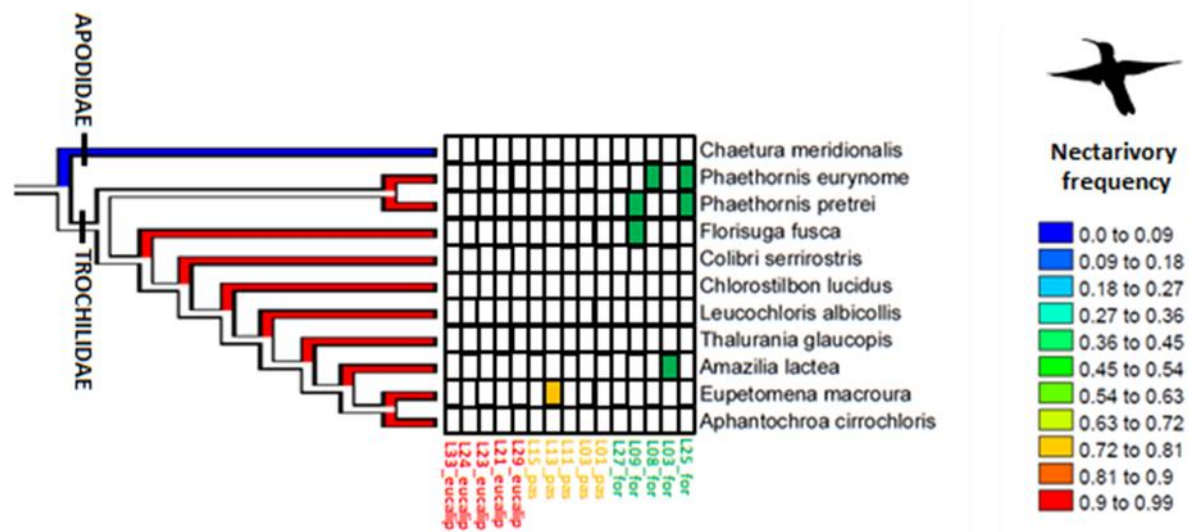


Figure 6: Figure exhibiting the presence or absence of individuals from the Trochilidae family in some landscapes. Filled squares represents the presence of species, while blank squares represents their absence. Green lines represents landscapes with forest cover, yellow lines represents landscapes with pasture, and red lines represents landscapes with eucalyptus. The box in the right side represents the range of nectarivory frequency which are characterized in the figure through the colour of the cladogram branches.