



UFPB

Universidade Federal da Paraíba

Centro de Ciências Exatas e da Natureza

Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas

Tese de Doutorado em Zoologia

**Estruturação das comunidades de pequenos mamíferos não-voadores no
bioma Caatinga: enfoque em metacomunidades, betadiversidade e
filobetadiversidade**

THAIS KUBIK MARTINS

João Pessoa, 05 de junho de 2018

**Estruturação das comunidades de pequenos mamíferos não-voadores no
bioma Caatinga: enfoque em metacomunidades, betadiversidade e
filobetadiversidade**

Thais Kubik Martins

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós- Graduação em Zoologia, do Centro de Ciências Exatas e da Natureza da Universidade Federal da Paraíba, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutora em Ciências Biológicas com ênfase em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Pedro Cordeiro Estrela de Andrade Pinto

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Bráulio Almeida Santos (UFPB)

Prof. Dr. Helder Farias Pereira de Araújo (UFPB)

Prof. Dr. Diego Ástua de Moraes (UFPE)

Prof. Dr. Diógenes Félix da Silva Costa (UEPB)

João Pessoa, 05 de junho de 2018

Catálogo na publicação
Seção de Catalogação e Classificação

M386e Martins, Thais Kubik.

Estruturação das comunidades de pequenos mamíferos não-voadores no bioma Caatinga: enfoque em metacomunidades, betadiversidade e filobetadiversidade / Thais Kubik Martins. - João Pessoa, 2018.
228 f. : il.

Orientação: Pedro Cordeiro Estrela de Andrade Pinto
Cordeiro- Estrela.
Tese (Doutorado) - UFPB/CCEN.

1. aninhamento. 2. agregação filogenética. 3. betadiversidade. 4. Caatinga. 5. dispersão. 6. dispersão filogenética. 7. filobetadiversidade. 8. filtro ambiental. 9. metacomunidade. 10. pequenos mamíferos. 11. STDF. I. Cordeiro- Estrela, Pedro Cordeiro Estrela de Andrade Pinto. II. Título.

UFPB/CCEN

Thais Kubik Martins

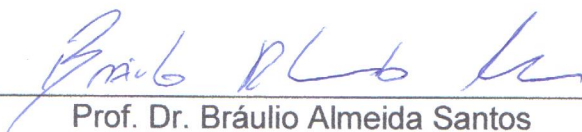
Tese de Doutorado, apresentada a Universidade Federal da Paraíba, como parte das exigências para a obtenção do título de doutora em Ciências Biológicas (área de concentração em Zoologia).

João Pessoa, 05 de junho de 2018.

BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr. Pedro Cordeiro Estrela de Andrade Pinto
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - UFPB
orientador



Prof. Dr. Bráulio Almeida Santos
Programa de Pós- Graduação em Ciências Biológicas - UFPB



Prof. Dr. Helder Farias Pereira de Araújo
Programa de Pós- Graduação em Ciências Biológicas - UFPB



Prof. Dr. Diego Ástua de Moraes
Professor Associado do Departamento de Zoologia da UFPE



Prof. Dr. Diógenes Félix da Silva Costa
Programa de Pós- Graduação em Ecologia e Conservação - UEPB

Agradecimentos

Meus profundos agradecimentos aos grandes amigos e amigas que fizeram parte desta jornada (tese, João Pessoa, ratos e gambás!). Aos que se foram: vocês sempre estarão presentes.

A Pedro, grande mestre, com o qual pude construir este trabalho por meio uma relação de confiança, alegria, seriedade e serenidade. Obrigada pela liberdade na pesquisa e no desenvolvimento de ideias, pelos grandes ensinamentos sobre ciência, ratos, chutneys e vida! Gratidão. Viva Malu e Bia!

Ao professor Alfredo Langguth, que começou a grande jornada mastozoológica pelo Nordeste, e que esta agora segue. Às professoras Cibele Bonvicino, Alzira Almeida e ao professor Paulo d'Andrea, grandes mestres com os quais tive a oportunidade de conhecer o sertão, além de caçar e cariotipar pequenos mamíferos. Aos curadores das coleções mastozoológicas da UFPE e USP, professor Diego Ástua e Mário de Vivo.

A(o)s amig@s do MAME (Laboratório de Mamíferos da UFPB): no Cupuaçu, no Geraldo, nas coletas, na taxidermia ou na coleção, foram sempre boas companhias para o trabalho, luta e vida: Natan (me dá rapé!), Messi (gaivotas columbidae), índia Ramon, Caio (e Corcele Mamuska), Wendy, Xaxis ratazana, Fumis, Fabris, Arturzim, Karla krishna, Hannah, Mayara, Carol (é muita gente!), Tiago, Jean, Patrício, Mônica, Jamila, Kevin. O time MAME não para de crescer!

Aos camaradas, saúde! Chäim (vida), Teo, Peregrino, Ovo, MBS (vai curintia!), Simone, Sos, Allan Cabelera, Boxexis, Tuíra, Mika, Cauê, Iago, MD, Sra. Ardente, João, Joana, Breninho, Fabitcho, Joh, Marina, Katherine (nanae!), Vagner, Luíza, Renata, Giva, Glécio, Lais, Rogério, Varínia: obrigada pela camaradagem, pelas excelentes ideias (vocês são muito criativos!) e por todo apoio e carinho, pelos anos de partilha e troca, entre cafés e cigarros, aqui e acolá: arriba l@s que lucham!

A(o)s amig@s de João Pessoa, Gil, Natália, Carla, Hélio, Renata. As rodentias da Babilônia e do Refúgio: Paty, Melina, Cá- luromys (minha truta!), Camilinha. A Lambervaldo e Gustavo Napister, querido rodentia, saudades sempre. Weber e Maria: obrigada pela co-evolução.

A(o)s funcionários(as) da UFPB, em especial Rita, Marileusa, Josias, Vera, Seu Nenê, pelas boas conversas e dias agradáveis de trabalho na universidade, que também é vocês. A(o)s professores (as) do Departamento, pelos bons ensinamentos e pela força de seguirem tocando suas pesquisas com sabedoria, enfrentando diariamente o caos político e social de nosso país e planeta. Ao CNPq (e seus funcionários), pela bolsa concedida.

Profunda gratidão a Edison e Izolda, meus pais, amo vocês, obrigada pelos trinta e tantos anos de apoio e muito amor. Vovó: amo você.

Dedico esta tese aos que lutam por dias melhores, por um mundo igualitário e ambientalmente justo.

“(...) Assim que começamos a estudar os animais – não apenas em laboratórios e museus, mas nas florestas e nas pradarias, nas estepes e nas montanhas –, percebemos imediatamente que, apesar da magnitude das hostilidades e do extermínio entre as várias espécies, e principalmente entre as várias classes de animais, existe, ao mesmo tempo, a mesma quantidade – ou talvez mais – de apoio, ajuda e defesa mútuos entre animais da mesma espécie ou, pelo menos, da mesma sociedade. A sociabilidade e a luta de todos contra todos são, no mesmo grau, uma lei da Natureza. É claro que seria difícilimo estimar, mesmo que superficialmente, a importância numérica relativa de ambas as séries de fatos. Mas, se nos valermos de uma prova indireta e perguntarmos à Natureza “Quem são os mais aptos: aqueles que vivem em guerra ou aqueles que se apoiam mutuamente?”, vemos de imediato e sem sombra de dúvida que são estes últimos. Os que adquirem hábitos de ajuda mútua têm mais chances de sobreviver e atingem, em suas classes respectivas, o desenvolvimento mais elevado do intelecto e da organização corporal. Considerando os incontáveis fatos que podem ser apresentados para corroborar essa visão, podemos dizer com segurança que tanto a ajuda mútua quanto a luta de todos contra todos são uma lei da vida animal: mas, enquanto fator de evolução, a primeira tem provavelmente uma importância muito maior, na medida em que favorece o desenvolvimento de hábitos e características que asseguram a manutenção e a evolução da espécie, além de maior bem-estar e melhor qualidade de vida para o indivíduo com menor dispêndio de energia. (...) ”

(Piotr Alexeyevich Kropotkin - Пётр Алексеевич Кропоткин)

(1902) Ajuda Mútua: um fator de evolução

RESUMO

Os fatores responsáveis pela estruturação e regionalização das comunidades biológicas nos ecossistemas podem ser de natureza intrínseca (características ecológicas e evolutivas das espécies, competição interespecífica) e/ ou extrínseca (clima). Há paradigmas na ecologia de comunidades que relacionam processos como a dispersão, a disponibilidade de recursos, a seleção do habitat (filtros ambientais e efeitos vicariantes), a interação entre espécies e o efeito da neutralidade. Nesta tese, buscou-se quantificar as partes relativas de alguns destes processos e testou-se hipóteses relacionadas ao bioma Caatinga e à sua comunidade de pequenos mamíferos não voadores, investigadas a luz de diferentes arcabouços teóricos. O gradiente de quantidade de chuvas na Caatinga pode gerar um filtro ambiental em que somente espécies tolerantes à seca possam colonizar e ocupar áreas com deficit hídrico. Este gradiente ambiental entre áreas secas e úmidas pode ocorrer devido o efeito dos brejos de altitude. Além disso, as diferenças fitofisionômicas e geomorfológicas das ecorregiões podem ser determinantes na regionalização das comunidades de pequenos mamíferos. Contudo, a competição entre espécies em um ambiente de imprevisibilidade de chuvas pode favorecer espécies generalistas, e a estruturação das comunidades, consequentemente, pode se dar de forma estocástica. Por fim, a distância geográfica entre comunidades e a possível influência da fonte de espécies advinda de adjacentes biomas podem ser determinantes da estruturação. Para investigar estas hipóteses, verificamos o efeito das variáveis ambientais mais idiossincráticas ao bioma, como a variação na temperatura, na precipitação e na umidade, além do efeito das ecorregiões, da altitude e da distância geográfica, sobre: (1) a estrutura das metacomunidades, (2) a dissimilaridade composicional (betadiversidade), (3) a dissimilaridade evolutiva (filobetadiversidade) das comunidades e (4) o grau de agregação filogenética das comunidades. Estas questões são abordadas inicialmente na revisão bibliográfica, Capítulo 1. Com um banco de dados advindo de coletas de campo, acesso ao material de coleções zoológicas e às referências bibliográficas, foi possível avaliar estas hipóteses em diferentes escalas espaciais (município, célula de 1° e ecorregiões) e em dois níveis taxonômicos (gênero e espécie). A estrutura e o grau de heterogeneidade das e entre as comunidades de pequenos mamíferos da Caatinga foram abordadas através da betadiversidade (índices de Sorensen e Simpson), de sua autocorrelação espacial e dos padrões da matriz de ocorrência de espécies e localidades, no Capítulo 2. O padrão da metacomunidade é aninhado e apresenta sobreposição dos limites da distribuição geográfica de suas espécies, corroborando a hipótese de um gradiente ambiental. Foram detectadas regiões de insubstituibilidade na Chapada Diamantina, no Planalto do Borborema e nas bordas do bioma, além

de uma elevada dissimilaridade composicional (e evolutiva; Capítulo 3) das comunidades das Dunas do São Francisco com relação às demais ecorregiões. No Capítulo 3 é constatado que a dissimilaridade evolutiva (filobetadiversidade) entre comunidades não foi determinada pela distância geográfica e pelas variáveis ambientais. Contudo, a dissimilaridade composicional (índice de Simpson e de Sorensen) respondeu ao efeito da distância geográfica, do índice da sazonalidade da umidade e da amplitude anual da temperatura. Observam-se diferentes amplitudes dos valores destas variáveis ambientais entre as comunidades de pequenos mamíferos de áreas ao norte do bioma, nas Depressões Sertanejas e ao sul da Caatinga (*e.g.*, na Chapada Diamantina). Além disso, há agregação filogenética em áreas da Chapada Diamantina e do Planalto do Borborema, além de dispersão filogenética em áreas no sul da Chapada do Araripe e nos brejos de altitude do sudoeste do Planalto do Borborema. Entre brejos de altitude há dispersão e agregação filogenéticas, além de estes dois fenômenos ocorrerem em uma mesma célula (agregação, quando analisados somente os brejos de altitude, e dispersão, para o conjunto total de localidades/ espécies da célula). Diversos processos co-ocorrem no bioma, com o efeito das variáveis ambientais e da distância geográfica sendo determinantes da dissimilaridade composicional e que, juntamente com o padrão de aninhamento das metacomunidades, corrobora as hipóteses de filtro ambiental e do efeito da dispersão limitante/ efeito do fornecimento de espécies pelos biomas adjacentes. Com relação ao grau de agregação e dispersão filogenético, este último pode estar relacionado à hipótese de competição das espécies: a dispersão filogenética em áreas mais secas do bioma. Já a agregação filogenética ocorreu em regiões com maior estabilidade climática, agrupando maior número de sigmodontíneos, grupo taxonômico com pouca adaptação e tolerância à seca. Apesar do baixo grau de especialização dessas espécies (*i.e.* a ausência de uma metacomunidade Clementsiana), há espécies raras e únicas (índice de Simpson > 0), indicando a biodiversidade e os processos ecológicos que devem ser conservados na Caatinga.

Palavras-Chave: Aninhamento, agregação filogenética, betadiversidade, Caatinga, dispersão, dispersão filogenética, filobetadiversidade, filtro ambiental, metacomunidade, pequenos mamíferos, STDF

ABSTRACT

The responsible factors of the structure and the regionalization of biological communities on ecosystems can be of intrinsic (ecological and evolutive traits of species, interespecific competition) and/ or extrinsic nature (climate). There are paradigms on community ecology that relate processes such as the dispersion, the resource availability and the habitat selection (environmental filters and vicariant effects), the species interaction and the neutrality effect. It is possible measure the relative parts of these processes and to propose a set of hypotheses for the Caatinga biome and the non-volant small mammal communities which can be investigated of the light of differing theoretical frameworks. The rainfall gradient on the Caatinga create an environmental filter on which only dry tolerant species may colonize and occupy areas with rainfall deficit. This environmental gradient between dry and mesica areas may occur due to the effects of the “brejos de altitude”. Moreover, the phytophysiognomic and geomorphological differences of the ecoregions may be determinants of the regionalization of the small mammal communities. However the interespecific competition on an unpredictable environment may benefit the generalist species and the community structure may occur of stochastic way. Finally, the geographic distance between the communities and the possible influence of species source coming from adjacent biomes may be determinants of the structure. For investigate these hypotheses, we verified the effects of the most idiosyncratic environmental variables of the biome like the temperature, rainfall and moisture variations, in addition to the effect of ecoregions, the altitudinal and the geographic distance across (1) the metacommunity structure, (2) the compositional (betadiversity) and (3) the evolutionary (phylobetadiversity) dissimilarities of the communities and (4) the degree of phylogenetic clustering of the communities. These issues are addressed on the bibliographic review, on the Chapter 1. With a database resulting of field collections, zoological collections and bibliographic references, it was possible assess these hypotheses at different spatial scales (municipality, 1° grid cell and ecoregions) and for two taxonomic levels (genus and species). The structure and the heterogeneity degree of small mammal communities were addressed through the betadiversity (Simpson and Sorensen indexes), its spatial autocorrelation and the patterns in the site-by-species matrix, on the Chapter 2. The metacommunity patterns are nested with positive boundary clumping of the limits of geographic distribution, indicating the possibility of an environmental gradient and excluding the hypothesis of the clementsian metacommunities generated by ecoregions. It was detected irreplaceable regions on the Chapada Diamantina, the Planalto do Borborema and on the edges of the biome, in addition to a high compositional dissimilarity (and evolutionary dissimilarity; Chapter 3) of the communities of

the Dunas do São Francisco in relation to the other ecoregions. On the Chapter 3, it was found that the phylobetadiversity (Phylosor index) between the communities was not determined by the geographic distance and the environmental variables. However, the compositional dissimilarity (Simpson and Sorensen indexes) responded to the geographic distance, the seasonality of moisture index seasonality and annual temperature range. It was possible to observe different value ranges of these environmental variables between the small mammal communities of the north of biome, the Sertaneja Depressions and on the southern areas of Caatinga (*e.g.*, on the Chapada Diamantina). Moreover, there is phylogenetic clustering on areas of the Chapada Diamantina and the Planalto do Borborema, in addition to the phylogenetic clustering on southern areas of the Chapada do Araripe and on the south- west “brejos de altitude” of the Planalto do Borborema. There is phylogenetic clustering and evenness occurring on the brejos de altitude, in addition to the occurrence of these two phenomena at the same grid cell (clustering, when analyzed only the brejos de altitude and evenness, when analyzed the total localities/ species of grid cell). A number of processes co-occur on the biome, with the effect of environmental variables and geographic distance determining the compositional dissimilarity, which together the nested pattern of metacommunities, it is in agree with the hypotheses of environmental filter and the limitation of the dispersion/ effect of the source of species of adjacent biomes. Regarding the degree of phylogenetic clustering / evenness, these may be according to the species competition hypothesis (phylogenetic evenness on the driest localities of the bioma). The phylogenetic clustering occurred on regions with high climatic stability, aggregating a higher number of Sigmodontinae species, a taxonomic group with low adaptation and tolerance to the dry conditions. Despite the low specialization degree of these species (*i.e.* the absence of a Clementsian metacommunity), there is rare and unique species (Simpson index>0), indicating the biodiversity and ecological processes that must be retained on the Caatinga.

Keywords: Caatinga, betadiversity, dispersion, environmental filter, metacommunity, nestedness, phylobetadiversity, phylogenetic clustering, phylogenetic evenness, small mammals, STDF

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

- Figura 1:** Regionalização dos três regimes de chuva anuais no Nordeste brasileiro (Modificada de Andrade- Lima, 1981).....19
- Figura 2:** Isoietas anuais, indicando a quantidade de chuvas ao longo do Nordeste brasileiro (Modificada de Andrade- Lima, 1981).....20
- Figura 3:** Delimitação do bioma Caatinga segundo Velloso et al. (2002), com a proposta de oito ecorregiões (A: Complexo Campo Maior, que foi retirada do bioma Caatinga segundo a proposta de Silva et al. 2017; B: Complexo Ibiapaba Araripe; C: Depressão Sertaneja Setentrional; D: Depressão Sertaneja Meridional; E: Planalto do Borborema; F: Raso da Catarina; G: Dunas do São Francisco; H: Chapada Diamantina).....22
- Figura 4:** Paradigmas de estruturação das comunidades levando em consideração a heterogeneidade do habitat e a taxa de dispersão dos indivíduos (Modificada de Wang et al., 2013).....27
- Figura 5:** Espécies de palmeiras que ocorrem em ilhas com diferentes tipos de floresta (úmida, em azul e seca, em vermelho) (a). Relações evolutivas e ecológicas entre as espécies e principais processos estruturadores das comunidades (b) (Modificada de Graham e Fine, 2008).....35

Capítulo 2

- Figure 1:** The kernel density estimation of sampling localities with a bandwidth of 50km, the municipalities, the grid cells and ecoregions on the Caatinga biome, Brazil. The grid cells contoured in red indicate the Simpson index > 070
- Figure 2:** Autocorrelogram for five (a) and 10 (b) distance classes for the total pool of municipalities and for five distance classes of SETENTRIONAL (c) and MERIDIONAL (d) ecoregions.....72
- Figure 3:** Nested pattern of metacommunity on the municipality scale. The colours match to the ecoregions of Figure 1.....75
- Figure 4:** Nested pattern of metacommunity on the grid cell scale.....76
- Figure 5:** Nested pattern of metacommunity for the grid cell scale partitioned for ecoregions. The colours match to the ecoregions of Figure 1.....77

Capítulo 3

Figura 1: Delimitação do bioma Caatinga seguindo Velloso et al. (2002), com os municípios, células e ecorregiões (A: Complexo Campo Maior; B: Complexo Ibiapaba Araripe; C: Depressão Sertaneja Setentrional; D: Depressão Sertaneja Meridional; E: Planalto do Borborema; F: Raso da Catarina; G: Dunas do São Francisco; H: Chapada Diamantina).....	111
Figura 2: Árvore filogenética (<i>supertree</i>), em milhões de anos (m.a.), dos gêneros presentes no <i>pool</i> total de espécies do banco de dados total, com tempos de divergência entre clados na tabela correspondente (Tabela 1).....	113
Figura 3: Árvore filogenética (<i>supertree</i>), em milhões de anos (m.a.), das espécies presentes no <i>pool</i> total de espécies do banco de dados total, com tempos de divergência entre clados na tabela correspondente (Tabela 1).....	114
Figura 4: Células da Caatinga com significância para agregação (Para banco total de dados: células 47 e 56, índice MNTD no nível gênero; células 73 e 93, índice MNTD no nível espécie; Apenas para brejos: célula 57, índice MNTD, no nível gênero) e dispersão (Para o banco total de dados: células 44 e 57, índice MNTD no nível gênero, célula 64, índice MNTD no nível espécie e célula 53, índice MPD no nível gênero; Apenas para brejos: célula 45, índice MNTD, no nível gênero) filogenéticas.....	121
Figura 5a: Árvore filogenética no nível de gênero e célula de 1° (célula 47), com agregação filogenética. Os círculos pretos são os gêneros presentes nesta célula.....	122
Figura 5b: Árvore filogenética no nível de gênero e célula de 1° (célula 56), com agregação filogenética. Os círculos pretos são os gêneros presentes nesta célula.....	123
Figura 5c: Árvore filogenética no nível de gênero e célula de 1° (célula 73), com agregação filogenética. Os círculos pretos são os gêneros presentes nesta célula.....	123
Figura 5d: Árvore filogenética no nível de gênero e célula de 1° (célula 93), com agregação filogenética. Os círculos pretos são os gêneros presentes nesta célula.....	124
Figura 6a: Árvore filogenética no nível de gênero e célula de 1° (célula 44), com dispersão filogenética. Os círculos pretos são os gêneros presentes nesta célula.....	125
Figura 6b: Árvore filogenética no nível de gênero e célula de 1° (célula 57), com dispersão filogenética. Os círculos pretos são os gêneros presentes nesta célula.....	125
Figura 6c: Árvore filogenética no nível de gênero e célula de 1° (célula 53), com dispersão filogenética. Os círculos pretos são os gêneros presentes nesta célula.....	126

Figura 6d: Árvore filogenética no nível de espécie e célula de 1° (célula 64), com dispersão filogenética. Os círculos pretos são as espécies presentes nesta célula.....	126
Figura 7: Árvore filogenética no nível de gênero e célula de 1° (célula 57), somente para brejos de altitude, com agregação filogenética. Os círculos pretos são os gêneros presentes nesta célula....	127
Figura 8: Árvore filogenética no nível de gênero e município para a ecorregião do Planalto do Borborema, com dispersão filogenética. Os círculos pretos são os gêneros presentes nesta ecorregião.....	128

LISTA DE TABELAS

Capítulo 2

Table 1: Hypotheses of metacommunity and spatial betadiversity patterns on Caatinga considering different causal relations with habitat and climate.....	66
Table 2: Multiple- site metric of turnover, nestedness and Sorensen index of the ecorregions.....	73
Table 3: The values and their statistical significance of EMS (coherence, turnover and boundary clumping) on municipalities and 1° grid cells.....	74

Capítulo 3

Tabela 1. Tempos de divergência entre clados (gêneros e espécies), em milhares de anos, e as respectivas referências bibliográficas consultadas.....	115
Tabela 2.1. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala gênero e município: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos.....	130
Tabela 2.2. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala gênero e município: significância das variáveis dos modelos.....	130
Tabela 2.3. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala gênero e município: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos.....	130
Tabela 2.4. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala gênero e célula de 1°: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos.....	131
Tabela 2.5. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala gênero e célula de 1°: significância das variáveis dos modelos.....	131
Tabela 2.6. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala gênero e célula de 1°: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos.....	131
Tabela 2.7. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala espécie e município: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos.....	132
Tabela 2.8. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala espécie e município: significância das variáveis dos modelos.....	132

Tabela 2.9. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala espécie e município: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos.....	132
Tabela 2.10. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala espécie e célula de 1º: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos.....	133
Tabela 2.11. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala espécie e célula de 1º: significância das variáveis dos modelos.....	133
Tabela 2.12. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala espécie e célula de 1º: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos.....	133
Tabela 2.13. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala gênero e município: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos.....	134
Tabela 2.14. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala gênero e município: significância das variáveis dos modelos.....	134
Tabela 2.15. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala gênero e município: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos.....	134
Tabela 2.16. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala gênero e célula de 1º: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos.....	135
Tabela 2.17. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala gênero e célula de 1º: significância das variáveis dos modelos.....	135
Tabela 2.18. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala gênero e célula de 1º: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos.....	135
Tabela 2.19. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala espécie e município: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos.....	136
Tabela 2.20. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala espécie e município: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos.....	136
Tabela 2.21. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala espécie e município: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos.....	136

Tabela 2.22. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala espécie e célula de 1°: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos.....	137
Tabela 2.23. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala espécie e célula de 1°: significância das variáveis dos modelos.....	137
Tabela 2.24. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala espécie e célula de 1°: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos.....	137

SUMÁRIO

Capítulo 1: Arcabouço teórico sobre metacomunidades, betadiversidade e filobetadiversidade.....19

1. Introdução.....	19
1.1. Problemática principal sobre pequenos mamíferos e Caatinga.....	19
1.2. Comunidades biológicas.....	22
1.3. Definição de metacomunidades e estruturação das comunidades ao longo do espaço.....	25
1.3.1. Elementos da estrutura de metacomunidades.....	28
1.4. Betadiversidade.....	31
1.5. Filobetadiversidade.....	33
1.5.1. Métricas de filobetadiversidade.....	36
1.6. Modelos nulos.....	38
1.7. Beta e filobetadiversidade em um contexto espacial.....	39
1.8. Modelos de distribuição de espécies.....	41
1.9. Caatinga.....	43
1.9.1. Ecorregiões da Caatinga.....	44
1.9.2. Brejos de altitude.....	45
1.10. Pequenos mamíferos da Caatinga.....	45
1.11. Hipóteses e premissas.....	48
1.12. Referências bibliográficas.....	52

Capítulo 2: Metacommunity structure and betadiversity patterns:regionalization of the non-volant small mammals in the Caatinga biome.....60

Abstract.....	60
Introduction.....	62
Methods.....	65
Results.....	70
Discussion.....	78
Acknowledgements.....	82
Bibliographic References.....	83
APPENDIX.....	89

Capítulo 3: Regionalização de pequenos mamíferos da Caatinga: processos ecológicos e históricos.....102

3.1. Introdução.....102

3.1.1. Regionalização da Caatinga.....104

3.1.2. Pequenos mamíferos da Caatinga.....105

3.1.3. Hipóteses.....106

3.2. Material e Métodos.....110

3.2.1. Área de estudo.....110

3.2.2. Variáveis ambientais.....112

3.2.3. Pequenos mamíferos e árvores filogenéticas.....113

3.2.4. Agregação / Dispersão filogenéticas.....117

3.2.5. Betadiversidade e Filobetadiversidade.....118

3.2.6. Modelos de dissimilaridade generalizados.....119

3.3. Resultados.....121

3.3.1. Agregação/ dispersão filogenéticas do conjunto total de dados.....121

3.3.2. Agregação/ dispersão filogenéticas dos brejos de altitude.....127

3.3.3. Agregação/ dispersão filogenéticas das ecorregiões.....128

3.3.4. Filobetadiversidade entre ecorregiões.....129

3.3.5. Modelos de dissimilaridade para betadiversidade (índice de Sorensen e índice de Simpson) e filobetadiversidade.....129

3.4. Discussão.....140

3.4.1. Agregação e dispersão filogenéticas.....140

3.4.2. Filobetadiversidade entre ecorregiões.....141

3.4.3. Modelos de dissimilaridade.....141

3.4.4. Discussão geral dos resultados de metacomunidades, betadiversidade e filobetadiversidade, e agregação filogenética.....144

3.5. Referências Bibliográficas.....146

3.6. Apêndices.....152

4. Conclusões Finais.....221

4.1. Metodologias complementares para o estudo de comunidades biológicas.....221

4.2. Conservação de áreas da Caatinga considerando as comunidades de pequenos mamíferos.....223

4.3. Avanços na taxonomia e efeitos nas estratégias de conservação.....	224
4.4. Referências Bibliográficas.....	226

Capítulo 1: Arcabouço teórico sobre metacomunidades, betadiversidade e filobetadiversidade

1. Introdução

1.1. Problemática principal sobre pequenos mamíferos e Caatinga

A Caatinga é caracterizada como uma floresta tropical sazonal seca (STDFW: *seasonal tropical dry forest* e *woodlands*; de Queiroz et al., 2017), de mais baixo dossel e menor área basal com relação às florestas tropicais úmidas, e com menos de 600 mm de precipitação anual em grande parte de sua extensão territorial (Pennington et al., 2000; Prado et al., 2000). Esse tipo de floresta ocorre em áreas marcadas por prolongados períodos de seca, que duram cerca de cinco a seis meses, podendo se estender, em algumas regiões, por 18 meses ou mais. Constata-se para o bioma uma elevada heterogeneidade da quantidade de chuvas e dos períodos de chuva anuais, conforme Andrade- Lima (1981) (Figuras 1 e 2).

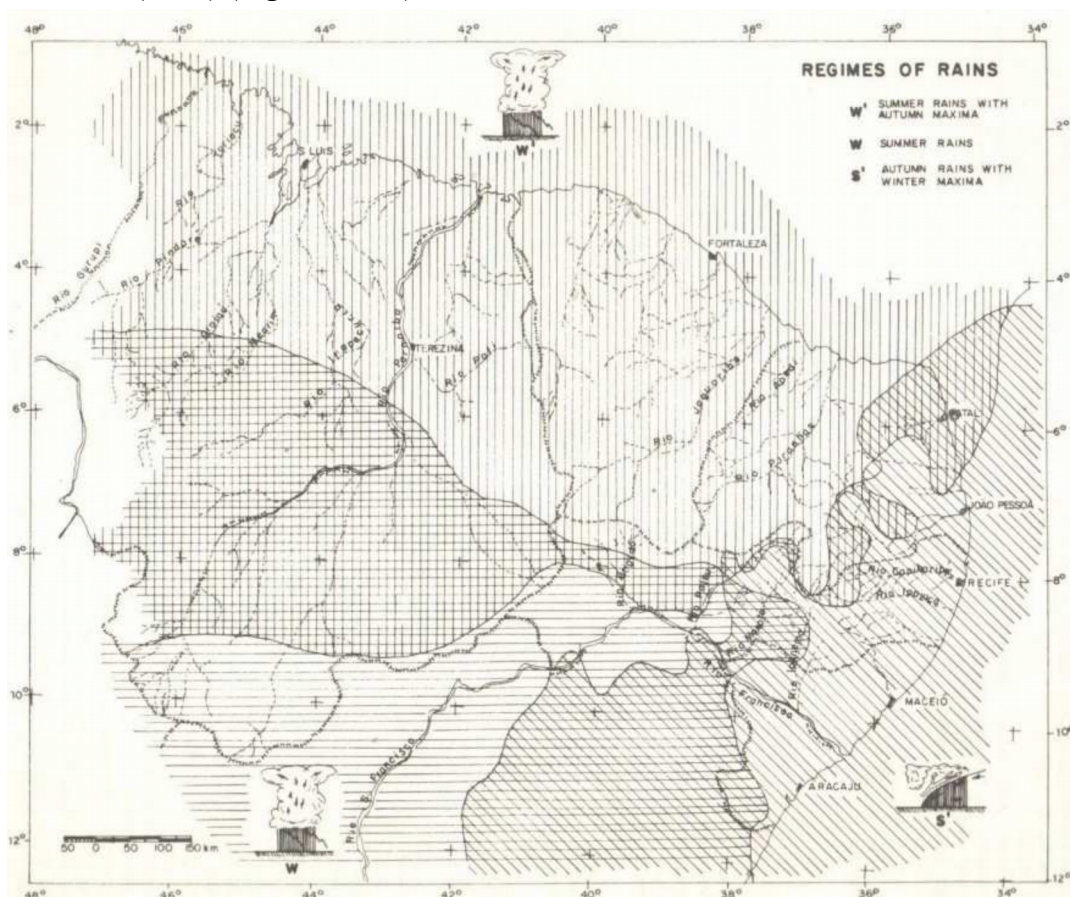


Figura 1: Regionalização dos três regimes de chuva anuais no Nordeste brasileiro (Modificada de Andrade- Lima, 1981).

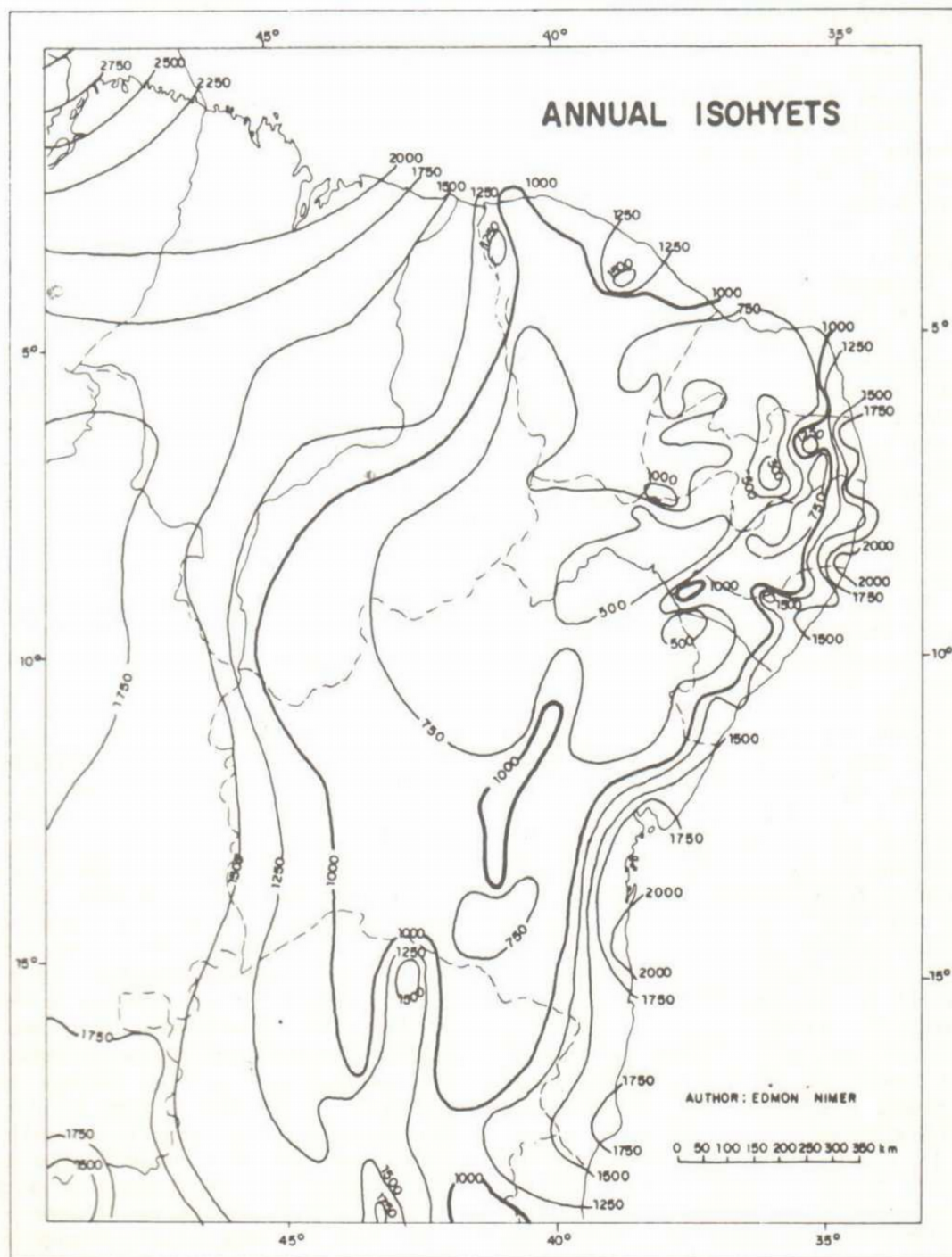


Figura 2: Isoietas anuais, indicando a quantidade de chuvas ao longo do Nordeste brasileiro (Modificada de Andrade- Lima, 1981).

O fenômeno da seca não se dá apenas pela baixa escassez de chuvas, mas pela sua extensão regional e período de tempo, que pode ser predita a partir do comportamento das massas de ar que atingem a região (Nimer, 1989). Sendo assim, é uma região marcada pela instabilidade climática, que pode gerar padrões de distribuição de espécies pouco claros devido a ação da estocasticidade e não somente por fenômenos determinísticos (Jansson e Dynesius, 2002).

Em um clima caracterizado por elevada evapotranspiração e escassez hídrica (Sampaio et al., 2010), uma das grandes ameaças a essa vegetação tem sido a desertificação (Santana, 2007). A suscetibilidade à desertificação se dá tanto pelas condições climáticas do local (*e.g.* seu índice de aridez) como também às práticas de degradação ambiental postas na área. É, portanto, uma região de ameaças à biodiversidade, especialmente pela sua caracterização histórica como de baixa biodiversidade e assim, de menor preocupação de conservacionistas. Há consenso entre os cientistas de que a Caatinga é um bioma negligenciado, especialmente quanto à conservação de sua diversidade (Velloso et al., 2002; Portillo- Quintero e Sanchez- Azofeifa, 2010; Santos et al., 2011; Guedes et al., 2014).

Considerando-se a vulnerabilidade do bioma à desertificação e às ameaças impostas pelo processo de expansão do agronegócio (agropecuária e agricultura), especialmente pela grande fertilidade dos solos do bioma (Prado, 2000), é urgente propor medidas de conservação que garantam a manutenção dos padrões e processos determinantes da composição e diferenciação das comunidades biológicas e da sua diversidade/ heterogeneidade filogenéticas.

A instabilidade climática e a heterogeneidade fitofisionômica da Caatinga também dificultam enquadrá-la em um esquema de regionalização. A Caatinga já foi reconhecida como bioma, província, domínio e ecorregião (de Queiroz et al., 2017). Até a década de 80, a composição florística da Caatinga era considerada como um subconjunto de plantas da Mata Atlântica, adaptadas as condições de escassez hídrica (de Queiroz et al., 2017). Além disso, há um antigo debate sobre a formação vegetacional da Caatinga ser uma vegetação aberta ou florestal, ou mesmo uma floresta aberta (Andrade-Lima, 1981) e se esta formação aberta se deve aos efeitos antrópicos ao longo dos séculos.

A heterogeneidade vegetacional da Caatinga foi regionalizada em um esquema de ecorregiões (Velloso et al., 2002; Figura 3), que podem corresponder a diferentes padrões e processos históricos e ecológicos predominantes no bioma. A partir deste esquema de regionalização, pode-se verificar o efeito de fatores climáticos, vegetacionais e geomorfológicos na estruturação das comunidades biológicas.

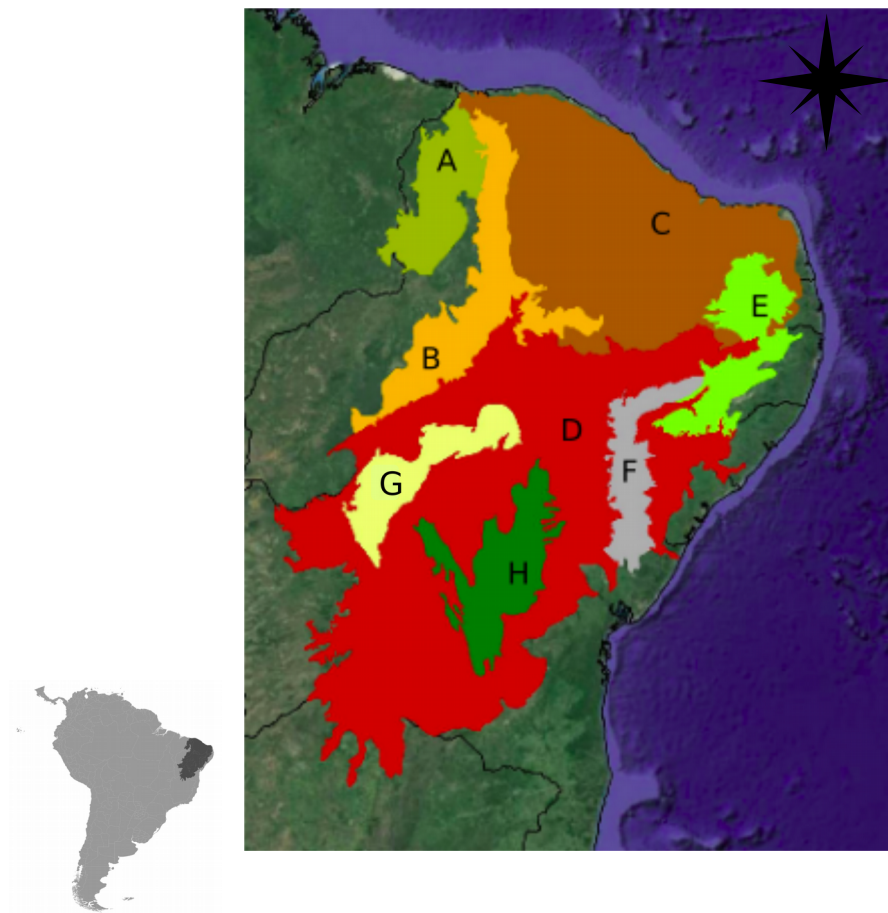


Figura 3: Delimitação do bioma Caatinga segundo Velloso et al. (2002), com a proposta de oito ecorregiões (A: Complexo Campo Maior, que foi retirada do bioma Caatinga segundo a proposta de Silva et al. 2017; B: Complexo Ibiapaba Araripe; C: Depressão Sertaneja Setentrional; D: Depressão Sertaneja Meridional; E: Planalto do Borborema; F: Raso da Catarina; G: Dunas do São Francisco; H: Chapada Diamantina)

1.2. Comunidades biológicas

As ecorregiões podem estruturar as comunidades biológicas, correspondendo ao paradigma da ecologia de comunidades que considera o nicho ecológico da espécie o principal determinante de sua distribuição geográfica. Trabalhos clássicos em ecologia de comunidades fornecem um arcabouço teórico que considera a competição entre espécies, o *trade-off* entre a capacidade de dispersão e capacidade competitiva das espécies, e a neutralidade como fatores determinantes da distribuição geográfica das espécies (Leibold e Mikkelsen, 2002).

Além disso, a coexistência entre espécies pode ser estudada sob a perspectiva do conservatismo de nicho (Wiens e Donoghue, 2004), um conceito que tem como premissa que espécies filogeneticamente próximas possuem requerimentos de nicho semelhantes, com um maior efeito de competição umas sobre as outras (maior dispersão filogenética que o esperado ao acaso; Bryant et al., 2008) ou serem selecionadas por um filtro ambiental abiótico (respectivamente, maior dispersão/maior agregação filogenética que o esperado ao acaso; Bryant et al., 2008). Sendo assim, ter como informação o componente histórico (filogenético) das espécies também pode auxiliar na compreensão dos processos de estruturação das comunidades e os padrões relacionados a estes processos.

Os mecanismos que geram e mantêm a diversidade e a composição de espécies das comunidades biológicas são interpretados há séculos por naturalistas (Ricklefs, 1996), que buscam revelar a origem dos padrões presentes na natureza. A composição de uma comunidade biológica é resultado de processos (mecanismos) ecológicos e evolutivos operando em escalas locais e regionais, e uma questão fundamental a ser abordada é quantificar a parte relativa de cada processo e suas interações, na estruturação das comunidades (Pennington et al., 2000; Wiens e Donoghue, 2004; Legendre et al., 2005; Graham e Fine, 2008; Swenson, 2013).

A comunidade biológica foi definida no início do século XX sob diferentes pontos de vista, como, por exemplo, pelo ecólogo Clements que coloca que a comunidade é um superorganismo com organização única, cuja estrutura e funcionamento são determinados a partir das dinâmicas populacionais das espécies que mutuamente se influenciam. Para delimitação da comunidade, Clements baseia-se no organismo dominante (Holoak et al., 2005). Outra definição, do ecólogo Gleason, é de que a comunidade é uma associação fortuita de organismos, que os condiciona ocorrerem em um mesmo local que possui condições físicas e biológicas (*i.e.* abióticas e bióticas) particulares (Ricklefs, 1996).

Cabe ressaltar que ambos os enfoques são de fundamental importância para a compreensão da dinâmica das comunidades. Quantificar as partes destes processos e de fundamental importância para compreender os mecanismos de estruturação das comunidades biológicas (Graham e Fine, 2008; Swenson, 2013). Há um debate sobre os níveis hierárquicos de organização de uma comunidade biológica (Levins e Lewontin, 1985), focando na dinâmica das populações, das espécies e/ou nos processos de interação entre espécies. Dependendo da forma de análise e em que escala espacial, diversos padrões e processos podem emergir (Levins e Lewontin, 1985).

Os estudos de detecção de padrões de estruturação de comunidades biológicas e a investigação de regras (“assembly rules”; Connor e Simberloff, 1979) que determinam esta estruturação tiveram avanços analíticos importantes nos últimos 40 anos. Diamond (1975), em estudo de padrões de distribuição biogeográfica de aves em ilhas da Nova Guiné, postula regras de estruturação das comunidades, as quais são dependentes de diferentes taxas de dispersão entre as espécies e do tamanho das manchas de habitat (no caso do estudo, o tamanho das ilhas). O autor considera que os padrões de co- ocorrência observados, entre eles os padrões de *checkerboard* (tabuleiro de damas), as combinações proibidas e as funções de incidência das espécies se devem as interações competitivas (Gotelli e McCabe, 2002).

Connor e Simberloff (1979), em uma revisão dos dados de Diamond (1975), consideram como tautológicas as regras de montagem e reformulam analiticamente as hipóteses postuladas por Diamond. A partir de uma abordagem por um modelo nulo, investigam se a probabilidade de co- ocorrência é maior ou menor que o esperado ao acaso. Considerando três premissas, (1) cada ilha tem um determinado número de espécies, (2) cada espécie está em um determinado número de ilhas e (3) cada espécie pode colonizar um determinado número de ilhas, encontram que o padrão de co- ocorrência de espécies (utilizando, no entanto, outros bancos de dados) é gerado ao acaso, do contrário ao observado por Diamond. Há combinações de espécies (pares, trios) que são raras de serem observadas, devido à combinação destas três premissas, mas a não ocorrência destas combinações pode ser também efeito do acaso.

A utilização de índices para detectar o efeito de interações entre espécies na estruturação das comunidades foi um avanço analítico que permitiu maiores inferências. Gotelli e McCabe (2002) reavaliam os trabalhos de Diamond (1975) e Connor e Simberloff (1979) a partir de índices que quantificam os pares de espécies que nunca coexistem (i.e., *checkerboard*), o número de combinações de espécies encontradas nas localidades (i.e., as comunidades) de estudo e o C score, que representa uma multiplicação, par a par de espécies, entre o número de localidades em que cada espécie do par ocorre quando a outra espécie não ocorre. Apesar de Gotelli e McCabe (2002) corroborarem algumas das regras de Diamond (1975) apud Connor e Simberloff (1979), afirmam que muitos dos *checkerboards* podem advir de alopatria entre espécies (denominado por estes como *historical checkerboards*) e de diferentes requerimentos de habitat. Estes autores também argumentam que a utilização de modelos nulos, para detecção de padrões não aleatórios, já é um grande avanço na abordagem de regras de estruturação de comunidades.

Com o avanço teórico e analítico do estudo das comunidades biológicas, a possibilidade de detectar padrões e a inferência dos mecanismos estruturando as comunidades, a partir da avaliação de uma matriz de incidência, se tornou mais aceita e consistente. Alguns elementos da matriz de incidência, como a coerência, a agregação ou segregação de grupos de espécies, o grau de aninhamento, a substituição, a sobreposição das distribuições das espécies e a própria interação entre espécies, a partir do padrão de *checkerboard*, podem indicar a forma de estruturação das comunidades (Ulrich e Gotelli, 2013). Estas métricas são denominadas de elementos da estruturação de metacomunidades (Leibold e Mikkelsen, 2002) e podem ser quantificadas por meio de diversos índices (Ulrich e Gotelli, 2013). Além disso, constituem o arcabouço teórico de Leibold e Mikkelsen (2002), uma das abordagens em metacomunidades que será definida abaixo.

1.3. Definição de metacomunidades e estruturação das comunidades ao longo do espaço

Metacomunidades são um conjunto de comunidades biológicas de diferentes localidades, potencialmente, mas não necessariamente conectadas por dispersão (Leibold e Mikkelsen, 2002, Holyoak et al., 2005, Leibold, 2009), com cada localidade representando uma comunidade biológica. Há diferentes formas de tratar o espaço e a dinâmica espacial nos estudos sobre a estruturação das comunidades ao longo do espaço.

Leibold (2009) aponta para seis abordagens espaciais utilizadas em ecologia de comunidades, considerando os seguintes três fatores - (a) se a estrutura espacial é contínua ou discreta, (b) se a dispersão é um processo global ou local e (c) se o modelo é espacialmente implícito ou explícito.

Considerar o espaço de forma contínua ou discreta se assemelha às distribuições de probabilidades que também fazem alusão a forma como são os dados. No caso da estrutura espacial discreta ou contínua, caracteriza-se por considerar as unidades amostrais como manchas de habitat ou como uma paisagem contínua. No caso do espaço explícito, as unidades amostrais são mapeadas e a distância geográfica entre elas é levada em consideração. No espaço implícito, apenas tem-se a informação de que são unidades amostrais distintas (Leibold, 2009).

A dinâmica espacial das comunidades é intimamente influenciada pela dispersão dos indivíduos que, por sua vez, pode ser influenciada por características do ambiente como a distância geográfica e o arranjo espacial entre manchas. O peso que se dá a cada uma destas variáveis dependerá do enfoque do estudo como, por exemplo, estudos de dinâmica de populações variando

no espaço e tempo, estudos sobre a interação entre espécies ou estudos sobre processos que geram padrões de diversidade. Sendo assim, dependendo do modelo conceitual do estudo, diferentes processos ecológicos e evolutivos e características das espécies e do ambiente serão abordados e incluídos aos modelos (Leibold, 2009).

Em linhas gerais, a ecologia de comunidades busca compreender a estruturação e dinâmica das comunidades biológicas se fundamentando em quatro processos: seleção, deriva ecológica, dispersão e especiação (Vellend, 2016). A seleção é colocada como equivalente a relação causal entre a composição de espécies e as características do habitat. As características das espécies condicionam-as a ter uma elevada ou baixa adaptação (*fitness*), ocorrendo assim um filtro ambiental. Análises de gradiente ambiental, antigas na literatura ecológica, auxiliam a identificar essa relação (Vellend, 2016).

Há duas escolas com distintas abordagens para metacomunidades, que consideram ou o padrão evidenciado em uma matriz ordenada de ocorrência de espécies, ou os processos relacionados a estruturação das metacomunidades. Holyoak et al. (2005) possuem um arcabouço teórico fundamentado nos processos de metapopulações, estendendo-os às metacomunidades. A abordagem de Holyoak et al. (2005) é mais adequada quando há informações sobre a capacidade de dispersão das espécies, sobre sua amplitude de nicho e quando há uma abordagem de manchas de remanescentes.

Leibold et al. (2004) definiram quatro paradigmas com mecanismos distintos que podem se ajustar ao padrão de estruturação de metacomunidades encontrado. Estes diferentes paradigmas levam em consideração a distancia geográfica, filtros ambientais e processos evolutivos, como a especiação e a extinção. A variação na composição entre as comunidades biológicas é determinada, em cada um dos paradigmas, pelas seguintes características e mecanismos:

a) Efeito de massa – Fluxo de indivíduos entre as manchas de habitat. Neste paradigma há maior relevância para a dispersão, considerando seus efeitos sobre o tamanho, dinâmica e persistência das populações. Além disso, considera uma maior diversidade de espécies em manchas de habitat do que em relação ao paradigma de seleção de espécies.

b) Dinâmica entre manchas – Extinção de espécies nas manchas e a colonização entre manchas, focando principalmente na capacidade competitiva e colonizadora das espécies. Considera a extinção como um processo estocástico. Este paradigma é relacionado com modelos metapopulacionais.

c) Seleção de espécies – Otimização do fitness entre espécies ao longo das manchas. A interação entre espécies é o foco deste paradigma, dando-se pouca relevância para o efeito da dispersão sobre o tamanho populacional local.

d) Dinâmica neutra – Efeitos estocásticos de dispersão e demografia entre espécies, as quais possuem nichos equivalentes. A diferença entre espécies é insignificante e, do contrário dos paradigmas anteriores, os quais são prioritariamente determinísticos, a estocasticidade é levada em consideração.

A relação entre diferentes graus de heterogeneidade do ambiente e taxas de dispersão formam um quadro conceitual que relaciona estes paradigmas de forma contínua (Wang et al., 2013; Figura 4).

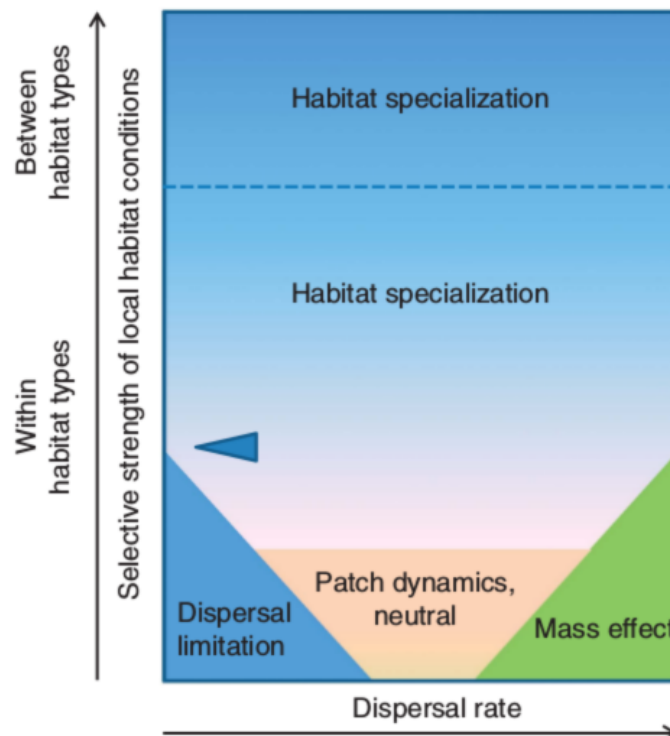


Figura 4: Paradigmas de estruturação das comunidades levando em consideração a heterogeneidade do habitat e a taxa de dispersão dos indivíduos (Modificada de Wang et al., 2013).

Heterogeneidade do ambiente e taxa de dispersão elevadas caracterizam e são premissas do paradigma do efeito de massa. Uma baixa taxa de dispersão das espécies com um ambiente pouco heterogêneo definem o paradigma de dinâmica entre manchas. Já uma taxa de dispersão

intermediária, com uma elevada e uma baixa heterogeneidade do ambiente caracterizam respectivamente os paradigmas de seleção de espécies e o de dinâmica neutra (Leibold, 2009 e Holyoak et al., 2005).

Processos estocásticos, como a especiação, a dispersão e a extinção, são os determinantes da estrutura das comunidades ao longo do espaço (Graham e Fine, 2008; Emerson et al., 2011; Leprieur et al., 2012) em uma escala espacial regional (Peres-Neto et al., 2012). Já em uma escala local, fatores intrínsecos e extrínsecos como a coexistência e o filtro ambiental geralmente determinam a alfa diversidade da comunidade biológica (Graham e Fine, 2008; Leprieur et al., 2012). No entanto, não é claro se os fatores ambientais irão gerar padrões determinísticos ou estocásticos.

Leibold e Mikkelsen (2002) e posteriormente Presley e colaboradores (2012) utilizam o arcabouço de modelo nulo para aleatorização da matriz de incidência e buscam detectar os determinantes da estruturação das metacomunidades, após a reordenação da matriz e a partir de métricas que consideram as distribuições de espécies e suas sobreposições. Nesta abordagem, que considera alguns dos elementos estruturadores das metacomunidades, a dispersão e a heterogeneidade do habitat, em um primeiro momento, parecem não ser consideradas. No entanto, a) o modelo nulo utilizado na aleatorização da matriz, b) o índice considerado para *boundary clumping* e c) o posterior tratamento estatístico (por exemplo, com detecção de gradientes ecológicos a partir da ordenação da matriz) podem servir como *proxys* para caracterizar as diferentes capacidades de dispersão, os nichos ecológicos das espécies e o grau de heterogeneidade do habitat.

Dos diferentes índices e tratamentos estatísticos considerados para a detecção de padrões em metacomunidades (ver em Ulrich e Gotelli, 2013), Leibold e Mikkelsen (2002) utilizam duas formas: para verificar o número de substituições, entre duas localidades e a cada par de espécies, e o índice de Morisita, para verificar o grau de sobreposição das distribuições. Estas informações foram sintetizadas em uma análise de ordenação de matrizes, como será abordado a seguir.

1.3.1. Elementos da estrutura de metacomunidades

A abordagem em ecologia de metacomunidades, dos elementos da estrutura de metacomunidades (EMS) está descrita, também em detalhes, na metodologia do artigo científico presente nesta tese (Capítulo 2). Seguem abaixo mais informações relevantes sobre estes elementos.

Coerência

A coerência completa de uma matriz de incidência é representada pela ocorrência de todas as espécies em todas as localidades, sendo, portanto uma matriz de incidência sem ausências. Pode ocorrer a interrupção (ausência) da distribuição de uma espécie e, a partir da reordenação da matriz, pode se diminuir ou até mesmo eliminar esta ausência da distribuição. O estado de maior coerência da matriz de incidência se dá quando a reordenação da matriz diminui as ausências em meio à distribuição das espécies, nas linhas e colunas da matriz (Leibold e Mikkelsen, 2002). Após a reordenação da matriz, é possível identificar o turnover e o grau de sobreposição das distribuições de ocorrência das espécies.

A forma de ordenação da matriz dependerá do enfoque do estudo. Alguns estudos para detecção de aninhamento entre comunidades biológicas ordenam as localidades da matriz de incidência pela riqueza (número) de espécies, e as espécies, pelo número de localidades que elas ocorrem. Leibold e Mikkelsen (2002) ordenam as localidades com maior número de espécies compartilhadas e as espécies com aquelas que possuem distribuições semelhantes, colocando-as adjacentes umas as outras. A média recíproca, um tipo de análise de ordenamento, é útil para diminuir as ausências na distribuição das espécies, sendo, portanto, um critério objetivo para verificar a coerência da matriz.

A ordenação serve para verificar o grau de sobreposição dos limites das distribuições das espécies, o que permite identificar agrupamentos de espécies e consequentemente uma regionalização de comunidades distintas, ou se a substituição de espécies entre as comunidades se dá de forma gradual ou até mesmo aleatória. Já a ausência de coerência da matriz indica que a estruturação das metacomunidades ocorre de forma aleatória. Leibold e Mikkelsen (2002), ao analisarem a estrutura de metacomunidades de 25 conjuntos de dados diferentes, encontraram somente estruturas coerentes, indicando que grande parte das comunidades biológicas possui um padrão de estruturação. Estruturas sem significância do turnover ou do grau de sobreposição dos limites da distribuição (i.e., uma estrutura Gleasoniana) não são consideradas como padrões por alguns autores (e.g., Dallas e Drake, 2014), enquanto outros (e.g., Presley et al., 2012) caracterizam-nas como quasi-estruturas.

Checkerboard

Diferentes padrões de distribuição de espécies podem ser verificados a partir da avaliação de índices que indicam o grau de exclusão recíproca de espécies, denominado “checkerboard”, ou tabuleiro de damas. Este padrão foi inicialmente descrito por Connor e Simberloff (1979) e recorrentemente abordado em estudos de estruturação das comunidades biológicas. Estes autores

consideram que o padrão de tabuleiro de damas é gerado pela elevada competição de espécies (denominada, por estes autores, como a principal força determinística organizando as comunidades), e contrapõe este à um padrão aleatório.

Turnover

A mesma métrica utilizada para detectar o padrão de “checkerboard” em uma matriz ordenada é utilizada para verificar se a substituição de espécies é maior ou menor que ao acaso, ao longo de sua distribuição, e caracterizar a matriz coerente como anti- aninhada, ou seja, com padrão de “turnover”. Para isto, ao ordenar a matriz, as ausências no meio da distribuição de cada espécie são preenchidas, para não serem contabilizadas como substituições.

Boundary Clumping

O grupo de espécies que habita uma determinada região e o espaço geográfico que cada espécie ocupa são temas debatidos por Clements e Gleason desde o início do século XX, basicamente contrapondo comunidades discretas (comunidades Clementsianas) com comunidades em um contínuo (comunidades Gleasonianas). Na abordagem de metacomunidades a partir da detecção de padrões pela ordenação da matriz, o grau de sobreposição das distribuições das espécies pode indicar se características do ambiente selecionam grupos de espécies, se a distribuição é aleatória, ou se há um gradiente ambiental regulando as distribuições. *Boundary clumping* foi o termo proposto por Leibold e Mikkelsen (2002) para identificar o grau de sobreposição (agregação) dos limites das distribuições das espécies, após o reordenamento da matriz de ocorrência das espécies.

A comunidade proposta como Clementsiana possui grupos de espécies que ocupam determinadas regiões que outras espécies não ocupam, formando comunidades discretas ao longo de um gradiente. A comunidade proposta como Gleasoniana ocorre quando as espécies se distribuem ao longo de um gradiente independentemente de outras espécies. A comunidade proposta por Tilman (2004) representa a competição entre espécies regulada por demanda de conflitos (*trade-offs*), em que uma localidade apresentando características de melhor *fitness* para uma espécie consequentemente apresenta menor *fitness* e maior chance de extinção para outra espécie. Esta distribuição é denominada uniformemente espaçada.

Há, no entanto, dificuldade de se inferir processos a partir de padrões (Dallas e Drake, 2014), como no caso dos padrões revelados pelas metacomunidades. Estes diferentes padrões de distribuição de espécies podem ser verificados a partir de índices que indicam o grau de exclusão recíproca de espécies, o padrão *checkerboard*. Este padrão, inicialmente descrito por Connor e

Simberloff (1979) e recorrentemente abordado em estudos de estruturação das comunidades biológicas, é gerado pela elevada competição de espécies, e contrapondo-se a um padrão aleatório. Outros índices são pouco integrativos, informando apenas se a estruturação é dada por processos determinísticos ou estocásticos, e se é aninhada (Ulrich e Gotelli, 2013).

1.4. Betadiversidade

Uma forma de descrever quantitativamente a organização de comunidades biológicas é através de medidas de diversidade. O conceito de diversidade, além das múltiplas métricas e formas de expressá-la, são temas extensamente debatidos na literatura. O termo diversidade engloba muitos conceitos, retrata diferentes aspectos biológicos em diferentes escalas hierárquicas (população, espécie, comunidade, ecossistema, bioma). Isto explica porque existem tantas métricas (*e.g.* Magurran, 2004; Jost, 2006; Jost, 2007; Melo, 2008; Tuomisto, 2010a, b; Gorelick, 2011; Moreno e Rodriguez, 2011) sendo algumas métricas pouco consensuais quanto ao conceito e ao algoritmo matemático, como é o caso para betadiversidade (Tuomisto, 2010a, b).

A riqueza e a abundância de espécies são os elementos mais recorrentemente utilizados para caracterizar a diversidade, a qual pode ser expressa por meio de índices. Cada índice possui uma estrutura matemática e uma unidade de medida, sendo que o melhor índice de diversidade a ser utilizado depende do contexto e pergunta que se está tentando responder (Gorelick, 2011; Moreno e Rodrigues, 2011).

A maioria das medidas propostas para comparar a diversidade entre comunidades biológicas incorpora os componentes de diversidade alfa (diversidade local) e gama (diversidade total), cujas relações aditiva ou multiplicativa geram a métrica de betadiversidade (Baselga, 2010; Tuomisto, 2010a). Apesar da vasta discussão na literatura e da não existência de consenso sobre a betadiversidade representar, de fato, uma medida de diversidade (Magurran, 2004; Jost, 2006; Tuomisto, 2010a, b), diferentes medidas de betadiversidade podem revelar diferentes fenômenos responsáveis pela estruturação das comunidades (Tuomisto, 2010a). No geral, a betadiversidade pode ser interpretada como uma medida da dissimilaridade ou heterogeneidade das unidades amostrais, ou das comunidades biológicas (Jost, 2007; Tuomisto, 2010a). A betadiversidade também pode indicar o número de unidades composicionais que formam a região de estudo (Tuomisto, 2010a). Essas unidades composicionais indicam o grau de regionalização da biodiversidade.

Os índices mais citados na literatura para estimar a betadiversidade são os de Jaccard e Sorensen (Baselga e Orme, 2012), que são transformações monotônicas da razão entre as diversidades gama e alfa. A transformação, ou decomposição da diversidade não é algo simples,

pois alguns fenômenos adjacentes à diversidade não necessariamente podem ou precisam ser decompostos (Gorelick, 2011). A decomposição, portanto, dependerá de quais aspectos se queira investigar da comunidade. Por exemplo, a relação entre gama e alfa diversidade pode ser mais informativa quando estes mesmos índices são construídos com os elementos substituição (*turnover*) e aninhamento (*nestedness*) de espécies (e.g., Baselga e Orme, 2012).

A substituição e o aninhamento, além da entropia, são elementos estruturadores das comunidades biológicas, e podem indicar a *a*) dissimilaridade, ou *b*) o grau de heterogeneidade, *c*) diferenciação e *d*) complementaridade das comunidades biológicas, resultante de processos ecológicos e evolutivos (Pielou, 1984; Tucker et al., 2017). Mais especificamente:

1) A substituição (*turnover*) de espécies se constitui na ocorrência da mudança ou substituição de espécies (Tuomisto, 2010b), pode ocorrer devido a extinções e especiações decorrentes de eventos históricos (Baselga, 2012) ou eventos populacionais, como imigração e emigração de indivíduos (Kneitel e Chasen, 2004; Starzomski et al., 2008). Estes eventos populacionais são geralmente caracterizados como estocásticos (Chase, 2007);

2) O aninhamento, um padrão ecológico em que comunidades com menor riqueza de espécies são um subconjunto das comunidades mais ricas (Almeida- Neto et al., 2008). É também considerado como o oposto a betadiversidade (Baselga, 2010);

3) A entropia de uma determinada composição de espécies (também denominada unidade composicional; Tuomisto, 2010a). indica o nível de organização da comunidade, e pode ser interpretada e medida a partir de padrões filogenéticos aleatórios (baixa organização) ou não aleatórios (alta organização).

Estes três elementos operando em uma escala local (i.e., na diversidade alfa), podem gerar padrões de diversidade em uma escala regional (Tuomisto, 2010a). Mais especificamente, a abordagem sobre entropia é fundamental para interpretação da composição de espécies da comunidade, bem como de sua estrutura e diversidade filogenética (Webb et al., 2002). Dependendo da amplitude da variação ambiental, da distância geográfica entre comunidades e das interações interespecíficas, o *turnover* de espécies pode também indicar um *turnover* na estrutura filogenética da comunidade (Graham e Fine, 2008), sendo detectado através de mudanças na filobetadiversidade (também compreendida como dissimilaridade evolutiva entre comunidades; Leprieur et al., 2012).

1.5. Filobetadiversidade

A filobetadiversidade é uma betadiversidade com uma dimensão temporal (Graham e Fine, 2008). Apesar de os gêneros e as espécies serem entidades com diferentes tempos evolutivos (Webb, 2000; Swenson, 2013; Swenson, 2014), se perdem informações evolutivas quando não considerada essa dimensão temporal. O componente filogenético é uma informação adicional às métricas de diferenciação composicional entre comunidades/ localidades, podendo detetar eventos de vicariância e indicar as forças que influenciam os padrões de distribuição das comunidades biológicas (Bryant et al., 2008).

Além disso, com o componente histórico é possível avaliar o grau de agregação ou dispersão filogenéticas. Na escala espacial regional, é mais comum verificar agregações filogenéticas entre diferentes regiões, que podem indicar os diferentes períodos de colonização de diferentes clados nestas regiões (Peres- Neto et al., 2012). Sendo assim, betadiversidade e filobetadiversidade cobrem as duas dimensões (espacial e temporal) que são fundamentais nas áreas de biogeografia e macroecologia (Graham e Fine, 2008), sendo possível detectar histórias divergentes entre as comunidades.

Enquanto a betadiversidade é uma métrica que reflete o quão composicionalmente dissimilares são as comunidades biológicas, a filobetadiversidade indica o componente histórico dessa dissimilaridade. Essas duas métricas permitem compreender como as interações biológicas, limitações filogenéticas, isolamento geográfico e gradientes ambientais (*i.e.* fatores ecológicos e evolutivos) geram os padrões de diversidade (Graham e Fine, 2008; Tucker et al., 2017).

A informação filogenética na estruturação das comunidades é abordada desde Darwin (Vellend, 2010), quando ele infere que espécies do mesmo gênero possuem mais chance de competirem por recursos do que espécies de gêneros diferentes. Ao longo dos estudos dos fatores que estruturam as comunidades biológicas, o foco passou da entidade “espécies”, que no geral são tratadas como unidades equivalentes, para métricas que reflitam as relações evolutivas entre elas (Webb, 2000; Swenson, 2013).

Há pelo menos um século existem métricas de biodiversidade que incorporam a informação evolutiva, como índices como a razão taxonômica, que indica a relação entre gênero e espécie, família e gênero, para compreensão do grau de co-ocorrência nas comunidades. Contudo, estes índices tratam como iguais os tempos de origem dessas entidades, porém há maiores chances de espécies de um gênero recente terem mais proximidade filogenética do que espécies de gêneros antigos (Swenson, 2013). Nos últimos 30 anos, a informação do comprimento do braço da árvore

filogenética, indicando o tempo evolutivo, tem sido utilizado (Swenson, 2013; Swenson, 2014). A onda de diferentes índices e análises na área de filogenética de comunidades focou inicialmente em verificar se a diversidade filogenética local é maior ou menor que ao acaso. Posteriormente, incorporou modelos nulos e o comprimento dos ramos (tempo evolutivo) para verificar a dispersão ou agrupamento de espécies co-ocorrentes (Swenson, 2013).

A filobetadiversidade pode ser analisada ao longo do espaço, podendo quantificar mudanças filogenéticas decorrentes de gradientes ambientais e barreiras geográficas. Além disso, a abordagem em filobetadiversidade pode complementar análises sobre conservatismo / labilidade de nicho e dispersão limitante (Graham e Fine, 2008). Cabe ressaltar que os ecólogos geralmente inferem a relação filogenética entre duas espécies como sendo um *proxy* das características ecológicas e funcionais (Webb, 2000; Webb et al., 2002), mas não necessariamente uma regra (Bryant et al., 2008; Swenson, 2013). No geral, a evolução (*constraint*) condiciona e limita as características, sendo que espécies próximas filogeneticamente, no geral, possuem o conjunto de caracteres semelhante, mesmo que algumas características diverjam diminuindo assim a competição.

A métrica de filobetadiversidade a ser utilizada depende dos dados (se presença ausência ou abundância relativa), da forma como ocorre a evolução do grupo (se há uma árvore ultramétrica) e do processo que se deseja detectar. Para além disso, os processos ecológicos e evolutivos (*environmental constraints of fitness* ou *competition for resources*) que organizam a comunidade influenciam tais métricas (Vellend, 2010).

Escolher qual a melhor métrica para uma determinada questão biológica é um desafio, devido o grande número de métricas e a relação entre elas. Há três dimensões que podemos abordar quando se investiga o componente filogenético das e entre as comunidades biológicas: a riqueza, a divergência e a regularidade (Tucker et al., 2017).

Padrões de co-ocorrência entre espécies e a distância filogenética entre elas podem indicar quais processos ecológicos, seja interação entre espécies, seja filtros ambientais, estão sendo responsáveis pela estruturação das comunidades (Webb, 2000; Graham e Fine, 2008). Medidas (métricas) de filobetadiversidade, em uma escala regional, podem indicar processos históricos responsáveis pela estruturação, além da possibilidade de detectar áreas de especiação (Graham e Fine, 2008).

Considerando-se que espécies próximas filogeneticamente tenham características ecológicas ou comportamentais semelhantes (conservatismo de nicho; Webb et al., 2002; Wiens e Donoghue, 2004), ao verificar que existem agrupamentos filogenéticos dos clados que compõe uma

comunidade, um bom pressuposto é de que a comunidade foi estruturada através de filtros ambientais (Webb et al., 2002). Assim, quando as condições do ambiente selecionam as espécies que ocorrem em uma localidade, este filtro ambiental atuará como a seleção natural (Vellend, 2010), mas em uma escala temporal recente (Webb et al., 2002). Já uma dispersão dos clados pode indicar a influência da competição e, assim, uma similaridade limitante. Além do mais, a limitação do movimento de dispersão para os indivíduos de algumas espécies pode indicar uma estrutura filogenética aleatória, da comunidade (Webb et al., 2002).

Um trabalho que sintetiza graficamente o efeito do filtro ambiental, da seleção do habitat e da similaridade ecológica e evolutiva das espécies é Graham e Fine (2008) (Figura 5):

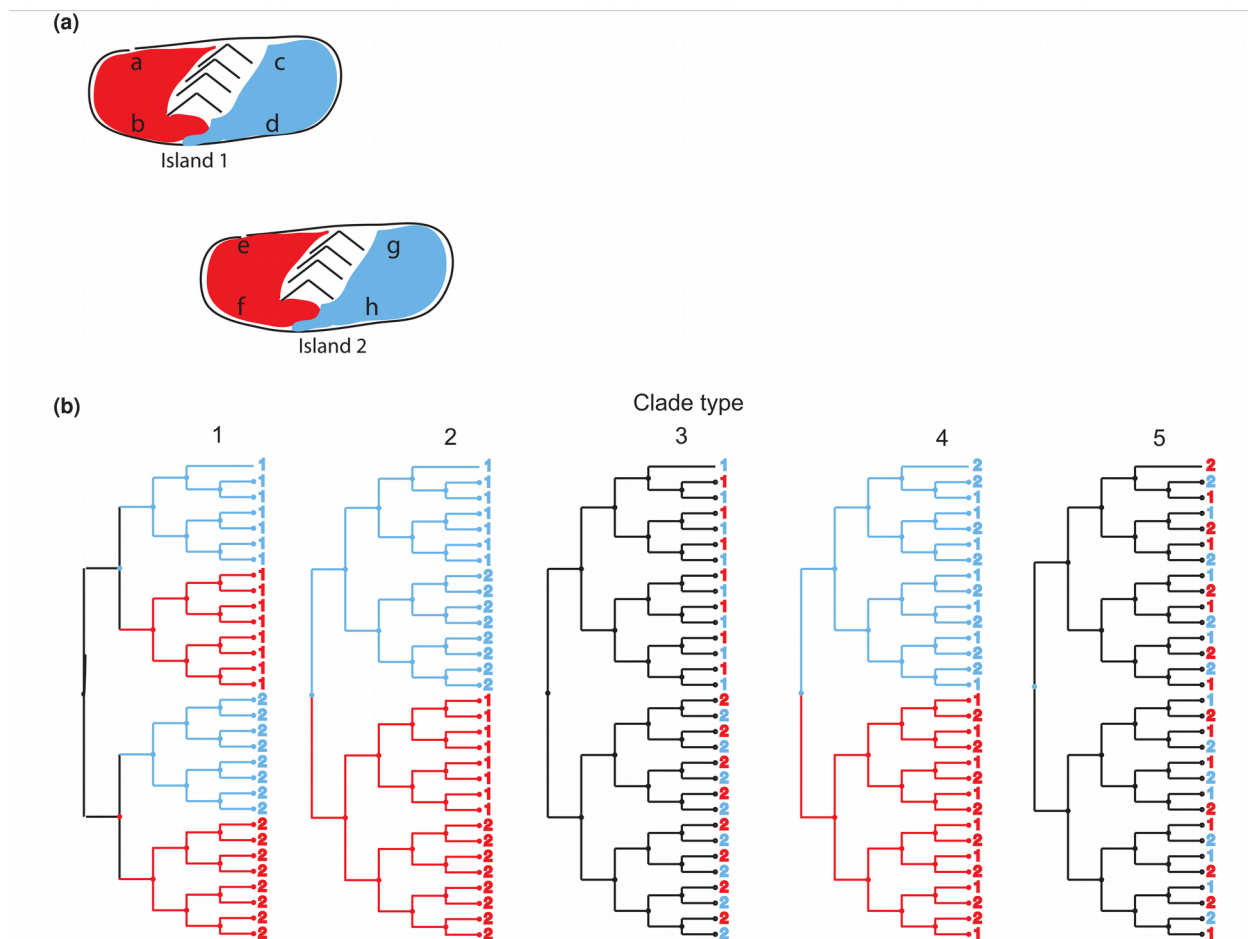


Figura 5: Espécies de palmeiras que ocorrem em ilhas com diferentes tipos de floresta (úmida, em azul e seca, em vermelho) (a). Relações evolutivas e ecológicas entre as espécies e principais processos estruturadores das comunidades (b) (Modificada de Graham e Fine, 2008).

Considerando-se duas diferentes ilhas em que ocorrem espécies que habitam dois diferentes tipos de vegetação (uma úmida, em azul, e uma seca, em vermelho) (Figura 5a), o clado (1) indica que a ilha, *i.e.*, o fator geográfico, é o principal fator da distribuição das espécies, com o habitat influenciando secundariamente (1). Nota-se que há conservatismo de nicho entre as espécies. No clado de espécies (2), o habitat é o fator principal de seleção da distribuição de espécies, e a geografia, o fator secundário, também mantendo o conservatismo de nicho. Já no clado (3), há estruturação geográfica, mas não pelo habitat, havendo labilidade de nicho.

1.5.1. Métricas de filobetadiversidade

No ano de 2000, Webb publica um artigo, na revista *The American Naturalist* (“Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees”), sobre as métricas que detectam o agrupamento ou dispersão de clados de uma determinada comunidade biológica. Pondera que na época havia escassez de dados, com tempos de divergência para poucas espécies, mas que a topologia de muitas árvores já era bem estabelecida. Além disso, houve o aparecimento das supertrees, sendo possível construir árvores do *pool* regional de espécies. Os índices inicialmente utilizavam a topologia da árvore, considerando o número de nós entre um clado e outro. Hoje, com maior número de filogenias moleculares, é possível utilizar a métrica do grau de proximidade filogenética com os respectivos tempos de divergência entre espécies de uma mesma comunidade.

Na tentativa de entender o efeito do espaço e das características do ambiente na estruturação filogenética das comunidades, bem como quantificar as partes relativas a estes dois componentes, métricas como a média, a variância e a regularidade filogenética são comparadas entre comunidades (Tucker et al., 2017).

Em Tucker et al. (2017), a riqueza filogenética da alfa e da betadiversidade são métricas utilizadas para responder questões como a relação entre a história evolutiva entre e nas comunidades com a disponibilidade de recursos, ou a distância geográfica. Já a divergência filogenética da alfa e da betadiversidade, obtidas geralmente por médias (e os índices de divergência como NRI= *net relatedness index*, ou sua métrica equivalente MPD= *mean of pairwise distance* e NTI= *nearest taxa index*, ou sua métrica equivalente MNTD= *mean nearest taxon distance*), podem responder questões como o grau de agrupamento ou dispersão filogenética nas e entre as comunidades, e, em abordagens biogeográficas e macroecológicas. Por fim, a *regularidade filogenética*, tratada geralmente no nível da alfa diversidade, pode auxiliar a responder se a competição está regulando as

comunidades. Esta métrica, quando variável independente, pode indicar se comunidades com maior uniformidade na história evolutiva podem melhor se adaptar a futuros habitats. Os autores sugerem que os modelos representando suas diferentes hipóteses ecológicas e evolutivas tenham como variáveis resposta as diferentes métricas de diversidade filogenética e que a partir destes seja verificado a melhor métrica e, conseqüentemente, o melhor modelo se ajustando aos dados.

Na abordagem de Peres-Neto e colaboradores (2012) há esta perspectiva. A diversidade filogenética, segundo estes autores, é decomposta em alfa e betadiversidade, respectivamente representadas pelos componentes de variação e de média da diversidade filogenética. A principal abordagem é verificar qual destes componentes é mais predominante na estruturação das metacomunidades, e se esta estruturação tem relação causal com variáveis ambientais e espaciais. No entanto, este trabalho exalta principalmente a importância de modelar a evolução do nicho ao longo da filogenia, não tendo como premissa o conservatismo de nicho.

As métricas de média da distância filogenética entre todos os clados da comunidade (NRI= net relatedness index) e a média da distância filogenética ao clado mais próximo (NTI= nearest taxa index) utilizaram, inicialmente, o número de nós como unidade de medida. Estes índices são estandardizados com $1 - (\text{média}) / \text{maior média possível}$ e $1 - (\text{menor distância ao clado}) / \text{menor distância possível}$. Webb (2000) salienta que são medidas relativas e que dependem da referência filogenética utilizada.

Também existem métricas de co-ocorrência entre espécies que abordam a porcentagem de ramos da árvore filogenética que são compartilhados entre as espécies da mesma comunidade e que são denominadas como métricas de filobetadiversidade (Kembel et al., 2010), como o índice PhyloSor (Phylogenetic Sorenson's Index: Swenson, 2014).

De fundamental importância é a forma como a filobetadiversidade pode ser analisada. Devido a não linearidade da taxa de mudança de turnover ao longo de um gradiente ambiental, não é adequado aplicar a estes dados modelos lineares (regressões múltiplas) (Swenson, 2013 Ferrier et al., 2007). A combinação da beta e filobetadiversidade, comparadas a um modelo nulo, auxilia na inferência sobre quais os principais processos influenciam na variação das comunidades ao longo do espaço (Graham e Fine, 2008).

1.6. Modelos nulos

Para verificar o padrão de distribuição e de co-ocorrência de espécies, a maneira tradicional é comparar a matriz de presença e ausência original de dados com matrizes nulas, geradas a partir de diferentes algoritmos (Gotelli, 2000). Os diferentes algoritmos possuem maior ou menor grau de restrição na aleatorização, seja com relação às espécies, podendo manter fixo seu número e frequência relativa na matriz, seja com relação às localidades, podendo, por exemplo, manter fixo a riqueza de espécies. As restrições se referem a manter o número de espécies e/ou localidades, na matriz nula, igual ao número de espécies e/ou localidades da matriz de dados original. Esta restrição pode ser aumentada, mantendo a frequência relativa das espécies, e também mantendo o preenchimento das localidades proporcional a média de riqueza por sítios. O modelo nulo selecionado deve possuir pressupostos (premissas) biológicos, relacionados ao conjunto de dados.

Connor e Simberloff (1979) propuseram que o grupo de matrizes nulas mais adequado (melhor algoritmo nulo) é aquele que mantém o número de espécies por localidade e o número localidades de ocorrência de cada espécie iguais ao da matriz original. Cabe ressaltar que este tipo de modelo é adequado quando há amostragens padronizadas entre localidades ou cuja curva de acumulação de espécies atinge a assíntota para cada localidade. Já Ulrich e Gotelli (2013) consideram que para testar aninhamento, o melhor modelo nulo é o mais conservativo, em que colunas e linhas são fixadas.

Gotelli (2000) realizou testes de significância para os erros do tipo 1 (falsamente rejeitar a hipótese nula) e do tipo 2 (falsamente, aceitar a hipótese nula) para os diferentes modelos, construindo matrizes aleatórias (nulas) a partir de diferentes algoritmos de aleatorização, comparando os índices de co-ocorrência gerados nestas matrizes com o índice de co-ocorrência da matriz de dados. Para verificar a chance de um determinado tipo de aleatorização incorrer em erro tipo 1, foram verificadas as distribuições dos valores de índices de co-ocorrência das matrizes aleatorizadas. As aleatorizações que tem menos chance de incorrer no erro tipo 1 foram os algoritmos que fixam como valor a soma total das probabilidades de ocorrência das linhas (lembrando que em Gotelli (2000) as linhas correspondem às espécies) e as chances de presença nas colunas sendo equiprováveis, proporcionais ou com a soma das colunas fixa (SIM2, SIM4 e SIM9; Gotelli, 2000).

Dependendo do modelo nulo escolhido, pode-se aumentar as chances (susceptibilidade) de erro do tipo 1 ou erro do tipo 2. Em linhas gerais, quando há uma maior restrição da aleatorização, há maior chances dos resultados incorrerem no erro tipo 2, indicando uma diferença não significativa

da sua matriz de presença- ausência em relação a matriz nula gerada. Já matrizes degeneradas (que permitem que localidades e/ ou espécies não ocorram nas matrizes aleatorizadas) aumentam as chances do erro do tipo 1.

Cabe ressaltar que Jonsson (2001) considera ser mais relevante questionar se o modelo nulo leva em consideração o grau de raridade das espécies, neste caso mantendo as frequências relativas como um *proxy* da probabilidade de ocorrência das espécies na matriz. Porém, a escolha do modelo nulo apropriado novamente dependerá da pergunta biológica e do desenho experimental do trabalho. Por exemplo, em situações em que há claramente uma diferença nos tamanhos das localidades amostradas, um modelo nulo que mantenha a frequência de ocorrência por cada localidade torna-se o mais apropriado.

1.7. Beta e filobetadiversidade em um contexto espacial

Para o estudo dos padrões e processos ecológicos e evolutivos nos ecossistemas, há uma gama de algoritmos descrevendo a biodiversidade em suas diferentes extensões, escalas e fenomenologias. Na escala regional, os processos ambientais e geoespaciais servem também como modelos preditores das mudanças climáticas.

Duas abordagens, complementares, podem auxiliar na compreensão do efeito dos fatores ambientais sobre a distribuição das espécies. A primeira abordagem se faz com as variáveis ambientais do local de ocorrência das espécies. Uma vantagem nessa abordagem é que as variáveis ambientais podem ser integradas, gerando por exemplo índices como isothermalidade, sazonalidade (Kriticos et al, 2012), e para os quais se verifica seu efeito sobre a distribuição das espécies.

Outra abordagem é produzir um sistema de classificação da paisagem que represente grandes regiões com conspícuas características geomorfológicas, climáticas, entre outras. Assim pode ocorrer uma congruência entre as classes da paisagem e a distribuição das espécies (Ferrier, 2002). Estas duas escalas de avaliação da distribuição de espécies é denominada na conservação biológica como estratégia filtro fino- filtro grosso (Ferrier, 2002).

Tendo-se o conhecimento da distribuição das espécies, é possível a seleção de áreas de conservação que mantenham a complementaridade e a insubstituibilidade das espécies/ comunidades/ ambientes (Pressey et al., 1993; Ferrier, 2002), o que corresponde a alguns índices de alfa e betadiversidade (Baselga, 2012). Para isto, a diversidade é medida dentro e entre áreas (Ferrier, 2002). Quando há uma baixa densidade amostral, trabalhar com métricas de diversidade

que indiquem o grau de diferenciação entre comunidades/ ambientes se mostra eficiente (Ferrier, 2002). Métricas de beta e deltadiversidade representam esta diferenciação.

Para analisar a betadiversidade, Legendre et al. (2005) propõem que seja através da variação da soma dos quadrados da matriz, ou das dissimilaridades par a par, sendo que a escolha analítica depende do objetivo do estudo. Além disso, coloca que lidar com os dados brutos é mais adequado para responder a questões como testar hipóteses a respeito da origem dos componentes de uma matriz. Levins e Lewontin (1985) consideram que a dinâmica de uma comunidade biológica é dada por interações interespecíficas e por *background* biogeográfico.

Duas abordagens podem ser feitas ao modelar padrões espaciais de diversidade: a partir da concepção “*assemble first predict later*”, as comunidades são estruturadas a partir de um sistema de classificação e essa entidade é modelada com variáveis ambientais preditoras. A abordagem de metacomunidades segue esta concepção. Na concepção “*predict first, assemble later*”, ocorre a modelagem individual das espécies e, a partir de um esquema de classificação, se obtém a entidade discreta comunidade (Ferrier et al., 2007). Contudo, quando o grupo de espécies é muito diverso e pode ocorrer subamostragem, uma abordagem de propriedades emergentes da biodiversidade, é mais adequado considerar as diversidades alfa e beta, com estas duas se complementando. Sendo assim, busca-se propriedades emergentes das comunidades biológicas, com o uso de matrizes de distância (Ferrier et al., 2007). Quando a diversidade coletiva de uma região é determinada mais pelas diferenças na composição biológica entre localidades do que em uma localidade, e porque no geral a riqueza é muito influenciada pela intensidade amostral, então abordar betadiversidade é a melhor escolha (Ferrier et al., 2007). Esta abordagem é contemplada, nesta tese, com os modelos de dissimilaridade generalizados (GDM).

O GDM é uma técnica não linear de regressão de matrizes (Fitzpatrick et al., 2011 e 2013; Ferrier, 2002), que considera especialmente a não linearidade entre a variável resposta e suas preditoras e assume a mudança de taxa (não estacionaridade) do turnover. Isso porque métricas de betadiversidade, no geral, tem valores entre zero e um, atingindo uma assíntota, pois mesmo aumentando a distância ecológica entre áreas/ comunidades, a dissimilaridade mantém-se com valor um. Além disso, as relações entre diversidade e variáveis ambientais geralmente são não lineares (Ferrier, 2002).

Segundo Ferrier et al. (2007), os modelos generalizados de dissimilaridade podem lidar com relações não lineares, com funções de variância e funções de ligação entre os valores de dissimilaridade e os valores da distância entre as variáveis ambientais explanatórias, em um

gradiente ambiental, considerando uma relação monotônica de crescimento da dissimilaridade. A distância geográfica também pode ser modelada como variável explanatória. Esta modelagem matemática também é sugerida por Graham e Fine (2008). Sendo assim, é esperado um alto *turnover* geográfico, quando dentro de uma mesma região há barreiras a dispersão, tendo maior efeito sobre táxons pouco vágéis.

1.8. Modelos de distribuição de espécies

Existem abordagens na biogeografia que, ao considerar diferentes escalas de tempo e espaço, e ao focar em diferentes mecanismos que estruturam as comunidades biológicas, delimitam regiões dos ecossistemas de forma singular, porém integrativa (Morrone, 2014). Um exemplo de esquema de regionalização é o do trabalho de Olson e Dinerstein (1998) que definem 200 ecorregiões prioritárias para conservação no globo terrestre, baseadas na composição das comunidades. O bioma e suas respectivas ecorregiões podem ser definidos por espécies endêmicas e/ou raras, que possuem fortes relações ecológicas e evolutivas com as características distintas dessas áreas (Olson et al., 2001). As ecorregiões podem ter uma história evolutiva única, em que estas diferentes unidades que compõem o bioma são interdependentes (Olson et al., 2001) e evolutivamente conectadas (Graham e Fine, 2008).

A distribuição de espécies dentro de um bioma é heterogênea, tanto pelas diferentes características de solo, altitude, chuvas, entre outras variáveis que, combinadas, geram múltiplos ambientes. Sendo assim, a composição das comunidades biológicas pode ser determinada por múltiplos mecanismos (Peres- Neto e Kembel, 2015), podendo envolver variáveis bióticas e/ou abióticas. Variáveis ambientais e a distância geográfica atuam como fatores extrínsecos às espécies, e as características ecológicas e evolutivas das espécies, como fatores intrínsecos. Entender o efeito destes fatores sobre a estruturação das comunidades biológicas, bem como as partes relativas a estes fatores, é fundamental para inferir modelos sobre a organização das comunidades biológicas em um contexto temporal e geográfico (Peres- Neto e Kembel, 2015).

Ao longo da construção do pensamento em ecologia de comunidades, inúmeras teorias e previsões resultaram desse explicar e prever processos e padrões das comunidades biológicas, geralmente alicerçadas por quatro processos: seleção (espécies e indivíduos), deriva ecológica, especiação, dispersão (Vellend, 2016). Em síntese, esses processos podem ser compreendidos como determinísticos ou estocásticos (Vellend et al., 2014).

Um exemplo de teoria determinística é a teoria de nicho, que considera que a ocorrência de uma espécie em um habitat se dá em função do seu nicho ecológico. Para conceituar a relação entre o nicho e a distribuição geográfica de uma espécie, Hutchinson considera haver uma correspondência recíproca entre o espaço físico e o espaço multidimensional do nicho. A distribuição das n características ambientais do espaço físico, caracterizado por suas coordenadas geográficas, caracteriza seu biótopo. Já o nicho espacial é a ordenação destas mesmas n características, sendo o nicho realizado o resultado deste nicho espacial sob a influência das interações entre espécies. O nicho espacial pode, contudo, estar indisponível no ambiente (Colwell e Rangel, 2009), o que pode ocasionar a extinção de uma espécie. Cabe ressaltar que o efeito das interações interespecíficas sobre a distribuição das espécies é ainda tema de grande controvérsia, com relação aos efeitos das interações bióticas nos padrões de distribuição de espécies em amplas escalas geográficas (Godsoe et al., 2017).

No espaço geográfico pode ocorrer fornecimento de espécies entre comunidades e também de outros biomas circundantes. O compartilhamento de espécies evidencia, em maior ou menor grau, a interdependência de regiões (Olson, 2001; Werneck, 2011). Neste contexto em escala regional, as comunidades biológicas locais podem ser interdependentes e conectadas pela dispersão de indivíduos, caracterizando-se, portanto, como metacomunidades (Leibold et al., 2004).

Apesar de os eventos de vicariância serem tidos como de maior probabilidade de ocorrência do que eventos de dispersão (e.g., para plantas: Pennington et al., 2000), a distância geográfica também exerce um fator de diferenciação entre as comunidades biológicas (Morlon et al., 2008). Além disso, quando se detecta seu efeito conjunto às variáveis ambientais, pode-se indicar efeitos históricos do ambiente (de Oliveira e Diniz-Filho, 2010). Nos estudos de biodiversidade espacial, a relação distância-decaimento pode refletir padrões de distribuição espacial e de autocorrelação, podendo ser sensível a limitação da dispersão das espécies (Morlon et al., 2008). Sendo assim, a distância geográfica pode ser a principal variável preditora pela substituição de espécies ao longo do espaço. O modelo matemático de decaimento de distância indica que com o aumento da distância geográfica há o aumento da dissimilaridade composicional entre comunidades biológicas, já que a distância geográfica diminui a probabilidade de um clado colonizar uma nova área (Jansson e Dynesius, 2002).

O clima semiárido da Caatinga possui alta imprevisibilidade de chuvas (Mares et al., 1985; Santana, 2007), com pelo menos cinco meses de seca e com as áreas do núcleo do bioma recebendo menor precipitação (Werneck, 2011; Figuras 1 e 2). A frente intertropical (FIT) é o encontro das

massas de ar dos dois hemisférios, se concentra em média acima do equador. Durante o verão sul, ela está mais próxima ao Equador, ficando mais meridional em março, devido ao intenso resfriamento do Ártico. Sendo assim, haverá chuvas no Nordeste entre janeiro e abril, momento em que a FIT se encontra mais ao sul, e período de secas no restante do ano.

Por conta da presença de forte escassez hídrica em diversas regiões do bioma, é provável que haja um forte filtro ambiental estruturando as comunidades biológicas. De fato, Vellend et al. (2014) ponderam que a estocasticidade ambiental pode gerar padrões determinísticos nas comunidades biológicas. Contudo, oscilações climáticas podem aumentar as chances de não haver padrões determinísticos na distribuição das espécies: como espécies mais vageis e generalistas são selecionadas em ambientes com oscilação climática, padrões de distribuição determinados pelo nicho e/ pela distância geográfica são menos prováveis de ocorrer, indicando maiores chances do efeito da deriva ecológica (Jansson e Dynesius, 2002; Vellend, 2016).

1.9. Caatinga

A Caatinga é um bioma exclusivamente brasileiro, formado por um complexo mosaico de tipos de vegetação (Werneck, 2011). As primeiras categorizações dos mosaicos ou fitofisionomias da Caatinga foram de Andrade-Lima (1981). Apesar das diferentes categorizações fitofisionômicas do bioma (Werneck, 2011) e da dificuldade em enquadrá-la em qualquer tipologia (Gariglio et al., 2010), a Caatinga se insere em uma diagonal de vegetação aberta conectada com o Cerrado e o Chaco (Werneck, 2011), sendo estes três biomas marcados por períodos sazonais de seca.

A definição mais recente a respeito da formação vegetacional da Caatinga é a de uma floresta tropical sazonal seca (STDF) (Pennington et al., 2004; Werneck, 2011), uma unidade biogeográfica composta por florestas secas decíduas e formações arbustivas (Carmignotto et al., 2012). A definição de STDF é em acordo com a proposta de Arco Pleistocênico (Prado, 2000), constituindo-se em formações florestais em que há gêneros e espécies de planta que estão amplilocadas desde o México até o sul da América do Sul. São tolerantes às condições de escassez hídrica da região, com plantas de florestas tropicais úmidas mais restritas ao trajeto dos rios. A STDF constitui-se, portanto, em uma grande unidade fitogeográfica. É possível que a extensão dessa unidade fitogeográfica tenha sido maior, durante o maxiglacial pleistocênico (Pennington et al., 2000). A hipótese do Arco Pleistocênico é sustentada pelo padrão de distribuição das espécies de roedores caviomorfos do gênero *Thrichomys* (Nascimento et al., 2013), com eventos de dispersão de populações do gênero para o Cerrado, durante a conexão (arco) e separação (especiação) das

populações com a retração das florestas secas durante o maxiglacial pleistocênico. Há espécies de plantas da STDF que possivelmente penetraram na Amazônia durante o período pleistocênico, havendo assim a troca de espécies entre estes diferentes domínios florestais (Pennington et al., 2000).

1.9.1. Ecorregiões da Caatinga

Dentro da concepção de STDF, a Caatinga possui elevada heterogeneidade de fitofisionomias, relevo, e assim diversas propostas de regionalização, considerando-se diversos aspectos geomorfológicos, florísticos e climáticos (de Queiroz et al., 2017). Outros autores (Breshears e Barnes, 1999, por exemplo) caracterizam a heterogênea vegetação dos climas semi-áridos como composta por florestas e herbáceas, sendo a razão entre estes tipos vegetacionais, junto à umidade, os principais determinantes das propriedades do ecossistema.

Uma das primeiras propostas de regionalização foi de Andrade- Lima (1981). Em seu trabalho intitulado *The Caatingas dominium*, define provisoriamente 12 comunidades de plantas do bioma, agrupadas em seis unidades fitofisionômicas. Atualmente, reconhece-se oito ecorregiões para o bioma (Velloso et al., 2002), em parte equivalentes aos tipos vegetacionais determinados por Andrade- Lima (1981). Este, no entanto, diferencia as unidades a partir das espécies arbóreas e/ ou arbustivas dominantes, enquanto que Velloso e colaboradores (2002) regionalizam a Caatinga a partir de aspectos climáticos e geopedológicos, sem levar em consideração aspectos da fauna. O próprio domínio Caatinga já foi considerado como sendo uma ecorregião, em escala global (Olson et al., 2001).

As ecorregiões englobam aspectos geológicos e geomorfológicos, climáticos, vegetacionais e de solo, sendo um importante instrumento de planejamento para a conservação, utilizado por diferentes países especialmente após a Eco 92 (Velloso et al., 2002). Para a Mata Atlântica, por exemplo, foi verificada uma correspondência entre as ecorregiões e a composição das comunidades de anfíbios (Vasconcelos et al., 2014). As ecorregiões da Caatinga (Velloso et al., 2002) sintetizam e regionalizam a heterogeneidade do bioma, e são uma estratégia de ação para proteger o maior número ecossistemas. Apesar de sintetizar as variáveis bióticas e abióticas do bioma, as ecorregiões possuem formações geomorfológicas como serras, chapadas e brejos, que podem atuar como filtro ambiental e selecionar espécies ao longo dessas geomorfologias.

1.9.2. Brejos de altitude

Os acidentes orográficos com mais de 600 metros de altitude, constituídos por matas úmidas (matas serranas) localizadas em meio a vegetação semiárida ou sub-úmida da Caatinga são conceituadas como brejos nordestinos, ou brejos de altitude (Vasconcelos- Sobrinho, 1971). Os brejos possuem maior altitude em relação a média da Caatinga, concentram chuvas orográficas e possuem menor sazonalidade de chuvas que a vegetação mais seca de seu entorno (Andrade- Lima, 1981). Alguns autores sugerem que os brejos se constituem em outros biomas que não a Caatinga. Sua origem pode ser amazônica, levando em conta a teoria de refúgios, em que durante os maxiglaciais pleistocênicos a vegetação amazônica esteve fragmentada, sendo cercada por uma matriz de vegetação aberta (de Queiroz et al., 2017). A composição florística dos brejos à costa leste do país possuem semelhanças composicionais com o bioma Mata Atlântica, e os brejos mais do interior, maior similaridade florística com a vegetação do bioma Caatinga. Formam um modelo de oásis quanto mais ao sertão se localizam (Vasconcelos- Sobrinho, 1971).

Antes do período glacial de seca e frio, é possível que espécies, hoje de distribuição amazônica, estivessem presentes na região que hoje é de domínio da Caatinga, e com o esfriamento e seca, tenham sido isoladas nas áreas que se mantiveram úmidas (pela altitude) na Caatinga, como os brejos de altitude. Esse isolamento pode ter sido responsável pela especiação nestas áreas, apesar de de Queiroz et al. (2017) indicarem não haver espécies endêmicas nos brejos. Contudo, outro modelo é proposto: não necessariamente houve este isolamento da vegetação amazônica (floresta tropical úmida), mas a invasão de uma vegetação florestal adaptada a condições climáticas mais secas.

É possível testar gradientes ambientais, sejam de altitude ou relacionados a precipitação, umidade, temperatura, nas localidades que possuem essas geomorfologias. Um dos gradientes pode corresponder a maiores precipitações em áreas elevadas em relação ao clima mais seco das regiões de baixada (Tabarelli et al., 2017).

1.10. Pequenos mamíferos da Caatinga

Por anos o bioma da Caatinga foi considerado como pouco diverso e homogêneo para a comunidade de mamíferos, principalmente devido à imprevisibilidade climática e a dificuldade de existir uma fauna única, adaptada aos ambientes xéricos e que condicionam restrições filogenéticas (e.g. Mares et al., 1985). Considerou-se que a fauna de mamíferos da Caatinga era um subconjunto da fauna do Cerrado, já que a única espécie endêmica de mamífero era o roedor caviídeo *Kerodon*

rupestris (Mares et al., 1985), tendo mudado para sua ocorrência no Cerrado (Carmignotto et al., 2012) e retornando ao *status* de endêmica (Gutiérrez e Marinho-Filho, 2017). Recentemente, um número crescente de espécies endêmicas tem sido descritas para o bioma (Stoner e Timm, 2011, Carmignotto et al., 2012, Feijó e Langguth, 2013, Gutiérrez e Marinho-Filho, 2017 e Carmignotto e Ástua, 2017, para mamíferos; Rocha et al., 2004 e Joppa et al., 2010, para plantas), com grupos irmãos destas espécies sendo tanto de florestas tropicais como de vegetações abertas (Carmignotto et al., 2012; Carmignotto e Ástua, 2017).

Os pequenos mamíferos não voadores são um grupo formado pelas ordens taxonômicas mais diversas de mamíferos, sendo a ordem Rodentia constituída, no Brasil, por 234 espécies (34,7% do total) e Didelphimorphia, 55 espécies (7,9% do total) (Paglia et al., 2012). Os pequenos mamíferos são responsáveis por muitos processos ecológicos nos ecossistemas: são a base alimentar de meso e grandes predadores (Eagan et al., 2011) e dispersam fungos micorrízicos e sementes (Guimarães et al., 2005), auxiliando na sucessão da vegetação. Muitas espécies de pequenos mamíferos são utilizadas para alimentação em áreas do semi-árido da Caatinga da Paraíba, como o rato punaré do gênero *Thrichomys*, o mocó *Kerodon rupestris*, o preá *Galea spiixi* e o timbú *Didelphis albiventris* (Alves et al., 2012). Apesar de serem escassas informações a respeito do tamanho populacional desses pequenos mamíferos (IUCN, 2017), a caça pode estar contribuindo com a diminuição dos seus respectivos tamanhos populacionais, especialmente pela grande valorização da carne de caça (Alves et al., 2012).

Mais preocupante ainda é a extinção local de animais endêmicos, como o punaré *Thrichomys laurentius*, já que sua distribuição geográfica se restringe apenas a Caatinga, e cuja extinção local pode, portanto, significar a extinção de toda a espécie. Apesar da importância ecológica dos pequenos mamíferos nos ecossistemas e da pressão antrópica que o grupo vem sofrendo na Caatinga, faltam informações sobre o tamanho populacional e a distribuição geográfica das espécies (de Oliveira et al., 2003), somando-se ao apenas recente conhecimento da diversidade taxonômica do grupo, contribuem para a falta de conhecimento sobre a regionalização das comunidades de pequenos mamíferos ao longo do bioma Caatinga. Há lacunas amostrais do conhecimento ecológico e evolutivo do grupo, além de sua regionalização na Caatinga.

Para a validação das espécies das ordens Rodentia e Didelphimorphia, caracteres morfológicos e moleculares foram utilizados. Alguns gêneros possuem boa resolução taxonômica e fácil distinção entre espécies a partir de informações cariotípicas. A subfamília Sigmodontinae é a segunda maior da família Cricetidae, sendo o grupo mais diverso de mamíferos do neotrópico (Leite

et al., 2014). Recentemente gêneros foram reorganizados (*Oryzomys*, Weksler et al., 2006) e ainda há incertezas taxonômicas para algumas espécies (*Oecomys* sp., *Rhipidomys* sp., de Oliveira et al., 2003). Com avanço da sistemática molecular, novas relações filogenéticas puderam ser definidas para o grupo de orizomíneos. No ano de 2006, Weksler define relações filogenéticas entre espécies do gênero *Oryzomys*, a partir de características morfológicas e, em 2014, o mesmo (co-autor de Leite et al., 2014) define as relações através dos tempos de divergência entre as espécies, a partir de DNA nuclear e mitocondrial. Sendo assim, é importante trabalhar, em ecologia de comunidades, em dois níveis de análise: nível espécie e nível tempo de divergência.

1.11. Hipóteses e premissas

Sintetizando as informações acima colocadas, a respeito das características climáticas e geográficas da Caatinga, quatro fatos serão tratados em maior detalhes na abordagem desta tese:

1. Há um esquema de regionalização em ecorregiões para este bioma, delimitando oito regiões a partir de variáveis geomorfológicas, climáticas e fitofisionômicas. As ecorregiões indicam certo grau de heterogeneidade na Caatinga (Velloso et al., 2002).

2. A heterogeneidade da Caatinga também pode se dar entre os brejos de altitude e regiões de formação florestal (regiões méxicas) com as áreas de depressão, menos méxicas (Tabarelli et al., 2017).

3. O período de secas na Caatinga é bastante variável ao longo dos anos e entre diferentes áreas do bioma. Esta variância climática pode interferir sobre a dinâmica das comunidades biológicas, por conta do recurso água ser de fundamental importância para manutenção das populações. Além disso, a sazonalidade do bioma pode diminuir o *fitness* da espécie se o grau de especialização não for relacionado a um clima sazonal (Vellend, 2016).

4. Por fim, a Caatinga faz divisa com três biomas (Cerrado, Mata Atlântica e Amazônia) e dependendo da região no bioma em que determinada comunidade biológica ocorre, pode receber populações de espécies de alguns destes biomas (Tabarelli et al., 2017).

Diante destas colocações, algumas perguntas podem ser feitas: as comunidades de pequenos mamíferos são regionalizadas pelas ecorregiões? Há diferenciação entre as comunidades de áreas méxicas/não méxicas? O clima sazonal e a heterogeneidade de vegetações/ ecorregiões determinam a distribuição das espécies de pequenos mamíferos? As características evolutivas das espécies são determinantes da estruturação das comunidades? Com aumento da distância geográfica entre as comunidades (representando o efeito de fornecimento de espécies de diferentes biomas, como também a diferenciação por conta de dispersão limitante) aumenta-se a dissimilaridade ecológica e/ou evolutiva entre elas?

Os diferentes graus de pluviosidade entre áreas da Caatinga podem atuar como filtro ambiental, selecionando as espécies do *pool* regional que irão ocorrer na comunidade. Além disso, em uma escala local, há maior efeito da competição por recursos do que em escala regional. Alguns autores, no entanto, colocam a competição e o filtro ambiental como processos opostos que atuam na mesma escala (*e.g.* Bryant et al., 2008).

As comunidades podem ser estruturadas por características abióticas e bióticas, como variáveis ambientais e interação interespecífica, pela limitação de dispersão a longas distâncias, e o efeito destas variáveis estando relacionadas a características filogenéticas das espécies (Swenson, 2013). As hipóteses abaixo contemplam processos e padrões que serão testados pelas abordagens de metacomunidades, betadiversidade e filobetadiversidade e pelo grau de agregação filogenética.

1. Filtro ambiental

1.1. Considerando-se o conservatismo de nicho para a característica de tolerância a seca, haverá uma elevada betadiversidade (dissimilaridade composicional) e filobetadiversidade (dissimilaridade evolutiva) entre áreas com diferentes variáveis ambientais. Estas variáveis serão maiores quanto maior for a distância geográfica entre áreas. Será verificada agregação filogenética em uma escala regional e dispersão filogenética em uma escala local. Caso o tempo de divergência entre espécies seja recente (efeito de espécies neoendêmicas), a filobetadiversidade entre áreas será baixa. Um filtro ambiental poderá ser verificado a partir do aninhamento da matriz de metacomunidades e a competição, a partir de um padrão de *checkerboard*.

1.2. Uma limitação de dispersão ao longo de grandes distâncias geográficas, por exemplo, resulta em uma alta dissimilaridade (betadiversidade e filobetadiversidade) quanto maior a distância e, portanto, um padrão não aleatório entre comunidades separadas por grandes distâncias. Neste caso, haverá uma elevada filobetadiversidade caso as espécies sejam paleoendêmicas e uma baixa filobetadiversidade, caso sejam neoendêmicas. A coerência da matriz se dará pelo efeito da distância geográfica (padrão de aninhamento da matriz ordenada de metacomunidades).

1.3. Relacionada a hipótese acima, se considerarmos que as espécies da Caatinga possuem ampla distribuição no bioma, não será verificado o efeito da distância geográfica sobre a dissimilaridade composicional e filogenética entre as comunidades. Já uma não limitação na dispersão resultará em beta e filobetadiversidade menores que o esperado ao acaso (modelo nulo) (Graham e Fine, 2008) e em uma não coerência da matriz.

2. As espécies do pool regional da Caatinga são fornecidas pelos diferentes biomas que fazem limite com este bioma

2.1. Haverá elevada beta e filobetadiversidade entre localidades da Caatinga ao longo da distância geográfica, a qual representa um *proxy* relativo às diferentes distâncias aos biomas limítrofes com a Caatinga (caso o eixo de distância geográfica possua, em suas extremidades, os diferentes biomas). Essa elevada filobetadiversidade se dá por conta de diferentes histórias evolutivas das espécies destes distintos biomas. Não haverá agrupamento ou dispersão filogenética nas comunidades (formação aleatória), já que as diferentes localidades poderão ou não receber estas espécies.

2.2. Haverá uma baixa beta e filobetadiversidade ao longo da distância geográfica, se as espécies fornecidas tiverem ampla distribuição (e abundância) no bioma Caatinga.

2.3. Os brejos de altitude estão localizados em diferentes regiões da Caatinga, podendo receber espécies do bioma Mata Atlântica ou Amazônia. Além disso, possuem espécies que são amplamente distribuídas na Caatinga. Sendo assim, haverá dispersão filogenética nestes. Haverá efeito da distância geográfica sobre a betadiversidade e a filobetadiversidade.

3. Regionalização pelas ecorregiões e pelos brejos

As ecorregiões possuem conjuntos de espécies distintos, havendo agregação filogenética para cada uma delas. Será verificado um padrão Clementsiano na matriz ordenada de metacomunidades (Capítulo 2 desta tese). Além disso, caso os brejos representem formações com composição gerada pelo isolamento, haverá agregação filogenética e efeito da distância geográfica sobre a betadiversidade e a filobetadiversidade.

4. Deriva ecológica

4.1. Um ambiente com alta imprevisibilidade de chuvas tende a ter espécies com pouco grau de especialização de habitat (Lande e Shannon, 1996; Jansson e Dynesius, 2002). Além disso, o efeito da deriva ecológica é mais comum em ambientais sazonais e com longos períodos de seca (Vellend, 2016). Assim será observada a não coerência da matriz ordenada de metacomunidades, além do não efeito de variáveis ambientais e da distância geográfica e a não agregação/ dispersão filogenética nas localidades/ comunidades da Caatinga.

4.2. Considerando que devido à competição por recursos as comunidades terão um número pequeno de espécies, haverá uma elevada beta e filobetadiversidade mas sem responder aos gradientes ambientais (Vellend, 2016). Não haverá agrupamento ou dispersão filogenética entre localidades e a estrutura da matriz ordenada de metacomunidades será aleatória (coerência não significativa).

No próximo capítulo desta tese serão avaliadas as hipóteses ecológicas relacionadas a estruturação das comunidades de pequenos mamíferos na Caatinga, com a abordagem de metacomunidades e betadiversidade.

1.12. Referências bibliográficas

- Almeida-Neto, M., Guimaraes, P., Guimarães, P. R., Loyola, R. D. & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117(8), 1227-1239.
- Alves, Rô. R. Nô., Gonçalves, M. B. R. & Vieira, W. L. S. (2012). Caça, uso e conservação de vertebrados no semiárido Brasileiro. *Tropical Conservation Science*, 5(3), 394-416.
- Andrade-Lima, D. d. (1981). O domínio das caatingas. *Revista Brasileira de Botânica*, 4, 149-163.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134-143.
- Baselga, A. (2012). The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, 21(12), 1223-1232.
- Baselga, A. & Orme, C. D. L. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 808-812.
- Breshears, D. D. & Barnes, F. J. (1999). Interrelationships between plant functional types and soil moisture heterogeneity for semiarid landscapes within the grassland/forest continuum: a unified conceptual model. *Landscape Ecology*, 14(5), 465-478.
- Bryant, J. A., Lamanna, C., Morlon, Hé., Kerkhoff, A. J., Enquist, B. J. & Green, J. L. (2008). Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(Supplement 1), 11505-11511.
- Carmignotto, A. P. & Astúa, D. (2017). *Mammals of the Caatinga: Diversity, Ecology, Biogeography, and Conservation* (pp. 211-254). In *Caatinga: The largest Tropical Dry Forest Region in South America* (Ed. José Maria Cardoso da Silva, Inara R. Leal and Marcello Tabarelli) . Springer.
- Carmignotto, A. P., Vivo, M. d. & Langguth, A. (2012). Mammals of the Cerrado and Caatinga: distribution patterns of the tropical open biomes of Central South America. *Bones, clones and biomes. The history and geography of recent Neotropical mammals (BD Patterson and LP Costa, eds.)*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, , 307-350.
- Chase, J. M. (2007). Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(44), 17430-17434.
- Colwell, R. K. & Rangel, T. F. (2009). Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2), 19651-19658.

- Connor, E. F. & Simberloff, D. (1979). The assembly of species communities: chance or competition?. *Ecology*, 60(6), 1132-1140.
- Dallas, T. & Drake, J. M. (2014). Relative importance of environmental, geographic, and spatial variables on zooplankton metacommunities. *Ecosphere*, 5(9), 1-13.
- Diamond, J. M. (1975). Assembly of species communities. *Ecology and evolution of communities*, , 342-444.
- Diniz-Filho, J. A. F., Nabout, J. C., Telles, M. P. d. C., Soares, T. N. & Rangel, T. F. L. (2009). A review of techniques for spatial modeling in geographical, conservation and landscape genetics. *Genetics and molecular Biology*, 32(2), 203-211.
- Eagan, T. S., Beasley, J. C., Olson, Z. H. & Rhodes Jr, O. E. (2011). Impacts of generalist mesopredators on the demography of small-mammal populations in fragmented landscapes. *Canadian Journal of Zoology*, 89(8), 724-731.
- Emerson, B. C., Cicconardi, F., Fanciulli, P. P. & Shaw, P. J. (2011). Phylogeny, phylogeography, phylobetadiversity and the molecular analysis of biological communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1576), 2391-2402.
- Feijó, A. & Langguth, A. (2013). Mamíferos de médio e grande porte do Nordeste do Brasil: distribuição e taxonomia, com descrição de novas espécies. *Revista Nordestina de Biologia*, 22(1), 3-225.
- Ferrier, S. (2002). Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: where to from here?. *Systematic biology*, 51(2), 331-363.
- Ferrier, S., Manion, G., Elith, J. & Richardson, K. (2007). Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and distributions*, 13(3), 252-264.
- Fine, P. V. & Kembel, S. W. (2011). Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, 34(4), 552-565.
- Fitzpatrick, M. C., Sanders, N. J., Ferrier, S., Longino, J. T., Weiser, M. D. & Dunn, R. (2011). Forecasting the future of biodiversity: a test of single-and multi-species models for ants in North America. *Ecography*, 34(5), 836-847.
- Fitzpatrick, M. C., Sanders, N. J., Normand, S., Svenning, J.-C., Ferrier, S., Gove, A. D. & Dunn, R. (2013). Environmental and historical imprints on beta diversity: insights from variation in

- rates of species turnover along gradients. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1768), 20131201.
- Fonseca, C. R., Antongiovanni, M., Matsumoto, M., Bernard, E. & Venticinque, E. M. (2017). Conservation Opportunities in the Caatinga. In (Ed.), *Conservation Opportunities in the Caatinga*. Springer.
- Gariglio, M. A., SAMPAIO, E. d. S., Cestaro, L. A. & Kageyama, P. Y. (2010). Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga.. , , .
- Godsoe, W., Jankowski, J., Holt, R. D. & Gravel, D. (2017). Integrating Biogeography with Contemporary Niche Theory. *Trends in ecology & evolution*, 32(7), 488-499.
- Gorelick, R. (2011). Commentary: Do we have a consistent terminology for species diversity? The fallacy of true diversity. *Oecologia*, 167(4), 885-888.
- Gotelli, N. J. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81(9), 2606-2621.
- Gotelli, N. J. & McCabe, D. J. (2002). Species co-occurrence: A meta-analysis of JM Diamond's assembly rules model. *Ecology*, 83(8), 2091-2096.
- Graham, C. H. & Fine, P. V. (2008). Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology letters*, 11(12), 1265-1277.
- Guedes, T. B., Sawaya, R. J. & C Nogueira, C. (2014). Biogeography, vicariance and conservation of snakes of the neglected and endangered Caatinga region, north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography*, 41(5), 919-931.
- Guimarães, P. R., Lopes, P. F., Lyra, M. L. & Muriel, A. P. (2005). Fleshy pulp enhances the location of *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae) fruits by seed-dispersing rodents in an Atlantic forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 21(1), 109-112.
- Gutiérrez, E. E. & Marinho-Filho, J. (2017). The mammalian faunas endemic to the Cerrado and the Caatinga. *ZooKeys*, (644), 105.
- Holyoak, M., Leibold, M. A. & Holt, R. D. (2005). *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press.
- Jansson, R. & Dynesius, M. (2002). The fate of clades in a world of recurrent climatic change: Milankovitch oscillations and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 741-777.
- Jonsson, B. G. (2001). A null model for randomization tests of nestedness in species assemblages. *Oecologia*, 127(3), 309-313.

- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363-375.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427-2439.
- Kembel, S. W. et al. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26(11), 1463-1464.
- Kneitel, J. M. & Chase, J. M. (2004). Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*, 7(1), 69-80.
- Kriticos, D. J., Webber, B. L., Leriche, A., Ota, N., Macadam, I., Bathols, J. & Scott, J. K. (2012). CliMond: global high-resolution historical and future scenario climate surfaces for bioclimatic modelling. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(1), 53-64.
- Lande, R. & Shannon, S. (1996). The role of genetic variation in adaptation and population persistence in a changing environment. *Evolution*, 50(1), 434-437.
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P. R. (2005). *Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data* (Doctoral Dissertation). Retrieved from
- Leibold, M. (2009). Spatial and metacommunity dynamics in biodiversity. *The Princeton guide to ecology*, , 312-319.
- Leibold, M. A. et al. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology letters*, 7(7), 601-613.
- Leibold, M. A. & Mikkelsen, G. M. (2002). Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*, 97(2), 237-250.
- Leite, R. N., Kolokotronis, S.-O., Almeida, F. C., Werneck, F. P., Rogers, D. S. & Weksler, M. (2014). In the wake of invasion: tracing the historical biogeography of the South American cricetid radiation (Rodentia, Sigmodontinae). *PloS one*, 9(6), e100687.
- Leprieur, F., Albouy, C., De Bortoli, J., Cowman, P. F., Bellwood, D. R. & Mouillot, D. (2012). Quantifying phylogenetic beta diversity: distinguishing between ‘true’turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients. *PLoS One*, 7(8), e42760.
- Levins, R. & Lewontin, R. C. (1985). *The dialectical biologist*. Harvard University Press.
- Mares, M. A., Willig, M. R. & Lacher Jr, T. E. (1985). The Brazilian Caatinga in South American zoogeography: tropical mammals in a dry region. *Journal of Biogeography*, , 57-69.
- Mikkelsen, G. M. (1997). Methods and metaphors in community ecology: the problem of defining stability. *Perspectives on Science*, 5, 481-498.

- Moreno, C. E. & Rodriguez, P. (2011). Commentary: Do we have a consistent terminology for species diversity? Back to basics and toward a unifying framework. *Oecologia*, 167(4), 889-892.
- Morlon, Hé. et al. (2008). A general framework for the distance--decay of similarity in ecological communities. *Ecology letters*, 11(9), 904-917.
- Morrone, J. J. (2014). On biotas and their names. *Systematics and Biodiversity*, 12(4), 386-392.
- Nascimento, F. F. et al. (2013). The role of historical barriers in the diversification processes in open vegetation formations during the Miocene/Pliocene using an ancient rodent lineage as a model. *PLoS One*, 8(4), e61924.
- Nimer, E. (1979). Pluviometria e recursos hidricos dos estados de Pernambuco e Paraíba. In (Ed.), *Pluviometria e recursos hidricos dos estados de Pernambuco e Paraíba*. SUPREN.
- de Oliveira, G. & Diniz-Filho, J. A. F. (2010). Spatial patterns of terrestrial vertebrates richness in Brazilian semiarid, Northeastern Brazil: selecting hypotheses and revealing constraints. *Journal of Arid Environments*, 74(11), 1418-1426.
- de Oliveira, J. A., Gonçalves, P. R. & Bonvicino, C. R. (2003). Mamíferos da caatinga. *Ecologia e conservação da Caatinga*, , 275.
- Olson, D. M. & Dinerstein, E. (1998). The Global 200: a representation approach to conserving the Earth's most biologically valuable ecoregions. *Conservation Biology*, 12(3), 502-515.
- Olson, D. M. et al. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51(11), 933-938.
- Paglia, A. P. et al. (2012). Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil 2textordfeminine Edição/Annotated Checklist of Brazilian Mammals. *Occasional papers in conservation biology*, 6, 76.
- Peres-Neto, P. R. & Kembel, S. W. (2015). Phylogenetic gradient analysis: environmental drivers of phylogenetic variation across ecological communities. *Plant Ecology*, 216(5), 709-724.
- Peres-Neto, P. R., Leibold, M. A. & Dray, S. (2012). Assessing the effects of spatial contingency and environmental filtering on metacommunity phylogenetics. *Ecology*, 93(sp8), .
- Pielou, E. C. (1984). *The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination*. John Wiley & Sons.
- Portillo-Quintero, C. & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, 143(1), 144-155.

- Prado, D. (2000). Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany*, 57(3), 437-461.
- do Prado, J. R. & Percequillo, A. R. (2013). Geographic distribution of the genera of the tribe Oryzomyini (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in South America: patterns of distribution and diversity. *Arquivos de Zoologia (São Paulo)*, 44(1), 1-120.
- Presley, S. J., Cisneros, L. M., Patterson, B. D. & Willig, M. R. (2012). Vertebrate metacommunity structure along an extensive elevational gradient in the tropics: a comparison of bats, rodents and birds. *Global Ecology and Biogeography*, 21(10), 968-976.
- Pressey, R., Humphries, C., Margules, C. R., Vane-Wright, R. & Williams, P. (1993). Beyond opportunism: key principles for systematic reserve selection. *Trends in ecology & evolution*, 8(4), 124-128.
- de Queiroz, L. P., Cardoso, D., Fernandes, M. F. & Moro, M. F. (2017). . In (Ed.), *Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain* (pp. 23-63). Springer.
- Ricklefs, R. E. (1996). Phylogeny and ecology. *Trends in ecology & evolution*, 11(6), 229-230.
- Rocha, P. L. B. d., Queiroz, L. P. d. & Pirani, J. R. (2004). Plant species and habitat structure in a sand dune field in the Brazilian Caatinga: a homogeneous habitat harbouring an endemic biota. *Brazilian Journal of Botany*, 27(4), 739-755.
- Rosenberg, G. (2005). Magurran, A. 2004. Measuring Biological Diversity. Oxford, RU: Blackwell Publishing. Schemske, DW y N. Brokaw. 1981. "Treefalls and the distribution of. *ica de Costa Rica*, 9(1), 17.
- Santana, M. O. (2007). Atlas das áreas suscetíveis à desertificação do Brasil. *Brasília: MMA/SRH/UFPB*.
- Santos, J. C., Leal, I. R., Almeida-Cortez, J. S., Fernandes, G. W. & Tabarelli, M. (2011). Caatinga: the scientific negligence experienced by a dry tropical forest. *Tropical Conservation Science*, 4(3), 276-286.
- Starzomski, B. M., Parker, R. L. & Srivastava, D. S. (2008). On the relationship between regional and local species richness: a test of saturation theory. *Ecology*, 89(7), 1921-1930.
- Stoner, K. E. & Timm, R. M. (2011). Seasonally dry tropical forest mammals: Adaptations and seasonal patterns. In (Ed.), *Seasonally dry tropical forest mammals: Adaptations and seasonal patterns*. Springer.
- Swenson, N. G. (2013). The assembly of tropical tree communities--the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography*, 36(3), 264-276.

- Swenson, N. G. (2014). *Functional and phylogenetic ecology in R*. Springer.
- Tabarelli, M., Leal, I. R., Scarano, F. R. & da Silva, J. M. C. (2017). The Future of the Caatinga. In (Ed.), *The Future of the Caatinga*. Springer.
- Toby Pennington, R., Prado, D. E. & Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27(2), 261-273.
- Tucker, C. M. et al. (2017). A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*, 92(2), 698-715.
- Tuomisto, H. (2010a). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33(1), 2-22.
- Tuomisto, H. (2010b). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography*, 33(1), 23-45.
- Ulrich, W. & Gotelli, N. J. (2013). Pattern detection in null model analysis. *Oikos*, 122(1), 2-18.
- Vasconcelos, T. S., Prado, V. H., da Silva, F. R. & Haddad, Cé. F. (2014). Biogeographic distribution patterns and their correlates in the diverse frog fauna of the Atlantic Forest hotspot. *PLoS One*, 9(8), e104130.
- Vasconcelos- Sobrinho, J. (1971). *As regiões naturais do Nordeste, o meio a civilização*. Conselho do Desenvolvimento de Pernambuco.
- Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology*, 85(2), 183-206.
- Vellend, M. (2016). *The theory of ecological communities (mpb-57)*. Princeton University Press.
- Vellend, M. et al. (2014). Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos*, 123(12), 1420-1430.
- Velloso, A., Sampaio, E. & Pareyn, F. (2002). Ecorregiões propostas para o bioma Caatinga. Recife: Associação Plantas do Nordeste, Instituto de Conservação Ambiental. *The Nature Conservancy do Brasil*, 74(07), .
- Webb, C. O. (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156(2), 145-155.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A. & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 475-505.
- Weksler, M., Percequillo, A. R. & Voss, R. S. (2006). Ten new genera of oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *American Museum Novitates*, , 1-29.

- Werneck, F. P. (2011). The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews*, 30(13-14), 1630-1648.
- Wiens, J. J. & Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in ecology & evolution*, 19(12), 639-644.

Capítulo 2: Metacommunity structure and betadiversity patterns: regionalization of the non-volant small mammals in the Caatinga biome

Thais Kubik Martins

email: thaisbio2003@yahoo.com.br

affiliation: Universidade Federal da Paraíba, Department of Systematics and Ecology, Center of Exacts and Natural Sciences, CEP 58051-090, João Pessoa, PB, Brazil.

Pedro Cordeiro-Estrela

email: pedroestrela@yahoo.com

affiliation: Universidade Federal da Paraíba, Department of Systematics ad Ecology, Center of Exacts and Natural Sciences, CEP 58051-090, João Pessoa, PB, Brazil.

key-words: seasonally dry tropical forest, ecoregions, metacommunity, nestedness, sampling gaps, turnover

Running head: Caatinga's small mammal metacommunities

number of words in the Abstract: 297

number of words in main body: 4984

Abstract

Aim

To test for the regionalization of metacommunities of non-volant small mammals in the Caatinga biome by comparing observed to hypothesis-driven expected patterns.

Location

The Caatinga biome in Northeastern Brazil

Methods

A site by species occurrence matrix of non-volant small mammals was obtained from the literature, collection specimens and field sampling. The statistical frameworks encompassed the elements of metacommunity structure and the betadiversity partitioned in turnover and nestedness, for the municipality, 1° grid cell and ecoregion spatial scales. Betadiversity was calculated in a pairwise metric, which measures sampling units irrepleaceability (and its spatial autocorrelation), and in a multiple-site metric measuring total betadiversity across the biome. Sampling gaps were investigated by kernel density estimation to determine priority areas for future sampling.

Results

The pattern of metacommunities is clumped nested, with a high multiple-site turnover 0.95, 0.85 and 0.54 respectively for municipality, 1° grid cell and ecoregion) but zero pairwise turnover in virtually all sampling units, except on high altitude (> 500m) humid forests ecosystems (brejos de altitude) and on the edges of the biome. Nestedness was detected at the municipality and 1° grid spatial scales. There was spatial autocorrelation of pairwise turnover, at the municipality scale (positive for the first distance classes, 72km and 111km), at the SETENTRIONAL (positive on 50.30km and negative on 378.94km and 481.42km) and at the MERIDIONAL (positive on 95.15km and negative on 401.19km and 905.95km) ecoregions. The kernel analysis indicated RASO, IBIAPABA and CAMPO MAIOR ecoregions as poorly or unsampled.

Main conclusions

The non-volant small mammal communities from the Caatinga are not regionalized by ecoregions. In spite of the general nestedness pattern the brejos de altitude are compositionally made up of Caatinga fauna, their pairwise turnover was higher than zero, jointly with two ecotones. These irreplaceable areas are a priority for conservation and management.

Introduction

The understanding of the biogeography of species for conservation purposes must consider the ecological processes that retain species and sites for the future (Brooks et al., 2010; Andrew et al., 2011), as well as the processes that generate their irreplaceability or complementarity (Brooks, 2006; Brooks et al., 2010). The irreplaceability of a species or site is characterized to be of high value for conservation and patterns of endemism have often been used for these purposes (Le Saout et al., 2013). With the increase in information about species distribution and taxonomy as well as theoretical advances in community ecology, the use of biological communities as an unit to regionalize faunal components has been made possible (Andrew et al., 2011; Morrone, 2014).

One form to explore the regionalization of biological communities in respect to irreplaceability and complementarity of regions is through the measures of betadiversity (Whitaker, 1972; Legendre et al., 2005; Baselga, 2010). Betadiversity is a key measure to understand the dynamics of ecosystems, its conservation and management (Ganeshiak et al., 1997; Legendre et al., 2005). Indexes of betadiversity can be decomposed into two structural phenomena of communities, the spatial turnover and nestedness of species (Baselga and Orme, 2012). The irreplaceability and the complementarity (from set theory) are related with these two structural phenomena. The higher the turnover between communities, determined by the replacement of species, the more irreplaceable they are. Conversely the higher the nestedness the less complementary they are. Changes in irreplaceability and complementarity occur through the connection of the communities by the spatial dynamics of dispersal between them. Thus another form of understanding regionalization of communities is to analyze the spatial structure of metacommunities (Holoak et al., 2005), which are defined as communities potentially but not necessarily connected by dispersion (Leibold and Mikkelsen, 2002).

One way to assess the spatial structuration of metacommunities is through its spatial autocorrelation. It can occur simultaneously at different spatial scales because of different phenomena that might generate it (geographical barriers, ecological niches, environmental gradients) (Legendre et al., 2005; Pavoine and Bonsall, 2011). Considering that if there is a spatial structuration than the composition of communities are supposed to be stochastic in respect to the environmental variables (Vellend et al., 2014), the spatial autocorrelation of the betadiversity could also be an appropriate statistical approach to understand the spatial structuration of metacommunities (Vellend et al., 2014). These analyses are also necessary to investigate the

structure of metacommunities beyond a categorical framework, *e.g.* grid cells and ecoregions (Andrew et al., 2011).

In this paper we apply these statistical frameworks to infer regionalization patterns of small mammal communities of the Caatinga. The Caatinga is one of the most threatened biomes by anthropic management and the less scientifically known in Brazil (Santos et al., 2011; Werneck, 2011). It is composed predominantly by seasonally dry tropical forest formations, SDTF henceforth, semi-deciduous or deciduous during the dry season amidst a mosaic varying from tall forests to cactus scrub (Pennington et al., 2000; Prado, 2003; Portillo-Quintero and Sánchez-Azofeifa, 2010; Werneck, 2011). Despite being the only exclusive Brazilian biome, encompassing nine federation states and covering 826,411 km², only about 1% of its area is protected in protected areas (Castelletti, 2004; Santos et al., 2011; Werneck, 2011; de Oliveira et al., 2012) and only 53.4% of its original area remain (MMA and IBAMA, 2011). Most of the alteration of its ecosystems are a result of a longstanding agricultural exploitation and livestock extensive ranching dominated by caprines and ovines, increasing the desertification of the biome (Oyama and Nobre, 2004). Recent large-scale development projects, like the São Francisco River transposition (de Oliveira et al., 2012) and Transnordestina railway, will increase this degradation trend.

There are few hypotheses about biotic regionalization of the Caatinga. However, one of its regionalization schemes are the eight ecoregions defined by climate, soil, geomorphological and floristic characteristics (Velloso et al., 2002; Andrew et al., 2011). Moreover, the São Francisco river, the fourth largest river in South America is an important biotic barrier within the Caatinga (*e.g.* Nascimento et al. 2013). There is also the several old plateaux, *chapadas*, and small mountains ranges which provide higher rainfalls allowing for the permanence of humid/semideciduous forests. Finally, as the Caatinga is bordered the Cerrado, the Amazonian and Atlantic Forest biomes, the last two which have been connected during the past mesic episodes through the Caatinga, the resulting scenario of biotic regionalization is challenging. Thus, there is an urgency to understand the dynamics of historical and ecological processes on the regulation of metacommunities of Caatinga (Werneck, 2011; de Albuquerque et al., 2012), considering the pronounced rainfall unpredictability (Nimer, 1989) and the possible influence of ecoregions and the boundary biomes.

There are two drawbacks to the study of mammals in the Caatinga. First, large areas of the Caatinga have not been studied at all, with the sampled areas concentrated next to cities (Santos et al., 2011; Albuquerque et al., 2012) and plague foci (Giles et al., 2011). In fact, the Cerrado, the Atlantic Forest and Amazonia have clearer hypotheses about the regionalization of their fauna and

flora (frogs: Vasconcelos et al., 2014; mammals: Fonseca et al., 1999, Costa et al., 2000 and Costa, 2003; birds: Cracraft, 1985, Aleixo, 2004 and Cardoso da Silva et al., 2004; flora: Oliveira and Fontes, 2000). Second, the taxonomic lack of knowledge (Linnean deficit) and of species distribution (Wallacean deficit) (Mokany and Ferrier, 2011) are especially ubiquitous in tropical regions. The mapping of sampling gaps can contribute to a scientific agenda for inventories, plans of prioritization and schemes for the creation of protected areas (Rodrigues et al., 2004; Brooks, 2010).

The recent advances in inventories (Oliveira et al., 2003, Carmignotto et al., 2012), systematics (Carmignotto et al., 2012, Prado and Percequillo, 2013 and Feijó and Langguth, 2013) and biogeography (Nascimento et al., 2013) of small neotropical mammals may allow to explore and test regionalization patterns.

The main objective of this work is to investigate, at three spatial scales, if there is any regionalization of non-volant small mammal communities in the Caatinga biome, from two different analytical approaches: the spatial structures of betadiversity and patterns generated by the elements of metacommunity structure.

Methods

(A) Study area and sampling

We obtained occurrence data of non-volant small mammal species along the Caatinga from bibliographic references, field sampling and scientific collections of mammals of the Brazilian universities (USP, UFPE and UFPB). Bibliographic references were searched by the keywords “mammals” or “small mammals” in combination with “caatinga” or “STDF” on Web of Science (Appendix S1).

The occurrence data of scientific collections was obtained through direct visualization of tags on specimen vouchers. Species names were updated to the current taxonomic nomenclature (following Carmignotto et al., 2012, Prado and Percequillo, 2013, Feijó and Langguth, 2013 and Patton et al., 2015). Some specimens without identification to the species levels and the exotic species were excluded from the analyses.

The sample intensity was explored through kernel density estimation of sampling localities with a bandwidth of 50km. Spatial clustering of the localities was tested against the null hypothesis of random distribution through the F function (Bivand et al., 2008) to identify sampling gaps.

(A) Betadiversity and Elements of Metacommunity Structure

We used Betadiversity and Elements of Metacommunity Structure (EMS) approaches to assess the regionalization of small mammal metacommunities in the Caatinga, at different spatial scales: municipalities, 1° grid cells and ecoregions. These frameworks generate a series of testable hypotheses presented in Table 1. The different scales were included to balance between the higher number of localities, increasing the sample size on analyses at the municipality scale, and the better sampled 1° grid cell and ecoregions scales.

Table 1: Hypotheses of metacommunity and spatial betadiversity patterns on Caatinga considering different causal relations with habitat and climate.

Patterns for the Caatinga	Hypotheses	Theories/ Models	Predicted observations			
			Multiple-site betadiversity	Pairwise betadiversity	Spatial Autocorrelation	EMS
Structured by ecoregions: Each one has an unique compositional community	Of all regional pool of species, there are groups of species that share evolutionary history and/or inter-dependent ecological relationships	Niche theory related to physical distribution of organisms (Hutchinson, 1958)/ Historical Biogeographical regions (Morrone, 2014)	Higher turnover values between ecoregions than within ecoregions; High nestedness component between localities within an ecoregion	At least one sample unit on each ecoregion presenting turnover > 0 . Distribution on beta values skewed to high.	Not significant when considering all localities, because neighboring areas but on different ecoregions are less similars than distant areas. Significant and positive for short geographic distances, and negative for large geographic distances.	A significant and positive coherence and turnover, with a Clementsian structure.
Not structured by ecoregions, with a homogeneous (nested) composition of communities	The less rich communities are a subgroup of the more rich communities (nestedness pattern). Alpha diversity is a subgroup of gamma diversity	Geometric Constraint model (de Oliveira and Diniz-Filho, 2010); Species area theory (Arrhenius, 1921); Ecological filter (Vellend, 2010)	High nestedness values on all scales, whether the localities are on the same ecoregion or not.	Nestedness ~ 1 and Turnover ~ 0	Significant, and positive for short geographic distances and negative for large geographic distances	A significant and positive coherence, a significant and negative turnover, with a clumped or stochastic nested pattern
Not structured by ecoregions, with a heterogeneous composition of communities	The coexistence in a heterogeneous habitat is allowed by a trade-off between colonizers and competitors	Competition-colonization trade-off (Kneitel and Chase, 2004)	Similar values of nestedness and turnover components	Similar values of nestedness and turnover	Significant, and positive by some short geographic distances and negative by some large geographic distances	A significant and positive coherence, a significant and negative turnover, with a hyperdispersed nested pattern
Not structured by ecoregions, with a composition of communities regulated by competition	Because the degree of climatic instability and/or the low resources in the Caatinga, the interspecific competition is dominant	Climatic instability (Jansson and Dynesius, 2002; Vellend et al., 2014); Competition between species (Diamond, 1975)	Unpredictable (there is no pattern)	High nestedness component	Not significant	A significant and negative coherence and a checkerboard structure of the metacommunity
Not structured by ecoregions, with a stochastic composition of communities	Because the degree of climatic instability on Caatinga, there is no predictable organization of communities	Climatic instability (Jansson and Dynesius, 2002; Vellend et al., 2014)	Unpredictable (there is no pattern)	Unpredictable (there is no pattern)	Not significant	No coherence and a random structure of the metacommunity

The spatial structure of metacommunities was firstly investigated by the spatial structuring of betadiversity. The Sorensen index was partitioned in two additive components: turnover (*i.e.* replacement) of species, obtained from the Simpson index, and nestedness (*i.e.* gain or loss of species (Baselga and Orme, 2012; Baselga, 2013). The Sorensen index considers these two components as independent and complementary, and it takes into account the absence of balance of shared species between n sites, considering the whole pool of sites (Baselga et al., 2007; Baselga, 2013). This index varies from zero to one, where one corresponds to a complete dissimilarity.

We initially constructed the Sorensen index from a pairwise metric calculated for the three distinct discrete spatial scales. This pairwise metric of betadiversity represents the local to total relation of dissimilarity between communities, comparing the composition of species between one sampling unit relative to the all the others. This metric returns unique values of betadiversity for each locality where higher values may represent the irreplaceability or degree of uniqueness of these sample units (Baselga and Orme, 2012).

We used this pairwise metric to test for spatial structuring of betadiversity through Moran's I spatial autocorrelation, for the total municipalities, for the municipalities of each ecoregion and for 1° grid cell scales. The autocorrelogram was analyzed at five and ten distance intervals of the maximum geographic distance between localities with a weight symmetric matrix composed by paired geographic distances. It was detected the class of geographic distance that has a significant spatial autocorrelation of betadiversity.

We also investigated through a Pearson correlation if the higher values of pairwise betadiversity on grid cells were related with the number of municipalities by grid cell, which would suggest a bias in the betadiversity patterns.

The influence of ecoregions on the structure of small mammal communities was also investigated by a multiple-site metric of betadiversity. The multiple-site betadiversity index considers all the combinations of co-occurrence between n sites and distinguishes the differences in richness (nestedness) of the compositional differences (turnover) (Baselga et al., 2007). We calculated the multiple-site betadiversity among all the sampling units of each of the three spatial scales and among the municipalities of each ecoregion in order to obtain an unique value of the total compositional dissimilarity across all set of sites (Baselga et al., 2007; Baselga e Orme, 2012).

With the EMS statistical approach it is possible to identify the pattern of a site-by-species matrix. The coherence element is measured by the number of embedded absences generated by the ordination relative to the real absences of the matrix which indicates the response of the majority of

species on an environmental axis represented by the ordinated matrix (Presley et al., 2012) thus determining if the matrix is coherent or random. The nestedness, turnover or checkerboard patterns of the metacommunity can be tested only on coherent matrices. Finally, the boundary clumping element (measured by Morisita's index) indicates the degree of overlap between the boundary of distribution of species (Leibold and Mikkelsen, 2002; Presley et al., 2010; Presley et al., 2012).

The ordinated matrix was compared with 10000 randomizations of two different null models. The first, more liberal, maintains only the total number of occurrences ("fixed occurrence"), that enables to evaluate the bias of differential sampling of ecoregions and the taxonomic synonymies due to oversplittings by maintaining the same number of presences on simulated matrices as in the data matrix. The second null model maintains the fixed frequencies of species ("fixed frequency"), taking into account the different sampling efforts on localities. As it does not fix richness for sites but instead the number of sites in which a species occurs as well as the species pool, it therefore considers that there is an actual correct representation of the total species pool, but that local estimates of richness may be inaccurate. In spite of the different sampling efforts, maintaining the relative number of sites that a species occur is a proxy of the degree of rarity of each species (see Gotelli, 2000, for more details). We excluded the municipalities (n=39) and grid cells (n=7) with only one species (Table S1 in Supporting Information) because it is necessary at least two species by sampling unit to determine the elements of metacommunity structure. Because some grid cells are overlapped by more than one ecoregion, we also analysed the grid cell partitioned by ecoregions.

(A) Predictions for patterns of betadiversity and metacommunity

We draw a set of hypotheses about the patterns of betadiversity and metacommunity. If the small mammal metacommunities on Caatinga are regionalized by ecoregions they should have a Clementsian structure (Table 1). If the composition of small mammal metacommunities in the Caatinga is not structured by ecoregions we propose four patterns/ hypotheses (see Legendre et al., 2005, for a similar approach).

Therefore, the second scenario is the homogeneous composition of communities generating a clumped or stochastic nestedness pattern, determined by the geometrical constraints (de Oliveira and Diniz-Filho, 2011), the species-area relation (Arrhenius, 1921) and/or ecological filter (Vellend, 2010). The third scenario is the heterogeneous composition of small mammal metacommunities structured by trade-off mechanisms (Kneitel and Chase, 2004) occurring along the biome and generating a hyperdispersed nested pattern. The fourth and fifth scenarios are characterized by pronounced seasonality in rainfall distribution with several months of drought (Portillo-Quintero

and Sánchez- Azofeifa, 2010) and the unpredictability of rains from year to year which generates effects on the composition of communities (Chase, 2010, Vellend et al., 2014). On the fourth scenario, these climatic conditions may increase the competition between species resulting on mutual exclusions and consequently a checkerboard pattern (Diamond, 1975; Presley et al., 2010). However, in the fifth scenario a stochastic metacommunity may emerge from these climatic conditions, represented by a non significant coherent matrix (Table 1).

The seven ecoregions studied (and respective acronyms) are: Dunas do São Francisco (DUNAS), Depressão Sertaneja Meridional (MERIDIONAL), Depressão Sertaneja Setentrional (SETENTRIONAL), Complexo Ibiapaba-Araripe (IBIAPABA), Complexo da Chapada Diamantina (DIAMANTINA), Planalto do Borborema (BORBOREMA) and Raso da Catarina (RASO). The Complexo do Campo Maior ecoregion was discarded of the analyses because the poor quality of the data and with no taxonomic propose (*e.g.* many species identified only to the genus level).

The calculations were done with packages betapart (Baselga et al., 2013), fossil (Vavrek, 2011), letsR (Vilela and Villalobos, 2014), spatstat (Baddeley and Turner, 2005) and metacom (Dallas, 2014) under R 3.2.4 (R Core Team, 2016). The kernel analysis was under QGIS 2.0 (QGIS Development Team, 2015).

(A) Sampled species, sites and spatial aggregation

Map of the Northeast of Brazil showing the distribution of 114 municipalities. The map is overlaid with a 10x10 grid. Ecoregions are color-coded: Complexo da Chapada Diamantina (dark green), Complexo de Campo Maior (brown), Complexo Ibiapaba - Araripe (orange), Planalto da Borborema (light green), Raso da Catarina (grey), Depressão Sertaneja Meridional (light orange), Depressão Sertaneja Setentrional (dark red), and Dunas do São Francisco (yellow). Red dashed boxes indicate areas where Simpson's index is greater than 0. A scale bar at the bottom shows 250, 0, 250, and 500 km. A north arrow is located in the upper right.

A total of 55 species were registered compared with 40 species occurring on Caatinga in Carmignotto et al. (2012) (A list of the species is found in Appendix S2), and a total of 640 municipalities x species were compiled. The mean number of municipalities sampled per ecoregion was 18.71 (sd=13.52). The ecoregions with the highest number of sampled municipalities were

SETENTRIONAL (n=40), MERIDIONAL (n=29) and BORBOREMA (n=29). The worst sampled ecoregions were DUNAS (n=3) and RASO (n=5) (Table S1).

The kernel density estimates of sampling sites shows seven clusters of high density sampling (Figure 1) which corresponds to plateaux and mountain ranges interior northern PE State, southern PE-AL State, Chapada Diamantina – BA, Chapada do Araripe PE – CE, Borborema – PB, Serra de Ibiapaba – CE and Serra de Baturité – CE. The clustering of sampled municipalities was confirmed through the empirical F distribution (Figure S2). The median paired distance between the municipalities with more than one species was 461.83 km. Sampling gaps are located marginally to the biome, in whole ecoregions (Complexo de Campo Maior and the Western of IBIAPABA) and in the state of Rio Grande do Norte (RN).

(B) Betadiversity metrics and spatial autocorrelation

The pairwise analyses of betadiversity indicate that the nestedness component was higher than the turnover component, for all the spatial scales (Figure S3 and Table S2-S3). The municipalities and grid cells with nonzero values of pairwise turnover were located on all ecoregions, except RASO and DIAMANTINA (Figure 1 and Table S2).

The pairwise nestedness and Sorensen index was negatively correlated with the number of municipalities (nestedness: $p < 0.01$ and $r = -0.69$; Sorensen index: $p < 0.01$ and $r = -0.66$) and number of species (nestedness: $p < 0.01$ and $r = -0.97$; Sorensen index: $p < 0.01$ and $r = -0.99$) of each grid cell. There is no correlation with the pairwise turnover component with the number of municipalities ($p = 0.09$ and $r = 0.27$), and number of number of species ($p = 0.22$ and $r = 0.19$), thus the spatial autocorrelations and another statistical approaches related with this component of betadiversity were robust.

Moran's I was significant and positive for the pairwise turnover of the total pool of municipalities (Figures 2a and 2b) and for SETENTRIONAL and MERIDIONAL ecoregions (Figures 2c and 2d). For the total pool of municipalities, the autocorrelation occurred in the first distance class of analyses with both five (Moran's $I = 0.05$, $p < 0.01$, mean=111.3km) and ten (Moran's $I = 0.09$, $p < 0.01$, mean=72.1km) total distance classes. For the SETENTRIONAL ecoregion, the significant and positive autocorrelation was on the pairwise turnover on the first distance class (Moran's $I = 0.30$, $p < 0.01$, mean=50.30km) and a negative autocorrelation on the fourth (Moran's $I = -0.33$, $p < 0.01$, mean=378.94km) and latest distance classes (Moran's $I = -0.29$, $p < 0.01$, mean=481.42km), for five distance classes (Figure 2c). For the MERIDIONAL ecoregion the significant and positive autocorrelation was on the pairwise turnover on the first distance class

(Moran's $I=0.22$, $p<0.01$, mean=95.15km) and a negative autocorrelation on the third (Moran's $I=-0.02$, $p=0.02$ and mean=401.19km) and last distance classes (Moran's $I= -0.5$, $p<0.01$, mean=905.95km), for five distance classes (Figure 2d).

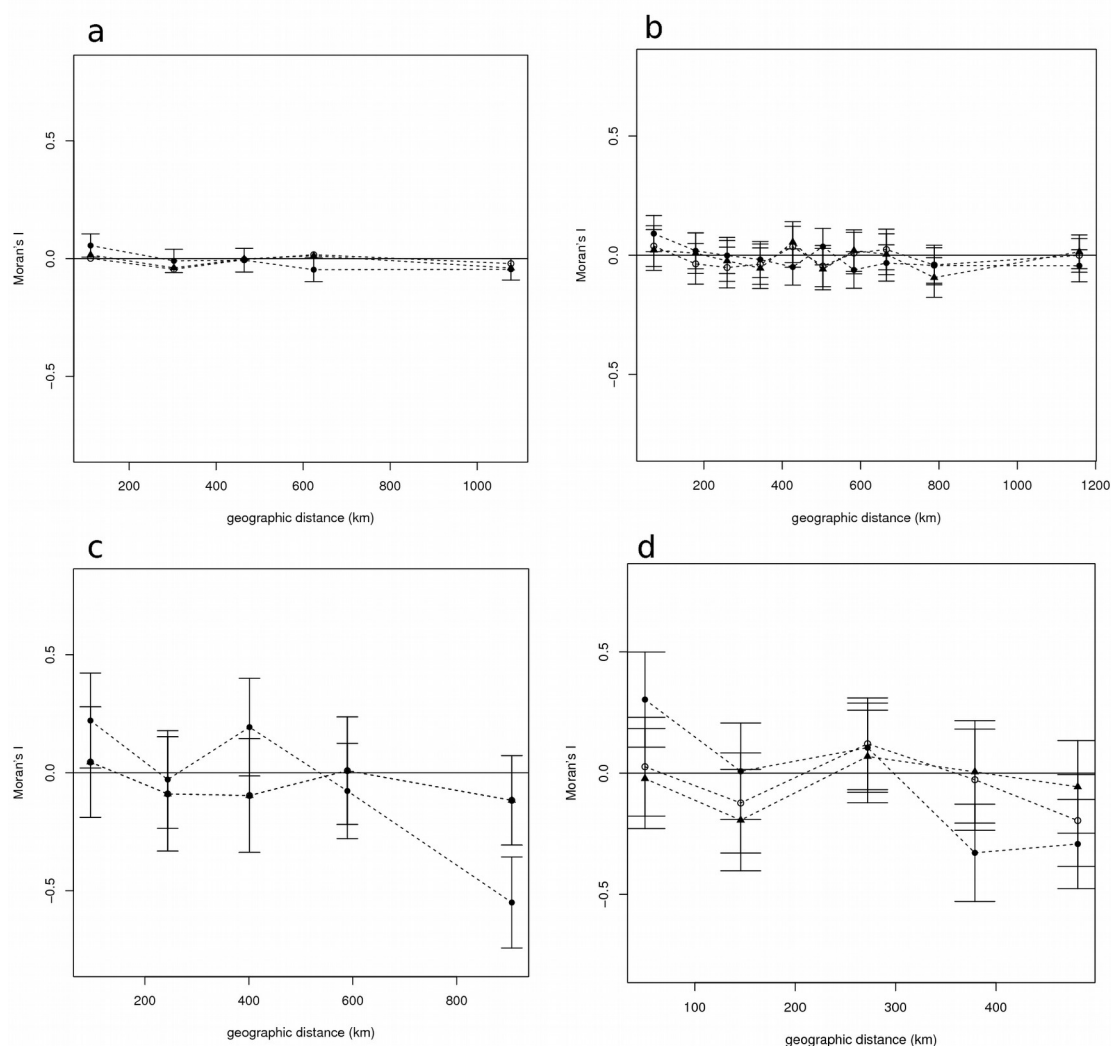


Figure 2: Autocorrelogram for five (a) and 10 (b) distance classes for the total pool of municipalities and for five distance classes of SETENTRIONAL (c) and MERIDIONAL (d) ecoregions.

For pairwise analysis of betadiversity between ecoregions, the lowest values of the turnover component were for RASO (turnover=0) and IBIAPABA (turnover=0.04), and the highest were for DUNAS (turnover=0.33) and DIAMANTINA (turnover=0.23). The lowest nestedness values were

for SETENTRIONAL (nestedness=0.16) and DIAMANTINA (nestedness=0.17) and the highest values were for RASO (nestedness=0.67) and DUNAS (nestedness=0.60) (Table S3).

The turnover component of the multiple-site values of betadiversity was higher than the nestedness component, and was higher at the municipality (nestedness=0.03, turnover=0.95 and Sorensen index=0.98) followed by grid cell (nestedness=0.08, turnover=0.85 and Sorensen index=0.93) and ecoregion scales (nestedness= 0.17, turnover= 0.54 and Sorensen index= 0.71). All the values of multiple-site Sorensen index of each ecoregion (except for DUNAS) (Table 2) were higher than between ecoregions. There was no correlation between the number of municipalities on each ecoregion and the multiple-site betadiversity values (nestedness: $p=0.69$, $r=-0.19$; turnover: $p=0.13$, $r=0.63$; Sorensen index: $p=0.08$, $r=0.68$).

Table 2: Multiple- site metric of turnover, nestedness and Sorensen index of the ecorregions.

Ecoregion	turnover	nestedness	Sorensen Index	Total municipalities	Municipalities with > 1spp.
DIAMANTINA	0.70	0.11	0.81	15	11
IBIAPABA	0.72	0.12	0.84	12	9
MERIDIONAL	0.82	0.08	0.90	29	21
SETENTRIONAL	0.82	0.10	0.92	40	26
DUNAS	0	0.20	0.20	3	2
BORBOREMA	0.75	0.14	0.89	29	22
RASO	0.73	0.04	0.77	5	3

(B) Metacommunity pattern

The analysis of EMS on municipality and on grid cell scales (partitioned and unpartitioned by ecoregions) resulted in a general nested patterns, arising from a significant positive coherence in the dataset for both null models and for all scales (Table 3).

Table 3: The values and their statistical significance of EMS (coherence, turnover and boundary clumping) on municipalities and 1° grid cells.

Spatial scale	null model	Coherence		Turnover		Boundary clumping	
		z	p	z	p	I	p
Municipality	fixed frequency	14,40	0,00	-1,90	0,06	6,70	0,00
	fixed occurrence	2,90	0,00	-2,40	0,02	6,70	0,00
1° grid cell	fixed frequency	11,90	0,00	-2,50	0,01	6,10	0,00
	fixed occurrence	2,80	0,01	-1,60	0,11	6,10	0,00
Partitioned 1° grid cell	fixed frequency	13,30	0,00	-1,70	0,08	8,90	0,00
	fixed occurrence	3,10	0,00	-0,90	0,37	8,90	0,00

All the turnover elements of matrices for all scales were negative, but a significant structure (*i.e.* a significant turnover) only emerged on the municipality scale for “fixed frequency”, and on the unpartitioned grid cell scale, for “fixed occurrence” null model (Table 3 and Figures 3 and 4). A quasi- structure (*i.e.* non significant turnover) emerged for another scales and null models (Table 3 and Figures 3, 4 and 5). For all scales and null models there were a significant and >1 Morisita's index, characterizing a nested pattern with clumped species loss (Table 3 and Figures 3, 4 and 5). When considering the ecoregions along the ordinated axis of EMS matrix, it is possible to observe by the generated color pattern that the clumped nestedness pattern are not structured by ecoregions (Figure 3 and 5). All these results corroborated partially the second hypothesis (Table 1), indicating the no metacommunity structuration by ecoregions and a clumped nested composition of communities.

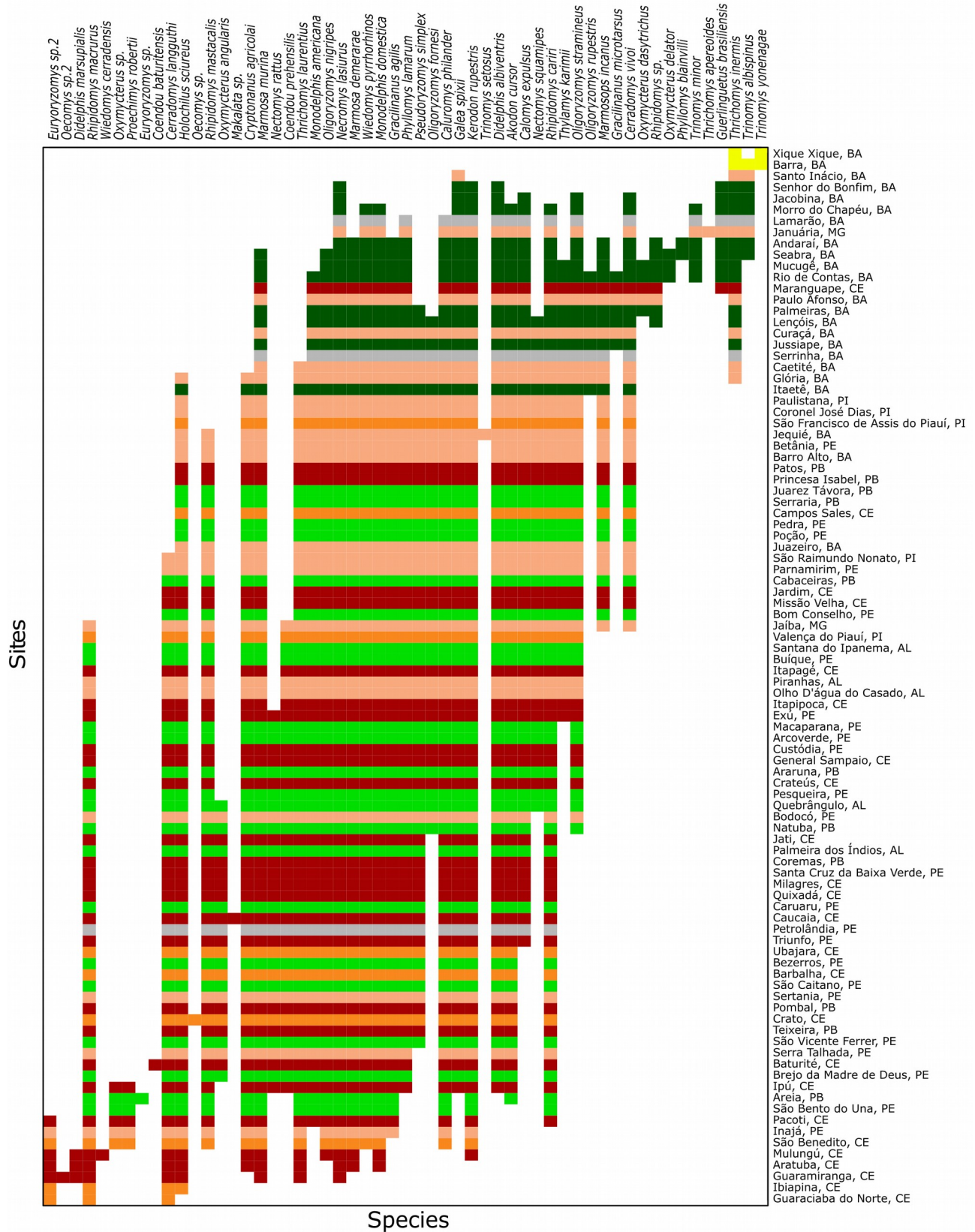


Figure 3: Nested pattern of metacommunity on the municipality scale. The colours match to the ecoregions of Figure 1.

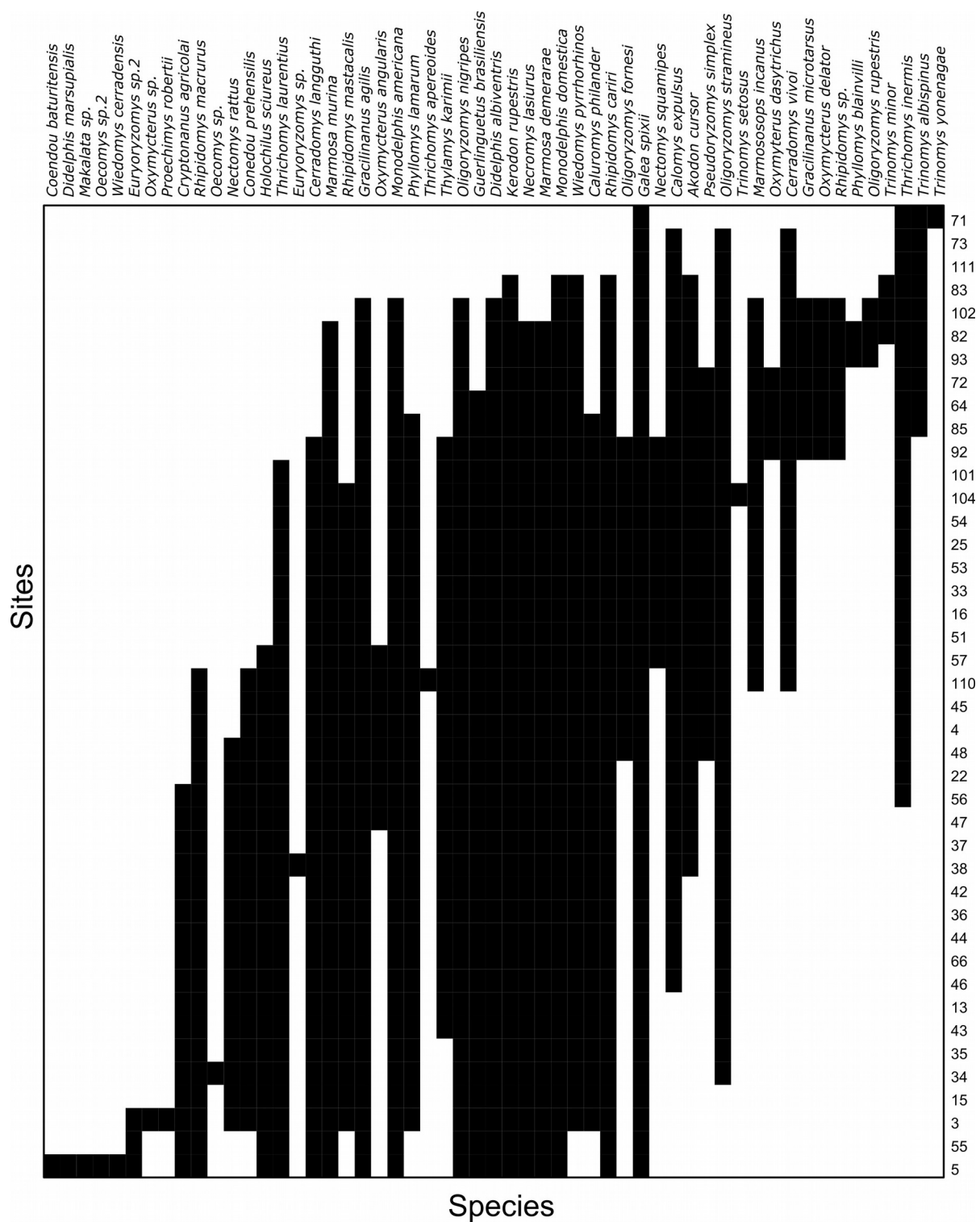


Figure 4: Nested pattern of metacommunity on the grid cell scale.

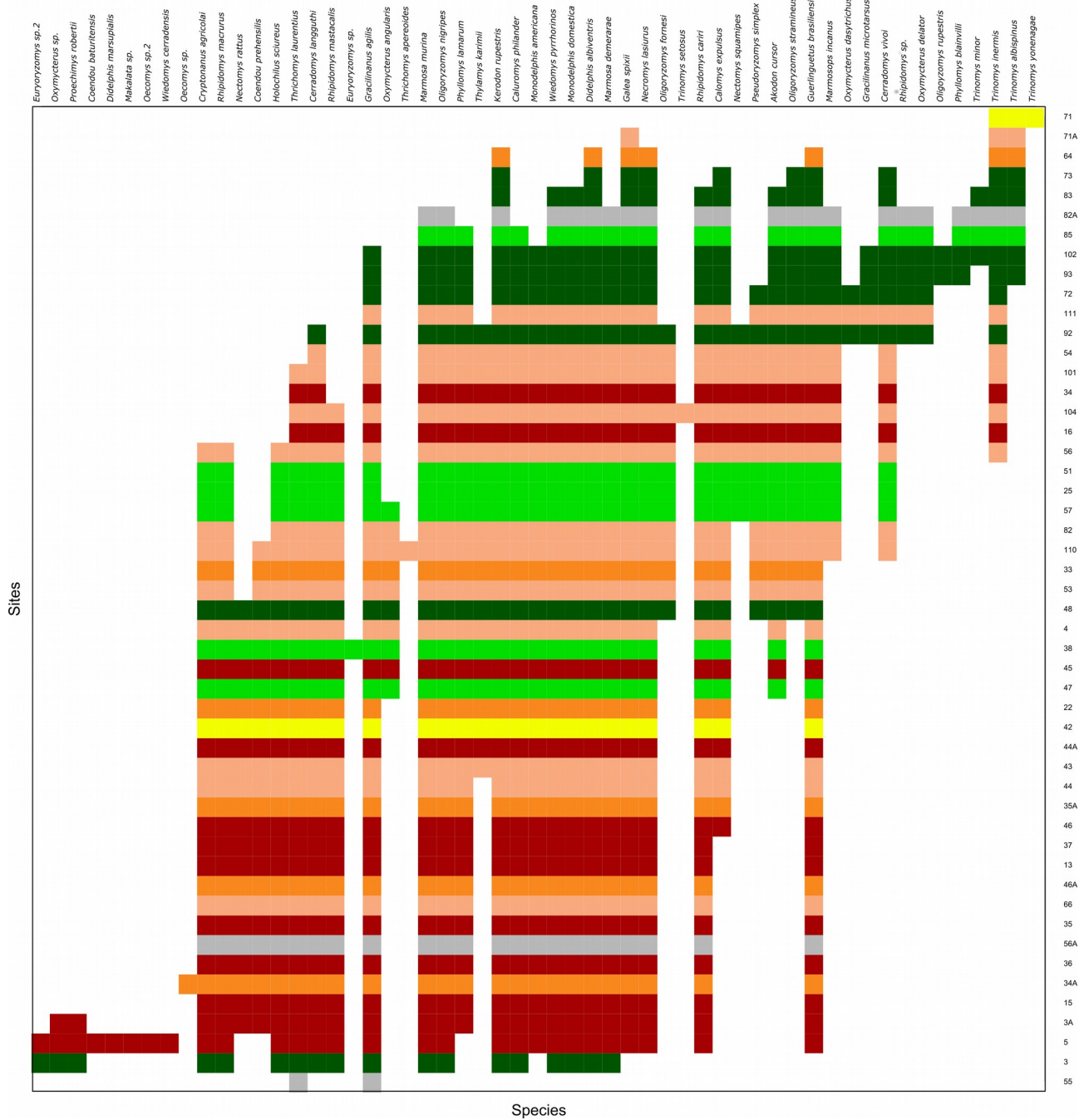


Figure 5: Nested pattern of metacommunity for the grid cell scale partitioned for ecoregions. The colours match to the ecoregions of Figure 1.

Discussion

A regionalization of the Caatinga is essential to its conservation as it is one of the less protected biomes of Brazil if measured by the areas of conservation units (Werneck, 2011; de Oliveira et al., 2012). Regionalization schemes, up to now, have been based on phytophysionomies and geomorphological aspects, resulting in either an ecoregional framework (Velloso et al., 2002) or in a dichotomy between mesic/non mesic areas (Tabarelli and Santos, 2004). Few works have included faunal composition in this classification schemes because until it has been poorly characterized as a subset of other faunas (Mares et al., 1985; Fonseca et al., 1999). The advent of increased taxonomic and systematic works coupled with phylogenetic inferences and phylogeography have show more diversity at the species level as well at the processes that generated it (Nascimento et al. 2013).

For the first time, we carried a synthetic analysis of the small mammal fauna of the Caatinga based on data from the literature, natural history collections and field sampling. First, we discuss the congruence of previous regionalization schemes with our results and its consequence for conservation. Second we discuss the spatial scale dependence in the Caatinga. Third we tackle the influence of Wallacean and Linnean knowledge deficits of the Caatinga and how to improve the knowledge of small mammal communities in the Caatinga.

(A) Nestedness pattern of the Caatinga

Our analyses have shown that the structure of small mammal metacommunities falls within a predicted pattern of nested communities with a clumped loss of species (see the second hypothesis in Table 1). This pattern is commonly found in non regionalized metacommunities induced by strong environmental gradients. With a similar approach, Willig and Moulton (1989) found a stochastic structure for bats communities of the Caatinga and Cerrado biomes probably caused by the heterogeneity of phytophysionomies on these biomes (IBGE, 2012).

The regionalization observed for snakes along the Caatinga (Guedes et al., 2014) was in part congruent with the ecoregions, with endemic areas detected in DUNAS and IBIPABA ecoregions. Guedes and collaborators (2014) suggest that most biotic elements are from lowland semi-arid fauna uniting two main depression through the BORBOREMA ecoregion. Because we are not including only endemics, it reveals this dominant nested pattern that unites, more than differentiates these mesic regions with lowland Caatinga mammals. De Oliveira and Diniz-Filho (2010) detected an environmentally based regionalization dominated by the driest and hottest environmental condition. Our result corroborate partly because grid cells with Simpson index > 0 were located on higher

(wetter and colder) sites to the noteworthy exception of the DIAMANTINA, probably the wettest and coldest, but also included boundary sites with Cerrado and Atlantic forest (ecotones) which are rarely preserved.

Finally, the traditional vision when considering turnover and nestedness metrics for conservation propose postulates that the elevate nestedness of sites indicates that a few ecosystems will increasingly hold a greater proportion of regional species (Angeler, 2013). But on our study case, it is important to highlight that the clumped nested pattern indicates subgroups of nestedness and thus a more complex selectivity for conservation proposes.

(B) For small mammals *Brejos de altitude* are Caatinga ecosystems

The recent scheme of regionalization by ecoregions was important to synthesize and categorize the variability of the biome (Prado, 2003), but was distinct to the pattern obtained for small mammal metacommunities. Nevertheless, we found the distinctiveness represented by *brejos de altitude*. This heterogeneous category of semi-deciduous and deciduous forests are present exclusively in mountain tops and plateaus e. g. Borborema, Ibiapaba and Araripe, and located between 500m and 1100m of altitude, surrounded by dry forests of depressions (Tabarelli and Santos, 2004). The vegetation of *brejos de altitude* are likely a mixture of remnants of the past continuous humid forests (Andrade-Lima, 1981) maintained by orographic rains and considered by some authors (e.g. Tabarelli and Santos, 2004) as remnants of Atlantic rainforest and arboreal Caatinga forest, but there is no consensus about it.

Faunistically, no work yet has critically assessed this classification. Our results do not indicate that the mammalian fauna of *brejos de altitude* is compositionally distinct because of the nestedness pattern of EMS and the elevate nestedness component of pairwise betadiversity. Even when the occurrence matrix is classified by altitude (results not shown but see Table S1 for elevation values of municipalities) the pattern does not indicate a distinctiveness (a Clementsian structure expected if the *brejos de altitude* were another compositional unit). Most of the fauna of *brejos de altitude* is also found elsewhere in Caatinga lowlands. The connectivity between these two ecosystems probably varies as attested by the relatively high variance of pairwise nestedness of the *brejos de altitude* (from 0.29 to 0.67 for the grid cell scale; see Figure S3 and Table S2). Nevertheless, the elevate pairwise turnover (Simpson index > 0 in 3, 5, 34, and 38 grid cells, in Figure 1) of these areas indicate the uniqueness (irreplaceability) generated by the presence of species typically found in these mesic habitats. Moreover, the multiple-site approach indicated a higher turnover component (0.54) than the nestedness component (0.17) between ecoregions, in part

determined by the occurrence of *brejos de altitude* on different ecoregions. The relative contribution of historical and ecological processes will be assessed through phylobetadiversity/historical biogeography patterns (Martins and Cordeiro-Estrela in prep).

The compositionally distinguishable communities of the *brejos de altitude* on Ceara state (3 and 5 grid cells, Figure 1) arise from the influence of the adjacent biomes, since some of their occurring species, like the rodents *Proechimys roberti*, *Makalata* sp. and the marsupial *Didelphis marsupialis* that occur predominantly on Amazonian biome.

(C) DUNAS AND DIAMANTINA ecoregions have a higher distinctiveness

There is a different degree of heterogeneity within the ecoregions, as observed in the different values of multiple-site metric of turnover of each ecoregion (Table 2), but also an elevated degree of nestedness between ecoregions, in analysis of pairwise betadiversity (Table S3), which in part comes from the widespread species that occur in most ecoregions, like the marsupials *Monodelphis domestica*, *Didelphis albiventris* and the rodents *Galea spixii* and *Wiedomys pyrrhorhinos*.

In spite of the lack of regionalization of metacommunities by ecoregions, the EMS matrices (Figures 3 and 5) show a similar composition between the sites of the DUNAS and between the sites of DIAMANTINA. Moreover, the higher values of pairwise turnover of each one of these ecoregions reveal their compositional differentiation (uniqueness and irreplaceability) (Figure 1 and Table S3). For the DUNAS ecoregion, the grid cell with nonzero value of pairwise turnover (turnover=0.25) has one endemic, the rodent *Trynomys yonenagae* (Figure 1 and 3). These ecoregions, in fact, have singular biotic and abiotic characteristics (sand dunes Freitas et al., 2008 and the mesic forest Pereira and Geise, 2009).

These results in part corroborate with Guedes and collaborators (2014), which found regions with a high concentration of endemic species of snakes located within the IBIAPABA and DUNAS ecoregions.

(D) Spatial and scale dependence of community structure in the Caatinga

The turnover and nestedness of the composition of small mammal metacommunities on the Caatinga varies depending on the spatial scale, with higher overall values of multiple-site betadiversity at the municipality scale and decreasing values in larger scales (Table 2) which is likely a function of sampling intensity. The EMS analysis, however, presented similar results independent of the scale, suggesting that similar processes structure the metacommunities at the scales analyzed.

We tested the pairwise betadiversity only for one site on relation to total sites (local to regional). A different pattern would be expected if the neighboring municipalities/grid cells was used for these metric. However, Koleff and Gaston (2002) showed that for different distance classes of neighbors the general pattern of turnover along the space does not changed which suggest that our results are robust results for this metric.

(E) Taxonomic impediment and sampling biases

Despite a recent revision of small mammals for the Caatinga and Cerrado biomes (Carmignotto et al., 2012), our results show that it is likely that new species should be described or revalidated, rather than synonymized, in a near future. During the data compilation of this work, we included two new species of *Euryoryzomys* in Paraíba and Ceará states (Figure 3-5 and Appendix S2) (Prado and Percequillo, 2013). Prado and Percequillo (2013) comment that for some rodent genera (*Holochilus*, *Oecomys* and *Oligoryzomys*) there are no recent taxonomic revisions, indicating the lack on taxonomic knowledge for many groups of animals and plants on Caatinga (Santos et al., 2011; Albuquerque et al., 2012). As a consequence some specimens were identified only to genus (*Oecomys* and *Makalata*, from museum), *Rhipidomys* (from literature and fieldwork) and *Oxymycterus* (from literature). Our analysis is likely not definitive, should not alter its main pattern (as suggested by fixed frequency null model), but could reveal new irreplaceable sites.

However, it is interesting to observe the effect of the recently taxonomic knowledge on the general view of similarity of the compositional fauna of mammals between the biomes. On a study about the similarity between the mammal communities of Brazilian biomes, Fonseca and collaborators (1999) detected the high similarity of Caatinga with open biomes. However, Carmignotto and collaborators (2012) listed unique species shared by Caatinga and Atlantic Forest and no species with Chaco.

It is clear on the density map of sampling sites (Figure 1) that the Caatinga is partially investigated. In spite of the broad sampling gaps, there is no interruption along the spatial distribution of data, suggesting robust results for the present analytical approach. The pattern of richness of mammals found by Oliveira and Diniz- Filho (2010) is similar to the sampled areas and sampling intensity along the biome found here. Thus, sampling should be prioritized in the gaps, especially the Complexo de Campo Maior, RASO and IBIAPABA ecoregions.

Acknowledgements

We would like to thank Alzira Almeida, João Alves de Oliveira, Alfredo Langguth, Cibele Bonvicino, Helder Farias, Gilson Iack Ximenes for insightful discussion that helped shape this manuscript. TKM was funded by CAPES (Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel). This work was partially funded by PPBio Semi-Árido/CNPq (457463/2012-0). Tools and analytical frameworks were development in conjunction with PPBIO Mata Atlântica/CNPq (457524/2012-0), Projeto Estudos taxonômicos e populacionais em espécies de pequenos mamíferos do nordeste do Brasil envolvidas no ciclo silvestre da peste/CNPq (473687/2013-5) and Estudo da soroprevalência das doenças transmitidas por roedores na Região Nordeste do Brasil/SVS/MS (24382.000448/2012-59).

Biosketch: Thais K. Martins is a graduate student interested in understanding the patterns of diversity and their underlying mechanisms, in particular the community dynamics on local and regional scales.

Pedro Cordeiro Estrela is researcher interested mammalian systematics and ecology and their applications to anthropogenic impact assessment and human health.

Bibliographic References

- Aleixo, A. (2004) Historical diversification of a Terra-firme forest bird superspecies: A phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of Amazonian diversification. *Evolution*, **58**, 1303-1317.
- Andrade-Lima, D. (1981) The caatingas dominium. *Revista Brasileira de Botânica*, **4**, 149-153.
- Andrew, M.E., Wulder, M.A. & Coops, N.C. (2011) How do butterflies define ecosystems? A comparison of ecological regionalization schemes. *Biological Conservation*, **144**, 1409-1418.
- Angeler, D.G. (2013) Revealing a conservation challenge through partitioned long-term beta diversity: increasing turnover and decreasing nestedness of boreal lake metacommunities. *Diversity and Distributions*, **19**, 772-781.
- Arrhenius, O. (1921) Species and area. *Journal of Ecology*, **9**, 95-99.
- Baddeley, A. & Turner, R. (2005) spatstat: An R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software*, **12**, 1-42.
- Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 134-143.
- Baselga, A. (2013) Multiple site dissimilarity quantifies compositional heterogeneity among several sites, while average pairwise dissimilarity may be misleading. *Ecography*, **36**, 124-128.
- Baselga, A. & Orme, C.D.L. (2012) betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 808-812.
- Baselga, A., Jimenez-Valverde, A. & Niccolini, G. (2007) A multiple-site similarity measure independent of richness. *Biology Letters*, **3**, 642-645.
- Bivand, R.S., Pebesma, E.J. & Gómez-Rubio, V. (2008) *Applied Spatial Data Analysis with R*.
- Brooks, T. (2010) Conservation planning and priorities. *Conservation Biology for All* (ed. by N.S. Sodhi and P.R. Ehrlich), pp. 199-219. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., da Fonseca, G.A.B., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J.F., Mittermeier, C.G., Pilgrim, J.D. & Rodrigues, A.S.L. (2006) Global biodiversity conservation priorities. *Science*, **313**, 58-61.
- Carmignotto, A.P. (2004) *Pequenos mamíferos terrestres do bioma Cerrado: padrões faunísticos locais e regionais*. USP, São Paulo, SP, Brazil.

- Carmignotto, A.P., Vivo, M. & Langguth, A. (2012) Mammals of Cerrado and Caatinga Distribution Patterns of the Tropical Open Biomes of Central South America. *Bones, Clones, and Biomes: The History and Geography of Recent Neotropical Mammals* (ed. by B.D. Patterson and L.P. Costa), pp. 307-350. University Of Chicago Press, Chicago, U.S.A.
- Chase, J.M. (2010) Stochastic Community Assembly Causes Higher Biodiversity in More Productive Environments. *Science*, **328**, 1388-1391.
- Costa, L.P. (2003) The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, **30**, 71-86.
- Costa, L.P., Leite, Y.L.R., da Fonseca, G.A.B. & da Fonseca, M.T. (2000) Biogeography of South American forest mammals: Endemism and diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica*, **32**, 872-881.
- Dallas, T. (2014) metacom: an R package for the analysis of metacommunity structure. *Ecography*, **37**, 402-405.
- de Albuquerque, U.P., Araujo, E.d.L., Asfora El-Deir, A.C., Alves de Lima, A.L., Souto, A., Bezerra, B.M., Nogueira Ferraz, E.M., Xavier Freire, E.M., de Sa Barreto Sampaio, E.V., Guedes Las-Casas, F.M., Barbosa de Moura, G.J., Pereira, G.A., de Melo, J.G., Ramos, M.A., Nogueira Rodal, M.J., Schiel, N., de Lyra-Neves, R.M., Nobrega Alves, R.R., de Azevedo-Junior, S.M., Telino Junior, W.R. & Severi, W. (2012) Caatinga Revisited: Ecology and Conservation of an Important Seasonal Dry Forest. *Scientific World Journal*,
- de Oliveira, G. & Felizola Diniz-Filho, J.A. (2010) Spatial patterns of terrestrial vertebrates richness in Brazilian semiarid, Northeastern Brazil: Selecting hypotheses and revealing constraints. *Journal of Arid Environments*, **74**, 1418-1426.
- de Oliveira, G. & Felizola Diniz-Filho, J.A. (2011) Evaluating environmental and geometrical constraints on endemic vertebrates of the semiarid Caatinga (Brazil). *Basic and Applied Ecology*, **12**, 664-673.
- de Oliveira, G., Araujo, M.B., Rangel, T.F., Alagador, D. & Felizola Diniz-Filho, J.A. (2012) Conserving the Brazilian semiarid (Caatinga) biome under climate change. *Biodiversity and Conservation*, **21**, 2913-2926.
- Diamond, J.M. (1975) Assembly of species communities. *Ecology and evolution of communities* (ed. by M.L. Cody and J.M. Diamond), pp. 342-444. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA.

- Fonseca, G.A.B., Herrmann, G. & Leite, Y.L.R. (1999) Macrogeography of Brazilian Mammals. *Mammals of the neotropics* (ed. by J.F. Eisenberg and K.H. Redford), pp. 549-563. The University of Chicago Press, Chigaco, MA, USA.
- Freitas, J.N.S., El-Hani, C.N. & da Rocha, P.L.B. (2008) Affiliation in four echimyid rodent species based on intrasexual dyadic encounters: Evolutionary implications. *Ethology*, **114**, 389-397.
- Ganeshiah, K.N., Chandrashekara, K. & Kumar, A.R.V. (1997) Avalanche index: A new measure of biodiversity based on biological heterogeneity of the communities. *Current Science*, **73**, 6.
- Giles, J., Peterson, A.T. & Almeida, A. (2011) Ecology and Geography of Plague Transmission Areas in Northeastern Brazil. *Plos Neglected Tropical Diseases*, **5**
- Gotelli, N.J. (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, **81**, 2606-2621.
- Guedes, T.B., Sawaya, R.J. & Nogueira, C.d.C. (2014) Biogeography, vicariance and conservation of snakes of the neglected and endangered Caatinga region, north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography*, **41**, 919-931.
- Holyoak, M., Leibold, M.A., Mouquet, N.M., Holt, R.D. & Hoopes, M.F. (2005) A Framework for Large-Scale Community Ecology. *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities* (ed. by M.L. Holyoak, M.A. and R.D. Holt), pp. 1-31. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- IBGE, (2012) *Manual técnico da vegetação brasileira: sistema fitogeográfico, inventário das formações florestais e campestres, técnicas e manejo de coleções botânicas, procedimentos para mapeamentos.*, 2nd. edn, Rio de Janeiro, Brazil.
- Jansson, R. & Dynesius, M. (2002) The fate of clades in a world of recurrent climatic change: Milankovitch oscillations and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 741-777.
- Kneitel, J.M. & Chase, J.M. (2004) Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*, **7**, 69-80.
- Koleff, P. & Gaston, K.J. (2002) The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology and Biogeography*, **11**, 363-375.
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. (2005) Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, **75**, 435-450.
- Leibold, M.A. & Mikkelsen, G.M. (2002) Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*, **97**, 237-250.

- Le Saout, S., Hoffmann, M., Shi, Y.C., Hughes, A., Bernard, C., Brooks, T.M., Bertzky, B., Butchart, S.H.M., Stuart, S.N., Badman, T. & Rodrigues, A.S.L. (2013) Protected Areas and Effective Biodiversity Conservation. *Science*, **342**, 803-805.
- Mares, M.A., Willig, M.R. & Lacher, T.E. (1985) The Brazilian Caatinga in South- American Zoogeography – Tropical mammals in a dry region. *Journal of Biogeography*, **12**, 57-69.
- MMA & IBAMA (2011) Monitoramento do desmatamento nos biomas brasileiros por satélite: monitoramento do bioma Caatinga 2008-2009 In: (ed. S.D.B.E. Florestas), p. 46. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF, Brazil.
- Mokany, K. & Ferrier, S. (2011) Predicting impacts of climate change on biodiversity: a role for semi-mechanistic community-level modelling. *Diversity and Distributions*, **17**, 374-380.
- Morrone, J.J. (2014) On biotas and their names. *Systematics and Biodiversity*, **12**, 386-392.
- Nascimento, F.F., Lazar, A., Menezes, A.N., Durans, A.d.M., Moreira, J.C., Salazar-Bravo, J., D'Andrea, P.S. & Bonvicino, C.R. (2013) The Role of Historical Barriers in the Diversification Processes in Open Vegetation Formations during the Miocene/Pliocene Using an Ancient Rodent Lineage as a Model. *Plos One*, **8**
- Nimer, E. (1979) *Climatologia do Brasil*. Editora IBGE, RJ, Brazil.
- Oliveira, A.T. & Fontes, M.A.L. (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, **32**, 793-810.
- Oliveira, J.A.d., Gonçalves, P.R. & Bonvicino, C.R. (2003) Mamíferos da Caatinga. *Ecologia e Conservação da Caatinga* (ed. by I.R. Leal, M. Tabarelli and J.M.C.D. Silva), pp. 275-336. Editora Universitária da UFPE, Recife, PE, Brazil.
- Oyama, M.D. & Nobre, C.A. (2004) Climatic consequences of a large-scale desertification in northeast Brazil: A GCM simulation study. *Journal of Climate*, **17**, 3203-3213.
- Parada, A., Pardinas, U.F.J., Salazar-Bravo, J., D'Elia, G. & Eduardo Palma, R. (2013) Dating an impressive Neotropical radiation: Molecular time estimates for the Sigmodontinae (Rodentia) provide insights into its historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **66**, 960-968.
- Patton, J.L., Pardiñas, U.F.J. & D'Elia, G. (2015) *Mammals of South America*. The University Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- Pavoine, S. & Bonsall, M.B. (2011) Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*, **86**, 792-812.

- Pennington, R.T., Prado, D.E. & Pendry, C.A. (2000) Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, **27**, 261-273.
- Pereira, L.G. & Geise, L. (2009) Non-flying mammals of Chapada Diamantina (Bahia, Brazil). *Biota Neotropica*, **9**, 185-196.
- Portillo-Quintero, C.A. & Sanchez-Azofeifa, G.A. (2010) Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, **143**, 144-155.
- Prado, D.E. (2003) *As Caatingas da América do Sul*. Editora Universitária da UFPE, Recife, RE, Brazil.
- Prado, J.R. & Percequillo, A.R. (2013) GEOGRAPHIC DISTRIBUTION OF THE GENERA OF THE TRIBE ORYZOMYINI (RODENTIA: CRICETIDAE: SIGMODONTINAE) IN SOUTH AMERICA: PATTERNS OF DISTRIBUTION AND DIVERSITY. *Arquivos de Zoologia (Sao Paulo)*, **44**, 1-120.
- Presley, S.J., Higgins, C.L. & Willig, M.R. (2010) A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos*, **119**, 908-917.
- Presley, S.J., Cisneros, L.M., Patterson, B.D. & Willig, M.R. (2012) Vertebrate metacommunity structure along an extensive elevational gradient in the tropics: a comparison of bats, rodents and birds. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 968-976.
- Rodrigues, A.S.L., Akcakaya, H.R., Andelman, S.J., Bakarr, M.I., Boitani, L., Brooks, T.M., Chanson, J.S., Fishpool, L.D.C., Da Fonseca, G.A.B., Gaston, K.J., Hoffmann, M., Marquet, P.A., Pilgrim, J.D., Pressey, R.L., Schipper, J., Sechrest, W., Stuart, S.N., Underhill, L.G., Waller, R.W., Watts, M.E.J. & Yan, X. (2004) Global gap analysis: Priority regions for expanding the global protected-area network. *Bioscience*, **54**, 1092-1100.
- Rodrigues, M.T. (1996) Lizards, snakes, and amphisbaenians from the quaternary sand dunes of the middle Rio Sao Francisco, Bahia, Brazil. *Journal of Herpetology*, **30**, 513-523.
- Santos, J.C., Leal, I.R., Almeida-Cortez, J.S., Wilson Fernandes, G. & Tabarelli, M. (2011) Caatinga: the scientific negligence experienced by a dry tropical forest. *Tropical Conservation Science*, **4**, 276-286.
- Tabarelli, M. & Santos, A.M.M. (2004) Uma breve descrição sobre a história natural dos brejos nordestinos. *Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: História natural, ecologia e conservação* (ed. by K.C. Porto, J.J.P. Cabral and M. Tabarelli), pp. 17-24. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF, Brazil.
- Team, Q.D. (2015) *QGIS Geographic Information System*. Free Software Foundation.

- Team, R.C. (2015) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Vasconcelos, T.S., Prado, V.H.M., da Silva, F.R. & Haddad, C.F.B. (2014) Biogeographic Distribution Patterns and Their Correlates in the Diverse Frog Fauna of the Atlantic Forest Hotspot. *Plos One*, **9**, 9.
- Vavrek, M.J. (2011) fossil: Palaeoecological and palaeogeographical analysis tools. *Palaeontologia Electronica*, **14**, 16.
- Vellend, M. (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *Quarterly Review of Biology*, **85**, 183-206.
- Vellend, M., Srivastava, D.S., Anderson, K.M., Brown, C.D., Jankowski, J.E., Kleynhans, E.J., Kraft, N.J.B., Letaw, A.D., Macdonald, A.A.M., Maclean, J.E., Myers-Smith, I.H., Norris, A.R. & Xue, X.X. (2014) Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos*, **123**, 1420-1430.
- Velloso, A.L., Sampaio, E.V.S.B., Giuliatti, A.M., Barbosa, M.R.V., Queiroz, L.P.d., Fernandes, A., Oren, D.C., Cestaro, L.A., Carvalho, A.J.E.d., Pareyn, F.G.C., Silva, F.B.R., Miranda, E.E.d., Keel, S. & Gondim, R.S. (2002) *ECORREGIÕES Propostas para o Bioma Caatinga*. Associação Plantas do Nordeste The Nature Conservancy do Brasil Recife, PE, Brazil.
- Werneck, F.P., Costa, G.C., Colli, G.R., Prado, D.E. & Sites, J.W., Jr. (2011) Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 272-288.
- Whitaker, R.H. (1972) Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon*, **21**, 39.
- Willig, M.R. & Moulton, M.P. (1989) The role of stochastic and deterministic processes in structuring neotropical bat communities. *Journal of Mammalogy*, **70**, 323-329.

APPENDIX

Appendix 1. Bibliographic reference with local occurrence and utilized for taxonomic synonyms

- Almeida, F.C., Bonvicino, C.R. & Cordeiro-Estrela, P. (2007) Phylogeny and temporal diversification of *Calomys* (Rodentia, Sigmodontinae): Implications for the biogeography of an endemic genus of the open/dry biomes of South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **42**, 449-466.
- Bezerra, A.M.R. (2008) *Revisão taxonômica do gênero Galea Meyen, 1832 (Rodentia: Caviidae: Caviinae)*. UNB, Brazilia, Brazil.
- Bezerra, A.M.R., Lazar, A., Bonvicino, C.R. & Cunha, A.S. (2014) Subsidies for a poorly known endemic semiarid biome of Brazil: non-volant mammals of an eastern region of Caatinga. *Zoological Studies*, **53**, 13.
- Bonvicino, C.R., Otazu, I.B. & D'Andrea, P.S. (2002) Karyologic evidence of diversification of the genus *Thrichomys* (Rodentia, Echimyidae). *Cytogenetic and Genome Research*, **97**, 200-204.
- Carmignotto, A.P. & Monfort, T. (2006) Taxonomy and distribution of the Brazilian species of *Thylamys* (Didelphimorphia : Didelphidae). *Mammalia*, **70**, 126-144.
- Cruz, M.A.O.M.d., Borges-Nojosa, D.M., Langguth, A.R., Sousa, M.A.N.d., Silva, L.A.M.d., Leite, L.M.R.M., Prado, F.M.V.d., Veríssimo, K.C.d.S. & Moraes, B.L.C.d. (2005) Diversidade de mamíferos em áreas prioritárias para conservação da Caatinga. *Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga: Suporte a estratégias regionais de conservação* (ed. by F.S. Araújo, M.J.N. Rodal and M.R.D.V. Barbosa), p. 446. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF, Brazil.
- da Rocha, P.L.B. (1995) *Proechimys yonenagae*, a new species of spiny rat (Rodentia: Echimyidae) from fossil sand dunes in the Brazilian Caatinga. *Mammalia*, **59**, 537-549.
- Feijó, A. & Langguth, A. (2013) Mamíferos de médio e grande porte do nordeste do Brasil: distribuição e taxonomia, com descrição de novas espécies. *Revista Nordestina de Biologia*, **22**, 223.
- Fernandes, F.A., D'Andrea, P.S. & Bonvicino, C.R. (2012) *Oligoryzomys stramineus* Bonvicino and Weksler, 1998 (Mammalia: Rodentia: Sigmodontinae): New records in northeastern Brazil. *Check List*, **8**, 3.
- Freitas, J.N.S., El-Hani, C.N. & da Rocha, P.L.B. (2008) Affiliation in four echimyid rodent species based on intrasexual dyadic encounters: Evolutionary implications. *Ethology*, **114**, 389-397.

- Freitas, R.R., Rocha, P.L.B.d. & Simões-Lopes, P.C. (2005) Habitat structure and small mammals in one semiarid landscape in the Brazilian Caatinga. *Revista Brasileira de Zoologia*, **22**, 11.
- Geise, L., Paresque, R., Sebastião, H., Shirai, L.T., Astúa, D. & Marroig, G. (2010) Non-volant mammals, Parque Nacional do Catimbau, Vale do Catimbau, Buíque, state of Pernambuco, Brazil, with karyologic data. *Check List*, **6**, 7.
- Mares, M.A., Willig, M.R., Streilein, K.E. & Lacher Jr., T.E. (1981) The mammals of northeastern Brazil: a preliminary assessment. *Annals of Carnegie Museum*, **50**, 57.
- Mueller, L., Goncalves, G.L., Cordeiro-Estrela, P., Marinho, J.R., Althoff, S.L., Testoni, A.F., Gonzalez, E.M. & Freitas, T.R.O. (2013) DNA Barcoding of Sigmodontine Rodents: Identifying Wildlife Reservoirs of Zoonoses. *Plos One*, **8**
- Nascimento, F.F., Pereira, L.G., Geise, L., Bezerra, A.M.R., D'Andrea, P.S. & Bonvicino, C.R. (2011) Colonization Process of the Brazilian Common Vesper Mouse, *Calomys expulsus* (Cricetidae, Sigmodontinae): A Biogeographic Hypothesis. *Journal of Heredity*, **102**, 260-268.
- Nascimento, F.F., Lazar, A., Menezes, A.N., Durans, A.d.M., Moreira, J.C., Salazar-Bravo, J., D'Andrea, P.S. & Bonvicino, C.R. (2013) The Role of Historical Barriers in the Diversification Processes in Open Vegetation Formations during the Miocene/Pliocene Using an Ancient Rodent Lineage as a Model. *Plos One*, **8**
- Oliveira, F.F.d. & Langguth, A. (2004) Pequenos mamíferos (Didelphimorphia e Rodentia) de Paraíba e Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, **18**, 68.
- Oliveira, J.A.d., Gonçalves, P.R. & Bonvicino, C.R. (2003) Mamíferos da Caatinga. *Ecologia e Conservação da Caatinga* (ed. by I.R. Leal, M. Tabarelli and J.M.C.D. Silva), pp. 275-336. Editora Universitária da UFPE, Recife, PE, Brazil.
- Patton, J.L., Pardiñas, U.F.J. & D'Élia, G. (2015) *Mammals of South America*. The University Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- Percequillo, A.R., Hingst-Zaher, E. & Bonvicino, C.R. (2008) Systematic review of genus *Cerradomys* Weksler, percequillo and Voss, 2006 (Rodentia : Cricetidae : Sigmodontinae : Oryzomyini), with description of two new species from eastern Brazil. *American Museum Novitates*, 1-46.
- Pereira, L.G. & Geise, L. (2009) Non-flying mammals of Chapada Diamantina (Bahia, Brazil). *Biota Neotropica*, **9**, 185-196.
- Pessôa, L.M. & Reis, S.F.d. (2002) *Proechimys albispinus*. *Mammalian species*, **693**, 3.
- Prado, J.R. & Percequillo, A.R. (2013) GEOGRAPHIC DISTRIBUTION OF THE GENERA OF THE TRIBE ORYZOMYINI (RODENTIA: CRICETIDAE: SIGMODONTINAE) IN

SOUTH AMERICA: PATTERNS OF DISTRIBUTION AND DIVERSITY. *Arquivos de Zoologia (Sao Paulo)*, **44**, 1-120.

Souza, A.L.G., de O Correa, M.M., de Aguilar, C.T. & Pessoa, L.M. (2011) A new karyotype of *Wiedomys pyrrhorhinus* (Rodentia: Sigmodontinae) from Chapada Diamantina, northeastern Brazil. *Zoologia*, **28**, 92-96.

Tribe, C. (2005) A new species of *Rhipidomys* (Rodentia, Muroidea) from North-Eastern Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, 63, 16.

Appendix 2. Species included on this work and that don't occur on Carmignotto et al., 2012.

A total of 55 species were registered compared with 40 species occurring on Caatinga in Carmignotto and collaborators (2012). They excluded species which occur on the border of Caatinga Biome. The species not listed in Carmignotto et al. (2012) are the species found in the collection of UFPE, *Didelphis marsupialis* (Crato and São Benedito municipalities, CE), *Makalata* sp. (Caucaia municipality, CE, from UFPE collection); *Oecomys* sp. (Crato municipality, CE, from UFPE collection), *Rhipidomys* sp. (Mucugê, Andaraí, Lençóis, Rio de Contas and Seabra municipalities, BA; Pereira and Geise, 2009), *Nectomys squamipes* (Quebrângulo municipality, AL; Prado and Percequillo, 2013), *Proechimys roberti* (Ipu, CE; Oliveira et al., 2003 and São Benedito, CE, from UFPE collection), *Euryoryzomys* sp. 1 (Areia municipality, PB; Prado and Percequillo, 2013 and M. Weksler, *pers. com.*), *Euryoryzomys* sp. 2 (Pacoti, São Benedito, Ibiapina, Guaraciaba municipalities, CE; Prado and Percequillo, 2013 and M. Weksler, *pers. com.*), *Wiedomys cerradensis* (Mulungu municipality, CE; C. R. Bonvicino, *pers. com.*), *Rhipidomys macrurus* (Ipu, São Benedito, Ibiapina, Guaraciaba do Norte municipalities, CE and Jaíba municipality, MG; Oliveira et al., 2003), *Coendou baturitensis* (Baturité municipality, CE; Feijó and Langguth, 2013) and the species obtained from the literature *Gracilinanus microtarsus*, *Micoureus paraguayanus*, *Marmosops incanus* (Pereira and Geise, 2009). Additionally, there was a revalidation of the name applied for *Guerlinguetus aestuans* and *G. alphonsei*, the *G. brasiliensis* on Caatinga (Patton et al., 2015).

Table S1. The municipalities (numbered according Figure S1) and their respective grid cells, ecoregions, geographical coordinates and elevation.

number on Fig.S1	Municipality	grid cell	Ecoregion	longitude	latitude	Elevation (m)
1	Alagoinha, PE ¹	47	BORBOREMA	-36,78	-8,47	709,66
2	Andaraí, BA	93	DIAMANTINA	-41,32	-12,80	388,36
3	Aquiraz, CE ¹	5	SETENTRIONAL	-38,39	-3,91	20,19
4	Arajara, CE ¹	34	IBIAPABA	-39,39	-7,34	607,74
5	Araripe, CE ¹	34	SETENTRIONAL	-40,14	-7,21	624,42
6	Araripina, PE ¹	43	MERIDIONAL	-40,50	-7,58	627,88
7	Araruna, PB	38	BORBOREMA	-35,74	-6,53	551,74
8	Aratuba, CE	5	SETENTRIONAL	-39,05	-4,42	845,69
9	Arcoverde, PE	47	BORBOREMA	-37,06	-8,42	672,62
10	Areia, PB	38	BORBOREMA	-35,70	-6,97	551,24
11	Assaré, CE ¹	34	SETENTRIONAL	-39,87	-6,87	444,17
12	Barbalha, CE	35	IBIAPABA	-39,30	-7,31	411,44
13	Barra, BA	71	DUNAS	-42,83	-10,79	403,36
14	Barro Alto, BA	82	MERIDIONAL	-41,91	-11,76	710,14
15	Baturité, CE	5	SETENTRIONAL	-38,88	-4,33	160,93
16	Belo Jardim, PE ¹	47	BORBOREMA	-36,42	-8,34	617,83
17	Betânia, PE	46	MERIDIONAL	-38,04	-8,27	453,31
18	Bezerros, PE	48	BORBOREMA	-35,75	-8,24	492,27
19	Bodocó, PE	44	MERIDIONAL	-39,94	-7,78	445,49
20	Bom Conselho, PE	57	BORBOREMA	-36,68	-9,16	667,45
21	Bom Jesus da Lapa, BA ¹	901	MERIDIONAL	-43,42	-13,25	437,24
22	Borborema, PB ¹	38	BORBOREMA	-35,60	-6,80	366,52
23	Brejo da Madre de Deus, PE	47	BORBOREMA	-36,37	-8,15	697,58
24	Brejo Santo, CE ¹	35	SETENTRIONAL	-38,99	-7,49	387,53
25	Buíque, PE	57	BORBOREMA	-37,16	-8,62	806,06
26	Cabaceiras, PB	38	BORBOREMA	-36,28	-7,49	399,00
27	Cachoeirinha, PE ¹	48	BORBOREMA	-36,24	-8,49	535,57
28	Caetité, BA	101	MERIDIONAL	-42,49	-14,07	836,25
29	Cajazeiras, PB ¹	35	SETENTRIONAL	-38,56	-6,89	304,98
30	Campo Formoso, BA ¹	741	DIAMANTINA	-40,32	-10,51	582,67
31	Campos Sales, CE	33	IBIAPABA	-40,38	-7,07	568,81
32	Canudos, BA ¹	651	MERIDIONAL	-39,02	-9,89	375,49
33	Caruaru, PE	48	BORBOREMA	-35,97	-8,29	539,94
34	Caucaia, CE	5	SETENTRIONAL	-38,66	-3,74	28,49
35	Coremas, PB	36	SETENTRIONAL	-37,95	-7,02	218,85
36	Coronel José Dias, PI	51	MERIDIONAL	-42,47	-8,82	388,93
37	Crateus, CE	13	SETENTRIONAL	-40,67	-5,18	282,32
38	Crato, CE	34	IBIAPABA	-39,41	-7,23	427,27

39	Curaçá, BA	54	MERIDIONAL	-39,91	-8,99	358,39
40	Exú, PE ²	44	SETENTRIONAL	-39,72	-7,52	515,91
41	Floresta, PE ¹	55	RASO	-38,57	-8,60	319,78
42	General Sampaio, CE	4	SETENTRIONAL	-39,45	-4,05	174,72
43	Glória, BA	56	MERIDIONAL	-38,26	-9,34	260,10
44	Guaraciaba do Norte, CE	3	IBIAPABA	-40,75	-4,16	926,22
45	Guaramiranga, CE ²	5	SETENTRIONAL	-38,94	-4,26	881,82
46	Ibiapina, CE	3	IBIAPABA	-40,89	-3,94	916,92
47	Icapui, CE ¹	171	SETENTRIONAL	-37,35	-4,72	10,98
48	Iguatu, CE ¹	25	SETENTRIONAL	-39,30	-6,36	218,06
49	Inajá, PE	56	MERIDIONAL	-37,82	-8,90	359,96
50	Ipu, CE	3	SETENTRIONAL	-40,72	-4,31	366,37
51	Itaeté, BA	93	DIAMANTINA	-40,96	-12,98	347,99
52	Itapagé, CE	4	SETENTRIONAL	-39,58	-3,69	261,49
53	Itapipoca, CE	4	SETENTRIONAL	-39,58	-3,50	105,91
54	Jacobina, BA	73	DIAMANTINA	-43,67	-15,34	476,11
55	Jaguaruana, CE ¹	16	SETENTRIONAL	-40,51	-11,19	469,80
56	Jaíba, MG	110	MERIDIONAL	-37,78	-4,84	16,45
57	Januária, MG	110	MERIDIONAL	-44,36	-15,49	456,69
58	Jardim, CE	45	SETENTRIONAL	-39,28	-7,59	664,36
59	Jati, CE	45	SETENTRIONAL	-39,01	-7,69	443,48
60	Jequié, BA	104	MERIDIONAL	-40,09	-13,86	218,10
61	João Costa, PI	411	IBIAPABA	-42,42	-8,49	260,66
62	Juarez Távora, PB	38	BORBOREMA	-35,59	-7,17	184,15
63	Juazeirinho, PB ¹	37	BORBOREMA	-36,57	-7,07	555,50
64	Juazeiro, BA	53	MERIDIONAL	-40,50	-9,41	362,12
65	Lamarão, BA	85	RASO	-38,89	-11,79	290,95
66	Lençóis, BA	92	DIAMANTINA	-41,39	-12,56	465,46
67	Macaparana, PE	48	BORBOREMA	-35,45	-7,56	350,28
68	Mamonas, MG ¹	111	MERIDIONAL	-42,96	-15,05	646,05
69	Manga, MG ¹	110	MERIDIONAL	-43,94	-14,76	450,45
70	Maracujá, BA ¹	841	DIAMANTINA	-40,21	-11,51	424,57
71	Maranguape, CE	5	SETENTRIONAL	-38,69	-3,89	80,30
72	Miguel Calmon, BA ¹	73	DIAMANTINA	-40,60	-11,43	541,44
73	Milagres, CE	35	SETENTRIONAL	-38,94	-7,31	344,87
74	Missão Velha, CE	35	SETENTRIONAL	-39,15	-7,24	347,81
75	Mojeiro, PB ¹	38	SETENTRIONAL	-35,48	-7,31	117,48
76	Morro do Chapéu, BA	83	DIAMANTINA	-41,16	-11,55	1019,75
77	Mucugê, BA	92	DIAMANTINA	-41,37	-13,00	1031,95
78	Mulungu, CE ²	5	SETENTRIONAL	-38,99	-4,30	794,17
79	Mundo Novo, BA ¹	83	DIAMANTINA	-40,47	-11,86	551,51
80	Natuba, PB	48	BORBOREMA	-35,56	-7,64	398,13
81	Olho D'água do Casado, AL	66	MERIDIONAL	-37,84	-9,50	231,57
82	Pacoti, CE	5	SETENTRIONAL	-38,93	-4,22	762,87
83	Palmeira dos Índios, AL	57	BORBOREMA	-36,63	-9,41	353,23

84	Palmeiras, BA ²	72	DIAMANTINA	-41,58	-12,51	726,07
85	Parnamirim, PE	44	MERIDIONAL	-39,58	-8,09	387,56
86	Patos, PB	37	SETENTRIONAL	-37,28	-7,02	242,85
87	Paulistana, PI	43	MERIDIONAL	-41,15	-8,14	353,20
88	Paulo Afonso, BA	56	MERIDIONAL	-38,22	-9,40	244,31
89	Pedra, PE	47	BORBOREMA	-36,94	-8,50	596,17
90	Pesqueira, PE	47	BORBOREMA	-36,70	-8,36	654,84
91	Petrolândia, PE	56	RASO	-38,22	-8,98	322,43
92	Piranhas, AL	66	MERIDIONAL	-37,75	-9,62	34,45
93	Poção, PE	47	BORBOREMA	-36,71	-8,19	1015,25
94	Pombal, PB	36	SETENTRIONAL	-37,80	-6,77	191,67
95	Princesa Isabel, PB	46	SETENTRIONAL	-37,99	-7,73	674,84
96	Quebrângulo, AL	57	BORBOREMA	-36,48	-9,32	377,29
97	Quixadá, CE	15	SETENTRIONAL	-39,01	-4,96	190,74
98	Rodelas, BA ¹	55	RASO	-38,77	-8,85	321,21
99	Russas, CE ¹	16	SETENTRIONAL	-37,98	-4,94	23,51
	Santa Cruz da Baixa					
100	Verde, PE	46	SETENTRIONAL	-40,86	-4,04	910,37
101	Santana do Cariri, CE ¹	34	IBIAPABA	-36,45	-8,52	615,28
	Santana do Ipanema,					
102	AL	57	BORBOREMA	-36,14	-8,33	567,06
103	Santanópolis, CE ¹	34	SETENTRIONAL	-41,69	-8,24	411,75
104	Santo Inácio, BA	71	MERIDIONAL	-36,80	-7,39	526,78
105	São Benedito, CE	3	IBIAPABA	-42,69	-9,02	345,20
106	São Bento do Una, PE	57	BORBOREMA	-35,49	-7,59	415,80
107	São Caitano, PE	48	BORBOREMA	-38,15	-7,82	839,36
	São Francisco de Assis					
108	do Piauí, PI	42	IBIAPABA	-39,74	-7,18	527,64
	São José dos					
109	Cordeiros, PB ¹	37	BORBOREMA	-37,25	-9,37	259,61
	São Raimundo Nonato,					
110	PI	51	MERIDIONAL	-39,73	-7,00	682,35
111	São Vicente Ferrer, PE	48	BORBOREMA	-42,72	-11,11	544,18
112	Seabra, BA	82	DIAMANTINA	-41,77	-12,42	826,81
	Sebastião Laranjeiras,					
113	BA ¹	111	MERIDIONAL	-42,94	-14,57	541,21
114	Senhor do Bonfim, BA	64	DIAMANTINA	-40,15	-10,49	467,29
115	Sento Sé, BA ¹	72	DUNAS	-41,89	-9,74	399,88
116	Serra Talhada, PE	46	MERIDIONAL	-38,30	-7,99	430,64
117	Serraria, PB	38	BORBOREMA	-35,64	-6,82	510,81
118	Serrinha, BA	85	RASO	-39,01	-11,66	375,61
119	Sertania, PE	47	BORBOREMA	-37,27	-8,07	567,95
120	Sobral, CE ¹	4	SETENTRIONAL	-40,35	-3,69	72,70
121	Solonópolis, CE ¹	25	SETENTRIONAL	-39,01	-5,73	174,69
122	Teixeira, PB	37	SETENTRIONAL	-37,25	-7,22	768,09
123	Trindade, PE ¹	44	MERIDIONAL	-40,27	-7,76	512,83
124	Triunfo, PE ²	46	SETENTRIONAL	-38,11	-7,83	1042,25
125	Ubajara, CE	3	IBIAPABA	-40,91	-3,85	870,98

126	Valença do Piauí, PI	22	IBIAPABA	-41,60	-6,40	475,23
127	Vicência, PE ¹	491	BORBOREMA	-35,32	-7,65	114,67
128	Xique Xique, BA	71	DUNAS	-42,73	-10,83	407,07
129	Jussiape, BA	102	DIAMANTINA	-41,59	-13,51	529,49
130	Rio de Contas, BA	102	DIAMANTINA	-41,82	-13,59	1007,08
131	Custódia, PE	46	SETENTRIONAL	-37,64	-8,09	543,15
132	Serra Negra do Norte, RN ¹	36	SETENTRIONAL	-37,40	-6,66	174,96
133	Delmiro Gouveia, AL ¹	56	MERIDIONAL	-38,00	-9,38	246,05

* The geographic coordinates were obtained from the registry of localities of Brazilian Institute of Geography and Statistics (IBGE), 2010

¹Excluded of analyses because there was only one species

²Fieldworks

Table S2 Pairwise turnover, nestedness and Sorensen index for grid cells.

grid cell	turnover	nestedness	Sorensen index
3	0,09	0,36	0,45
4	0,00	0,80	0,80
5	0,22	0,29	0,51
13	0,00	0,83	0,83
15	0,00	0,80	0,80
16	0,00	0,93	0,93
22	0,00	0,83	0,83
25	0,00	0,93	0,93
33	0,00	0,90	0,90
34	0,06	0,49	0,55
35	0,00	0,64	0,64
36	0,00	0,80	0,80
37	0,00	0,80	0,80
38	0,06	0,51	0,57
42	0,00	0,86	0,86
43	0,00	0,90	0,90
44	0,00	0,59	0,59
45	0,00	0,86	0,86
46	0,00	0,57	0,57
47	0,00	0,53	0,53
48	0,00	0,41	0,41
51	0,00	0,75	0,75
53	0,00	0,90	0,90
54	0,00	0,77	0,77
55	0,00	0,93	0,93
56	0,00	0,55	0,55
57	0,00	0,49	0,49
64	0,00	0,80	0,80
66	0,00	0,86	0,86
71	0,25	0,65	0,90
72	0,00	0,67	0,67
73	0,00	0,83	0,83
82	0,00	0,49	0,49
83	0,00	0,67	0,67
85	0,00	0,77	0,77
92	0,00	0,47	0,47
93	0,00	0,57	0,57
101	0,00	0,83	0,83
102	0,00	0,55	0,55
104	0,17	0,67	0,83
110	0,06	0,49	0,55
111	0,00	0,93	0,93

Table S3. Pairwise turnover, nestedness and Sorensen index for ecoregions.

Ecoregion	turnover	nestedness	Sorensen
DIAMANTINA	0,23	0,17	0,39
IBIAPABA	0,04	0,35	0,39
MERIDIONAL	0,08	0,33	0,41
SETENTRIONAL	0,15	0,16	0,31
DUNAS	0,33	0,60	0,93
BORBOREMA	0,08	0,32	0,39
RASO	0,00	0,67	0,67

Figure S1 Municipalities with occurrence of small mammals and respective numbers (see Table S1).

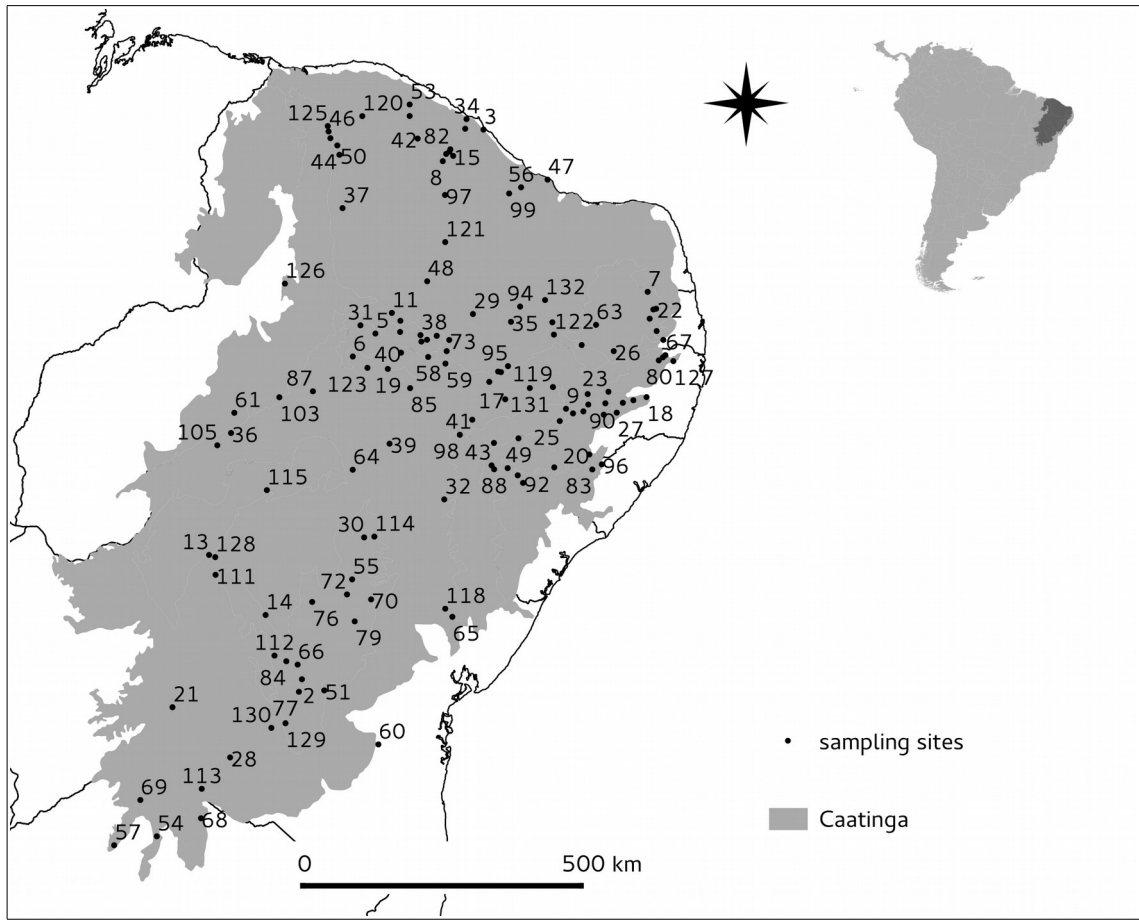


Figure S2 The theoretical (F_{theo}), the observed (F_{obs}), the superior (F_{hi}) and the inferior (F_{lo}) limits of F function.

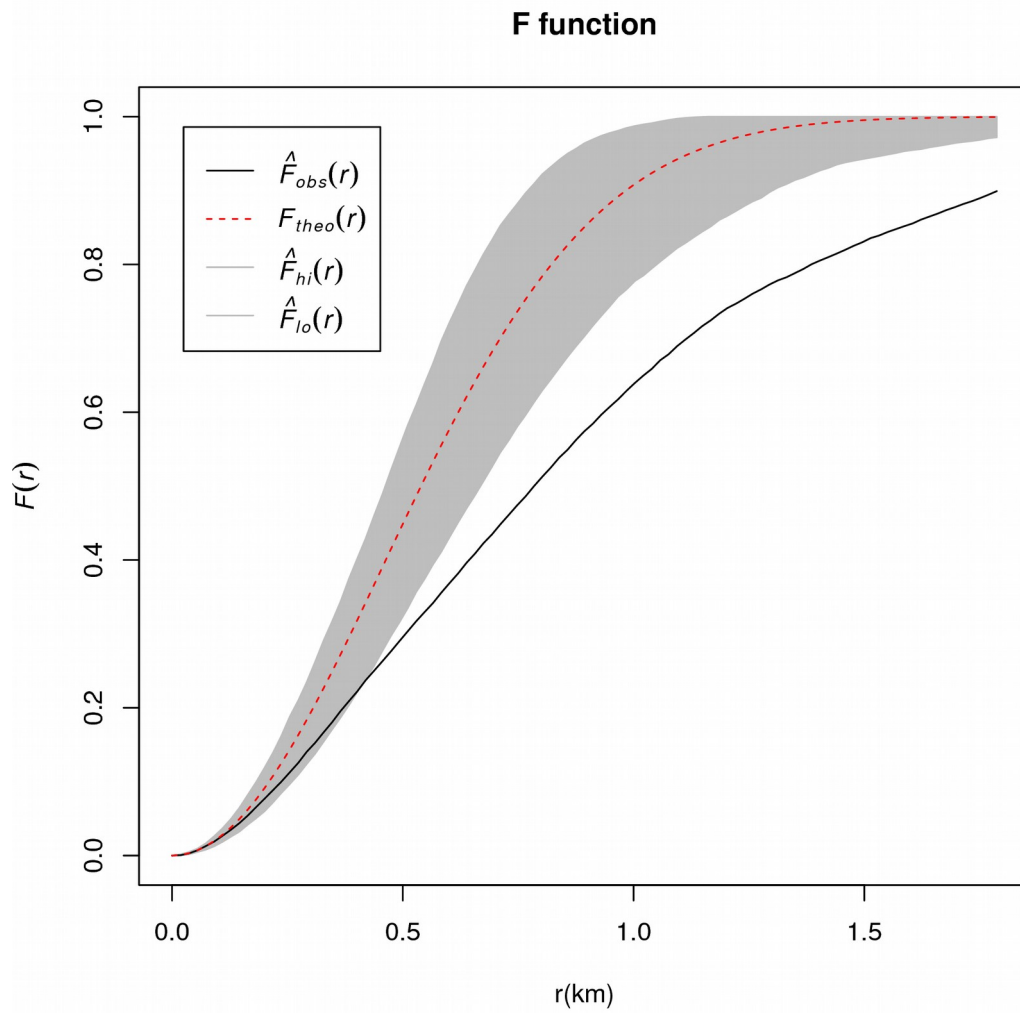
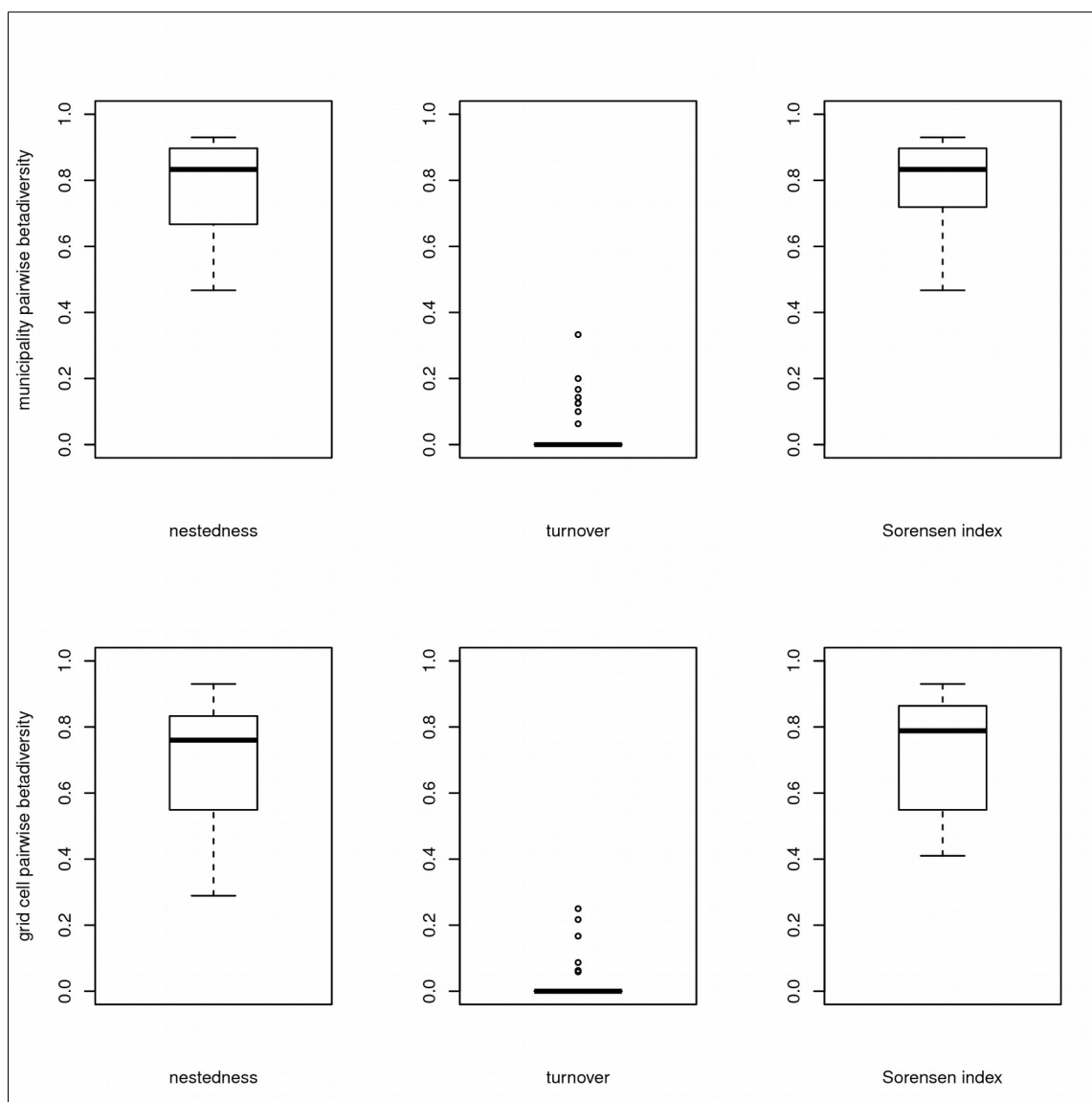


Figure S3 Boxplot with values of pairwise betadiversity (nestedness, turnover and Sorensen Index) for municipalities and 1° grid cells.



Capítulo 3: Regionalização de pequenos mamíferos da Caatinga: processos ecológicos e históricos

3.1. Introdução

As comunidades biológicas podem ser estruturadas por fatores históricos e ecológicos e quantificar suas partes relativas é importante para compreensão dos processos de uma região biogeográfica (Wiens e Donoghue, 2004; Legendre et al., 2005; Graham e Fine, 2008; Swenson, 2013). No arcabouço teórico e empírico de ecologia de comunidades, ao menos quatro processos são colocados como os principais estruturadores das comunidades: seleção, deriva ecológica, especiação ou dispersão (Wiens e Donoghue, 2004; Vellend, 2010; Vellend, 2016). Estes processos se combinam e sintetizam paradigmas de estruturação de metacomunidades (Hoyloak et al., 2005; Leibold, 2009) nos quais se sustentam hipóteses generalizáveis para diferentes grupos taxonômicos (Vellend, 2016).

Em ecologia de comunidades, padrões determinísticos e estocásticos emergem dependendo do tipo de influência ambiental e das características das espécies (Chase et al., 2010; Vellend, 2016). Padrões determinísticos podem emergir devido às diferenças dos nichos ecológicos das espécies, podendo indicar a relação causal entre a composição de espécies devido às características do ambiente (paradigma da seleção; Holyoak et al., 2005). O paradigma da seleção indica que as diferenças composicionais entre comunidades biológicas são dadas devido ao efeito de variáveis bióticas (e.g. tipo vegetacional) e abióticas (e.g. clima e topografia) sobre a composição e diferenciação entre as comunidades biológicas (Holyoak et al., 2005; Leibold e Mikkelsen, 2002).

Essas variáveis, em uma ampla escala geográfica, podem gerar padrões determinísticos como comunidades clementsianas (Leibold e Mikkelsen, 2002), que se expressam, por exemplo, em esquemas de regionalização como as ecorregiões. As ecorregiões podem representar delimitações ambientais recentes e históricas, além de sintetizar a distribuição das espécies em um bioma (Vasconcelos et al., 2014). Presley et al. (2012) encontraram um padrão clementsiano para as comunidades de pequenos mamíferos não-voadores, indicando sua regionalização, e um padrão aninhado para comunidades de morcegos, ao longo de um gradiente altitudinal, que é um tipo de filtro ambiental.

Em uma escala biogeográfica, a ampla variação dos valores das variáveis ambientais condiciona a maior chance de se detectar o efeito do ambiente sobre a estrutura das comunidades (Pausas e Verdu, 2010), especialmente com a informação filogenética sobre as espécies (Ricklefs,

1996; Swenson, 2013). No entanto, geralmente há uma porcentagem do resíduo dos modelos matemáticos que não é explicada pelas variáveis ambientais, mas sim pela dispersão ou pela deriva ecológica (Vellend, 2016). O efeito da dispersão pode ser constatado pela significância da distância geográfica sobre a estruturação das comunidades (paradigmas da dinâmica entre manchas e do efeito de massa: Holyoak et al., 2005), ou ter um efeito estocástico nas comunidades (Vellend, 2016). Pennington (2000) pondera que eventos vicariantes são mais comuns de estruturarem as comunidades de plantas, do que eventos de dispersão.

A dispersão pode gerar a especiação por alopatria, e não necessariamente ser uma contraposição a um evento de vicariância. A dispersão também pode ser favorecida pela seleção, com a colonização de novos ambientes, ou ter menores chances de ocorrência devido filtros ambientais (Miranda-Esquivel et al., 2003). Na ausência de seleção e em uma escala espaçotemporal pequena o suficiente para negar a especiação como um importante fator para criar diferenças entre comunidades, processos estocásticos, como a deriva ecológica, são os mais plausíveis a se considerar.

Além disso, considerar a ausência de seleção é inferir a equivalência ecológica entre espécies, seja com relação a adaptação ou a competitividade, um padrão oposto ao determinado pelas diferenças entre nichos (Purves e Pacala, 2005). Caracteriza-se, dessa forma, o paradigma da neutralidade (Holyoak et al., 2005). Considerando a neutralidade, pode ocorrer o aumento da diferença composicional entre comunidades ao haver *fitness* semelhante entre espécies, já que diferentes espécies podem dominar diferentes localidades, permitindo até mesmo espécies dominarem mesmo quando não favorecidas por um processo de seleção (Vellend, 2016).

As diferenças composicionais podem ser detectadas por mudanças na insubstitubilidade e complementaridade entre comunidades (Pressey et al., 1993; Ferrier, 2002). Estes elementos podem ser representados pela betadiversidade (dissimilaridade ou heterogeneidade composicional das comunidades biológicas; Jost, 2007 e Tuomisto, 2010a). As espécies, no entanto, não são entidades estatísticas independentes: elas compartilham diferentes graus de parentesco evolutivo e funcional (Swenson, 2014). Considerar o tempo de divergência entre espécies é uma forma de tratar a comunidade biológica para além da entidade espécie, acrescentando o grau de diferenciação das espécies relacionado ao grau de parentesco evolutivo entre elas (Swenson, 2014).

A filobetadiversidade (dissimilaridade evolutiva entre comunidades; Leprieur et al., 2012) indica o tempo de divergência entre clados e pode indicar diferenças entre os nichos das espécies. O conservatismo de nicho (Wiens e Donoghue, 2004) pode indicar a similaridade de requerimento

ecológico de espécies irmãs, sendo um fator a ser considerado como uma informação mais completa a respeito da entidade espécie (Peres- Neto e Kembel, 2015). Há uma premissa comum entre ecólogos de que espécies filogeneticamente mais próximas possuem características ecológicas semelhantes (*i.e.* conservatismo de nicho; Wiens e Donoghue, 2004). Contudo, é possível observar espécies irmãs com diferentes preferências de habitat (Jansa et al., 2014)

Ao considerar a informação filogenética, é possível que determinados padrões e processos sejam detectados, seja com causas históricas influenciando a estruturação das comunidades biológicas (Rosauer et al., 2014), seja o efeito de gradientes ambientais (Graham e Fine, 2008; Peres- Neto e Kembel, 2015; Vellend, 2016), como por exemplo o gradiente latitudinal (Wiens e Donoghue, 2004).

3.1.1. Regionalização da Caatinga

Compreender a distribuição de grupos de espécies ao longo de uma região biogeográfica, bem como sua relação com a variação fitofisionômica e climática, se faz necessário para o planejamento de delimitação de unidades de conservação (Velloso et al., 2002). A Caatinga é um bioma complexo e hetrogêneo, formado por diferentes mosaicos de vegetação, solo e com ampla variação sazonal das chuvas (Andrade- Lima, 1981). Dessa forma, há diferentes modelos de regionalização para o bioma.

Uma das propostas de regionalização é de Olson (2001), que define duas categorias de vegetação para o Domínio Caatinga (Queiroz et al., 2017): região mais a norte é definida como “Deserts and Xeric Shrubland”, e a região ao sul, “Tropical and Subtropical Dry Broadleaf Forests”. Outra regionalização são as ecorregiões, definidas em 2002 (Velloso et al.), as quais convergem em parte com 12 fitofisionomias definidas pelo botânico Andrade- Lima na década de 80 (Andrade- Lima, 1981). Estas corresponderam a algumas áreas de endemismo para serpentes (“elementos bióticos endêmicos e não endêmicos” em Guedes et al., 2014), para lagartos (“centros de endemismo” em Delfim, 2012) e para composição florística (Velloso et al., 2002). Este esquema de regionalização pode facilitar a tomada de decisões para priorizar áreas para conservação (Olson, 2001).

A estrutura cristalina e a estrutura sedimentar da Caatinga podem ser representadas, respectivamente, pelas Depressões Sertanejas e pelas Dunas do rio São Francisco, além das áreas cársticas em meio às depressões e a formação geomorfológica da Chapada Diamantina. Já se verificou, para esta regionalização, associação de diferentes composições florísticas, com as

formações florestais das formações sedimentares da Caatinga mais recentes (cerca de 1,5 m.a.) e com uma maior fertilidade dos solos para as formações cristalinas (de Queiroz et al., 2017). Essa regionalização pode ser abordada a partir da interação / estruturação das comunidades biológicas com a vegetação presente nestas estruturas geomorfológicas. Cabe ressaltar que a diversificação de plantas da Caatinga antecede ao período pleistocênico (de Queiroz et al., 2017).

As florestas secas sazonais, como a Caatinga, são marcadas por períodos prolongados de escassez e irregularidade de chuvas (Queiroz et al., 2017), o que pode atuar como um filtro ambiental, selecionando espécies mais tolerantes a escassez hídrica (Carvalhaes et al., 2015), sendo que somente comunidades estáveis podem se manter em um ambiente sazonal (Mikkelsen, 1997). No entanto, ambientes instáveis tendem a favorecer espécies generalistas, com elevada capacidade de dispersão (Jansson e Dynesius, 2002), o que tende a revelar padrões estocásticos (Vellend, 2016). Em regiões com um clima seco e sazonal como a Caatinga, a evapotranspiração (índice relacionando temperatura e precipitação) tem efeito sobre a fisiologia das espécies e a produtividade primária, e determinam o padrão de riqueza de espécies de aves e mamíferos (de Oliveira e Diniz-Filho, 2010). Sendo assim, o padrão de chuvas ao longo do bioma pode ser determinante na regionalização das comunidades biológicas.

3.1.2. Pequenos mamíferos da Caatinga

As múltiplas origens das espécies de pequenos mamíferos não voadores que ocorrem na Caatinga (roedores da família Cricetidae, subfamília Sigmodontinae e da subordem Hystricognathi, famílias Caviidae, Erethizontidae, Echimyidae e Sciuridae), com espécies irmãs tanto de ambientes florestais como de vegetação aberta, mostram a complexa história evolutiva do bioma, constituída por linhagens temporalmente heterogêneas (Carmignotto et al., 2012; Carmignotto e Ástua, 2017; Queiroz et al., 2017). A espécie ancestral do marsupial *Monodelphis domestica* é originária da Amazônia (Pavan et al., 2016), enquanto que a ancestral do marsupial *Thylamys karimii*, endêmica de áreas abertas (Jansa et al., 2014; Gutiérrez e Marinho-Filho, 2017), é de áreas abertas do Plioceno (Jansa et al., 2014).

Há diferentes tempos de divergência e períodos de diversificação nestes grupos de espécies, que podem indicar tempos diferenciais de colonização, afetando o grau de ocupância e, assim, a distribuição das espécies (Leibold, 2009; Pavan et al., 2016). Os caviomorfos chegaram à América durante Eoceno, com diversificação entre Oligoceno e Mioceno. Por exemplo, a diversificação do gênero endêmico de áreas abertas, o caviomorfo *Thrichomys*, que data do fim do Mioceno (8,5 m.a.)

(Maestri et al., 2017). Apesar do tempo de divergência de *Thrichomys* ser mais antigo, o gênero não possui adaptações para climas secos como o semiárido da Caatinga (Carvalhaes et al., 2015), porém pouco ainda se sabe da ecofisiologia dos pequenos mamíferos no bioma. Também não há consenso entre quais espécies são endêmicas do bioma (e.g. entre as classificações de Carmignotto e Ástua, 2017 e Gutiérrez e Marinho-Filho, 2017).

Combinando diferentes escalas espaciais, níveis taxonômicos (se espécie, gênero ou tempo de divergência filogenética) e se o padrão encontrado é determinístico ou estocástico, pode-se gerar modelos preditivos sobre a estrutura das comunidades. Sendo assim, o objetivo para este capítulo 3 é investigar a estruturação das comunidades de pequenos mamíferos não-voadores do bioma Caatinga, buscando entender se as propostas de regionalização do bioma (e.g. ecorregiões; Velloso et al., 2002) e/ou as variáveis ambientais como precipitação, altitude, temperatura e umidade são determinantes da dissimilaridade composicional e evolutiva das comunidades.

3.1.3. Hipóteses

Para hipotetizar sobre os principais processos estruturadores das comunidades de pequenos mamíferos na Caatinga, é importante ter premissas plausíveis sobre o grau de competitividade e de especialização de habitat (por exemplo, a ocorrência das espécies em florestas secas ou úmidas; Jansa et al., 2014) das espécies de diferentes clados (neste trabalho, os três principais clados: marsupiais, sigmodontíneos e histicognatos). Ter informações prévias sobre as semelhanças ecológicas existentes entre as espécies, suas espécies irmãs e seus ancestrais podem auxiliar a escolher as alternativas mais verossímeis sobre a coexistência das espécies nas comunidades e as potenciais respostas das comunidades às variáveis ambientais do bioma Caatinga.

Apesar do conservatismo de nicho ser uma premissa geralmente adotada por ecólogos (Swenson, 2014), é possível haver labilidade de nicho entre os pequenos mamíferos. Para marsupiais da América do Sul, há conservatismo de nicho para alguns clados, com relação a sua ocorrência em florestas secas ou úmidas. Para o gênero *Thylamys* por exemplo, todas as espécies ocorrem em florestas secas; já espécies dos gêneros *Marmosops* e *Marmosa* ocorrem em florestas úmidas, e para *Didelphis*, as espécies ocorrem em ambas. Maestri et al. (2017) sugerem que os sigmodontíneos possam ter um baixo conservatismo de nicho devido a ausência de sinal de radiação adaptativa desta subfamília (Maestri et al., 2017). Já os histicognatos, por terem colonizado anteriormente a América do Sul, possuíam maiores chances de ocupação de nichos e assim, maior radiação adaptativa que os sigmodontíneos (Upham e Patterson, 2012). Apesar disso, entre as

espécies de histicognatos do gênero *Thrichomys*, verificou-se que não há adaptações fisiológicas ao clima, tanto para o clima sazonal do Pantanal como para o clima semi-árido da Caatinga (Carvalhães et al., 2015).

Hipóteses sobre a disponibilidade de água e calor em um ecossistema relacionam os padrões de diversidade das comunidades com a energia que entra neste ecossistema, seja através da produtividade primária, seja para termorregulação (de Oliveira e Diniz- Filho, 2010). Produtividade e termorregulação, sintetizadas pelas variáveis precipitação e temperatura (de Oliveira e Diniz-Filho, 2010; Maestri e Patterson, 2016), são determinantes da riqueza de espécies de vertebrados (anfíbios, répteis, aves e mamíferos) na Caatinga (de Oliveira e Diniz- Filho, 2010). A variação na produtividade primária de uma área pode ser relacionada com a betadiversidade entre comunidades (Maestri e Patterson, 2016). Chase et al. (2010) detectaram uma maior probabilidade de mecanismos estocásticos ou a combinação de mecanismos estocásticos e determinísticos serem determinantes da variação da betadiversidade em ambientes com elevada produtividade. Já Jansson e Dynesius (2002) apresentam dados em que a estabilidade climática é mais importante para a alta diversidade do que o efeito da produtividade. A variação altitudinal e a sazonalidade de temperatura influenciam positivamente a riqueza e substituição de roedores na América do Sul, especialmente sigmodontíneos (Maestri e Patterson, 2016). Dessa forma, é importante verificar o efeito das variáveis ambientais para diferentes métricas de diversidade que sintetizem as comunidades biológicas.

Considerando que a Caatinga é marcada por uma elevada sazonalidade das chuvas, por períodos prolongados de seca e por uma heterogeneidade de regimes de chuva e de formações vegetacionais, além de suas ecorregiões, nesta tese foram formuladas hipóteses que levam em consideração os diferentes paradigmas de metacomunidades. Estes paradigmas estão contextualizados na abordagem a) do efeito do filtro ambiental, b) dos efeitos históricos das ecorregiões, c) dos brejos de altitude e d) da deriva ecológica.

a) Filtro ambiental

Considerando que as espécies de pequenos mamíferos possuem diferentes requerimentos de habitat, haverá um gradiente ambiental gerado pelas variáveis ambientais (umidade, precipitação, temperatura e/ou altitude) sobre a betadiversidade e a filobetadiversidade. Além disso, considerando-se o conservatismo de nicho, áreas com menor disponibilidade de recursos (e.g. áreas com menor precipitação) terão maior competição interespecífica e assim dispersão filogenética.

Contudo, se a seleção das espécies que toleram a seca for o processo estruturador, haverá agregação filogenética nestas áreas. Já as áreas mais úmidas terão um padrão aleatório da estrutura filogenética da comunidade.

b) Efeitos históricos com diversificação in situ (e provavelmente recente)

Considerando que a Caatinga é uma unidade biogeográfica com elevada heterogeneidade de formações geológicas e vegetacionais, é possível que as diferentes formações, como (1) as estruturas cristalinas e sedimentares, (2) as diferentes ecorregiões e (3) os brejos de altitude causem a diferenciação entre comunidades. Além disso, os tempos de origem dos três clados que compõem a fauna de pequenos mamíferos são diferentes, podendo indicar distintos períodos de colonização no bioma. Se a origem dos pequenos mamíferos for anterior à formação da Caatinga, a vicariância será o principal processo estruturador das comunidades. Dessa forma, se formarem comunidades clementsianas (ver Capítulo 2) e será verificada agregação filogenética para cada estas formações/ecorregiões. Além disso, será verificado um baixo grau de compartilhamento de ramos da árvore filogenética entre estas formações/ecorregiões. Contudo, se a origem dos grupos de pequenos mamíferos for posterior, a dispersão/migração será o principal processo estruturador das comunidades. Assim, como diferentes regiões do bioma possuem tempos de origem diferentes, estas serão colonizadas diferencialmente pelos pequenos mamíferos.

c) Brejos de altitude

Considerando que os brejos possuem diferentes histórias evolutivas dependendo da região onde estão localizados (se mais a leste, recebendo espécies do bioma Mata Atlântica, ou mais a oeste, recebendo espécies do bioma Amazônia; Queiroz et al., 2017), haverá o efeito da distância geográfica, da altitude, da isothermalidade e da precipitação sobre a betadiversidade e a filobetadiversidade, nos modelos de dissimilaridade.

d) Deriva ecológica

A imprevisibilidade da sazonalidade das chuvas é um tipo de perturbação que pode ocasionar extinções locais. O efeito da deriva ecológica é mais comum em ambientes com estas características (Vellend, 2016), como a Caatinga. Além disso, é comum que em ambientes com instabilidade climática haja a seleção de espécies com menor grau de especialização do habitat e com maior capacidade de dispersão assim como uma mais alta taxa de extinção (Jansson e Dynesius

2002). Por fim, considerando-se o baixo conservatismo de nicho de sigmodontíneos (Maestri et al., 2017), não haverá significância nos modelos de dissimilaridade sobre a de betadiversidade e filobetadiversidade. Também não serão verificadas agregação/ dispersão filogenéticas das comunidades.

3.2. Material e Métodos

As variáveis utilizadas para verificar a plausibilidade das hipóteses acima (tópico 3.1.3.) indicam o grau de dissimilaridade composicional e filogenética e a estrutura filogenética das/ entre as comunidades de pequenos mamíferos não- voadores da Caatinga. As métricas estruturais, obtidas pela média da distância filogenética entre espécies das comunidades, irão indicar o grau de agregação/ dispersão filogenéticos (tópico 3.2.3.). A dissimilaridade composicional (betadiversidade) será dada através dos índices de Sorensen e índice de Simpson (Baselga, 2012). A dissimilaridade filogenética (filobetadiversidade) será a porcentagem de ramos da árvore filogenética compartilhada entre as comunidades biológicas (Bryant et al., 2008; Swenson, 2011). A betadiversidade e a filobetadiversidade (tópico 3.2.4.) serão as variáveis dependentes dos modelos de dissimilaridade (tópico 3.2.7.). Será verificado o efeito da distância geográfica e do ambiente (*i.e.*, variáveis ambientais relacionadas à umidade, precipitação, temperatura e altitude) sobre estas métricas, fazendo-se correspondência às hipóteses levantadas (tópico 3.1.3.).

Da mesma forma que nas análises do capítulo 2, as unidades amostrais que possuíam ocorrência de apenas um gênero/ uma espécie não foram utilizadas (Tabela 3.6.1., em Apêndices).

3.2.1. Área de estudo

A delimitação do bioma Caatinga é bastante variável entre diversos trabalhos (e.g., Carmignotto e Ástua, 2017 e Gutiérrez e Marinho- Filho, 2017). Nesta tese, a delimitação para o bioma Caatinga foi a mesma estabelecida por Velloso et al. (2002) (Figura 1).

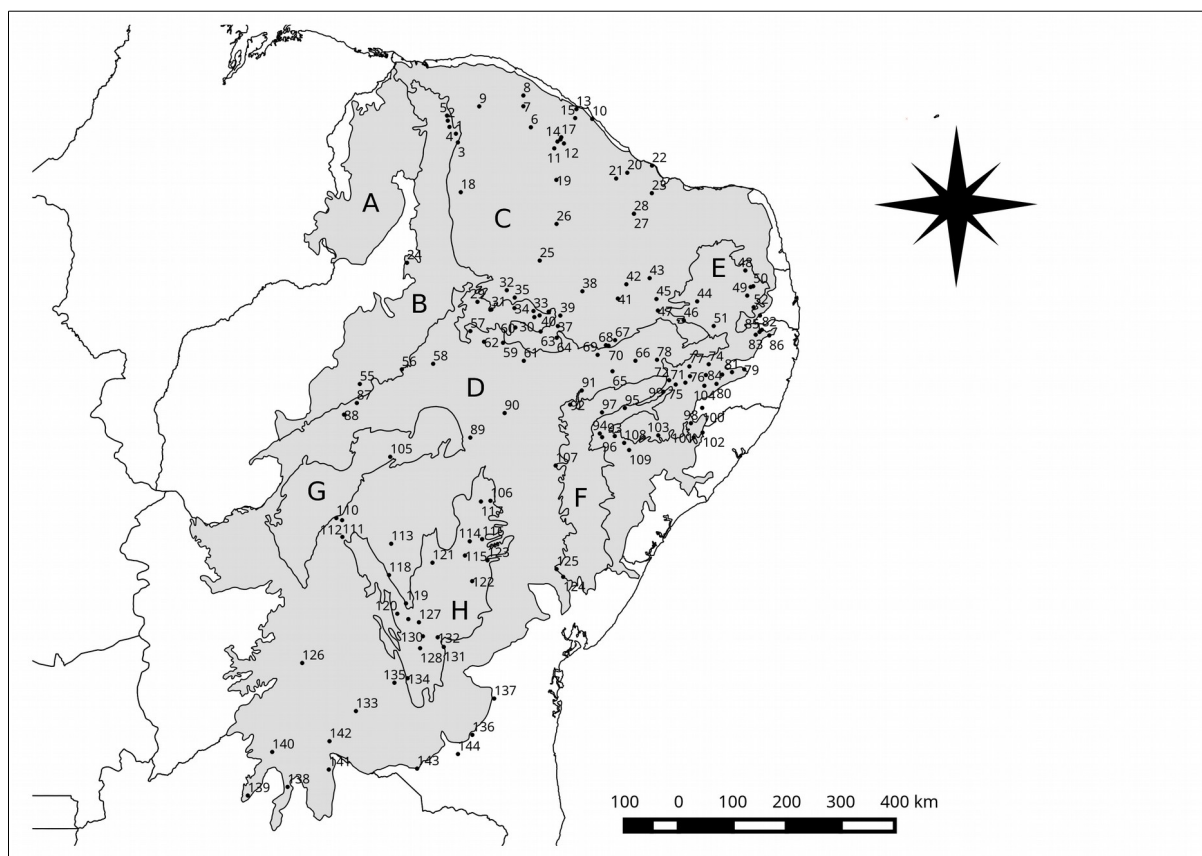


Figura 1: Delimitação do bioma Caatinga seguindo Velloso et al. (2002), com os municípios, células e ecorregiões (A: Complexo Campo Maior, que foi retirada do bioma Caatinga segundo a proposta de Silva et al. 2017; B: Complexo Ibiapaba Araripe; C: Depressão Sertaneja Setentrional; D: Depressão Sertaneja Meridional; E: Planalto do Borborema; F: Raso da Catarina; G: Dunas do São Francisco; H: Chapada Diamantina). Os números correspondem aos municípios onde ocorreram as amostragens (Tabela S1, Material Suplementar do Capítulo 2).

Cabe salientar que alguns municípios em que há historicamente coletas de pequenos mamíferos (e.g., Garanhuns, PE) não estão além dos limites da delimitação de Velloso et al. (2002), mas aqui nesta tese foram incluídos por serem regiões de semelhanças vegetacionais a outras localidades do bioma. Foram considerados brejos de altitude os municípios com altitude acima de 500m para caracterizar o município como possuindo um brejo, além de limitar-se aos Estados que possuem brejos, segundo Vasconcelos-Sobrinho (1971): PI, CE, RN, PB, PE e AL. Para a escala célula de 1°, foram consideradas as células havendo ao menos um município que possuia brejo de altitude/ altitude >500m.

3.2.2. Variáveis ambientais

Os modelos de dissimilaridade (tópico 3.2.7.) foram construídos com sete variáveis ambientais correspondentes às hipóteses de filtro ambiental, hipóteses de produtividade e do efeito do clima e de sua sazonalidade como determinantes da estruturação das comunidades. A sazonalidade climática pode ser testada através da variância ou coeficiente de variação de uma variável ambiental ao longo de um período (de Oliveira e Diniz- Filho, 2010; Maestri e Patterson, 2016). As variáveis utilizadas foram “isotermalidade”, “sazonalidade na temperatura”, “amplitude anual da temperatura”, “precipitação anual”, “sazonalidade na precipitação”, “índice de sazonalidade da umidade” e “altitude”. Essas variáveis possuem resolução de 30' (Xu e Hutchinson, 2010). Isotermalidade é a razão entre a média da amplitude de temperatura diurna sobre a amplitude anual da temperatura. A sazonalidade na precipitação e na temperatura é dada respectivamente pelo desvio padrão das médias precipitações e temperaturas semanais, e expressos pela porcentagem das médias destas estimativas. A precipitação anual é a soma das estimativas de 12 meses de precipitação. Por fim, o índice de umidade é calculado a partir da precipitação e evaporação semanais (Xu e Hutchinson, 2010). Optou-se por não utilizar variáveis que representassem médias, por se tratar de métricas que não refletem o clima de um bioma sazonal.

Para a variável altitude, utilizei a função `getData()`, do pacote raster (Hijmans et al., 2014):

```
x <- getData('alt', country = BRA)
altitude<-cbind(coordenadas, alt = extract(x, coordenadas))
```

Fazendo correspondência aos paradigmas de estruturação das comunidades (Hollyoak et al, 2005; Leibold, 2009; Vellend, 2016), a utilização da variável altitude pode ser compreendida como um *proxy* para avaliar a especiação e também o efeito do filtro ambiental sobre as espécies. As demais variáveis ambientais podem indicar se a estruturação é dada pela seleção do ambiente (filtro ambiental) e a distância geográfica, pela limitação na dispersão das espécies (Graham e Fine, 2008; Morlon et al., 2008; Fine e Kembel, 2011) (hipóteses, tópico 3.1.3.).

A intenção de testar variáveis ambientais se deve também a escala geográfica dos dados (nível bioma), podendo-se detectar com maior chance o efeito do ambiente sobre a composição/diferenciação das comunidades biológicas devido, no geral, a ampla variância dos dados. Para além disso, a própria definição de bioma e outras regiões biogeográficas se dá por condições macroclimáticas (Kreft e Jetz, 2010).

3.2.3. Pequenos mamíferos e árvores filogenéticas

As espécies de pequenos mamíferos foram obtidas a partir da consulta a coleções mastozoológicas (USP, UFPB e UFPE), bem como referências bibliográficas (Apêndice S1 do Capítulo 2) e coletas (Tabela 1 do Capítulo 2). A sinonimização das espécies foi feita seguindo: Carmignotto et al. (2012), Prado e Percequillo (2013), Feijó e Langguth (2013) e Patton et al. (2015).

Para construção das métricas de agregação/ dispersão filogenéticas, inicialmente foi construída uma árvore (*supertree*) em código parentético (*newick*) no programa FigTree (<http://tree.bio.ed.ac.uk/>), com os tempos de divergência (datação molecular) entre espécies obtidos de árvores com maior suporte possível entre nós (Figuras 2 e 3; Tabela 1). Compreende-se, portanto, que é o tempo mínimo que o determinado clado surgiu. Para espécies irmãs do mesmo gênero, sem informação do tempo de divergência entre elas, foi colocado como metade do ramo do tempo de origem do gênero. Por conta disso, houve casos de politomia.

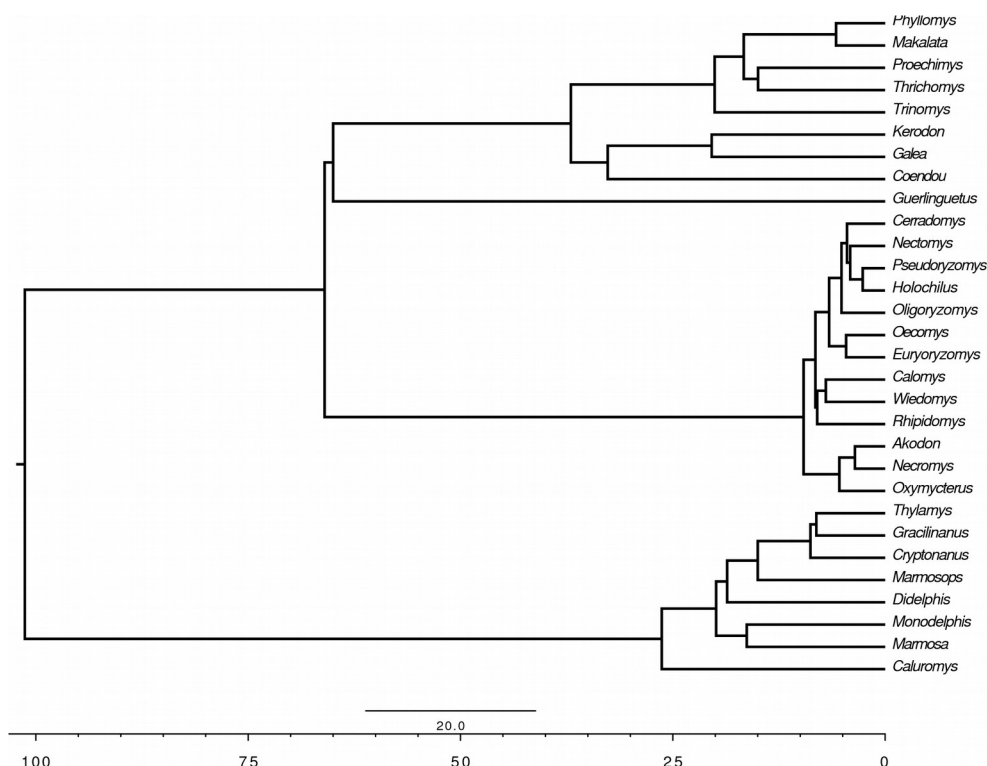


Figura 2: Árvore filogenética (*supertree*), em milhões de anos (m.a.), dos gêneros presentes no *pool* total de espécies do banco de dados total, com tempos de divergência entre clados na tabela correspondente (Tabela 1).

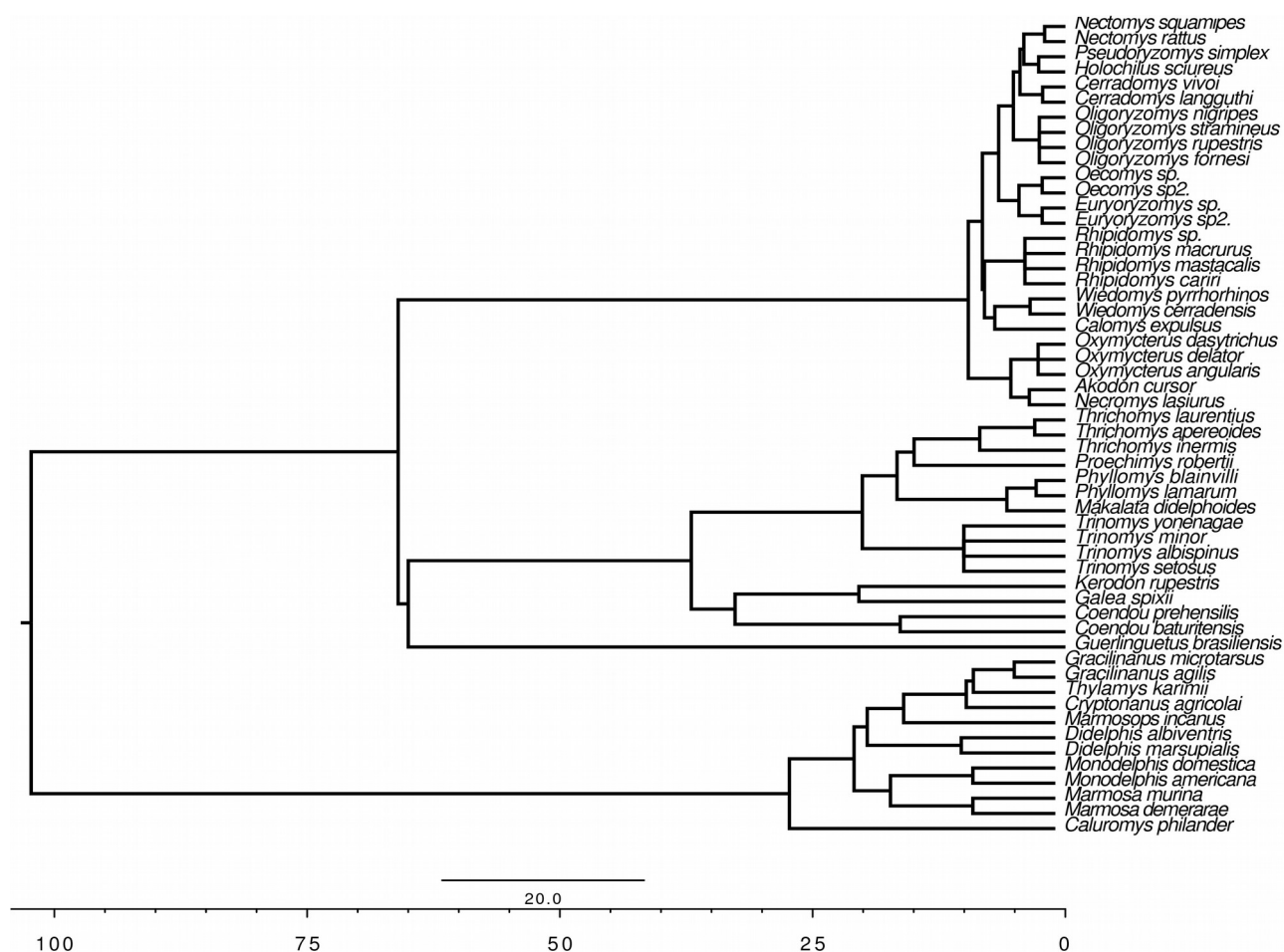


Figura 3: Árvore filogenética (*supertree*), em milhões de anos (m.a.), das espécies presentes no *pool* total de espécies do banco de dados total, com tempos de divergência entre clados na tabela correspondente (Tabela 1).

Investigamos os três clados (marsupiais da ordem Didelphimorphia, família Didelphidae e roedores da subfamília Sigmodontinae e da subordem Hystricognathi) que compõem as comunidades de pequenos mamíferos da Caatinga (Tabela 1) e foram consultadas as árvores filogenéticas dos trabalhos abaixo:

- Schenk et al., 2013: tempo de divergência entre espécies para a superfamília Muroidea
- Upham e Patterson, 2012: Para gêneros e espécies de roedores da subordem Hystricognathi (caviomorfos das famílias Echimyidae, Erethizontoidea e Caviioidea);
- Nascimento et al., 2013: Para as espécies de roedor *Thrichomys inermis*, *T. apereoides* e *T. laurentius*;

- d) Meredith et al., 2011: Subordem Hystricognathi (37 m.a.), Sciuromorpha/ Hystricomorpha (65 m.a.), Placentalia (101,3 m.a);
- e) Leite et al., 2014: Para a subfamília Sigmodontinae;
- f) Jansa et al., 2014: Para marsupiais didelfídeos (família Didelphidae).

Tabela 1: Tempos de divergência entre clados (gêneros e espécies), em milhares de anos (m.a.), e as respectivas referências bibliográficas consultadas.

Clado	Tempo de divergência (m.a.)	Referência bibliográfica
<i>Akodon</i>	3,56	Leite et al., 2014
<i>Akodon cursor</i>	3,56	Leite et al., 2014
<i>Calomys</i>	6,98	Leite et al., 2014
<i>Calomys expulsus</i>	6,98	Leite et al., 2014
<i>Caluromys</i>	26,30	Jansa et al., 2014
<i>Caluromys philander</i>	26,30	Jansa et al., 2014
<i>Cerradomys</i>	4,49	Leite et al., 2014
<i>Cerradomys langguthi</i>	2,25	Leite et al., 2014*
<i>Cerradomys vivoi</i>	2,25	Leite et al., 2014*
<i>Coendou</i>	32,67	Upham, 2012
<i>Coendou baturitensis</i>	16,34	Upham, 2012*
<i>Coendou prehensilis</i>	16,34	Upham, 2012*
<i>Cryptonanus</i>	8,80	Jansa et al., 2014
<i>Cryptonanus agricolai</i>	8,80	Jansa et al., 2014
<i>Didelphis</i>	18,60	Jansa et al., 2014
<i>Didelphis albiventris</i>	1,80	Jansa et al., 2014
<i>Didelphis marsupialis</i>	1,80	Jansa et al., 2014
<i>Euryoryzomys</i>	4,59	Leite et al., 2014
<i>Euryoromys sp.</i>	2,97	Leite et al., 2014*
<i>Euryoromys sp2.</i>	2,97	Leite et al., 2014*
<i>Galea</i>	20,42	Upham, 2012
<i>Galea spixii</i>	20,42	Upham, 2012
<i>Gracilinanus</i>	8,10	Jansa et al., 2014
<i>Gracilinanus agilis</i>	4,05	Jansa et al., 2014*
<i>Gracilinanus microtarsus</i>	4,05	Jansa et al., 2014*
<i>Guerlinguetus</i>	65,00	Meredith, 2011
<i>Guerlinguetus brasiliensis</i>	65,00	Meredith, 2011
<i>Holochilus</i>	2,62	Leite et al., 2014
<i>Holochilus sciureus</i>	2,62	Leite et al., 2014
<i>Kerodon</i>	20,42	Upham, 2012
<i>Kerodon rupestris</i>	20,42	Upham, 2012
<i>Makalata</i>	5,78	Upham, 2012
<i>Makalata didelphoides</i>	5,78	Upham, 2012
<i>Marmosa</i>	16,30	Jansa et al., 2014

<i>Marmosa demerarae</i>	8,15	Jansa et al., 2014*
<i>Marmosa murina</i>	8,15	Jansa et al., 2014*
<i>Marmosops</i>	15,00	Jansa et al., 2014
<i>Marmosops incanus</i>	7,70	Jansa et al., 2014
<i>Monodelphis</i>	16,30	Jansa et al., 2014
<i>Monodelphis americana</i>	8,15	Jansa et al., 2014*
<i>Monodelphis domestica</i>	8,15	Jansa et al., 2014*
<i>Necomys</i>	3,56	Leite et al., 2014
<i>Necomys lasiurus</i>	3,56	Leite et al., 2014
<i>Nectomys</i>	4,11	Leite et al., 2014
<i>Nectomys rattus</i>	2,05	Leite et al., 2014*
<i>Nectomys squamipes</i>	2,05	Leite et al., 2014*
<i>Oecomys</i>	4,59	Leite et al., 2014
<i>Oecomys sp.</i>	2,30	Leite et al., 2014*
<i>Oecomys sp2.</i>	2,30	Leite et al., 2014*
<i>Oligoryzomys</i>	5,14	Leite et al., 2014
<i>Oligoryzomys fornesi</i>	2,57	Leite et al., 2014*
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	2,57	Leite et al., 2014*
<i>Oligoryzomys stramineus</i>	2,57	Leite et al., 2014*
<i>Oligoryzomys rupestris</i>	2,57	Leite et al., 2014*
<i>Oxymycterus</i>	5,39	Leite et al., 2014
<i>Oxymycterus angularis</i>	2,70	Leite et al., 2014
<i>Oxymycterus dasythrichus</i>	2,70	Leite et al., 2014
<i>Oxymycterus delator</i>	2,70	Leite et al., 2014
<i>Phyllomys</i>	5,78	Upham, 2012
<i>Phyllomys blainvilli</i>	2,89	Upham, 2012*
<i>Phyllomys lamarum</i>	2,89	Upham, 2012*
<i>Proechimys</i>	14,95	Upham, 2012
<i>Proechimys robertii</i>	14,95	Upham, 2012
<i>Pseudoryzomys</i>	2,62	Leite et al., 2014
<i>Pseudoryzomys simplex</i>	2,62	Leite et al., 2014
<i>Rhipidomys macrurus</i>	4,00	Leite et al., 2014*
<i>Rhipidomys</i>	8,00	Leite et al., 2014
<i>Rhipidomys cariri</i>	4,00	Leite et al., 2014*
<i>Rhipidomys mastacalis</i>	4,00	Leite et al., 2014*
<i>Rhipidomys sp.</i>	4,00	Leite et al., 2014*
<i>Thrichomys</i>	14,95	Upham, 2012
<i>Thrichomys apereoides</i>	3,02	Nascimento et al., 2013
<i>Thrichomys inermis</i>	8,46	Nascimento et al., 2013
<i>Thrichomys laurentius</i>	3,02	Nascimento et al., 2013
<i>Thylamys</i>	8,10	Jansa et al., 2014
<i>Thylamys karimii</i>	8,10	Jansa et al., 2014
<i>Trinomys</i>	20,08	Upham, 2012
<i>Trinomys albispinus</i>	10,04	Upham, 2012 *
<i>Trinomys minor</i>	10,04	Upham, 2012*
<i>Trinomys setosus</i>	10,04	Upham, 2012*
<i>Trinomys yonenagae</i>	10,04	Upham, 2012 *
<i>Wiedomys</i>	6,98	Leite et al., 2014

<i>Wiedomys cerradensis</i>	3,49	Leite et al., 2014*
<i>Wiedomys pyrrhorhinos</i>	3,49	Leite et al., 2014*

* Tempo de divergência da espécie estimado pela metade do comprimento do ramo tempo mínimo de origem do gênero, caso haja mais de uma espécie do gênero no *pool* de espécies.

Além disso, alguns trabalhos não disponibilizam os dados sobre o tempo de divergência e, portanto, foi medido em programa de imagem (programa Inkscape; Bah, 2009), sendo o comprimento do ramo transformado proporcionalmente em tempo evolutivo. Para leitura da árvore no programa R, foi utilizada a função `read.tree()` do pacote `ape` (Paradis et al., 2004).

Considereei a abordagem nos níveis taxonômicos de espécie e gênero para que a) diferenças nas diferentes escalas evolutivas possam ser detectadas, b) maior imprecisão no tempo de divergência entre espécies (Lehtonen et al., 2015).

3.2.4. Agregação / Dispersão filogenéticas

As métricas de média da distância filogenética entre todos os clados da comunidade (MPD ou NRI= *net relatedness index*) e a média da distância filogenética ao clado mais próximo (MNTD ou NTI= *nearest taxa index*) (Webb, 2000) indicam se a composição das comunidades biológicas é formada por agregação ou dispersão filogenéticas, ou seja, há uma composição aleatória (Bryant et al., 2008). A primeira métrica calcula a média entre todas as distâncias filogenéticas de todos os clados da comunidade, indicando a relação filogenética dos ramos mais profundos da árvore. A segunda calcula a média apenas das distâncias de cada espécie em relação ao clado mais próximo filogeneticamente, presente na mesma comunidade, indicando a relação dos ramos mais recentes (Kembel et al., 2010).

As métricas de média da distância filogenética entre todos os clados da comunidade (NRI= *net relatedness index*) e a média da distância filogenética ao clado mais próximo (NTI= *nearest taxa index*) utilizaram, inicialmente, o número de nós como unidade de medida. Estes índices são padronizados com $1 - (\text{média}) / \text{maior média possível}$ e $1 - (\text{menor distância ao clado}) / \text{menor distância possível}$. Valores positivos do z de MPD/ MNTD, juntamente com altos valores dos quantis ($p > 0,95$) indicam a dispersão filogenética entre as espécies da comunidade (ou: uma maior distância entre espécies que co-ocorrem na comunidade do que o esperado ao acaso). Valores negativos do z de MPD/ MNTD juntamente com baixos valores dos quantis ($p < 0,05$) indicam a agregação filogenética (ou: pequenas distâncias filogenéticas entre espécies que co-ocorrem na comunidade do que o esperado ao acaso).

Para verificar se há agregação ou dispersão filogenética significativa ($p \leq 0,05$ ou $p \geq 0,95$), foram testados distintos modelos nulos com 1000 reamostragens. O primeiro modelo nulo, “frequency”, mantém a ocorrência de uma espécie de acordo com a sua frequência relativa no conjunto total de dados. Tendo em vista que a estrutura de metacomunidades é aninhada, que somente um pequeno conjunto de espécies participa da substituição, este modelo é o mais realista para simular comunidades aleatórias no contexto da Caatinga. O modelo “taxa.labels” mantém equiprovável a ocorrência das espécies do *pool* regional. Tendo em vista a estrutura das comunidades de pequenos mamíferos da Caatinga, este modelo é o mais conservador, ou seja, caso haja significância, o erro de tipo I é baixo pois um conjunto grande e muito diferenciado de comunidades aleatórias foi gerado (cada espécie com probabilidade de 1/54). Por fim, o modelo “phylogeny.pool”, que aleatoriza os tempos de divergência entre os taxa. Este modelo permite evitar uma sobre representação dos tempos de divergência recentes (Plio-Pleistocênicos) devido a maior riqueza de sigmodontíneos em relação aos Hystricognathi e Didelphimorphia, cujos tempos de divergência são mais antigos (Mio-Pliocênicos). Segundo Swenson (2014), é importante que o modelo nulo tenha restrições quanto a aleatorização dos ramos da árvore, para ao menos se manter a estrutura (no caso, as relações filogenéticas entre espécies), mas que a aleatorização da comunidades seja irrestrita (por exemplo, aleatorizando a riqueza e frequência relativa das espécies). Foi utilizado o pacote picante (Kembel et al., 2010), funções `ses.mtd()` e `ses.mntd()`. Considerou-se como resultado significativo a agregação ou dispersão filogenética em que houve significância para os três modelos nulos.

3.2.5. Betadiversidade e Filobetadiversidade

O índice de Simpson e o índice de Sorensen foram utilizados para representar a dissimilaridade, par a par, entre localidades/ comunidades (Baselga, 2012). O índice de Sorensen é composto pelo aninhamento e pela substituição. O índice de Simpson exclui a porção de dissimilaridade proveniente das diferenças de riqueza entre as comunidades. O cálculo destas métricas foi realizado no pacote betapart do programa R (Baselga e Orme, 2012), sendo:

Sorensen: $(b + c) / (2a + b + c)$ e

Simpson= $\min(b, c) / a + \min(b, c)$,

sendo a = número de espécies presentes em ambas as localidades/ comunidades, b = número de espécies presentes somente na primeira localidade/comunidade e c = número de espécies presentes somente na primeira localidade/comunidade.

O índice de filobetadiversidade “Phylosor” foi utilizado para representar a filobetadiversidade entre localidades/ comunidades, representando a porcentagem de ramos compartilhados entre duas comunidades do total de ramos da árvore. Este índice foi tratado como variável dependente nos modelos matemáticos de dissimilaridade (Bryant et al., 2008; Swenson, 2011). O cálculo deste índice foi realizado no pacote picante do programa R (Kembel et al., 2010):

$$PhyloSor_{ij} = BL_{ij} / ((BL_i + BL_j) \frac{1}{2}),$$

sendo BL_{ij} o comprimento de ramos (BL : *branch length*) comum às comunidades i e j , BL_i e BL_j o comprimento total de ramos nas comunidades i e j , respectivamente. Além desta métrica ter sido utilizada nos modelos de dissimilaridade, foi utilizada para verificar o grau de compartilhamento de ramos da árvore entre ecorregiões.

3.2.6. Modelos de dissimilaridade generalizados

A análise da variação das métricas de betadiversidade (Total: Índice de Sorensen, Substituição: Índice de Simpson; Baselga et al., 2012) e filobetadiversidade (índice Phylosor) ao longo do espaço (*i.e.*, o efeito da distância geográfica) e ao longo dos gradientes ambientais (Tuomisto, 2010b) foi feita por meio de modelos de dissimilaridade generalizados com as variáveis ambientais descritas acima. Como a filobetadiversidade não foi significativa, somente modelos de betadiversidade (betadiversidade total: índice de Simpson; substituição: índice de Sorensen) foram analisados e discutidos (Tabelas 2.1. a 2.24.).

Os modelos de dissimilaridade de betadiversidade para os índices de Sorensen e Simpson foram rodados nas escalas taxonômicas de gênero e espécie e nas escalas espaciais de município e célula de 1°. A combinação destes parâmetros gerou um total de oito modelos.

Além de variar a escala taxonômica e espacial, os modelos foram testados com diferentes números de variáveis, combinando as oito variáveis (distância geográfica + sete variáveis ambientais), do modelo mais completo ao modelo mais simples (com uma variável). Para a redução dos modelos foi realizado o procedimento *backward elimination*, reduzindo o número de variáveis

do maior para o menor coeficiente. Para acessar a significância, a porcentagem de explicação de cada modelo e o efeito das oito variáveis, foram realizadas 500 permutações.

3.3. Resultados

3.3.1. Agregação/ dispersão filogenéticas do conjunto total de dados

Na escala de município, 106 municípios de um total de 144 são compostos por mais de uma espécie/ gênero. Considerando a significância para os três modelos nulos, 15 destes municípios apresentaram agregação filogenética (MPD e/ou MNTD) no nível de gênero e 11 no nível de espécie, totalizando 15 municípios com significância para agregação filogenética (Figuras 5a-5d; Tabelas 3.6.2. a 3.6.5, em Apêndices). Na escala de grid, 48 células apresentaram mais de um gênero e 47, mais de uma espécie. Considerando a significância para todos os modelos nulos, cinco células apresentaram agregação filogenética (MPD e/ou MNTD) (Figura 5).

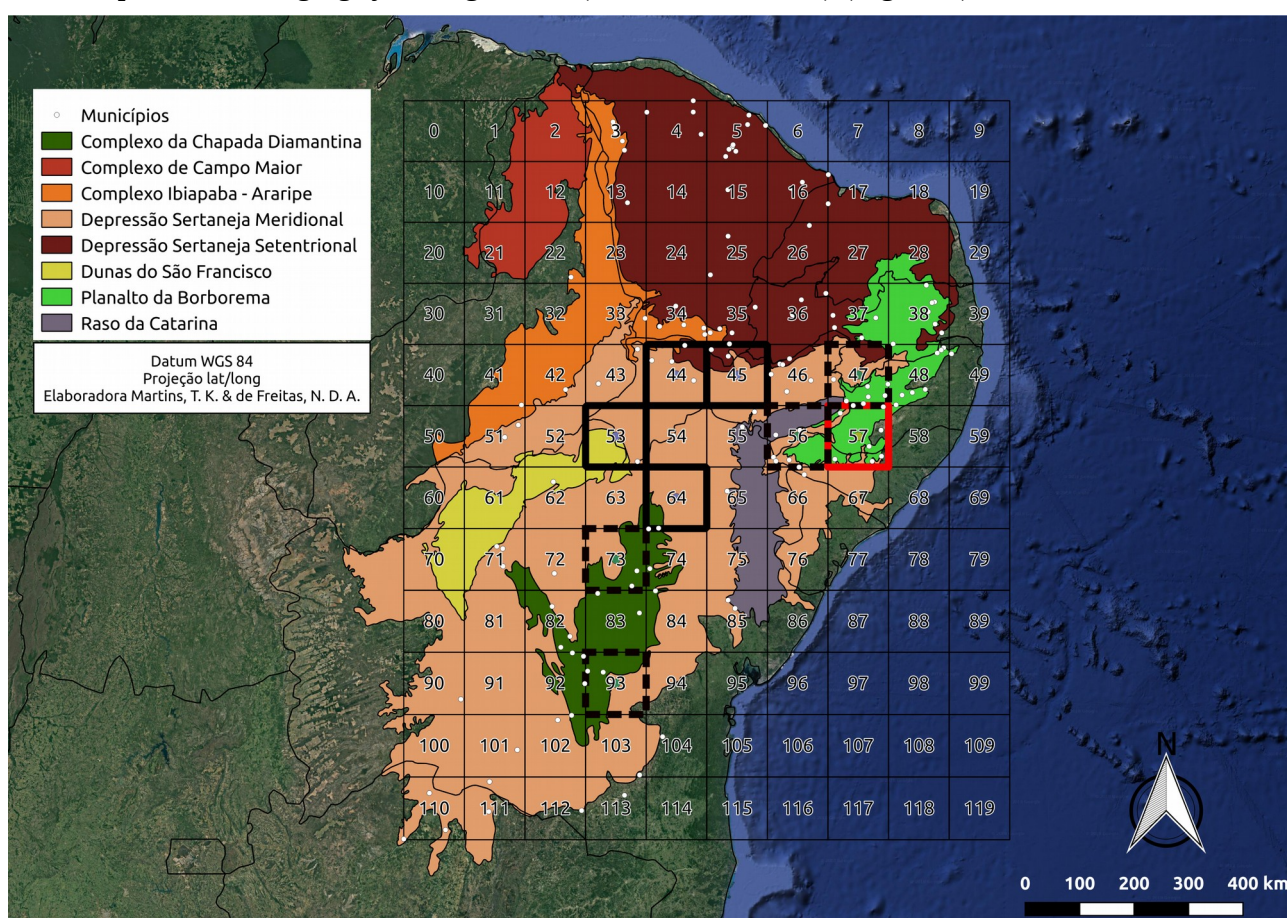


Figura 4: Células da Caatinga com significância para agregação (Para banco total de dados: células 47 e 56, índice MNTD no nível gênero; células 73 e 93, índice MNTD no nível espécie; Apenas para brejos: célula 57, índice MNTD, no nível gênero) e dispersão (Para o banco total de dados: células 44 e 57, índice MNTD no nível gênero, célula 64, índice MNTD no nível espécie e célula 53, índice MPD no nível gênero; Apenas para brejos: célula 45, índice MNTD, no nível gênero) filogenéticas.

Para o banco total de dados, houve agregação nas células 47 e 56 (MNTD), nível gênero e nas células 73 e 93 (MPD), nível espécie (Tabelas 3.6.6. a 3.6.9., em Apêndices). Para os brejos,

houve agregação na célula 57 (MNTD e MPD), para gênero (Tabelas 3.6.14 e 3.6.16., em Apêndices). A célula 47 está predominantemente na ecorregião do Borborema, enquanto a 56 contém as ecorregiões Borborema, Raso e Depressão Meridional. Já as células 73 e 93 estão predominantemente na Chapada Diamantina. Nove dos 16 gêneros presentes na célula 47 são de sigmodontíneos. Possui somente *Thrichomys*, *Galea* e *Kerodon* de Hystricognathi (grupo com total de oito gêneros) (Figura 5a). Na célula 56 houve seis sigmodontíneos e cinco marsupiais (Figura 5b). Na célula 73, sete sigmodontíneos, quatro histricognatos e quatro marsupiais (Figura 5c) e na célula 93, seis sigmodontíneos, três histricognatos e quatro marsupiais (Figura 5d). Estas quatro células possuem oito gêneros em comum.

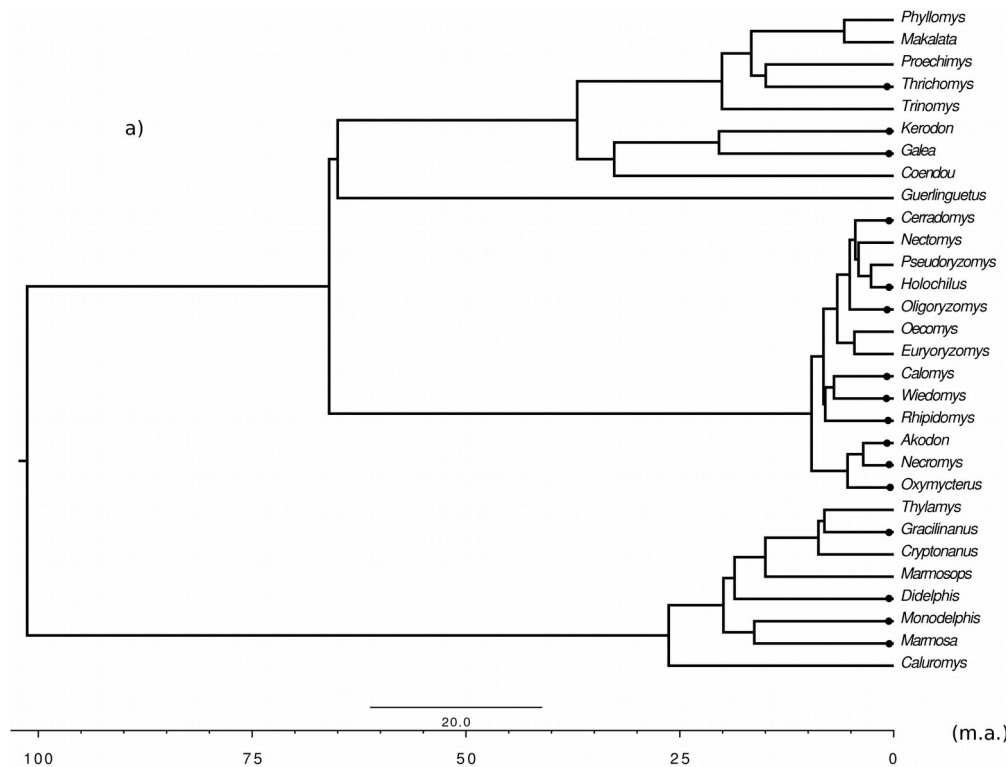


Figura 5a: Árvore filogenética no nível de gênero e célula de 1º (célula 47), com agregação filogenética. Os círculos pretos são os gêneros presentes nesta célula.

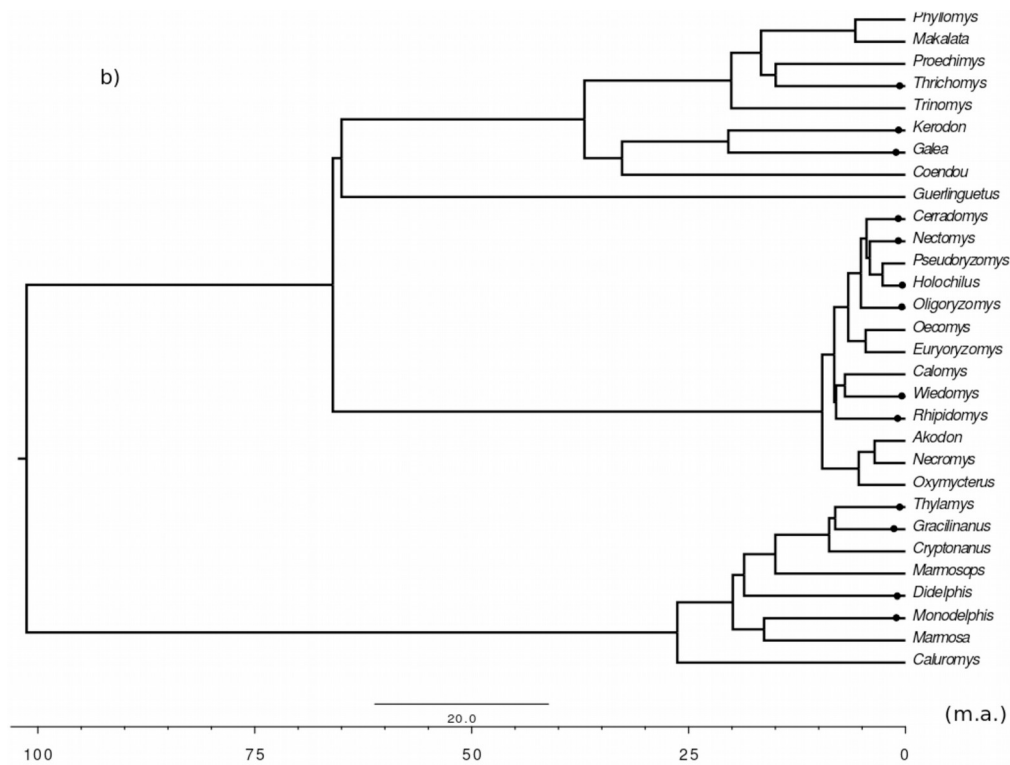


Figura 5b: Árvore filogenética no nível de gênero e célula de 1° (célula 56), com agregação filogenética. Os círculos pretos são os gêneros presentes nesta célula.

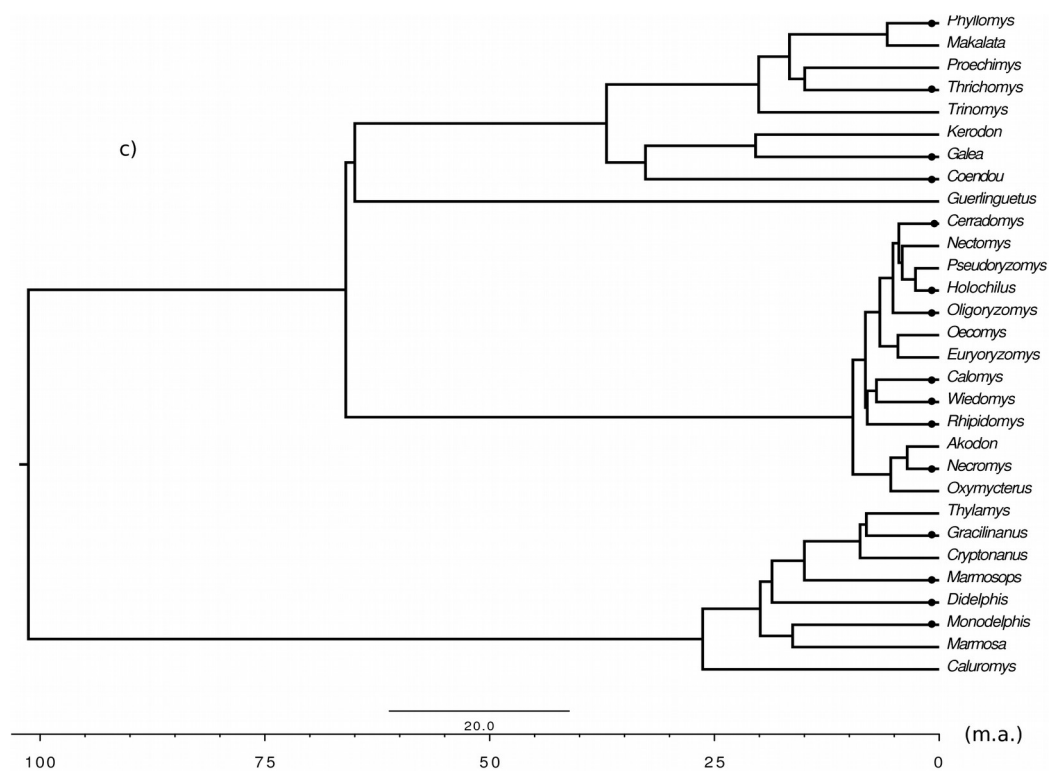


Figura 5c: Árvore filogenética no nível de gênero e célula de 1° (célula 73), com agregação filogenética. Os círculos pretos são os gêneros presentes nesta célula.

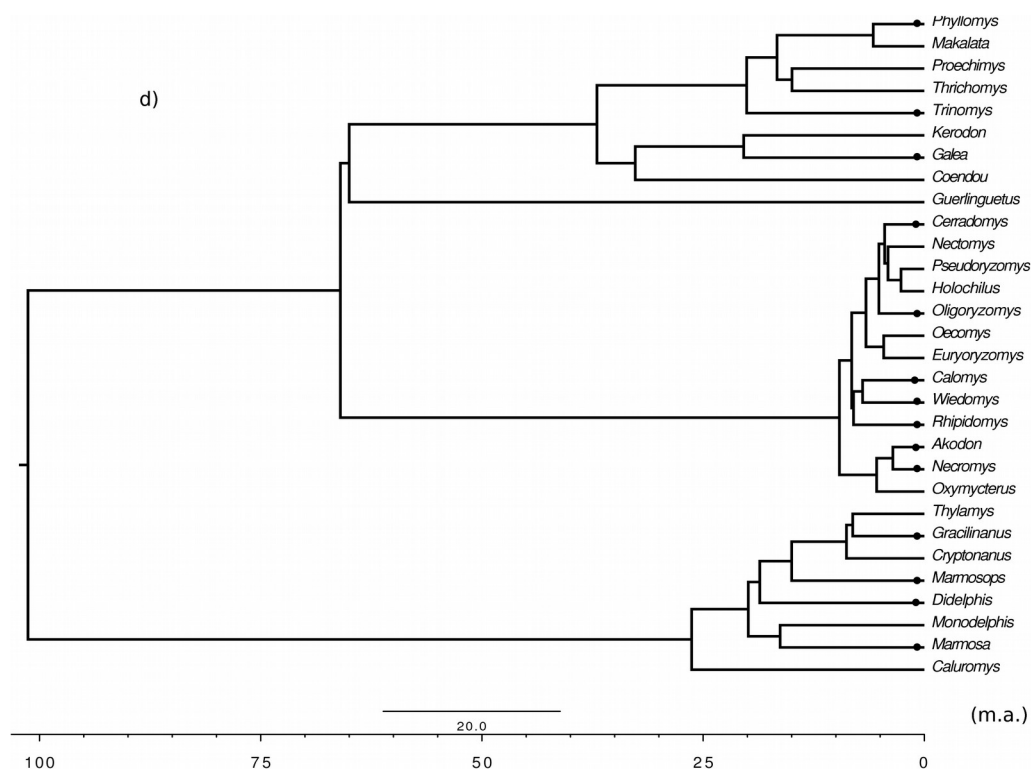


Figura 5d: Árvore filogenética no nível de gênero e célula de 1° (célula 93), com agregação filogenética. Os círculos pretos são os gêneros presentes nesta célula.

Três municípios apresentaram dispersão filogenética: Betânia, PE (MNTD e MPD, para gênero e espécie), Jardim, CE (MNTD para gênero e MPD para gênero e espécie; Tabelas 3.6.2., 3.6.4. e 3.6.5., em Apêndices) e Santana do Ipanema (MNTD para gênero) (Tabela 3.6.2., em Apêndices). Houve dispersão filogenética, para o nível gênero, nas células 44 (MNTD; municípios desta célula se localizam nas Depressões Sertanejas), 57 (MNTD; municípios desta célula se localizam no Planalto da Borborema) (Tabela 3.6.6.) e 53 (MPD; único município desta célula, Juazeiro, BA, se localiza na Depressão Sertaneja Meridional) (Tabela 3.6.8.) e, para o nível espécie, na célula 64 (MNTD; único município desta célula, Senhor do Bonfim, BA, se localiza na Chapada Diamantina) (Tabela 3.6.7.). A célula 53 possui uma baixa “precipitação anual” (424 mm) e uma elevada “sazonalidade da precipitação” (Figuras 6a-6d; Tabelas 3.6.48. e 3.6.49., em Apêndices).

Cabe ressaltar que não foi possível realizar a análise de modelos de dissimilaridade com as variáveis agregação e dispersão filogenéticas, devido ao baixo tamanho amostral de municípios/células em que houve significância.

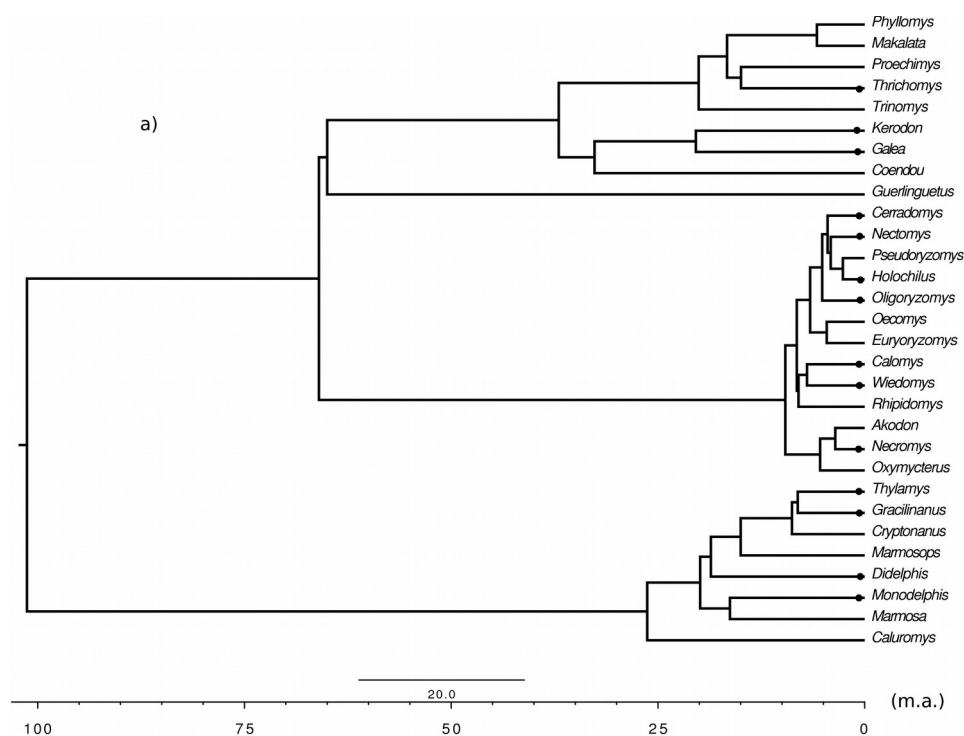


Figura 6a: Árvore filogenética no nível de gênero e célula de 1º (célula 44), com dispersão filogenética. Os círculos pretos são os gêneros presentes nesta célula.

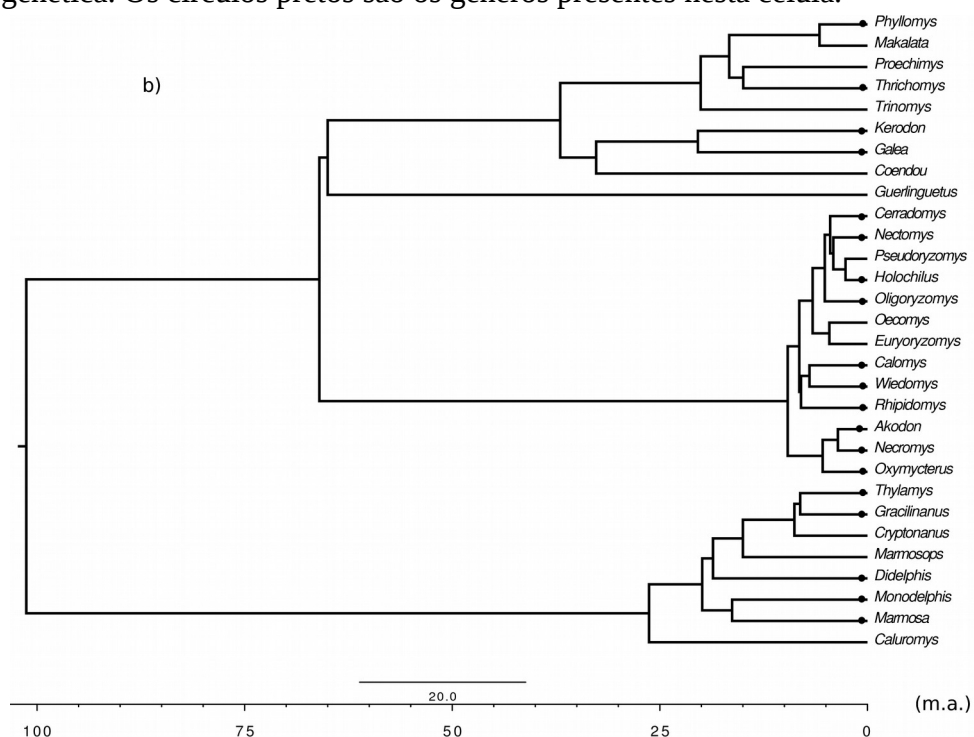


Figura 6b: Árvore filogenética no nível de gênero e célula de 1º (célula 57), com dispersão filogenética. Os círculos pretos são os gêneros presentes nesta célula.

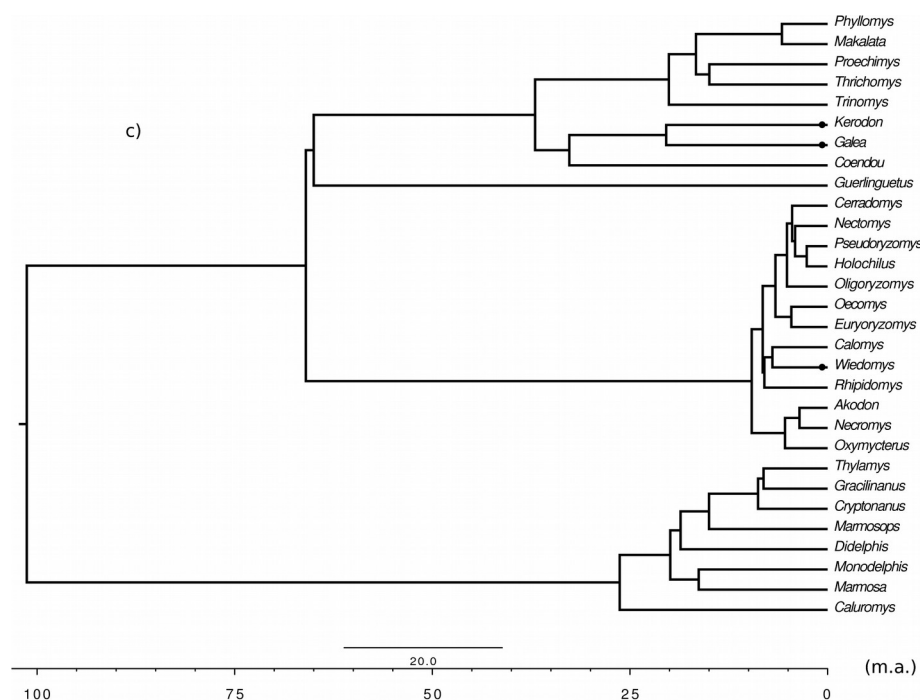


Figura 6c: Árvore filogenética no nível de gênero e célula de 1º (célula 53), com dispersão filogenética. Os círculos pretos são os gêneros presentes nesta célula.

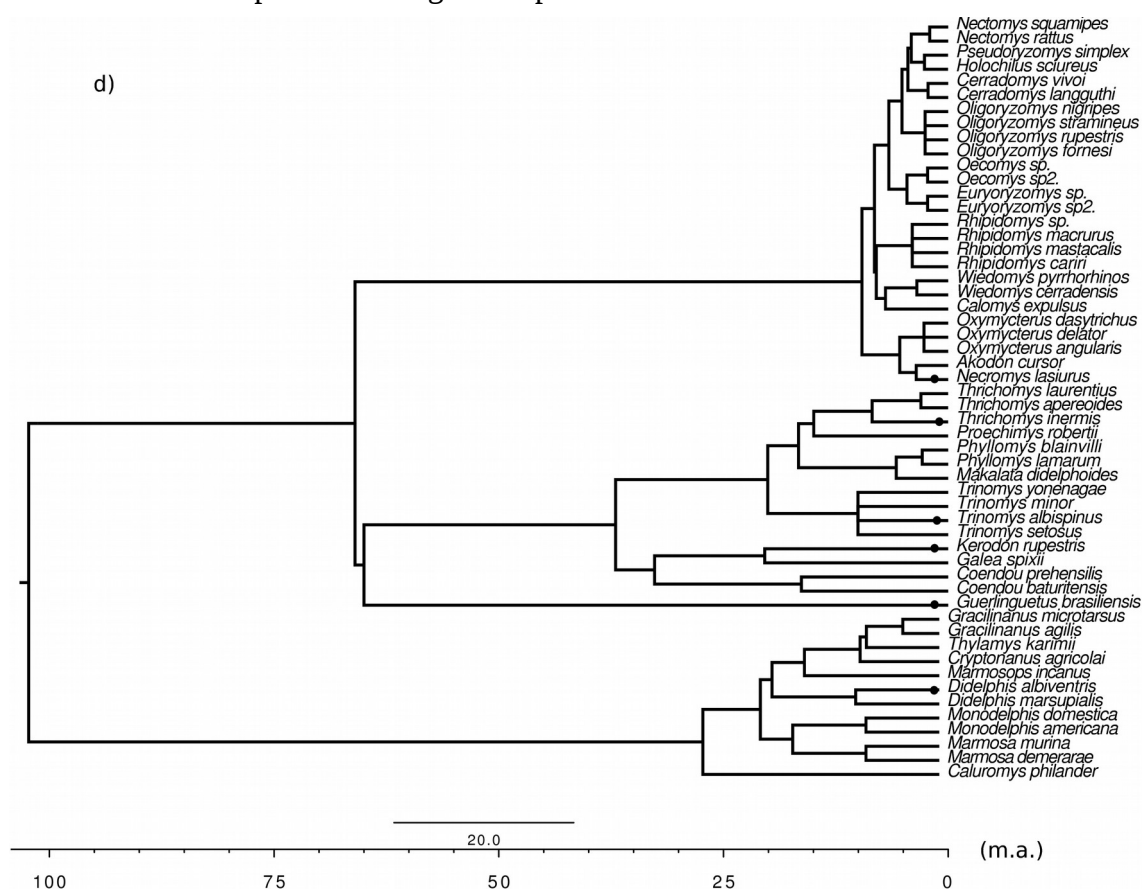


Figura 6d: Árvore filogenética no nível de espécie e célula de 1º (célula 64), com dispersão filogenética. Os círculos pretos são as espécies presentes nesta célula.

3.3.2. Agregação/ dispersão filogenéticas dos brejos de altitude

Considerando brejos as unidades amostrais com mais de 500m de altitude (Tabelas 3.6.48., Apêndices), houve 35 espécies para 32 municípios (com ocorrência de mais de 1 espécie). Houve agregação filogenética para a métrica MNTD no nível de gênero (municípios Brejo da Madre de Deus, PE, Pacoti, CE, Serraria, PB e São Vicente Ferrer, PE) (Tabela 3.6.10., Apêndices) e espécie (municípios Areia, PB, Brejo da Madre de Deus, PE, Mulungú, CE e Serraria, PB) (Tabela 3.6.11., Apêndices) e para MPD, no nível de gênero (Guaraciaba do Norte, CE e Ibiapina, CE) (Tabela 3.6.12., Apêndices) e espécie (Serraria, PB) (Tabela 3.6.13., Apêndices).

Houve 33 espécies para total de 13 células de 1° (Tabela 3.6.49., Apêndices). Houve agregação filogenética na célula 57 (predominantemente na ecorregião do Planalto do Borborema), índice MNTD no nível gênero (Figuras 4 e 7; Tabela 3.6.14., em Apêndices) e dispersão filogenética na célula 45, índice MNTD no nível gênero (Tabela 3.6.14., em Apêndices).

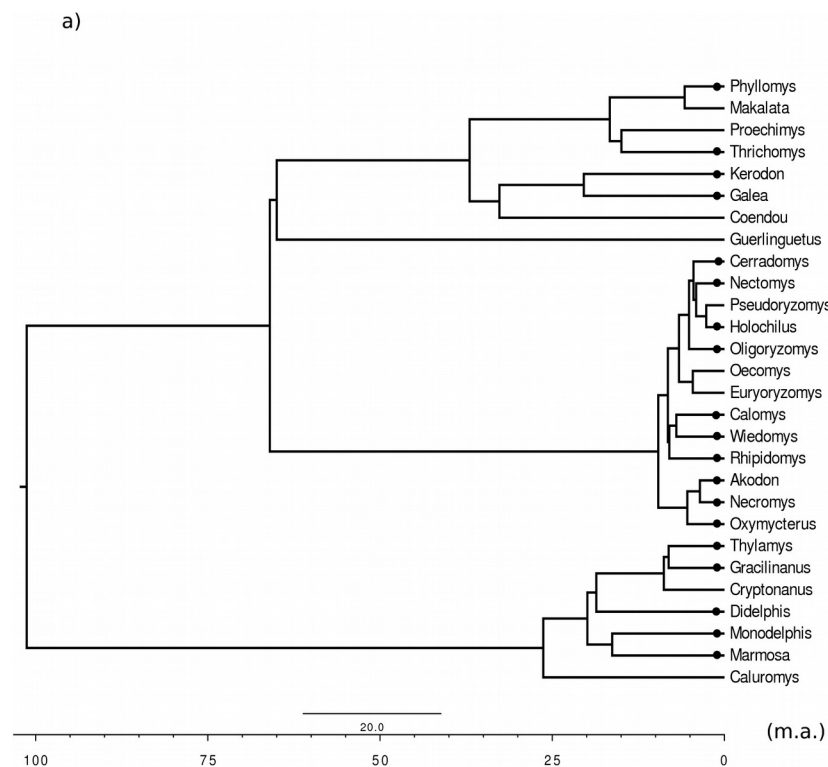


Figura 7: Árvore filogenética no nível de gênero e célula de 1° (célula 57), somente para brejos de altitude, com agregação filogenética. Os círculos pretos são os gêneros presentes nesta célula.

Cabe ressaltar que a análise na escala de células de 1° é mais representativa, já que muitas espécies/ gêneros que sabidamente ocorrem nas regiões de brejo foram excluídas das análises na escala de município.

3.3.3. Agregação filogenética das ecorregiões

No nível de gênero, houve agregação filogenética (MPD) na ecorregião do Planalto da Borborema. Para as Dunas do São Francisco, houve agregação (MPD) apenas para o modelo nulo “frequency” (Figura 8; Tabela 3.6.20., em Apêndices). No nível de espécie, houve agregação filogenética (MPD) somente para as Dunas do São Francisco, com o modelo nulo “frequency” (Tabela 3.6.21., em Apêndices). Houve dispersão filogenética (MNTD), no nível de gênero, nas Dunas do São Francisco, somente para o modelo nulo “frequency” (Tabela 3.6.18., em Apêndices). No nível de espécie, houve dispersão filogenética (MNTD) para a ecorregião do Raso da Catarina, somente para o modelo nulo “frequency” (Tabela 3.6.19., Apêndices).

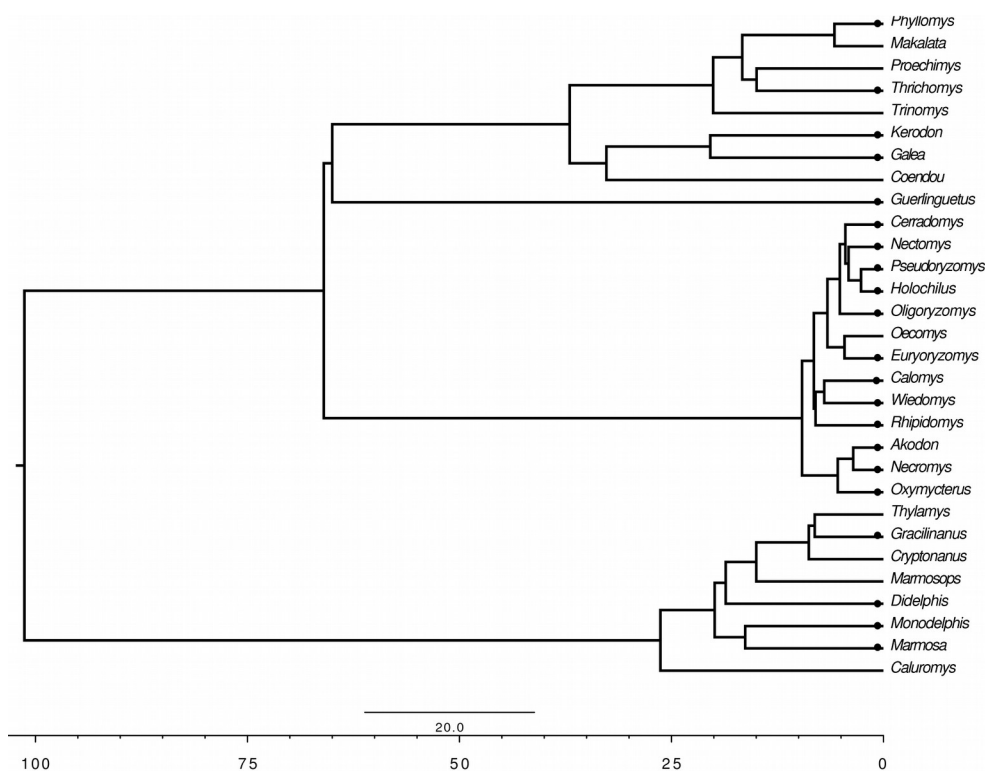


Figura 8: Árvore filogenética no nível de gênero e município para a ecorregião do Planalto do Borborema, com dispersão filogenética. Os círculos pretos são os gêneros presentes nesta ecorregião.

3.3.4. Filobetadiversidade entre ecorregiões

O maior grau de diferenciação filogenética se deu entre a ecorregião Dunas do São Francisco e as demais ecorregiões, no nível de gênero e espécie. Entre as outras ecorregiões houve um maior grau de compartilhamento de ramos da árvore. O maior grau de compartilhamento foi entre as ecorregiões do Planalto do Borborema e da Chapada Diamantina (para gênero= 95,18%; para espécie=90,06%) (Tabelas 3.6.22. e 3.6.23., em Apêndices).

3.3.5. Modelos de dissimilaridade para betadiversidade (índice de Sorensen e índice de Simpson) e filobetadiversidade (índice Phylosor)

Nenhuma das variáveis teve efeito significativo sobre a filobetadiversidade (índice Phylosor) (Tabelas 3.6.24. a 3.6.35. para o banco total de dados e Tabelas 3.6.36. a 3.6.47., somente para brejos de altitude, em Apêndices). Para os modelos com betadiversidade (índice de Sorensen e índice de Simpson), com banco de dados total, a distância geográfica foi a variável com maior coeficiente e com maior porcentagem de explicação (Tabelas 2.1. a 2.24.).

Tabela 2.1. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala gênero e município: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos

2.1.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6	fullModel-7
Model deviance	3154,08	3154,08	3154,12	3155,48	3165,11	3182,22	3211,81	3247,22
Percent deviance explained	4,54	4,54	4,54	4,50	4,21	3,69	2,79	1,72
Model p-value	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01
Fitted permutations	500	499	500	499	498	497	479	370

Tabela 2.2. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala gênero e município: significância das variáveis dos modelos.

2.2.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
isotermalidade (bio03)	0,32	0,31	0,30	0,16	0,15	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,982	-	-	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,09	0,07	0,07	0,05	0,05	0,02	0,05
precipitação anual (bio12)	0,27	0,30	0,26	0,28	-	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,29	0,33	0,09	0,07	0,09	0,06	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,82	0,78	-	-	-	-	-
altitude (m)	0,64	0,61	0,60	-	-	-	-

Tabela 2.3. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala gênero e município: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos

2.3.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	22,14	22,14	22,22	21,94	23,78	32,79	50,75
isotermalidade (bio03)	4,93	4,93	5,27	9,83	12,31	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,00	-	-	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	19,73	19,73	19,72	22,59	28,37	35,81	38,35
precipitação anual (bio12)	6,93	6,93	6,92	6,48	-	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	5,40	5,40	13,87	15,69	13,98	24,27	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,03	0,03	-	-	-	-	-
altitude (m)	0,85	0,85	0,91	-	-	-	-

Tabela 2.4. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala gênero e célula de 1°: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos

2.4.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6	fullModel-7
Model deviance	206,03	206,03	206,03	206,30	206,52	208,05	212,78	215,65
Percent deviance explained	7,28	7,28	7,28	7,16	7,06	6,37	4,24	2,95
Model p-value	0,17	0,15	0,12	0,10	0,08	0,04	0,04	0,00
Fitted permutations	500	499	500	498	498	496	456	335

Tabela 2.5. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala gênero e célula de 1°: significância das variáveis dos modelos.

2.5.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,18	0,16	0,13	0,11	0,07	0,05	0,04
isotermalidade (bio03)	0,984	-	-	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,98	0,99	-	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,59	0,60	0,58	0,63	-	-	-
precipitação anual (bio12)	0,20	0,19	0,19	0,21	0,14	0,17	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,67	0,56	0,59	-	-	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,47	0,48	0,49	0,14	0,17	0,13	0,21
altitude (m)	0,32	0,33	0,32	0,32	0,37	-	-

Tabela 2.6. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala gênero e célula de 1°: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos

2.6.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	33,60	33,60	33,60	33,16	36,10	48,95	56,10
isotermalidade (bio03)	0,00	-	-	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,00	0,00	-	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	1,58	1,58	1,58	1,35	-	-	-
precipitação anual (bio12)	28,99	29,01	29,01	29,38	31,18	33,40	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	1,71	1,71	1,71	-	-	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	4,23	4,23	4,23	24,36	23,47	29,78	30,46
altitude (m)	11,13	11,13	11,13	10,66	9,80	-	-

Tabela 2.7. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala espécie e município: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos

2.7.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6	fullModel-7
Model deviance	1380,31	1380,31	1381,55	1384,10	1389,45	1396,84	1407,68	1430,56
Percent deviance explained	6,57	6,57	6,49	6,31	5,95	5,45	4,72	3,17
Model p-value	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Fitted permutations	500	500	500	500	496	486	471	331

Tabela 2.8. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala espécie e município: significância das variáveis dos modelos

2.8.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
isotermalidade (bio03)	0,35	0,33	0,36	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,99	-	-	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,01	0,01	0,01	0,02	0,03	0,03	0,04
precipitação anual (bio12)	0,20	0,21	0,20	0,13	0,14	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,37	0,38	0,28	0,19	-	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,47	0,45	-	-	-	-	-
altitude (m)	0,32	0,30	0,34	0,13	0,04	0,09	-

Tabela 2.9. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala espécie e município: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos

2.9.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	16,47	16,47	17,84	21,21	28,60	35,29	44,72
isotermalidade (bio03)	2,49	2,73	2,66	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,00	-	-	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	30,40	30,40	30,20	32,64	30,76	30,11	32,83
precipitação anual (bio12)	6,47	6,54	6,11	8,79	8,41	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	2,07	2,07	4,53	5,73	-	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	1,28	1,28	-	-	-	-	-
altitude (m)	3,34	3,34	3,19	8,15	15,00	13,45	-

Tabela 2.10. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala espécie e célula de 1º: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos

2.10.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6	fullModel-7
Model deviance	196,46	196,46	196,46	196,46	196,59	198,33	201,50	207,72
Percent deviance explained	10,50	10,50	10,50	10,50	10,44	9,64	8,20	5,37
Model p-value	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Fitted permutations	500	500	498	499	497	474	455	340

Tabela 2.11. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala espécie e célula de 1º: significância das variáveis dos modelos

2.11.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
isotermalidade (bio03)	0,99	-	-	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,98	0,98	-	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,64	0,64	0,64	0,63	-	-	-
precipitação anual (bio12)	0,30	0,28	0,33	0,33	0,29	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,99	0,98	0,97	-	-	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,19	0,23	0,21	0,02	0,02	0,02	0,02
altitude (m)	0,13	0,14	0,13	0,10	0,12	0,13	-

Tabela 2.12. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Sorensen, na escala espécie e célula de 1º: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos

2.12.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	28,37	28,37	28,37	28,37	31,38	31,28	50,26
isotermalidade (bio03)	0,00	-	-	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,00	0,00	-	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,55	0,55	0,55	0,55	-	-	-
precipitação anual (bio12)	7,04	7,04	7,04	7,04	7,63	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,00	0,00	0,00	-	-	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	9,20	9,20	9,20	32,68	32,31	31,55	34,56
altitude (m)	15,75	15,75	15,75	15,75	15,28	14,94	-

Tabela 2.13. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala gênero e município: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos

2.5.a.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6	fullModel-7
Model deviance	1444,95	1444,95	1444,95	1445,82	1450,80	1459,05	1475,30	1489,50
Percent deviance explained	4,44	4,44	4,44	4,39	4,06	3,51	2,44	1,50
Model p-value	0,01	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,01	0,03
Fitted permutations	500	500	500	500	499	489	470	341

Tabela 2.14. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala gênero e município: significância das variáveis dos modelos

2.14.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,01	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,01
isotermalidade (bio03)	0,31	0,30	0,30	0,17	0,14	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,81	0,98	-	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,08	0,07	0,08	0,08	0,07	0,06	-
precipitação anual (bio12)	0,23	0,25	0,21	0,24	-	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,23	0,11	0,07	0,06	0,09	0,03	0,06
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	1,00	-	-	-	-	-	-
altitude (m)	0,53	0,50	0,53	-	-	-	-

Tabela 2.15. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala gênero e município: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos

2.15.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	15,71	15,74	15,74	15,51	17,57	25,68	52,26
isotermalidade (bio03)	5,68	5,68	5,69	10,76	13,46	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,00	0,00	-	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	21,89	21,89	21,89	22,69	24,97	30,59	-
precipitação anual (bio12)	8,15	8,15	8,15	7,51	-	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	9,07	15,79	15,79	18,77	17,48	35,60	38,53
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,00	-	-	-	-	-	-
altitude (m)	1,28	1,28	1,28	-	-	-	-

Tabela 2.16. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala gênero e célula de 1º: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos

2.16.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6	fullModel-7
Model deviance	489,32	489,32	489,32	489,32	491,70	497,27	500,45	516,76
Percent deviance explained	6,79	6,79	6,79	6,79	6,34	5,28	4,67	1,56
Model p-value	0,11	0,06	0,07	0,06	0,02	0,01	0,01	0,01
Fitted permutations	500	500	500	500	497	494	469	346

Tabela 2.17. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala gênero e célula de 1º: significância das variáveis dos modelos

2.17.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,08	0,07	0,06	0,05	0,02	0,02	0,00
isotermalidade (bio03)	0,98	0,95	-	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,94	0,95	0,93	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,23	0,29	0,28	0,28	0,26	-	-
precipitação anual (bio12)	0,42	0,38	0,42	0,41	-	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,99	-	-	-	-	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,14	0,02	0,02	0,01	0,02	0,04	0,02
altitude (m)	0,23	0,30	0,24	0,27	0,24	0,37	-

Tabela 2.18. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala gênero e célula de 1º: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos

2.18.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	7,83	7,83	7,83	7,83	5,93	10,90	20,58
isotermalidade (bio03)	0,00	0,00	-	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,00	0,00	0,00	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	12,82	12,82	12,82	12,82	16,72	-	-
precipitação anual (bio12)	6,70	6,70	6,70	6,70	-	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,00	-	-	-	-	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	18,07	50,20	58,10	58,10	59,41	59,58	66,55
altitude (m)	12,07	12,27	13,42	13,42	14,81	11,51	-

Tabela 2.19. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala espécie e município: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos

2.19.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6	fullModel-7
Model deviance	2915,88	2915,88	2916,92	2925,19	2933,70	2948,01	2977,97	3035,85
Percent deviance explained	7,17	7,17	7,14	6,88	6,60	6,15	5,20	3,35
Model p-value	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Fitted permutations	499	500	499	500	498	491	472	338

Tabela 2.20. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala espécie e município: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos

2.20.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
isotermalidade (bio03)	0,37	0,33	0,30	0,12	0,08	0,05	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,854	-	-	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,00	0,01	0,00	0,01	0,01	0,02	0,01
precipitação anual (bio12)	0,21	0,25	0,19	0,31	-	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,63	0,66	-	-	-	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,34	0,34	0,11	0,15	0,15	-	-
altitude (m)	0,26	0,32	0,32	-	-	-	-

Tabela 2.21. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala espécie e município: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos

2.21.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	18,36	18,36	18,17	17,82	20,32	28,30	44,69
isotermalidade (bio03)	2,39	3,08	3,01	7,89	10,46	15,51	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,00	-	-	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	28,21	28,21	27,94	28,00	30,02	28,10	35,47
precipitação anual (bio12)	5,60	5,63	5,52	3,94	-	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,46	0,46	-	-	-	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	3,04	3,04	7,79	8,31	6,90	-	-
altitude (m)	3,56	3,56	3,69	-	-	-	-

Tabela 2.22. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala espécie e célula de 1°: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos

2.22.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6	fullModel-7
Model deviance	464,33	464,33	464,33	464,33	465,33	469,75	473,19	492,21
Percent deviance explained	11,74	11,74	11,74	11,74	11,55	10,71	10,06	6,44
Model p-value	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Fitted permutations	500	498	500	499	497	489	467	410

Tabela 2.23. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala espécie e célula de 1°: significância das variáveis dos modelos

2.23.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
isotermalidade (bio03)	0,94	0,95	-	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,95	-	-	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,27	0,28	0,28	0,31	0,29	-	-
precipitação anual (bio12)	0,52	0,49	0,53	0,54	-	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,93	0,95	0,96	-	-	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,03	0,02	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00
altitude (m)	0,21	0,22	0,20	0,16	0,22	0,30	-

Tabela 2.24. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice de Simpson, na escala espécie e célula de 1°: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos

2.24.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	17,87	17,87	17,87	17,90	17,08	23,17	35,95
isotermalidade (bio03)	0,00	0,00	-	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,00	-	-	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	6,10	6,10	6,10	6,10	7,27	-	-
precipitação anual (bio12)	1,62	1,62	1,62	1,62	-	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,00	0,00	0,00	-	-	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	21,37	21,37	21,37	55,91	55,90	54,07	55,07
altitude (m)	7,83	7,83	8,81	9,01	8,71	6,11	-

Para os 64 modelos de betadiversidade (*i.e.*, todos os modelos de índice de Sorensen e índice de Simpson, nas escalas taxonômicas de gênero e espécie e nas escalas espaciais de município e célula de 1º, com as oito combinações de variáveis, sendo dos modelos mais complexos com total de oito variáveis até aos modelos mais simples com uma variável, após o procedimento de eliminação *backward regression*), 55 modelos foram significativos, indicando que a variação ambiental e a distância geográfica explicam a dissimilaridade composicional das comunidades de pequenos mamíferos na Caatinga.

A distância geográfica foi significativa para estes 55 modelos, sendo não significativa nos modelos mais complexos (na escala taxonômica de gênero e escala espacial de célula de 1º, para os índices de Sorensen e Simpson) (Tabelas 2.1. a 2.24.; Figuras 3.6.1.a. a 3.6.1.h., em Apêndices).

As únicas variáveis ambientais significativas nos modelos foram “amplitude anual da temperatura” e “sazonalidade do índice de umidade”, cada uma destas em 17 modelos diferentes. A “amplitude anual da temperatura” foi significativa em somente para a escala de município: nos modelos com índice de Sorensen, nas escalas taxonômicas de gênero e espécie (Tabelas 2.1. a 2.3. e 2.7. a 2.9.) e nos modelos com índice de Simpson, na escala de espécie (Tabelas 2.19. a 2.21.). Este resultado sugere a estruturação espacial em escala fina para a “amplitude anual da temperatura”.

A “sazonalidade do índice de umidade” foi significativa somente em modelos na escala espacial de célula de 1º. Foi significativa somente na escala taxonômica de espécie em modelos simples, para o índice de Sorensen (Tabelas 2.10. a 2.12.). Também foi significativa na escala de gênero e espécie para todos os modelos para o índice de Simpson (Tabelas 2.13. a 2.24.; Figuras 3.6.1.e. a 3.6.1.h., em Apêndices). Resumindo, a betadiversidade total (índice de Sorensen) responde mais frequentemente a “amplitude anual da temperatura” em escala espacial fina (município), tanto a nível de gênero (Tabelas 2.1. a 2.3.; Figura 3.6.1.a.) como espécie (Tabelas 2.7. a 2.9., Figura 3.6.1.c.). Já a substituição de espécies (índice de Simpson) responde mais frequentemente à “sazonalidade do índice de umidade” em uma escala espacial de célula de 1º (para gênero, Tabelas 2. 16 a 2.18; Figura 3.6.1.f., em Apêndices; para espécie, Tabelas 2.22 a 2.24; Figura 3.6.1.h., em Apêndices).

Os modelos com maior porcentagem de variância explicada (~12%) foram os modelos de índice de Simpson, com significância para distância geográfica e “sazonalidade do índice de umidade”, na escala de espécie e célula de 1º (Tabelas 2.22. a 2.24.; Figura 3.6.1.h., em Apêndices). Em seguida, os modelos de betadiversidade total (índice de Sorensen) (~10%), com significância unicamente para distância geográfica ou para distância geográfica e “índice de sazonalidade de

umidade”, na escala de espécie e célula de 1° (Tabelas 2.10. a 2.12.; Figura 3.6.1.d.). Os modelos de betadiversidade (índice de Sorensen e índice de Simpson) com significância para distância geográfica e “amplitude anual de temperatura” explicaram entre 6,5% (Sorensen, na escala espécie e município, Tabelas 2.7. a 2.9; Figura 3.6.1.c., em Apêndices) e 7,2% (Simpson, na escala espécie e município, Tabelas 2.19. a 2.21.; Figura 3.6.1.g.; em Apêndices).

Provavelmente existe uma interação estatística negativa entre distância geográfica e “amplitude anual da temperatura” (loais com máximas altas e mínimas altas, *e.g.* interior do Ceará e Araripe, e locais com máximas baixas e mínimas baixas, *e.g.* Chapada Diamantina) (Tabelas 3.6.48. e 3.6.49., em Apêndices).

Para o modelo com índice de Sorensen, nas escalas de espécie e município, observa-se a maior mudança na betadiversidade no valor igual a 14, para a variável “amplitude anual da temperatura” (bio07) (Tabelas 2.7. a 2.9.; Figura 3.6.1.c., em Apêndices). Para o modelo com índice Simpson, nas escalas de espécie e célula, entre os valores de 0,1 a 0,4 da “sazonalidade do índice de umidade” (bio 31) há maior mudança na betadiversidade (Tabelas 2.22. a 2.24.; Figura 3.6.1.h., em Apêndices).

3.4. Discussão

Nesta discussão serão abordados os resultados obtidos das análises e padrões encontrados no Capítulo 3, bem como a sua complementaridade com os resultados do Capítulo 2 (abordagem de metacomunidades), além de questões relacionadas aos padrões encontrados e suas consequências para fins de conservação para o bioma Caatinga (tema também abordado em Conclusões Finais).

3.4.1. Agregação e dispersão filogenéticas

A agregação filogenética ocorreu em células localizadas no Planalto do Borborema e da Chapada Diamantina (Figura 3). Essas células possuem a variável “sazonalidade do índice de umidade” e a variável “sazonalidade da precipitação” abaixo da média, indicando uma maior estabilidade ambiental com relação a esta variável, o que pode levar a uma maior riqueza de espécies nestas regiões, com agregação causada pelo maior número de sigmodontíneos. A célula 56 (Figura) é a que possui maior diferença com relação às outras células (menor “altitude” e menor “precipitação anual”), contudo se localiza em uma região com elevada heterogeneidade (três ecorregiões compondo a célula: Planalto do Borborema, Depressão Sertaneja Setentrional e Raso da Catarina), o que pode ocasionar a uma maior riqueza de espécies e consequentemente, a agregação filogenética.

A célula 53 (dispersão filogenética) possui uma baixa precipitação anual (424 mm), o que pode sustentar a hipótese desta tese de que a dispersão foi ocasionada pela competição entre espécies. Cabe ressaltar que as células 53 e 64 possuem apenas 1 município representando sua composição, o que pode ter ocasionado a dispersão por conta da maior chance de competição interespecífica em uma menor escala.

Um resultado interessante se dá no caso da célula 57: para o banco total de dados, esta apresentou dispersão filogenética, contudo, quando analisados somente os brejos de altitude, esta célula indicou agregação filogenética, nos níveis gênero e espécie. Este resultado pode sustentar a hipótese de diferenciação de processos de seleção de espécies sendo diferencial entre brejos de altitude e as áreas ao seu entorno.

Como para grande parte dos municípios e células de 1° (tanto para o banco de dados total como para os brejos de altitude) os resultados foram não significativos (além de não ter havido significância dos modelos de dissimilaridade com a variável filobeta-diversidade; Tabelas 3.6.24, a 3.6.47., em Apêndices), podemos sustentar a hipótese de não haver efeito histórico estruturando as comunidades de pequenos mamíferos na Caatinga.

Com o baixo número de casos em que houve agregação/ dispersão filogenética, poderíamos sustentar a hipótese da deriva ecológica ser o principal estruturador das comunidades de pequenos mamíferos no bioma. Contudo, houve um efeito das variáveis ambientais “sazonalidade do índice de umidade” e “amplitude da temperatura anual”, além do efeito da distância geográfica, não sustentando, portanto, a deriva como principal processo.

3.4.2. Filobetadiversidade entre ecorregiões

O baixo grau de compartilhamento de ramos (índice Phylosor; Tabela 3.6.7.) entre a ecorregião das Dunas com as demais ecorregiões indica sua unicidade (composicional e filogenética) com relação as demais ecorregiões. Este resultado corrobora com Carmignotto e Ástua (2017) e Queiroz et al. (2017), que colocam que uma das regionalizações (divisões biogeográficas) da Caatinga é relacionada aos solos cristalinos e aos solos sedimentares. O gênero *Trinomys*, cujas espécies *T. yonenagae* e *T. albispinus* são endêmicas da Caatinga (Gutiérrez e Marinho-Filho, 2017), ocorre somente nas Dunas do São Francisco. O maior compartilhamento de gêneros e espécies ocorreu entre as ecorregiões do Planalto do Borborema (Figura 8) e da Chapada Diamantina, áreas de formação geológica cristalina. Ambas as ecorregiões apresentam menor número de gêneros de áreas abertas.

3.4.3. Modelos de dissimilaridade

A detecção do efeito das variáveis ambientais “amplitude anual da temperatura” e “sazonalidade da temperatura” e da distância geográfica sobre a betadiversidade (índice de Sorensen e índice de Simpson), mesmo que com baixo poder explicativo, pode indicar que processos determinísticos operam na estruturação das comunidades. Nossos resultados podem ser comparados aos de Chase et al. (2010), que detectaram uma maior probabilidade de mecanismos estocásticos ou a combinação de mecanismos estocásticos e determinísticos serem determinantes da variação da betadiversidade em ambientes com elevada produtividade.

O baixo poder explicativo dos modelos, contudo, pode estar em acordo com Oliveira e Diniz-Filho (2011), que colocam que o fato do bioma Caatinga ser quente e árido e, assim, possuindo pouca variação nas variáveis ambientais, diminui as chances de se detectar o efeito do ambiente sobre a estruturação das comunidades. Diniz-Filho et al. (2009) também ponderam que há dificuldade de se separar os efeitos históricos dos ecológicos. Contudo, utilizando diferentes métricas de diversidade (neste trabalho, filobetadiversidade e betadiversidade), foi possível

identificar a ausência de efeito histórico da Caatinga, sobre a estruturação das comunidades biológicas, mas sim o efeito ambiental.

Pode-se inferir, pela distribuição dos valores das variáveis ambientais (*e.g.* Tabela 3.6.16., em Apêndices), que a variável “amplitude anual da temperatura” separa duas regiões da Caatinga, sendo uma mais a sul, com amplitudes de temperatura e contemplando grande parte dos municípios da Chapada Diamantina e do Estado do Ceará (exceto os brejos) e uma região mais a norte, com grande parte dos municípios da PB, áreas mais ao norte do Ceará, podendo indicar uma separação de comunidades de pequenos mamíferos.

Com relação ao efeito significativo da distância geográfica, este resultado corrobora com o padrão de aninhamento encontrado para as metacomunidades (Capítulo 2). Considerando-se que (1) o clima da Caatinga é periodicamente marcado pelas secas (devido efeito da Frente Intertropical; Nimer, 1979), (2) que esta instabilidade climática direciona a evolução das espécies para a não especialização e elevada vagilidade das espécies, e (3) que há diferentes regimes anuais de chuvas ao longo do bioma (Andrade- Lima, 1981), com diferentes quantidades e períodos de chuva que condicionam as espécies vageis e pouco especialistas a se deslocar entre áreas, buscando melhores condições climáticas, auxiliando as populações a encontrar e fundar novos habitats, além de terem maiores chances de sobrevivência durante a dispersão (Jansson e Dynesius, 2002). É plausível, portanto, que o efeito da distância geográfica indique uma limitação na dispersão das espécies. A influência de biomas adjacentes, com o fornecimento de espécies através de eventos populacionais, como a imigração e emigração de indivíduos, pode também ser o processo subjacente ao efeito da distância geográfica sobre a betadiversidade.

Trabalhos de filogeografia podem indicar processos que ocorreram consecutivamente ao outro. O padrão de distribuição das espécies de roedores caviomorfos do gênero *Thrichomys* (Nascimento et al., 2013) na Caatinga indica eventos de dispersão de suas populações para o Cerrado, durante a conexão (arco pleistocênico) e separação (especiação) das populações com a retração das florestas secas durante o maxiglacial pleistocênico, dando suporte a nossa hipótese do efeito da dispersão sobre a estruturação das comunidades.

O tempo diferencial de colonização dos três clados (Hystricognathi, Didelphimorphia e Sigmodontinae) pode não fazer diferença na ocupação de nichos na Caatinga, por se tratar de um bioma antigo (de Queiroz et al., 2017), de formação anterior a diversificação dos clados de pequenos mamíferos (Hystricognathi, Sigmodontinae e Didelphimorphia) e consequentemente não causando a regionalização das comunidades de pequenos mamíferos.

Para as espécies do caviomorfo *Thrichomys*, do Pantanal, Caatinga e Cerrado, não houve diferença na osmorregulação da urina para adaptação ao clima semiárido da Caatinga (Carvalho et al., 2015). Contudo, o efeito das variáveis “amplitude anual da temperatura” e “sazonalidade do índice de umidade” indicam que há a resposta das comunidades de pequenos mamíferos para estas variáveis que podem estar relacionadas à resposta fisiológica das espécies. A ausência de modelos significativos de filobetadiversidade (mas com significância para os modelos com betadiversidade) indica que a especiação não é um processo estruturador das comunidades.

Maestri e Patterson (2016) encontraram efeito positivo da elevação altitudinal sobre a betadiversidade (índice de Whittaker) de roedores (sigmodontíneos e caviomorfos analisados conjuntamente) e separadamente para caviomorfos e sigmodontíneos. Contudo, o valor do coeficiente das regressões parciais foi baixo (0,04, 0,02 e 0,03, respectivamente). Neste mesmo trabalho, os resultados das regressões múltiplas com seleção de Akaike indicaram o maior efeito da elevação (coeficiente= 0,38), com precipitação, temperatura e sazonalidade significativos no modelo, mas com baixos coeficientes (respectivamente -0,04, 0,08 e -0,06). Os resultados obtidos por estes autores também explicam uma baixa porcentagem da variação dos valores de betadiversidade. Cabe ressaltar que quando há efeito do ambiente sobre a composição das comunidades biológicas, o efeito é facilmente detectado, e mesmo com sinais de seleção fortes e claros, grande parte da variação espaçotemporal permanece inexplicada. Há séculos, cientistas tentam separar o que é um resultado aleatório e o que é um resultado cujas causas não aleatórias não foram detectadas: “ausência de evidência não é evidência de ausência”. De fato, é difícil empiricamente detectar a deriva (Vellend, 2016). A ausência de radiação adaptativa e a ausência de diferenciação de nicho em roedores sigmodontíneos (Maestri et al. 2017) foram secundárias para a diversificação do táxon na Caatinga, o que pode ser responsável pela baixo efeito das variáveis ambientais sobre a betadiversidade de pequenos mamíferos do bioma.

A ausência de efeito da altitude nos modelos de dissimilaridade, além da baixa ocorrência de agregação nos brejos de altitude indica que as comunidades de pequenos mamíferos dessas formações não são diferenciadas das áreas menos méxicas do bioma. Além disso, observa-se uma maior substituição de espécies (elevado turnover) em áreas de maior altitude, como ocorre nos Andes (Melo et al., 2009), região em que se detectam gradientes altitudinais (Presley et al., 2012). Contudo, o efeito da umidade pode ser indício do efeito dos brejos, já esta variável agrupa diversos municípios que ocorrem nas áreas de brejo.

Dado que o padrão de metacomunidades é aninhado (Capítulo 2 desta tese), é possível que o aninhamento possa ser causado pela influência de alguma das variáveis ambientais (efeito das variáveis “amplitude anual da temperatura” e “sazonalidade do índice de umidade” sobre o Índice de Sorensen, o qual é formado pelos componentes de aninhamento e de substituição), especialmente porque padrões de aninhamento geralmente estão relacionados à gradientes ambientais (Graham e Fine, 2008; Peres-Neto e Kembel, 2015).

3.4.4. Discussão geral dos resultados de metacomunidades, betadiversidade e filobetadiversidade, e agregação filogenética

Não há sobreposição das localidades com betadiversidade local total diferente de zero e com significativa agregação filogenética. Com respeito a planejamento territorial / conservação, todas as áreas com betadiversidade maior que zero e com agregação filogenética devem ser priorizadas para conservação. Devido a Caatinga não ser um bioma com muitas espécies endêmicas de pequenos mamíferos com relação a outros biomas (Gutiérrez e Marinho- Filho, 2017; apesar do elevado grau de endemidade para plantas, segundo Queiroz et al., 2017), foram fundamentais os resultados complementares das análises de agregação/ dispersão filogenéticas e dos modelos de dissimilaridade com variáveis de dissimilaridade composicional e evolutiva, para ir além da conservação das espécies endêmicas, mas também para conservação de processos evolutivos e ecológicos.

O padrão de aninhamento pode indicar que a Caatinga se constitui em uma unidade composicional homogênea. As análises de betadiversidade do Capítulo 2, contudo, indicaram áreas (no caso de nossa escala de análise, no município, na célula de 1° e/ou na ecorregião) que se diferenciam por conta de espécies raras. O padrão determinístico aninhado (com índice de Morisita significativo e positivo da matriz ordenada de incidência de espécies), juntamente com os resultados dos modelos de dissimilaridade (resposta da distância geográfica e das variáveis de umidade e de amplitude de temperatura) pode sugerir um filtro (gradiente) ambiental gerado pela umidade e amplitude anual da temperatura. Presley et al. (2012) verificaram que o padrão aninhado das metacomunidades de morcegos, nos Andes, responde a um gradiente altitudinal.

A intenção de testar variáveis ambientais se deve também a escala geográfica dos dados (nível bioma), podendo-se detectar com maior chance o efeito do ambiente sobre a composição/ diferenciação das comunidades biológicas devido, no geral, a ampla variância dos dados. Para além disso, a própria definição de bioma e outras regiões biogeográficas se dá por condições macroclimáticas (Kreft e Jetz, 2010).

Do contrário à afirmação que a Caatinga é um bioma homogêneo, pode-se indicar sua heterogeneidade a partir dos diferentes graus de agregação e dispersão filogenéticas (Figura 3) e as áreas com elevada betadiversidade (índice de Simpson >0 em células presentes nas regiões dos brejos de altitude, Planalto do Borborema e na Depressão Sertaneja Meridional, em áreas vizinhas a outros biomas). Apesar de algumas das variáveis ambientais testadas nos modelos não possuírem elevada variação (Tabelas 3.6.48. e 3.6.49., em Apêndices), Legendre e Legendre (1998) ponderam que mesmo sem heterogeneidade entre as variáveis ambientais, pode haver heterogeneidade funcional, que é a forma como as espécies respondem a estas variáveis.

Os resultados indicaram uma elevada betadiversidade (índice de Simpson) mesmo entre áreas geograficamente próximas, ou até mesmo na mesma ecorregião, indicando assim a elevada heterogeneidade do bioma. Apgaua e colaboradores (2014) observaram uma elevada heterogeneidade entre as comunidades de plantas, no domínio Caatinga e em relação a Mata Atlântica, com autocorrelação espacial negativa para o índice de Sorensen e positiva para o índice de Simpson. É importante que novas análises sejam feitas com esta escala de mesohabitat (e não somente com variáveis climáticas de ampla escala ou correlacionadas a ecorregiões).

3.5. Referências Bibliográficas

- Andrade-Lima, D. d. (1981). O domínio das caatingas. *Revista Brasileira de Botânica*, 4, 149-163.
- Apgaua, D. M. G., Coelho, P. A., Santos, R. M. d., Santos, P. F. & Oliveira-Filho, A. T. d. (2014). Tree community structure in a seasonally dry tropical forest remnant, Brazil. *Cernea*, 20(2), 173-182.
- Bah, T. (2009). *Inkscape: Guide to a Vector Drawing Program (Digital Short Cut)*. Pearson education.
- Baselga, A. (2012). The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, 21(12), 1223-1232.
- Baselga, A. & Orme, C. D. L. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 808-812.
- Bryant, J. A., Lamanna, C., Morlon, H., Kerkhoff, A. J., Enquist, B. J. & Green, J. L. (2008). Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(Supplement 1), 11505-11511.
- Carmignotto, A. P. & Astúa, D. (2017). . In (Ed.), *Mammals of the Caatinga: Diversity, Ecology, Biogeography, and Conservation* (pp. 211-254). Springer.
- Carmignotto, A. P., Vivo, M. d. & Langguth, A. (2012). Mammals of the Cerrado and Caatinga: distribution patterns of the tropical open biomes of Central South America. *Bones, clones and biomes. The history and geography of recent Neotropical mammals (BD Patterson and LP Costa, eds.)*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, , 307-350.
- Carvalhães, J., Finotti, R., Santos, M., Novaes, R. & Cerqueira, R. (2015). Water conservation ability of three species of the genus *Thrichomys* (Rodentia, Hystricomorpha). *Oecologia Australis*, 19(1), .
- Chase, J. M. (2007). Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(44), 17430-17434.
- Chase, J. M. (2010). Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *science*, 328(5984), 1388-1391.
- Diniz-Filho, J. A. F., Nabout, J. C., Telles, M. P. d. C., Soares, T. N. & Rangel, T. F. L. (2009). A review of techniques for spatial modeling in geographical, conservation and landscape genetics. *Genetics and molecular Biology*, 32(2), 203-211.

- Feijó, A. & Langguth, A. (2013). Mamíferos de médio e grande porte do Nordeste do Brasil: distribuição e taxonomia, com descrição de novas espécies. *Revista Nordestina de Biologia*, 22(1), 3-225.
- Ferrier, S. (2002). Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: where to from here?. *Systematic biology*, 51(2), 331-363.
- Ferrier, S., Drielsma, M., Manion, G. & Watson, G. (2002). Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. II. Community-level modelling. *Biodiversity & Conservation*, 11(12), 2309-2338.
- Fine, P. V. & Kembel, S. W. (2011). Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, 34(4), 552-565.
- Fitzpatrick, M. C., Sanders, N. J., Ferrier, S., Longino, J. T., Weiser, M. D. & Dunn, R. (2011). Forecasting the future of biodiversity: a test of single-and multi-species models for ants in North America. *Ecography*, 34(5), 836-847.
- Fitzpatrick, M. C., Sanders, N. J., Normand, S., Svenning, J.-C., Ferrier, S., Gove, A. D. & Dunn, R. (2013). Environmental and historical imprints on beta diversity: insights from variation in rates of species turnover along gradients. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1768), 20131201.
- Graham, C. H. & Fine, P. V. (2008). Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology letters*, 11(12), 1265-1277.
- Guedes, T. B., Sawaya, R. J. & C Nogueira, C. (2014). Biogeography, vicariance and conservation of snakes of the neglected and endangered Caatinga region, north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography*, 41(5), 919-931.
- Gutiérrez, E. E. & Marinho-Filho, J. (2017). The mammalian faunas endemic to the Cerrado and the Caatinga. *ZooKeys*, (644), 105.
- Hijmans, R. J. & van Etten, J. (2014). raster: Geographic data analysis and modeling. *R package version*, 2(8), .
- Holyoak, M., Leibold, M. A. & Holt, R. D. (2005a). *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press.
- Holyoak, M., Leibold, M. A., Mouquet, N., Holt, R. D. & Hoopes, M. (2005b). A framework for large scale community ecology. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, , 1-32.

- Jansa, S. A., Barker, F. K. & Voss, R. S. (2014). The early diversification history of didelphid marsupials: a window into South America's "Splendid Isolation". *Evolution*, 68(3), 684-695.
- Jansson, R. & Dynesius, M. (2002). The fate of clades in a world of recurrent climatic change: Milankovitch oscillations and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 741-777.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427-2439.
- Kembel, S. (2010). An introduction to the picante package. Retrieved from *picante*. *r-forge*. *r-project.org/picante-intro.pdf*, , .
- Kembel, S. W. et al. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26(11), 1463-1464.
- Kreft, H. & Jetz, W. (2010). A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography*, 37(11), 2029-2053.
- Lande, R. & Shannon, S. (1996). The role of genetic variation in adaptation and population persistence in a changing environment. *Evolution*, 50(1), 434-437.
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P. R. (2005). *Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data* (Doctoral Dissertation). Retrieved from
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998). Numerical ecology: second English edition. *Developments in environmental modelling*, 20, .
- Lehtonen, S., Jones, M. M., Zuquim, G., Prado, J. & Tuomisto, H. (2015). Phylogenetic relatedness within Neotropical fern communities increases with soil fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6), 695-705.
- Leibold, M. (2009). Spatial and metacommunity dynamics in biodiversity. *The Princeton guide to ecology*, , 312-319.
- Leibold, M. A. & Mikkelsen, G. M. (2002). Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*, 97(2), 237-250.
- Leite, R. N., Kolokotronis, S.-O., Almeida, F. C., Werneck, F. P., Rogers, D. S. & Weksler, M. (2014). In the wake of invasion: tracing the historical biogeography of the South American cricetid radiation (Rodentia, Sigmodontinae). *PloS one*, 9(6), e100687.
- Leprieur, F., Albouy, C., De Bortoli, J., Cowman, P. F., Bellwood, D. R. & Mouillot, D. (2012). Quantifying phylogenetic beta diversity: distinguishing between 'true' turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients. *PLoS One*, 7(8), e42760.

- Llorente-Bousquets, J. (2003). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Unam.
- Maestri, R., Monteiro, L. R., Fornel, R., Upham, N. S., Patterson, B. D. & Freitas, T. R. O. (2017). The ecology of a continental evolutionary radiation: Is the radiation of sigmodontine rodents adaptive?. *Evolution*, 71(3), 610-632.
- Maestri, R. & Patterson, B. D. (2016). Patterns of species richness and turnover for the South American rodent fauna. *PloS one*, 11(3), e0151895.
- Meredith, R. W. et al. (2011). Impacts of the Cretaceous Terrestrial Revolution and KPg extinction on mammal diversification. *science*, , 1211028.
- Mikkelsen, G. M. (1997). Methods and metaphors in community ecology: the problem of defining stability. *Perspectives on Science*, 5, 481-498.
- Miranda-Esquivel, D. R., Donato, M. & Posadas, P. (2003). La dispersión ha muerto, larga vida a la dispersión. *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía, Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, DF*, , 179-184.
- Morlon, Hé. et al. (2008). A general framework for the distance--decay of similarity in ecological communities. *Ecology letters*, 11(9), 904-917.
- Nascimento, F. F. et al. (2013). The role of historical barriers in the diversification processes in open vegetation formations during the Miocene/Pliocene using an ancient rodent lineage as a model. *PLoS One*, 8(4), e61924.
- Nascimento, F. F. d., Pereira, L. G., Geise, L., Bezerra, A. M., D'andrea, P. S. & Bonvicino, C. R. (2011). Colonization process of the Brazilian common vesper mouse, *Calomys expulsus* (Cricetidae, Sigmodontinae): a biogeographic hypothesis. *Journal of Heredity*, 102(3), 260-268.
- Nimer, E. (1979). Pluviometria e recursos hidricos dos estados de Pernambuco e Paraíba. In (Ed.), *Pluviometria e recursos hidricos dos estados de Pernambuco e Paraíba*. SUPREN.
- de Oliveira, G. & Diniz-Filho, J. A. F. (2010). Spatial patterns of terrestrial vertebrates richness in Brazilian semiarid, Northeastern Brazil: selecting hypotheses and revealing constraints. *Journal of Arid Environments*, 74(11), 1418-1426.
- de Oliveira, G. & Diniz-Filho, J. A. F. (2011). Evaluating environmental and geometrical constraints on endemic vertebrates of the semiarid Caatinga (Brazil). *Basic and applied ecology*, 12(8), 664-673.

- Olson, D. M. et al. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51(11), 933-938.
- Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2), 289-290.
- Patton, J. L., Pardiñas, U. F. & D'Elia, G. (2015). *Mammals of south america, volume 2: Rodents*. University of Chicago Press.
- Pausas, J. G. & Verdú, M. (2010). The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *BioScience*, 60(8), 614-625.
- Pavan, S. E., Jansa, S. A. & Voss, R. S. (2016). Spatiotemporal diversification of a low-vagility Neotropical vertebrate clade (short-tailed opossums, Didelphidae: Monodelphis). *Journal of Biogeography*, 43(7), 1299-1309.
- Peres-Neto, P. R. & Kembel, S. W. (2015). Phylogenetic gradient analysis: environmental drivers of phylogenetic variation across ecological communities. *Plant Ecology*, 216(5), 709-724.
- Presley, S. J., Cisneros, L. M., Patterson, B. D. & Willig, M. R. (2012). Vertebrate metacommunity structure along an extensive elevational gradient in the tropics: a comparison of bats, rodents and birds. *Global Ecology and Biogeography*, 21(10), 968-976.
- Pressey, R., Humphries, C., Margules, C. R., Vane-Wright, R. & Williams, P. (1993). Beyond opportunism: key principles for systematic reserve selection. *Trends in ecology & evolution*, 8(4), 124-128.
- Purves, D. W. & Pacala, S. W. (2005). Ecological drift in niche-structured communities: neutral pattern does not imply neutral process. *Biotic Interactions in the Tropics*, , 107-138.
- de Queiroz, L. P., Cardoso, D., Fernandes, M. F. & Moro, M. F. (2017). . In (Ed.), *Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain* (pp. 23-63). Springer.
- Ricklefs, R. E. (1996). Phylogeny and ecology. *Trends in ecology & evolution*, 11(6), 229-230.
- Rosauer, D. F., Ferrier, S., Williams, K. J., Manion, G., Keogh, J. S. & Laffan, S. W. (2014). Phylogenetic generalised dissimilarity modelling: a new approach to analysing and predicting spatial turnover in the phylogenetic composition of communities. *Ecography*, 37(1), 21-32.
- Schenk, J. J., Rowe, K. C. & Stepan, S. J. (2013). Ecological opportunity and incumbency in the diversification of repeated continental colonizations by muroid rodents. *Systematic Biology*, 62(6), 837-864.

- Sobrinho, J. V. (1971). *As regiões naturais do Nordeste, o meio a civilização*. Conselho do Desenvolvimento de Pernambuco.
- Swenson, N. G. (2011). Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. *PloS one*, 6(6), e21264.
- Swenson, N. G. (2013). The assembly of tropical tree communities--the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography*, 36(3), 264-276.
- Swenson, N. G. (2014). *Functional and phylogenetic ecology in R*. Springer.
- Toby Pennington, R., Prado, D. E. & Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27(2), 261-273.
- Tuomisto, H. (2010a). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33(1), 2-22.
- Tuomisto, H. (2010b). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography*, 33(1), 23-45.
- Upham, N. S. & Patterson, B. D. (2012). Diversification and biogeography of the Neotropical caviomorph lineage Octodontoidea (Rodentia: Hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63(2), 417-429.
- Vasconcelos, T. S., Prado, V. H., da Silva, F. R. & Haddad, Cé. F. (2014). Biogeographic distribution patterns and their correlates in the diverse frog fauna of the Atlantic Forest hotspot. *PLoS One*, 9(8), e104130.
- Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology*, 85(2), 183-206.
- Vellend, M. (2016). *The theory of ecological communities (mpb-57)*. Princeton University Press.
- Velloso, A., Sampaio, E. & Pareyn, F. (2002). Ecorregiões propostas para o bioma Caatinga. Recife: Associação Plantas do Nordeste, Instituto de Conservação Ambiental. *The Nature Conservancy do Brasil*, 74(07), .
- Webb, C. O. (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156(2), 145-155.
- Wiens, J. J. & Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in ecology & evolution*, 19(12), 639-644.
- Xu, T. & Hutchinson, M. (2010). ANUclim Version 6.1 User Guide. The Australian National University.

3.6. Apêndices

Tabela 3.6.1. Municípios e suas coordenadas geográficas, além da correspondência com as células de 1° e as ecorregiões presentes na Figura 1 do corpo de texto.

Fig. 1	município	longitude (°)	latitude (°)	Célula de 1°	ecorregião
1	Guaraciaba do Norte, CE	-40,75	-4,16	3	IBIAPABA
2	Ibiapina, CE	-40,89	-3,94	3	IBIAPABA
3	Ipu, CE	-40,72	-4,31	3	SETENTRIONAL
4	São Benedito, CE	-40,86	-4,04	3	IBIAPABA
5	Ubajara, CE	-40,91	-3,85	3	IBIAPABA
6	General Sampaio, CE	-39,45	-4,05	4	SETENTRIONAL
7	Itapagé, CE	-39,58	-3,69	4	SETENTRIONAL
8	Itapipoca, CE	-39,58	-3,50	4	SETENTRIONAL
9	Sobral, CE	-40,35	-3,69	4	SETENTRIONAL
10	Aquiraz, CE	-38,39	-3,91	5	SETENTRIONAL
11	Aratuba, CE	-39,05	-4,42	5	SETENTRIONAL
12	Baturité, CE	-38,88	-4,33	5	SETENTRIONAL
13	Caucaia, CE	-38,66	-3,74	5	SETENTRIONAL
14	Guaramiranga, CE	-38,94	-4,26	5	SETENTRIONAL
15	Maranguape, CE	-38,69	-3,89	5	SETENTRIONAL
16	Mulungu, CE	-38,99	-4,30	5	SETENTRIONAL
17	Pacoti, CE	-38,93	-4,22	5	SETENTRIONAL
18	Crateus, CE	-40,67	-5,18	13	SETENTRIONAL
19	Quixadá, CE	-39,01	-4,96	15	SETENTRIONAL
20	Jaguaruana, CE	-37,78	-4,84	16	SETENTRIONAL
21	Russas, CE	-37,98	-4,94	16	SETENTRIONAL
22	Icapui, CE	-37,35	-4,72	17	SETENTRIONAL
23	Mossoró, RN	-37,36	-5,19	17	SETENTRIONAL
24	Valença do Piauí, PI	-41,60	-6,40	22	IBIAPABA
25	Iguatu, CE	-39,30	-6,36	25	SETENTRIONAL
26	Solonópole, CE	-39,01	-5,73	25	SETENTRIONAL
27	Felipe Guerra, RN	-37,67	-5,55	26	SETENTRIONAL
28	Soledade, RN	-37,67	-5,55	26	SETENTRIONAL
29	Campos Sales, CE	-40,38	-7,07	33	IBIAPABA
30	Arajara, CE	-39,39	-7,34	34	IBIAPABA
31	Araripe, CE	-40,14	-7,21	34	SETENTRIONAL
32	Assaré, CE	-39,87	-6,87	34	SETENTRIONAL
33	Crato, CE	-39,41	-7,23	34	IBIAPABA
34	Santana do Cariri, CE	-39,74	-7,18	34	IBIAPABA
35	Santanópolis, CE	-39,73	-7,00	34	SETENTRIONAL
36	Barbalha, CE	-39,30	-7,31	35	IBIAPABA
37	Brejo Santo, CE	-38,99	-7,49	35	SETENTRIONAL
38	Cajazeiras, PB	-38,56	-6,89	35	SETENTRIONAL

39	Milagres, CE	-38,94	-7,31	35	SETENTRIONAL
40	Missão Velha, CE	-39,15	-7,24	35	SETENTRIONAL
41	Coremas, PB	-37,95	-7,02	36	SETENTRIONAL
42	Pombal, PB	-37,80	-6,77	36	SETENTRIONAL
43	Serra Negra do Norte, RN	-37,40	-6,66	36	SETENTRIONAL
44	Juazeirinho, PB	-36,57	-7,07	37	BORBOREMA
45	Patos, PB	-37,28	-7,02	37	SETENTRIONAL
46	São José dos Cordeiros, PB	-36,80	-7,39	37	BORBOREMA
47	Teixeira, PB	-37,25	-7,22	37	SETENTRIONAL
48	Araruna, PB	-35,74	-6,53	38	BORBOREMA
49	Areia, PB	-35,70	-6,97	38	BORBOREMA
50	Borborema, PB	-35,60	-6,80	38	BORBOREMA
51	Cabaceiras, PB	-36,28	-7,49	38	BORBOREMA
52	Juarez Távora, PB	-35,59	-7,17	38	BORBOREMA
53	Mojeiro, PB	-35,48	-7,31	38	SETENTRIONAL
54	Serraria, PB	-35,64	-6,82	38	BORBOREMA
55	João Costa, PI	-42,42	-8,49	41	IBIAPABA
	São Francisco de Assis do				
56	Piauí, PI	-41,69	-8,24	42	IBIAPABA
57	Araripina, PE	-40,50	-7,58	43	MERIDIONAL
58	Paulistana, PI	-41,15	-8,14	43	MERIDIONAL
59	Bodocó, PE	-39,94	-7,78	44	MERIDIONAL
60	Exú, PE	-39,72	-7,52	44	SETENTRIONAL
61	Parnamirim, PE	-39,58	-8,09	44	MERIDIONAL
62	Trindade, PE	-40,27	-7,76	44	MERIDIONAL
63	Jardim, CE	-39,28	-7,59	45	SETENTRIONAL
64	Jati, CE	-39,01	-7,69	45	SETENTRIONAL
65	Betânia, PE	-38,04	-8,27	46	MERIDIONAL
66	Custódia, PE	-37,64	-8,09	46	SETENTRIONAL
67	Princesa Isabel, PB	-37,99	-7,73	46	SETENTRIONAL
68	Santa Cruz da Baixa Verde, PE	-38,15	-7,82	46	SETENTRIONAL
69	Serra Talhada, PE	-38,30	-7,99	46	MERIDIONAL
70	Triunfo, PE	-38,11	-7,83	46	SETENTRIONAL
71	Alagoinha, PE	-36,78	-8,47	47	BORBOREMA
72	Arcoverde, PE	-37,06	-8,42	47	BORBOREMA
73	Belo Jardim, PE	-36,42	-8,34	47	BORBOREMA
74	Brejo da Madre de Deus, PE	-36,37	-8,15	47	BORBOREMA
75	Pedra, PE	-36,94	-8,50	47	BORBOREMA
76	Pesqueira, PE	-36,70	-8,36	47	BORBOREMA
77	Poção, PE	-36,71	-8,19	47	BORBOREMA
78	Sertania, PE	-37,27	-8,07	47	BORBOREMA
79	Bezerros, PE	-35,75	-8,24	48	BORBOREMA
80	Cachoeirinha, PE	-36,24	-8,49	48	BORBOREMA
81	Caruaru, PE	-35,97	-8,29	48	BORBOREMA
82	Macaparana, PE	-35,45	-7,56	48	BORBOREMA
83	Natuba, PB	-35,56	-7,64	48	BORBOREMA
84	São Caitano, PE	-36,14	-8,33	48	BORBOREMA
85	São Vicente Ferrer, PE	-35,49	-7,59	48	BORBOREMA

86	Vicência, PE	-35,32	-7,65	49	BORBOREMA
87	Coronel José Dias, PI	-42,47	-8,82	51	MERIDIONAL
88	São Raimundo Nonato, PI	-42,69	-9,02	51	MERIDIONAL
89	Juazeiro, BA	-40,50	-9,41	53	MERIDIONAL
90	Curaçá, BA	-39,91	-8,99	54	MERIDIONAL
91	Floresta, PE	-38,57	-8,60	55	RASO
92	Rodelas, BA	-38,77	-8,85	55	RASO
93	Delmiro Gouveia, AL	-38,00	-9,38	56	MERIDIONAL
94	Glória, BA	-38,26	-9,34	56	MERIDIONAL
95	Inajá, PE	-37,82	-8,90	56	MERIDIONAL
96	Paulo Afonso, BA	-38,22	-9,40	56	MERIDIONAL
97	Petrolândia, PE	-38,22	-8,98	56	RASO
98	Bom Conselho, PE	-36,68	-9,16	57	BORBOREMA
99	Buíque, PE	-37,16	-8,62	57	BORBOREMA
100	Garanhuns, PE	-36,48	-8,90	57	BORBOREMA
101	Palmeira dos Índios, AL	-36,63	-9,41	57	BORBOREMA
102	Quebrângulo, AL	-36,48	-9,32	57	BORBOREMA
103	Santana do Ipanema, AL	-37,25	-9,37	57	BORBOREMA
104	São Bento do Una, PE	-36,45	-8,52	57	BORBOREMA
105	Sento Sé, BA	-41,89	-9,74	62	DUNAS
106	Senhor do Bonfim, BA	-40,15	-10,49	64	DIAMANTINA
107	Canudos, BA	-39,02	-9,89	65	MERIDIONAL
108	Olho D'água do Casado, AL	-37,84	-9,50	66	MERIDIONAL
109	Piranhas, AL	-37,75	-9,62	66	MERIDIONAL
110	Barra, BA	-42,83	-10,79	71	DUNAS
111	Santo Inácio, BA	-42,72	-11,11	71	MERIDIONAL
112	Xique Xique, BA	-42,73	-10,83	71	DUNAS
113	São Gabriel, BA	-41,87	-11,23	72	MERIDIONAL
114	Jacobina, BA	-40,51	-11,19	73	DIAMANTINA
115	Miguel Calmon, BA	-40,60	-11,43	73	DIAMANTINA
116	Caem, BA	-40,30	-11,15	74	DIAMANTINA
117	Campo Formoso, BA	-40,32	-10,51	74	DIAMANTINA
118	Barro Alto, BA	-41,91	-11,76	82	MERIDIONAL
119	Iraquara, BA	-41,62	-12,24	82	MERIDIONAL
120	Seabra, BA	-41,77	-12,42	82	DIAMANTINA
121	Morro do Chapéu, BA	-41,16	-11,55	83	DIAMANTINA
122	Mundo Novo, BA	-40,47	-11,86	83	DIAMANTINA
123	Maracujá, BA	-40,21	-11,51	84	DIAMANTINA
124	Lamarão, BA	-38,89	-11,79	85	RASO
125	Serrinha, BA	-39,01	-11,66	85	RASO
126	Bom Jesus da Lapa, BA	-43,42	-13,25	90	MERIDIONAL
127	Lençóis, BA	-41,39	-12,56	92	DIAMANTINA
128	Mucugê, BA	-41,37	-13,00	92	DIAMANTINA
129	Palmeiras, BA	-41,58	-12,51	92	DIAMANTINA
130	Andaraí, BA	-41,32	-12,80	93	DIAMANTINA
131	Itaetê, BA	-40,96	-12,98	93	DIAMANTINA
132	Nova Redenção, BA	-41,07	-12,82	93	DIAMANTINA
133	Caetité, BA	-42,49	-14,07	101	MERIDIONAL

134	Jussiape, BA	-41,59	-13,51	102	DIAMANTINA
135	Rio de Contas, BA	-41,82	-13,59	102	DIAMANTINA
136	Poções, BA	-40,47	-14,47	103	MERIDIONAL
137	Jequié, BA	-40,09	-13,86	104	MERIDIONAL
138	Jaíba, MG	-43,67	-15,34	110	MERIDIONAL
139	Januária, MG	-44,36	-15,49	110	MERIDIONAL
140	Manga, MG	-43,94	-14,76	110	MERIDIONAL
141	Mamonas, MG	-42,96	-15,05	111	MERIDIONAL
142	Sebastião Laranjeiras, BA	-42,94	-14,57	111	MERIDIONAL
143	Tremedal, BA	-41,43	-15,04	112	MERIDIONAL
144	Vitória da Conquista, BA	-40,72	-14,79	113	MERIDIONAL

Tabela 3.6.2. Índice de agregação filogenética (MNTD) (z) na escala de gênero e município, para o banco de dados total. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

município	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
Betânia, PE	5,28	1,00	1,02	0,93	0,98	0,93
Jardim, CE	4,97	0,99	1,04	0,94	1,02	0,93
Parnamirim, PE	4,31	0,99	1,00	0,80	1,01	0,80
Santana do Ipanema, AL	3,46	0,98	1,47	0,93	1,47	0,92
Maranguape, CE	3,41	0,97	1,48	0,79	1,38	0,75
Itapagé, CE	2,55	0,96	0,02	0,50	0,07	0,53
Itapipoca, CE	2,43	0,96	-0,01	0,49	0,05	0,50
São Caitano, PE	2,36	0,96	0,05	0,50	0,08	0,52
Mossoró, RN	2,47	0,96	0,01	0,39	0,06	0,41
Tremedal, BA	2,30	0,95	0,01	0,49	0,05	0,50
Campos Sales, CE	1,48	0,95	0,03	0,64	0,08	0,69
Missão Velha, CE	1,69	0,95	1,01	0,89	1,04	0,90
Senhor do Bonfim, BA	1,62	0,94	2,88	1,00	2,89	1,00
Januária, MG	1,37	0,94	0,01	0,55	-0,02	0,56
Delmiro Gouveia, AL	1,28	0,93	1,65	0,94	1,68	0,95
General Sampaio, CE	1,31	0,93	0,03	0,62	0,01	0,59
Coronel José Dias, PI	1,22	0,93	0,04	0,57	0,01	0,55
Jussiapé, BA	1,22	0,92	0,01	0,61	0,01	0,60
Princesa Isabel, PB	1,19	0,92	0,05	0,66	0,06	0,67
Jati, CE	1,18	0,91	0,07	0,61	0,00	0,58
Serrinha, BA	1,18	0,91	0,66	0,83	0,66	0,82
Teixeira, PB	1,30	0,90	0,64	0,73	0,60	0,70
Olho D'água do Casado, AL	1,14	0,88	0,49	0,63	0,50	0,65
Poções, BA	0,94	0,87	0,46	0,57	0,34	0,54
Vitória da Conquista, BA	0,92	0,86	0,28	0,50	0,24	0,50
Araruna, PB	0,82	0,86	0,20	0,49	0,17	0,47
Barbalha, CE	0,68	0,82	0,56	0,66	0,55	0,67
Crateus, CE	0,68	0,81	0,63	0,73	0,62	0,73

Coremas, PB	0,63	0,79	-0,82	0,26	-0,73	0,29
Santo Inácio, BA	0,59	0,79	-0,75	0,28	-0,73	0,29
Caucaia, CE	0,51	0,79	0,35	0,57	0,33	0,56
Cabaceiras,PB	0,46	0,76	-0,04	0,43	-0,01	0,44
Juazeiro, BA	0,55	0,76	-0,46	0,34	-0,47	0,32
Sertania, PE	0,34	0,73	0,69	0,76	0,80	0,81
Aratuba, CE	0,36	0,72	0,38	0,58	0,37	0,57
Quixadá, CE	0,26	0,68	0,59	0,67	0,63	0,68
Poção, PE	0,14	0,65	-0,06	0,47	-0,03	0,48
São Raimundo Nonato, PI	0,10	0,62	0,76	0,75	0,81	0,77
Paulo Afonso, BA	0,00	0,62	0,66	0,71	0,75	0,74
Lamarão, BA	-0,10	0,59	-0,98	0,12	-1,01	0,11
Piranhas, AL	-0,12	0,57	-0,92	0,13	-0,94	0,13
Felipe Guerra, RN	-0,20	0,54	-0,51	0,30	-0,53	0,31
Ubajara, CE	-0,23	0,52	-0,22	0,45	-0,14	0,51
Pombal,PB	-0,33	0,50	-0,85	0,24	-0,86	0,24
Valença do Piauí, PI	-0,31	0,50	-0,59	0,28	-0,53	0,32
Morro do Chapéu, BA	-0,35	0,48	1,00	0,84	1,04	0,84
Petrolândia, PE	-0,38	0,46	-0,48	0,35	-0,47	0,35
Jequié, BA	-0,39	0,44	-0,47	0,34	-0,43	0,38
Curaçá, BA	-0,41	0,44	-0,21	0,49	-0,24	0,47
Barro Alto, BA	-0,44	0,43	-1,19	0,25	-1,15	0,27
São Gabriel, BA	-0,42	0,43	-0,51	0,32	-0,53	0,31
Miguel Calmon, BA	-0,43	0,42	-0,96	0,20	-0,98	0,18
Jacobina, BA	-0,43	0,42	-1,04	0,18	-0,96	0,20
Patos,PB	-0,48	0,41	-1,19	0,25	-1,15	0,27
Xique Xique, BA	-0,45	0,41	-1,29	0,22	-1,22	0,24
Custodia, PE	-0,46	0,40	-1,18	0,23	-1,23	0,21
Barra, BA	-0,47	0,39	-1,22	0,24	-1,22	0,24
Arcoverde, PE	-0,51	0,37	-1,14	0,24	-1,23	0,21
Pedra,PE	-0,50	0,37	-1,16	0,26	-1,23	0,23
Mulungu, CE	-0,53	0,35	-0,49	0,35	-0,46	0,37

Milagres, CE	-0,59	0,30	-0,58	0,29	-0,61	0,29
Serra Talhada, PE	-0,62	0,28	-0,58	0,30	-0,55	0,30
Baturité, CE	-0,63	0,26	0,02	0,57	0,12	0,62
Caetité, BA	-0,65	0,26	-1,07	0,17	-1,02	0,17
Andaraí, BA	-0,67	0,22	-0,12	0,53	-0,11	0,54
Guaramiranga, CE	-0,71	0,21	-0,67	0,25	-0,62	0,26
São Benedito, CE	-0,71	0,21	-0,26	0,47	-0,31	0,45
Mucugê, BA	-0,69	0,20	-0,19	0,48	-0,18	0,51
Gloria, BA	-0,74	0,19	-0,60	0,29	-0,63	0,26
Bodocó, PE	-0,76	0,17	-0,40	0,39	-0,42	0,38
Rio de Contas, BA	-0,72	0,17	-0,23	0,48	-0,20	0,46
Macaparana, PE	-0,77	0,16	-0,68	0,25	-0,62	0,30
Buíque, PE	-0,81	0,16	-0,23	0,47	-0,21	0,49
Bom Conselho, PE	-0,83	0,14	-0,70	0,24	-0,79	0,21
Lençóis, BA	-0,83	0,12	-0,34	0,40	-0,38	0,39
Palmeiras, BA	-0,83	0,11	-0,50	0,35	-0,49	0,34
Jaíba, MG	-0,90	0,10	-0,25	0,43	-0,22	0,44
Exú, PE	-0,90	0,10	-0,74	0,25	-0,76	0,23
Triunfo, PE	-0,88	0,08	-0,49	0,34	-0,41	0,38
São Francisco de Assis do Piauí, PI	-0,91	0,08	-1,53	0,07	-1,57	0,07
Natuba, PB	-0,93	0,08	-1,00	0,14	-0,98	0,14
Palmeira dos Índios, AL	-0,97	0,08	-0,80	0,22	-0,89	0,19
Seabra, BA	-0,91	0,08	-0,50	0,35	-0,44	0,36
Ipu, CE	-0,96	0,08	-0,42	0,34	-0,44	0,33
Pesqueira, PE	-0,92	0,07	-0,82	0,23	-0,81	0,22
Crato, CE	-0,98	0,06	-1,10	0,14	-1,05	0,15
Bezerras, PE	-0,98	0,05	-1,45	0,05	-1,46	0,06
Inajá, PE	-1,02	0,04	-1,50	0,07	-1,42	0,08
Garanhuns, PE	-1,13	0,03	-1,68	0,06	-1,58	0,07
Quebrângulo, AL	-1,05	0,03	-1,66	0,03	-1,72	0,03
Santa Cruz da Baixa Verde, PE	-1,12	0,03	-1,72	0,03	-1,71	0,03
Areia, PB	-1,09	0,02	-1,70	0,04	-1,70	0,03

Caruaru, PE	-1,11	0,02	-1,57	0,06	-1,58	0,07
Juarez Távora, PB	-1,09	0,02	-1,46	0,19	-1,48	0,18
Pacoti, CE	-1,17	0,02	-1,98	0,01	-1,94	0,01
Guaraciaba do Norte, CE	-1,39	0,01	-1,72	0,05	-1,88	0,04
Brejo da Madre de Deus, PE	-1,19	0,01	-1,81	0,02	-1,92	0,01
Ibiapina, CE	-1,32	0,01	-1,84	0,04	-1,82	0,03
Caem, BA	-1,31	0,01	-1,86	0,03	-1,90	0,02
Iraquara, BA	-1,35	0,01	-1,83	0,02	-1,83	0,02
Nova Redenção, BA	-1,28	0,01	-1,93	0,03	-1,78	0,04
Paulistana, PI	-1,33	0,01	-1,56	0,06	-1,60	0,06
São Vicente Ferrer, PE	-1,37	0,01	-1,92	0,03	-1,84	0,03
São Bento do Una, PE	-1,24	0,01	-1,52	0,07	-1,47	0,08
Itaetê, BA	-1,39	0,00	-2,01	0,01	-1,94	0,01
Serraria, PB	-1,49	0,00	-1,53	0,00	-1,67	0,00

Tabela 3.6.3. Índice de agregação filogenética (MNTD) (z) na escala de espécie e município, para o banco de dados total. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

município	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
Betânia, PE	2,77	0,99	0,95	0,93	1,03	0,94
Jardim, CE	2,71	0,99	1,03	0,94	0,98	0,93
Parnamirim, PE	2,75	0,99	0,99	0,79	0,95	0,80
Santana do Ipanema, AL	1,78	0,98	1,08	0,91	1,09	0,92
Maranguape, CE	1,79	0,96	1,10	0,77	1,05	0,75
Poções, BA	1,20	0,95	1,02	0,89	1,03	0,87
Vitória da Conquista, BA	1,12	0,94	0,99	0,88	0,93	0,86
Poção, PE	0,95	0,94	0,99	0,93	0,97	0,93
Felipe Guerra, RN	0,78	0,88	0,90	0,83	0,83	0,81
Jequié, BA	0,75	0,85	0,98	0,90	0,97	0,89
Missão Velha, CE	0,77	0,85	0,62	0,74	0,69	0,77
Petrolândia, PE	0,76	0,84	1,01	0,92	0,97	0,90
Milagres, CE	0,71	0,83	1,05	0,89	0,99	0,89
Curaçá, BA	0,76	0,83	1,03	0,93	1,01	0,91
Campos Sales, CE	0,70	0,82	0,43	0,69	0,44	0,69
Serrinha, BA	0,65	0,80	0,55	0,68	0,54	0,68
General Sampaio, CE	0,64	0,80	0,37	0,62	0,39	0,62
Jussiapé, BA	0,60	0,78	0,47	0,66	0,35	0,59
Jati, CE	0,64	0,78	0,39	0,64	0,39	0,60
Princesa Isabel, PB	0,60	0,76	0,40	0,66	0,42	0,66
Teixeira, PB	0,62	0,75	0,59	0,61	0,54	0,59
Gloria, BA	0,61	0,74	0,98	0,94	1,01	0,93
Crateus, CE	0,55	0,71	0,63	0,68	0,60	0,68
Valença do Piauí, PI	0,48	0,69	0,55	0,67	0,54	0,65
Andaraí, BA	0,52	0,69	1,09	0,93	1,04	0,90
Serra Talhada, PE	0,40	0,63	0,58	0,63	0,59	0,66
Paulo Afonso, BA	0,40	0,61	0,62	0,67	0,55	0,62
Rio de Contas, BA	0,36	0,60	0,85	0,81	0,87	0,80

Senhor do Bonfim, BA	0,36	0,59	0,51	0,65	0,51	0,65
São Gabriel, BA	0,36	0,58	0,47	0,59	0,44	0,59
Delmiro Gouveia, AL	0,31	0,51	0,33	0,53	0,39	0,56
Bodocó, PE	0,31	0,50	0,63	0,67	0,63	0,67
Olho D'água do Casado, AL	0,02	0,44	0,13	0,42	0,08	0,40
Ipu, CE	0,07	0,44	0,65	0,71	0,66	0,71
São Caitano, PE	-0,02	0,44	0,07	0,52	0,05	0,51
Itapipoca, CE	0,04	0,44	0,02	0,50	0,02	0,50
Mossoró, RN	0,03	0,41	0,04	0,39	0,06	0,41
Exú, PE	0,01	0,41	0,27	0,52	0,24	0,52
Baturité, CE	0,01	0,41	0,16	0,47	0,13	0,44
Itapagé, CE	0,00	0,40	0,11	0,54	0,03	0,51
Tremedal, BA	0,01	0,40	0,10	0,53	0,02	0,50
Mucugê, BA	-0,03	0,39	0,16	0,50	0,21	0,50
Lençóis, BA	-0,10	0,37	-0,01	0,40	-0,06	0,39
Jaíba, MG	-0,11	0,36	0,00	0,42	0,01	0,40
Quixadá, CE	-0,09	0,36	0,04	0,40	0,04	0,41
Sertania, PE	-0,12	0,34	-0,03	0,38	-0,05	0,37
Mulungu, CE	-0,17	0,33	0,01	0,43	-0,03	0,44
Ubajara, CE	-0,14	0,33	0,00	0,38	-0,05	0,35
Seabra, BA	-0,16	0,32	-0,03	0,40	-0,05	0,41
Triunfo, PE	-0,16	0,32	-0,09	0,38	-0,10	0,38
Buíque, PE	-0,22	0,29	-0,21	0,34	-0,32	0,30
Bezerros, PE	-0,24	0,29	-0,19	0,31	-0,18	0,32
Barbalha, CE	-0,24	0,28	-0,15	0,28	-0,13	0,31
São Raimundo Nonato, PI	-0,33	0,25	-0,12	0,34	-0,17	0,32
Caruaru, PE	-0,42	0,24	-1,49	0,09	-1,40	0,09
Crato, CE	-0,45	0,24	-1,01	0,15	-0,98	0,15
Araruna, PB	-0,42	0,24	-0,26	0,36	-0,29	0,34
Garanhuns, PE	-0,44	0,24	-1,36	0,11	-1,40	0,09
Inajá, PE	-0,46	0,23	-0,40	0,28	-0,50	0,26
Palmeira dos Índios, AL	-0,49	0,23	-0,90	0,18	-0,76	0,20

Santa Cruz da Baixa Verde, PE	-0,55	0,23	-0,59	0,26	-0,63	0,25
Pesqueira, PE	-0,48	0,22	-0,59	0,23	-0,62	0,23
Areia, PB	-0,58	0,22	-0,49	0,26	-0,50	0,27
São Benedito, CE	-0,45	0,21	-0,59	0,25	-0,57	0,23
Guaramiranga, CE	-0,50	0,21	-0,59	0,20	-0,69	0,19
Coronel José Dias, PI	-0,70	0,18	-0,36	0,32	-0,33	0,33
Januária, MG	-0,73	0,17	-0,36	0,34	-0,34	0,34
Morro do Chapéu, BA	-0,73	0,17	-1,15	0,12	-1,19	0,12
Palmeiras, BA	-0,71	0,17	-1,09	0,13	-1,18	0,13
Macaparana, PE	-0,87	0,15	-1,21	0,09	-1,30	0,08
Bom Conselho, PE	-0,85	0,15	-1,20	0,12	-1,26	0,11
Natuba, PB	-0,85	0,15	-1,46	0,09	-1,46	0,09
Caucaia, CE	-0,97	0,14	-0,84	0,23	-0,92	0,21
Aratuba, CE	-1,09	0,13	-0,97	0,20	-0,97	0,19
Brejo da Madre de Deus, PE	-1,00	0,12	-1,22	0,12	-1,07	0,14
Cabaceiras, PB	-1,27	0,12	-0,90	0,17	-0,86	0,18
Juazeiro, BA	-1,13	0,11	-0,56	0,31	-0,56	0,33
Quebrângulo, AL	-1,15	0,11	-2,14	0,04	-2,10	0,05
Pombal, PB	-1,14	0,10	-0,73	0,21	-0,73	0,21
Pacoti, CE	-1,33	0,09	-1,84	0,07	-1,75	0,08
Santo Inácio, BA	-1,98	0,04	-0,76	0,28	-0,73	0,29
Coremas, PB	-2,18	0,04	-0,80	0,26	-0,73	0,29
Jacobina, BA	-2,05	0,03	-1,57	0,06	-1,63	0,06
Miguel Calmon, BA	-2,31	0,03	-1,55	0,05	-1,67	0,05
Piranhas, AL	-2,77	0,02	-1,48	0,09	-1,37	0,10
Custodia, PE	-3,23	0,02	-1,21	0,23	-1,26	0,21
Patos, PB	-3,49	0,02	-1,17	0,26	-1,17	0,26
Lamarão, BA	-2,72	0,02	-1,35	0,11	-1,51	0,08
Caetité, BA	-2,78	0,02	-2,39	0,02	-2,43	0,02
Xique Xique, BA	-3,42	0,02	-1,12	0,27	-1,16	0,26
Barro Alto, BA	-3,54	0,01	-1,13	0,27	-1,17	0,26
São Francisco de Assis do Piauí, PI	-3,67	0,01	-2,64	0,03	-2,88	0,02

Arcoverde, PE	-3,58	0,01	-1,26	0,21	-1,26	0,21
Juarez Távora, PB	-4,30	0,01	-1,50	0,19	-1,49	0,16
Barra, BA	-3,61	0,01	-1,19	0,25	-1,16	0,26
Pedra, PE	-3,86	0,01	-1,24	0,23	-1,23	0,23
Itaetê, BA	-4,32	0,01	-4,04	0,01	-4,03	0,00
Ibiapina, CE	-4,01	0,01	-2,39	0,03	-2,52	0,02
Nova Redenção, BA	-4,09	0,01	-2,40	0,03	-2,64	0,02
São Bento do Una, PE	-4,14	0,01	-1,53	0,08	-1,57	0,07
Paulistana, PI	-4,45	0,01	-1,53	0,06	-1,51	0,07
Guaraciaba do Norte, CE	-4,07	0,01	-2,41	0,04	-2,42	0,03
Caem, BA	-4,59	0,01	-3,27	0,01	-3,27	0,02
São Vicente Ferrer, PE	-4,58	0,00	-2,48	0,04	-2,37	0,04
Iraquara, BA	-3,87	0,00	-2,51	0,02	-2,58	0,01
Serraria, PB	-4,26	0,00	-1,66	0,01	-1,71	0,00

Tabela 3.6.4. Índice de agregação filogenética (MPD) (z) na escala de gênero e município, para o banco de dados total. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

município	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
Betânia, PE	5,58	1,00	1,12	0,99	1,03	0,99
Parnamirim, PE	4,96	0,99	1,15	0,92	1,09	0,92
Jardim, CE	5,32	0,99	1,09	0,92	1,10	0,92
Maranguape, CE	3,63	0,98	1,56	0,80	1,53	0,79
Itapipoca, CE	2,75	0,97	0,16	0,56	0,17	0,56
Tremedal, BA	2,68	0,97	0,14	0,53	0,17	0,56
Santana do Ipanema, AL	3,25	0,97	1,59	0,88	1,62	0,88
Mossoró, RN	2,61	0,97	0,13	0,41	0,11	0,39
São Caitano, PE	2,68	0,96	0,18	0,56	0,15	0,54
Itapagé, CE	2,57	0,96	0,16	0,56	0,09	0,52
Senhor do Bonfim, BA	1,71	0,95	3,18	1,00	3,13	1,00
General Sampaio, CE	1,58	0,95	0,14	0,68	0,22	0,71
Campos Sales, CE	1,48	0,94	0,27	0,76	0,23	0,73
Delmiro Gouveia, AL	1,40	0,94	1,91	0,98	1,91	0,98
Missão Velha, CE	1,64	0,94	1,19	0,93	1,25	0,94
Princesa Isabel, PB	1,42	0,94	0,22	0,71	0,17	0,68
Jati, CE	1,41	0,93	0,15	0,67	0,23	0,69
Jussiape, BA	1,34	0,93	0,18	0,70	0,24	0,71
Serrinha, BA	1,32	0,92	0,85	0,87	0,80	0,85
Januária, MG	1,38	0,91	0,20	0,65	0,18	0,62
Coronel José Dias, PI	1,20	0,91	0,19	0,65	0,23	0,65
Teixeira, PB	1,30	0,91	0,85	0,78	0,88	0,77
Olho D'água do Casado, AL	1,26	0,90	0,73	0,69	0,71	0,70
Araruna, PB	1,01	0,88	0,41	0,56	0,39	0,56
Poções, BA	1,12	0,88	0,59	0,61	0,56	0,59
Vitória da Conquista, BA	0,89	0,88	0,47	0,60	0,45	0,57
Crateus, CE	0,88	0,85	0,93	0,81	0,97	0,81
Barbalha, CE	0,80	0,84	0,83	0,75	0,93	0,78

Santo Inácio, BA	0,73	0,83	-0,56	0,35	-0,66	0,30
Coremas, PB	0,71	0,82	-0,54	0,35	-0,60	0,33
Aratuba, CE	0,53	0,80	0,59	0,64	0,59	0,63
Juazeiro, BA	0,64	0,80	-0,28	0,43	-0,30	0,39
Cabaceiras,PB	0,64	0,80	0,13	0,52	0,18	0,55
Caucaia, CE	0,55	0,79	0,67	0,70	0,56	0,64
Sertania, PE	0,50	0,79	1,03	0,85	1,04	0,86
Quixadá, CE	0,41	0,73	0,87	0,75	0,87	0,73
Poção, PE	0,23	0,71	0,12	0,55	0,17	0,56
Paulo Afonso, BA	0,15	0,67	0,99	0,79	1,03	0,80
Piranhas, AL	0,01	0,63	-0,79	0,17	-0,74	0,19
São Raimundo Nonato, PI	-0,04	0,62	1,03	0,81	1,02	0,80
Lamarão, BA	0,00	0,62	-0,74	0,19	-0,68	0,21
Ubajara, CE	-0,09	0,61	0,07	0,55	0,02	0,53
Valença do Piauí, PI	-0,12	0,59	-0,40	0,34	-0,37	0,36
Felipe Guerra, RN	-0,13	0,56	-0,36	0,37	-0,27	0,41
Jequié, BA	-0,25	0,53	-0,19	0,45	-0,27	0,41
Petrolândia, PE	-0,27	0,53	-0,25	0,42	-0,22	0,43
Curaçá, BA	-0,27	0,52	0,04	0,55	0,10	0,57
Pombal,PB	-0,23	0,52	-0,69	0,30	-0,64	0,34
Xique Xique, BA	-0,34	0,50	-1,09	0,28	-1,12	0,28
São Gabriel, BA	-0,31	0,49	-0,31	0,38	-0,35	0,38
Miguel Calmon, BA	-0,33	0,49	-0,77	0,25	-0,78	0,25
Jacobina, BA	-0,33	0,48	-0,87	0,22	-0,77	0,27
Barro Alto, BA	-0,36	0,47	-1,08	0,30	-1,02	0,32
Custodia, PE	-0,36	0,47	-1,06	0,28	-1,05	0,28
Patos,PB	-0,36	0,46	-1,08	0,30	-1,02	0,32
Arcoverde, PE	-0,36	0,45	-1,13	0,27	-1,05	0,28
Pedra,PE	-0,39	0,45	-1,03	0,29	-1,08	0,27
Morro do Chapéu, BA	-0,38	0,45	1,34	0,90	1,20	0,86
Mulungu, CE	-0,45	0,41	-0,20	0,45	-0,20	0,45
Serra Talhada, PE	-0,48	0,37	-0,36	0,38	-0,31	0,40

Caetité, BA	-0,50	0,37	-0,82	0,24	-0,86	0,21
Milagres, CE	-0,50	0,36	-0,37	0,36	-0,34	0,39
Baturité, CE	-0,53	0,33	0,48	0,72	0,38	0,68
Andaraí, BA	-0,55	0,29	0,26	0,64	0,28	0,66
Gloria, BA	-0,64	0,25	-0,31	0,39	-0,34	0,39
Bodocó, PE	-0,65	0,24	-0,06	0,54	-0,06	0,53
Guaramiranga, CE	-0,73	0,20	-0,39	0,38	-0,50	0,34
Palmeiras, BA	-0,75	0,19	-0,07	0,53	-0,07	0,53
São Benedito, CE	-0,74	0,18	0,00	0,56	0,07	0,58
Buíque, PE	-0,76	0,17	0,07	0,59	0,14	0,61
Jaíba, MG	-0,77	0,16	0,59	0,74	0,63	0,75
Mucugê, BA	-0,76	0,16	-0,09	0,51	-0,08	0,52
Lençóis, BA	-0,79	0,15	-0,01	0,56	0,01	0,53
Barra, BA	-0,76	0,14	-1,32	0,11	-1,29	0,12
Triunfo, PE	-0,79	0,13	0,31	0,66	0,34	0,66
Macaparana, PE	-0,80	0,13	-0,52	0,31	-0,50	0,34
São Francisco de Assis do Piauí, PI	-0,82	0,12	-1,24	0,13	-1,28	0,12
Ipu, CE	-0,85	0,12	0,93	0,80	1,02	0,82
Pesqueira, PE	-0,80	0,11	-0,11	0,50	-0,10	0,51
Palmeira dos Índios, AL	-0,86	0,11	-0,32	0,43	-0,37	0,39
Exú, PE	-0,89	0,11	-0,13	0,51	-0,08	0,53
Bom Conselho, PE	-0,85	0,09	-0,58	0,29	-0,58	0,30
Bezerros, PE	-0,88	0,09	-1,25	0,11	-1,20	0,13
Natuba, PB	-0,94	0,07	-0,70	0,25	-0,62	0,27
Crato, CE	-0,96	0,06	-0,30	0,41	-0,32	0,40
Rio de Contas, BA	-0,99	0,06	-0,53	0,31	-0,57	0,31
Seabra, BA	-0,98	0,05	-0,11	0,49	-0,11	0,50
Quebrângulo, AL	-1,01	0,05	-1,04	0,15	-1,00	0,16
Inajá, PE	-0,99	0,04	-1,40	0,08	-1,39	0,08
Juarez Távora, PB	-1,03	0,04	-1,28	0,25	-1,24	0,27
Garanhuns, PE	-1,06	0,04	-0,99	0,17	-0,90	0,18
Santa Cruz da Baixa Verde, PE	-1,00	0,04	-1,36	0,08	-1,39	0,08

Caruaru, PE	-1,09	0,03	-0,61	0,29	-0,62	0,28
São Bento do Una, PE	-1,15	0,02	-1,36	0,09	-1,34	0,08
Ibiapina, CE	-1,12	0,02	-1,58	0,06	-1,60	0,06
Nova Redenção, BA	-1,15	0,02	-1,58	0,07	-1,56	0,07
Areia, PB	-1,17	0,02	-1,82	0,02	-1,78	0,02
Paulistana, PI	-1,18	0,01	-1,34	0,10	-1,37	0,10
Caem, BA	-1,19	0,01	-1,75	0,03	-1,64	0,06
Guaraciaba do Norte, CE	-1,18	0,01	-1,63	0,06	-1,60	0,07
Pacoti, CE	-1,27	0,01	-1,88	0,01	-2,01	0,01
Brejo da Madre de Deus, PE	-1,17	0,01	-1,83	0,02	-1,74	0,02
São Vicente Ferrer, PE	-1,26	0,00	-1,62	0,04	-1,60	0,04
Iraquara, BA	-1,23	0,00	-1,61	0,04	-1,63	0,04
Serraria, PB	-1,48	0,00	-1,48	0,02	-1,50	0,01
Itaetê, BA	-1,36	0,00	-1,98	0,01	-1,98	0,01

Tabela 3.6.5. Índice de agregação filogenética (MPD) (z) na escala de espécie e município, para o banco de dados total. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

município	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
Betânia, PE	3,10	1,00	1,13	0,99	1,07	0,99
Jardim, CE	2,73	0,99	1,09	0,92	1,03	0,91
Parnamirim, PE	2,82	0,99	1,04	0,91	1,10	0,91
Santana do Ipanema, AL	1,87	0,97	1,18	0,90	1,15	0,88
Vitória da Conquista, BA	1,27	0,96	1,09	0,92	1,11	0,91
Maranguape, CE	1,81	0,96	1,19	0,80	1,14	0,77
Poções, BA	1,24	0,95	1,12	0,92	1,12	0,93
Poção, PE	1,00	0,94	1,13	0,96	1,09	0,96
Felipe Guerra, RN	0,91	0,90	1,02	0,87	1,04	0,88
Missão Velha, CE	0,80	0,88	0,83	0,83	0,81	0,84
Curaçá, BA	0,83	0,87	1,22	0,97	1,25	0,97
Milagres, CE	0,78	0,86	1,21	0,96	1,24	0,96
Jequié, BA	0,79	0,86	1,18	0,95	1,13	0,95
Petrolândia, PE	0,77	0,86	1,13	0,94	1,15	0,96
Campos Sales, CE	0,75	0,84	0,62	0,75	0,52	0,72
Princesa Isabel, PB	0,71	0,83	0,56	0,73	0,54	0,71
Serrinha, BA	0,72	0,83	0,74	0,76	0,68	0,75
Jussiapé, BA	0,69	0,82	0,58	0,72	0,56	0,71
General Sampaio, CE	0,70	0,82	0,58	0,72	0,57	0,71
Jati, CE	0,66	0,80	0,60	0,70	0,58	0,70
Teixeira, PB	0,66	0,79	0,72	0,67	0,76	0,69
Gloria, BA	0,67	0,78	1,23	0,97	1,21	0,97
Crateus, CE	0,63	0,76	0,85	0,78	0,84	0,79
Andaraí, BA	0,57	0,72	1,26	0,97	1,27	0,98
Valença do Piauí, PI	0,54	0,70	0,73	0,77	0,71	0,75
Serra Talhada, PE	0,45	0,65	0,90	0,80	0,90	0,82
Paulo Afonso, BA	0,42	0,64	0,93	0,81	0,90	0,81
Senhor do Bonfim, BA	0,38	0,61	0,76	0,78	0,75	0,79

Delmiro Gouveia, AL	0,40	0,60	0,61	0,69	0,56	0,66
São Gabriel, BA	0,38	0,59	0,72	0,73	0,73	0,75
Bodocó, PE	0,36	0,57	0,96	0,82	0,94	0,83
Rio de Contas, BA	0,25	0,52	1,15	0,90	1,08	0,88
Olho D'água do Casado, AL	0,16	0,48	0,37	0,52	0,30	0,49
Ipu, CE	0,15	0,47	1,19	0,89	1,18	0,89
Exú, PE	0,09	0,46	0,78	0,76	0,81	0,78
Itapipoca, CE	0,09	0,43	0,16	0,54	0,17	0,55
São Caitano, PE	0,03	0,42	0,20	0,56	0,14	0,55
Mossoró, RN	0,08	0,42	0,14	0,41	0,23	0,45
Itapagé, CE	0,00	0,42	0,15	0,55	0,17	0,56
Baturité, CE	0,05	0,41	0,56	0,64	0,54	0,65
Quixadá, CE	0,00	0,40	0,39	0,57	0,41	0,59
Ubajara, CE	-0,01	0,40	0,29	0,52	0,24	0,51
Tremedal, BA	0,02	0,40	0,09	0,52	0,17	0,55
Jaíba, MG	-0,04	0,40	0,62	0,68	0,63	0,71
Sertania, PE	-0,03	0,38	0,24	0,52	0,29	0,52
Seabra, BA	-0,03	0,37	0,69	0,72	0,74	0,74
Mulungu, CE	-0,09	0,35	0,33	0,61	0,35	0,60
Triunfo, PE	-0,11	0,34	0,55	0,68	0,54	0,66
Caruaru, PE	-0,16	0,32	0,50	0,65	0,54	0,66
Barbalha, CE	-0,16	0,32	0,17	0,43	0,17	0,41
Bezerros, PE	-0,16	0,31	0,22	0,50	0,27	0,52
Areia, PB	-0,18	0,31	0,22	0,50	0,24	0,52
Araruna, PB	-0,26	0,30	0,05	0,50	0,04	0,49
Lençóis, BA	-0,21	0,29	0,32	0,53	0,32	0,56
Garanhuns, PE	-0,28	0,28	0,32	0,55	0,28	0,55
Buíque, PE	-0,43	0,27	-0,06	0,43	-0,05	0,41
Mucugê, BA	-0,38	0,26	-0,09	0,40	-0,05	0,41
Pesqueira, PE	-0,34	0,26	0,14	0,50	0,10	0,47
Brejo da Madre de Deus, PE	-0,43	0,25	-0,08	0,42	-0,13	0,38
Santa Cruz da Baixa Verde, PE	-0,43	0,25	-0,11	0,43	-0,03	0,47

São Raimundo Nonato, PI	-0,43	0,24	-0,16	0,35	-0,15	0,33
Palmeira dos Índios, AL	-0,48	0,23	-0,12	0,38	-0,13	0,38
Pacoti, CE	-0,54	0,22	-0,23	0,34	-0,17	0,39
Januária, MG	-0,63	0,21	-0,14	0,43	-0,19	0,42
São Benedito, CE	-0,59	0,21	-0,33	0,32	-0,27	0,33
Morro do Chapéu, BA	-0,72	0,19	-0,55	0,28	-0,59	0,28
Crato, CE	-0,58	0,19	-0,41	0,31	-0,42	0,29
Coronel José Dias, PI	-0,69	0,18	-0,13	0,43	-0,19	0,39
Palmeiras, BA	-0,62	0,18	-0,30	0,34	-0,30	0,33
Guaramiranga, CE	-0,78	0,16	-0,59	0,21	-0,65	0,20
Inajá, PE	-0,84	0,16	-0,61	0,27	-0,52	0,26
Caucaia, CE	-0,86	0,16	-0,45	0,34	-0,54	0,31
Pombal, PB	-0,96	0,13	-0,38	0,34	-0,51	0,27
Quebrângulo, AL	-1,01	0,13	-1,03	0,15	-0,98	0,16
Aratuba, CE	-0,91	0,13	-0,55	0,30	-0,50	0,32
Juazeiro, BA	-1,11	0,12	-0,43	0,40	-0,45	0,41
Cabaceiras, PB	-1,26	0,11	-0,59	0,28	-0,63	0,24
Macaparana, PE	-1,29	0,10	-1,51	0,08	-1,48	0,08
Natuba, PB	-1,36	0,09	-1,54	0,07	-1,49	0,08
Bom Conselho, PE	-1,42	0,09	-1,49	0,08	-1,47	0,09
Coremas, PB	-1,98	0,04	-0,66	0,30	-0,66	0,31
Miguel Calmon, BA	-2,19	0,04	-1,19	0,09	-1,25	0,10
Jacobina, BA	-2,23	0,03	-1,20	0,09	-1,18	0,10
Santo Inácio, BA	-2,17	0,03	-0,66	0,30	-0,61	0,33
Lamarão, BA	-2,64	0,03	-1,21	0,12	-1,23	0,13
Piranhas, AL	-2,57	0,03	-1,06	0,16	-1,21	0,12
Xique Xique, BA	-3,19	0,02	-1,09	0,28	-1,10	0,28
Pedra, PE	-3,20	0,02	-1,07	0,28	-1,02	0,29
Caetité, BA	-2,66	0,02	-1,84	0,05	-1,77	0,05
Patos, PB	-3,32	0,02	-1,08	0,30	-1,08	0,30
Barro Alto, BA	-3,41	0,02	-1,10	0,29	-1,08	0,30
Barra, BA	-3,50	0,01	-1,83	0,10	-1,84	0,10

Arcoverde, PE	-3,41	0,01	-1,07	0,28	-1,06	0,28
Juarez Távor, PB	-4,00	0,01	-1,29	0,25	-1,31	0,24
São Francisco de Assis do Piauí, PI	-3,48	0,01	-2,25	0,05	-2,18	0,05
Custodia, PE	-3,66	0,01	-1,11	0,26	-1,06	0,28
Guaraciaba do Norte, CE	-3,89	0,01	-2,22	0,04	-2,09	0,05
Itaetê, BA	-4,20	0,01	-3,80	0,01	-3,84	0,00
Caem, BA	-4,24	0,01	-2,57	0,04	-2,68	0,04
São Vicente Ferrer, PE	-4,12	0,01	-2,07	0,07	-2,07	0,05
São Bento do Una, PE	-4,27	0,01	-1,38	0,09	-1,40	0,09
Paulistana, PI	-4,32	0,01	-1,34	0,09	-1,39	0,09
Nova Redenção, BA	-4,20	0,00	-2,04	0,06	-2,04	0,06
Ibiapina, CE	-4,58	0,00	-2,21	0,04	-2,20	0,04
Iraquara, BA	-4,28	0,00	-2,21	0,02	-2,13	0,03
Serraria, PB	-4,50	0,00	-1,50	0,01	-1,51	0,01

Tabela 3.6.6. Índice de agregação filogenética (MNTD) (z) na escala de gênero e célula de 1°, para o banco de dados total. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p > 0,95$) estatisticamente significantes.

célula	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
17	8,69	1,00	1,50	0,83	1,43	0,83
54	11,84	1,00	0,99	0,63	1,01	0,63
57	4,63	1,00	2,86	1,00	3,04	1,00
110	6,74	1,00	0,08	0,54	0,03	0,51
111	6,56	1,00	0,00	0,51	0,05	0,51
33	4,39	1,00	0,09	0,69	0,00	0,63
44	4,17	1,00	1,55	0,93	1,65	0,95
64	3,27	0,98	0,61	0,68	0,50	0,66
36	2,95	0,98	0,68	0,78	0,61	0,72
51	2,59	0,98	-0,46	0,34	-0,55	0,29
102	2,88	0,98	0,35	0,54	0,39	0,54
112	2,89	0,98	0,27	0,53	0,20	0,48
13	2,68	0,97	0,64	0,71	0,63	0,73
83	2,14	0,97	0,80	0,82	0,77	0,79
113	2,20	0,97	0,25	0,51	0,32	0,51
37	2,26	0,96	0,73	0,77	0,77	0,78
15	1,48	0,92	0,58	0,67	0,60	0,68
48	0,95	0,88	0,77	0,76	0,77	0,75
66	0,77	0,85	-1,00	0,11	-1,02	0,12
22	0,71	0,84	-0,53	0,32	-0,57	0,29
104	0,63	0,82	-0,50	0,32	-0,52	0,31
82	0,33	0,79	0,98	0,83	0,95	0,83
103	0,28	0,79	-0,42	0,35	-0,43	0,36
26	0,32	0,77	-0,50	0,33	-0,53	0,33
53	0,32	0,77	-0,20	0,50	-0,24	0,46
16	0,32	0,76	-1,01	0,18	-1,03	0,19
25	0,15	0,72	-1,13	0,26	-1,20	0,25
71	0,19	0,72	-0,56	0,30	-0,51	0,31

73	-0,05	0,66	-1,02	0,19	-0,99	0,20
93	-0,21	0,56	-1,02	0,17	-1,05	0,16
5	-0,54	0,27	0,74	0,74	0,76	0,74
101	-0,56	0,27	-0,31	0,41	-0,27	0,43
72	-0,71	0,18	-0,19	0,45	-0,20	0,43
4	-0,69	0,17	-0,37	0,38	-0,38	0,38
35	-0,72	0,14	-0,72	0,26	-0,68	0,28
92	-0,85	0,09	-0,70	0,29	-0,70	0,28
55	-0,88	0,08	-0,76	0,24	-0,81	0,22
3	-0,82	0,07	-0,53	0,31	-0,59	0,29
74	-0,85	0,07	-0,61	0,31	-0,68	0,29
46	-0,88	0,06	-0,89	0,20	-0,94	0,19
43	-0,93	0,05	-0,90	0,21	-0,97	0,17
38	-1,09	0,05	-1,00	0,18	-1,12	0,15
42	-1,09	0,04	-1,68	0,07	-1,67	0,06
34	-1,08	0,04	-1,03	0,16	-1,02	0,16
45	-1,09	0,03	-1,30	0,10	-1,29	0,11
85	-1,12	0,03	-1,21	0,13	-1,28	0,12
56	-1,09	0,02	-2,05	0,02	-1,98	0,03
47	-1,24	0,01	-1,89	0,03	-1,87	0,04

Tabela 3.6.7. Índice de agregação filogenética (MNTD) (z) na escala de espécie e célula de 1°, para o banco de dados total. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p \leq 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

célula	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
54	4,58	1,00	1,00	0,64	1,00	0,64
17	3,06	1,00	1,11	0,83	1,09	0,83
112	1,93	1,00	0,99	0,87	0,96	0,88
102	2,02	1,00	1,02	0,89	0,99	0,88
113	1,64	0,99	0,97	0,87	0,96	0,86
104	1,40	0,98	0,88	0,83	0,89	0,83
103	1,25	0,97	0,96	0,91	0,93	0,89
53	1,29	0,97	1,08	0,93	1,08	0,93
33	1,11	0,95	0,40	0,67	0,44	0,69
13	0,99	0,89	0,61	0,68	0,67	0,71
22	0,89	0,86	0,55	0,66	0,58	0,68
36	0,78	0,80	0,51	0,61	0,50	0,61
26	0,60	0,72	0,49	0,60	0,49	0,61
71	0,60	0,71	0,45	0,60	0,53	0,66
57	0,57	0,71	0,51	0,66	0,52	0,67
44	0,57	0,69	0,37	0,54	0,38	0,56
35	0,35	0,56	0,61	0,69	0,63	0,68
101	0,32	0,55	0,67	0,71	0,61	0,67
55	0,24	0,53	0,56	0,65	0,53	0,63
37	0,23	0,52	0,27	0,52	0,22	0,50
83	0,24	0,52	0,23	0,50	0,20	0,49
64	0,10	0,48	0,06	0,39	0,11	0,41
5	0,03	0,45	0,48	0,63	0,48	0,63
111	0,04	0,45	0,07	0,53	0,04	0,51
110	0,08	0,44	0,02	0,51	-0,01	0,48
15	-0,04	0,38	0,12	0,44	0,10	0,43
72	-0,05	0,37	0,05	0,43	0,06	0,44
3	-0,08	0,36	0,31	0,56	0,33	0,58

38	-0,12	0,36	-0,08	0,40	-0,10	0,39
74	-0,12	0,36	0,05	0,46	0,04	0,46
4	-0,19	0,33	-0,08	0,40	-0,03	0,42
43	-0,23	0,33	-0,14	0,36	-0,11	0,37
92	-0,26	0,32	-0,06	0,40	-0,13	0,39
48	-0,28	0,30	-0,15	0,32	-0,15	0,31
45	-0,39	0,23	-0,53	0,26	-0,52	0,27
56	-0,48	0,22	-0,81	0,19	-0,78	0,20
85	-0,59	0,22	-0,94	0,15	-0,87	0,18
46	-0,78	0,20	-1,03	0,15	-0,95	0,16
34	-0,80	0,19	-1,01	0,14	-1,00	0,17
47	-1,11	0,12	-2,00	0,04	-1,94	0,05
82	-1,23	0,11	-1,11	0,12	-1,18	0,12
51	-1,99	0,05	-0,52	0,34	-0,57	0,31
16	-3,69	0,01	-1,76	0,04	-1,61	0,06
73	-3,99	0,01	-2,41	0,04	-2,55	0,03
66	-4,19	0,01	-1,54	0,08	-1,55	0,08
93	-4,32	0,01	-2,34	0,02	-2,43	0,02
42	-6,11	0,00	-2,31	0,05	-2,06	0,09
25	-5,83	0,00	-1,27	0,22	-1,18	0,25

Tabela 3.6.8. Índice de agregação filogenética (MPD) (z) na escala de gênero e célula de 1°, para o banco de dados total. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

célula	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
25	7,94	1,00	1,03	0,91	1,08	0,92
17	6,13	1,00	1,50	0,81	1,62	0,83
111	5,33	1,00	0,19	0,57	0,17	0,54
16	5,01	1,00	0,13	0,40	0,17	0,41
55	7,70	1,00	1,08	0,67	1,14	0,69
112	4,76	1,00	0,13	0,54	0,14	0,54
64	3,32	0,99	3,06	1,00	3,20	1,00
33	2,95	0,98	0,26	0,74	0,20	0,72
66	2,65	0,98	0,74	0,71	0,74	0,69
113	2,46	0,97	0,48	0,57	0,44	0,56
45	2,42	0,97	0,61	0,63	0,60	0,63
36	2,12	0,96	0,87	0,79	0,92	0,82
13	2,03	0,95	0,89	0,78	0,95	0,81
103	2,10	0,95	0,59	0,61	0,57	0,59
37	1,46	0,93	1,00	0,86	1,05	0,88
53	1,76	0,93	-0,30	0,42	-0,27	0,43
85	1,27	0,91	1,10	0,89	1,03	0,88
15	1,38	0,91	0,90	0,76	0,90	0,75
51	0,50	0,80	1,04	0,80	1,01	0,81
22	0,35	0,77	-0,32	0,38	-0,32	0,39
26	0,17	0,71	-0,25	0,42	-0,20	0,44
104	0,14	0,70	-0,20	0,45	-0,15	0,47
72	0,06	0,70	-0,31	0,39	-0,28	0,40
54	0,12	0,68	0,07	0,56	0,01	0,55
83	0,00	0,65	1,32	0,89	1,29	0,88
71	-0,07	0,64	-0,93	0,19	-0,92	0,18
74	-0,10	0,62	-0,78	0,28	-0,79	0,26
73	-0,11	0,60	-0,79	0,25	-0,77	0,25

101	-0,18	0,57	-0,82	0,23	-0,76	0,25
4	-0,32	0,46	-0,61	0,27	-0,56	0,31
35	-0,66	0,21	-0,11	0,51	-0,06	0,52
42	-0,70	0,21	-1,27	0,12	-1,36	0,11
110	-0,80	0,13	0,25	0,65	0,25	0,63
5	-0,75	0,13	1,23	0,87	1,14	0,85
44	-0,84	0,11	-0,17	0,49	-0,16	0,48
46	-0,78	0,10	0,01	0,54	0,02	0,56
93	-0,86	0,08	-0,18	0,47	-0,16	0,47
38	-0,83	0,08	-0,23	0,45	-0,23	0,45
47	-0,90	0,08	-0,14	0,48	-0,10	0,50
43	-0,82	0,07	-1,38	0,11	-1,43	0,10
3	-0,94	0,07	0,56	0,69	0,62	0,72
82	-1,01	0,05	-0,17	0,48	-0,17	0,47
102	-0,84	0,05	-0,49	0,34	-0,47	0,33
34	-1,05	0,05	-0,42	0,36	-0,45	0,35
56	-1,12	0,04	-0,77	0,24	-0,81	0,22
92	-1,08	0,02	-0,60	0,30	-0,57	0,31
48	-1,15	0,01	-1,04	0,15	-1,07	0,15
57	-1,14	0,01	-1,38	0,07	-1,38	0,08

Tabela 3.6.9. Índice de agregação filogenética (MPD) (z) na escala de espécie e célula de 1°, para o banco de dados total. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

célula	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
25	3,99	1,00	1,09	0,93	1,07	0,91
55	3,85	1,00	1,07	0,67	1,05	0,65
103	1,77	1,00	1,12	0,93	1,12	0,93
17	2,63	0,99	1,17	0,81	1,19	0,84
45	1,81	0,99	1,13	0,96	1,12	0,95
113	1,67	0,99	1,09	0,89	1,06	0,90
104	1,11	0,96	1,11	0,97	1,14	0,95
26	1,17	0,95	1,10	0,95	1,16	0,95
54	1,05	0,94	1,27	0,98	1,20	0,97
4	1,02	0,92	1,13	0,95	1,22	0,96
33	1,01	0,90	0,58	0,76	0,56	0,74
13	0,83	0,86	0,81	0,79	0,80	0,77
22	0,77	0,84	0,78	0,78	0,74	0,76
36	0,67	0,76	0,69	0,72	0,69	0,72
64	0,58	0,71	0,78	0,77	0,78	0,77
72	0,59	0,70	0,72	0,73	0,72	0,73
35	0,35	0,56	0,94	0,83	0,98	0,84
85	0,28	0,53	0,53	0,66	0,44	0,62
37	0,17	0,49	0,45	0,61	0,49	0,66
5	0,21	0,49	1,53	0,97	1,57	0,97
38	0,15	0,49	1,01	0,85	0,97	0,84
66	0,15	0,48	0,34	0,50	0,33	0,50
102	0,10	0,47	0,93	0,83	0,96	0,83
56	0,11	0,46	0,90	0,81	0,85	0,78
112	0,03	0,44	0,14	0,54	0,13	0,54
111	0,05	0,44	0,16	0,55	0,12	0,54
15	0,03	0,41	0,36	0,54	0,40	0,59
16	0,07	0,41	0,18	0,41	0,15	0,40

82	-0,04	0,39	0,78	0,79	0,87	0,80
110	-0,09	0,35	0,67	0,72	0,70	0,75
3	-0,05	0,35	1,06	0,87	1,05	0,85
46	-0,19	0,34	0,56	0,67	0,54	0,65
44	-0,21	0,33	0,46	0,62	0,46	0,61
47	-0,25	0,28	0,34	0,56	0,26	0,53
93	-0,69	0,21	-0,10	0,40	-0,07	0,42
48	-0,63	0,19	-0,33	0,33	-0,35	0,32
51	-0,77	0,19	-0,11	0,35	-0,16	0,33
57	-0,88	0,14	-0,60	0,27	-0,62	0,24
83	-1,09	0,13	-0,53	0,28	-0,56	0,27
92	-1,16	0,11	-1,04	0,16	-1,05	0,16
34	-1,29	0,10	-0,75	0,22	-0,90	0,18
53	-1,41	0,09	-0,39	0,40	-0,34	0,43
73	-1,99	0,05	-0,84	0,23	-0,89	0,22
71	-4,00	0,01	-1,66	0,06	-1,82	0,04
101	-3,69	0,01	-1,89	0,05	-1,74	0,06
74	-3,82	0,01	-1,76	0,07	-1,67	0,10
43	-5,36	0,00	-1,83	0,10	-1,74	0,13
42	-5,08	0,00	-2,12	0,06	-2,12	0,06

Tabela 3.6.10. Índice de agregação filogenética (MNTD) (z) na escala de gênero e município, para os brejos de altitude. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

município	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
Araruna, PB	-	-	-	-	-	-
Aratuba, CE	5,06	0,99	0,99	0,95	1,04	0,95
Arcoverde, PE	3,47	0,97	1,73	0,88	1,64	0,88
Areia, PB	2,89	0,97	0,05	0,49	0,04	0,49
Bom Conselho, PE	1,33	0,94	0,17	0,71	0,24	0,73
Brejo da Madre de Deus, PE	1,28	0,94	0,18	0,71	0,21	0,72
Buíque, PE	1,28	0,92	0,84	0,70	0,90	0,75
Campos Sales, CE	0,91	0,87	0,53	0,60	0,50	0,58
Caruaru, PE	0,67	0,79	0,82	0,69	0,80	0,68
Custodia, PE	0,46	0,78	1,33	0,90	1,35	0,88
Delmiro Gouveia, AL	-0,13	0,61	0,28	0,65	0,24	0,64
Exú, PE	-0,35	0,47	-1,08	0,29	-1,10	0,29
Garanhuns, PE	-0,37	0,46	-0,13	0,44	-0,11	0,44
Guaraciaba do Norte, CE	-0,36	0,45	-1,11	0,28	-1,10	0,29
Guaramiranga, CE	-0,38	0,44	-0,83	0,24	-0,83	0,23
Ibiapina, CE	-0,42	0,40	-1,08	0,31	-1,05	0,32
Jardim , CE	-0,57	0,29	0,58	0,75	0,66	0,77
Mulungu, CE	-0,58	0,28	0,42	0,69	0,43	0,72
Pacoti, CE	-0,63	0,27	-0,11	0,44	-0,12	0,41
Pedra, PE	-0,68	0,23	-0,27	0,37	-0,25	0,36
Poção, PE	-0,75	0,19	0,91	0,82	0,87	0,82
Princesa Isabel, PB	-0,77	0,15	0,12	0,52	0,12	0,52
Santa Cruz da Baixa Verde, PE	-0,92	0,07	-0,38	0,32	-0,46	0,32
Serraria, PB	-1,00	0,06	-0,32	0,35	-0,46	0,32
Sertania, PE	-1,01	0,05	-1,64	0,05	-1,54	0,07
São Benedito, CE	-0,98	0,04	-1,52	0,06	-1,45	0,08
São Bento do Una, PE	-1,08	0,01	-1,89	0,03	-1,79	0,03
São Caitano, PE	-1,13	0,01	-1,83	0,02	-1,81	0,02

São Vicente Ferrer,PE	-1,32	0,01	-1,70	0,04	-1,73	0,04
Teixeira, PB	-1,25	0,01	-1,67	0,05	-1,66	0,06
Triunfo, PE	-1,28	0,01	-1,79	0,04	-1,64	0,06
Ubajara, CE	-1,43	0,00	-1,48	0,00	-1,58	0,00

Tabela 3.6.11. Índice de agregação filogenética (MNTD) (z) na escala de espécie e município, para os brejos de altitude. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

município	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
São Bento do Una, PE	-	-	-	-	-	-
Jardim, CE	2,78	1,00	0,99	0,96	0,98	0,96
Teixeira, PB	1,77	0,97	1,13	0,87	1,09	0,86
Poção, PE	0,63	0,83	0,64	0,80	0,61	0,78
Campos Sales, CE	0,68	0,83	0,47	0,73	0,46	0,72
Princesa Isabel, PB	0,64	0,79	0,49	0,73	0,45	0,72
Mulungu, CE	0,28	0,52	0,61	0,68	0,61	0,68
Exú, PE	0,21	0,49	0,84	0,79	0,89	0,80
Delmiro Gouveia, AL	0,05	0,45	0,25	0,44	0,19	0,44
São Caitano, PE	0,08	0,44	0,07	0,49	0,05	0,49
Triunfo, PE	0,02	0,43	0,62	0,67	0,58	0,66
Buíque, PE	-0,02	0,41	0,43	0,62	0,43	0,63
Sertania, PE	-0,11	0,36	0,12	0,43	0,14	0,44
Ubajara, CE	-0,11	0,35	0,17	0,45	0,06	0,40
São Benedito, CE	-0,10	0,33	0,15	0,49	0,16	0,51
Garanhuns, PE	-0,40	0,24	-0,51	0,28	-0,51	0,28
Caruaru, PE	-0,43	0,22	-0,48	0,27	-0,51	0,28
Araruna, PB	-0,53	0,22	-0,12	0,40	-0,17	0,37
Santa Cruz da Baixa Verde, PE	-0,58	0,20	-0,24	0,38	-0,36	0,32
Guaramiranga, CE	-0,54	0,19	-0,40	0,22	-0,42	0,23
Areia, PB	-0,57	0,19	-0,30	0,30	-0,30	0,31
Bom Conselho, PE	-0,96	0,13	-0,83	0,15	-1,05	0,14
Aratuba, CE	-1,11	0,09	-0,67	0,24	-0,73	0,21
Brejo da Madre de Deus, PE	-1,07	0,09	-1,00	0,17	-0,85	0,17
Pacoti, CE	-1,36	0,09	-1,65	0,08	-1,45	0,10
Pedra, PE	-3,46	0,02	-1,04	0,32	-1,14	0,29
Arcoverde, PE	-3,59	0,02	-1,05	0,31	-1,07	0,29
Custodia, PE	-3,72	0,01	-1,00	0,32	-1,07	0,29

Guaraciaba do Norte, CE	-4,44	0,01	-2,25	0,04	-2,07	0,04
Ibiapina, CE	-4,35	0,00	-2,33	0,02	-2,15	0,03
São Vicente Ferrer,PE	-5,05	0,00	-2,29	0,05	-2,17	0,06
Serraria,PB	-4,57	0,00	-1,53	0,00	-1,45	0,01

Tabela 3.6.12. Índice de agregação filogenética (MPD) (z) na escala de gênero e município, para os brejos de altitude. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

município	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
Ibiapina, CE	6,90	1,00	1,04	0,90	1,00	0,89
Campos Sales, CE	2,36	0,98	0,31	0,78	0,32	0,78
São Caitano, PE	3,75	0,98	0,15	0,52	0,12	0,51
Princesa Isabel, PB	2,11	0,98	0,29	0,74	0,32	0,77
Teixeira, PB	2,26	0,97	1,08	0,85	1,05	0,83
Araruna, PB	1,59	0,95	0,62	0,63	0,65	0,65
Aratuba, CE	1,49	0,91	0,91	0,72	0,90	0,71
Sertania, PE	0,81	0,85	1,38	0,90	1,39	0,90
Poção, PE	0,73	0,82	0,44	0,67	0,43	0,66
Ubajara, CE	0,35	0,75	0,35	0,67	0,34	0,68
Arcoverde, PE	-0,03	0,63	-0,88	0,37	-1,02	0,31
Custodia, PE	-0,11	0,60	-0,93	0,35	-1,02	0,31
Pacoti, CE	-0,11	0,59	-1,01	0,33	-0,94	0,36
Jardim, CE	-0,17	0,58	0,10	0,55	0,13	0,57
Guaraciaba do Norte, CE	-0,38	0,40	-0,02	0,47	-0,01	0,47
São Benedito, CE	-0,53	0,29	0,65	0,77	0,54	0,73
Buíque, PE	-0,53	0,27	0,76	0,80	0,75	0,78
Triunfo, PE	-0,64	0,23	1,25	0,90	1,24	0,92
Pedra, PE	-0,68	0,20	0,57	0,73	0,51	0,68
Delmiro Gouveia, AL	-0,68	0,20	0,57	0,71	0,55	0,70
Bom Conselho, PE	-0,72	0,16	-0,25	0,35	-0,21	0,38
Santa Cruz da Baixa Verde, PE	-0,93	0,08	-1,26	0,13	-1,24	0,14
Caruaru, PE	-0,97	0,05	0,32	0,60	0,38	0,62
Exú, PE	-0,97	0,05	-0,21	0,40	-0,10	0,43
São Bento do Una, PE	-1,10	0,02	-1,26	0,11	-1,26	0,10
Areia, PB	-1,12	0,02	-1,74	0,03	-1,70	0,04
Brejo da Madre de Deus, PE	-1,15	0,02	-1,79	0,02	-1,67	0,03
Garanhuns, PE	-1,13	0,01	-1,59	0,08	-1,58	0,07

Guaramiranga, CE	-1,16	0,01	-1,54	0,08	-1,57	0,06
Mulungu, CE	-1,25	0,01	-1,94	0,02	-2,13	0,02
São Vicente Ferrer,PE	-1,30	0,00	-1,56	0,06	-1,53	0,05
Serraria,PB	-1,45	0,00	-1,36	0,01	-1,31	0,01

Tabela 3.6.13. Índice de agregação filogenética (MPD) (z) na escala de espécie e município, para os brejos de altitude. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

município	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
Ibiapina, CE	3,31	0,99	1,04	0,90	0,96	0,89
Poção, PE	1,07	0,95	1,12	0,97	1,11	0,97
Campos Sales, CE	0,95	0,91	0,61	0,80	0,54	0,77
Princesa Isabel, PB	0,93	0,90	0,53	0,76	0,53	0,77
Teixeira, PB	0,90	0,90	0,75	0,76	0,70	0,73
Delmiro Gouveia, AL	0,21	0,55	0,88	0,80	0,85	0,78
São Caitano, PE	0,15	0,50	0,14	0,51	0,13	0,51
Ubajara, CE	0,09	0,45	0,37	0,56	0,32	0,54
Sertania, PE	0,04	0,43	0,35	0,54	0,25	0,51
Jardim, CE	0,05	0,43	0,39	0,62	0,33	0,62
Triunfo, PE	0,01	0,43	0,60	0,68	0,54	0,65
Caruaru, PE	-0,05	0,35	0,70	0,70	0,66	0,70
Exú, PE	-0,11	0,34	0,44	0,64	0,37	0,63
Areia, PB	-0,11	0,33	0,27	0,49	0,23	0,49
Araruna, PB	-0,26	0,29	0,01	0,45	0,01	0,45
Pedra, PE	-0,28	0,29	0,15	0,48	0,13	0,48
Buíque, PE	-0,41	0,28	-0,01	0,42	-0,04	0,41
Santa Cruz da Baixa Verde, PE	-0,38	0,27	0,02	0,48	-0,05	0,46
Brejo da Madre de Deus, PE	-0,46	0,25	-0,10	0,37	-0,13	0,34
Mulungu, CE	-0,47	0,24	-0,07	0,37	-0,09	0,36
Guaraciaba do Norte, CE	-0,49	0,21	-0,05	0,36	-0,04	0,34
São Benedito, CE	-0,63	0,20	-0,31	0,34	-0,37	0,31
Aratuba, CE	-1,03	0,11	-0,44	0,29	-0,50	0,27
Bom Conselho, PE	-1,47	0,07	-1,43	0,07	-1,53	0,07
Custodia, PE	-3,71	0,01	-0,93	0,35	-0,99	0,32
Pacoti, CE	-3,92	0,01	-0,97	0,35	-0,98	0,35
São Vicente Ferrer, PE	-4,87	0,01	-1,91	0,08	-1,97	0,06
Arcoverde, PE	-4,25	0,01	-0,98	0,32	-0,99	0,32

Garanhuns, PE	-4,41	0,01	-1,78	0,09	-1,91	0,08
São Bento do Una, PE	-4,80	0,00	-1,24	0,10	-1,30	0,09
Guaramiranga, CE	-4,27	0,00	-2,01	0,06	-1,91	0,06
Serraria,PB	-5,07	0,00	-1,36	0,01	-1,41	0,01

Tabela 3.6.14. Índice de agregação filogenética (MNTD) (z) na escala de gênero e célula de 1°, para os brejos de altitude. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

célula	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
45	16,40	1,00	1,66	0,95	1,74	0,96
37	7,50	1,00	0,78	0,79	0,80	0,80
33	14,02	1,00	0,09	0,67	0,11	0,67
5	0,47	0,78	0,98	0,84	0,96	0,82
47	-0,54	0,31	-0,82	0,23	-0,83	0,22
44	-0,50	0,30	-0,90	0,20	-0,87	0,21
3	-0,55	0,30	-0,35	0,33	-0,36	0,33
34	-0,75	0,21	-0,89	0,21	-0,98	0,18
38	-0,80	0,18	-0,91	0,22	-0,93	0,21
46	-0,92	0,15	-1,10	0,16	-1,19	0,13
43	-0,87	0,15	-1,48	0,10	-1,51	0,10
48	-1,36	0,03	-1,75	0,04	-1,74	0,06
57	-1,54	0,02	-1,75	0,04	-1,80	0,05

Tabela 3.6.15. Índice de agregação filogenética (MNTD) (z) na escala de espécie e célula de 1°, para os brejos de altitude. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

célula	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
45	1,22	0,92	0,41	0,57	0,48	0,62
57	0,62	0,73	0,33	0,57	0,29	0,55
33	1,99	1,00	0,47	0,69	0,50	0,70
5	0,34	0,57	0,71	0,73	0,76	0,74
47	-0,81	0,20	-0,76	0,19	-0,68	0,20
44	0,04	0,45	0,08	0,43	0,09	0,45
3	0,25	0,52	0,75	0,74	0,73	0,75
34	-0,94	0,15	-0,69	0,21	-0,72	0,20
38	-0,03	0,42	0,19	0,53	0,17	0,51
46	-0,28	0,35	-0,24	0,36	-0,24	0,35
43	-9,43	0,00	-2,01	0,09	-2,15	0,07
48	-1,38	0,09	-1,58	0,07	-1,57	0,07
57	-0,63	0,23	-0,51	0,27	-0,50	0,27

Tabela 3.6.16. Índice de agregação filogenética (MPD) (z) na escala de gênero e célula de 1°, para os brejos de altitude. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

célula	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
45	15,04	1,00	0,59	0,61	0,61	0,65
37	8,61	1,00	0,98	0,85	1,05	0,85
33	15,77	1,00	0,22	0,73	0,22	0,71
5	-0,20	0,49	1,11	0,85	1,08	0,83
47	-0,36	0,40	-0,28	0,43	-0,35	0,38
44	-0,10	0,51	-0,34	0,42	-0,37	0,39
3	-0,58	0,29	0,45	0,63	0,45	0,63
34	-0,97	0,14	-0,67	0,28	-0,65	0,29
43	-0,47	0,34	-0,38	0,40	-0,39	0,39
46	-0,09	0,53	-0,21	0,44	-0,23	0,45
43	-0,48	0,34	-1,36	0,12	-1,37	0,13
48	-1,68	0,01	-1,23	0,13	-1,37	0,10
57	-2,09	0,00	-1,68	0,05	-1,67	0,05

Tabela 3.6.17. Índice de agregação filogenética (MPD) (z) na escala de espécie e célula de 1°, para os brejos de altitude. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

célula	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
45	4,02	1,00	1,11	0,94	1,05	0,94
37	0,58	0,70	0,52	0,64	0,47	0,61
33	2,01	1,00	0,54	0,73	0,56	0,76
5	0,70	0,73	1,68	0,99	1,60	0,98
47	-0,29	0,32	0,28	0,54	0,29	0,57
44	0,03	0,42	0,46	0,60	0,46	0,61
3	0,22	0,52	1,15	0,88	1,14	0,88
34	-1,89	0,05	-0,87	0,18	-0,88	0,18
38	0,50	0,68	0,98	0,84	0,95	0,83
46	-0,01	0,43	0,55	0,66	0,57	0,68
43	-9,86	0,00	-1,77	0,12	-1,79	0,12
48	-1,13	0,12	-0,38	0,29	-0,35	0,33
57	-1,45	0,09	-0,70	0,21	-0,62	0,25

Tabela 3.6.18. Índice de agregação filogenética (MNTD) (z) na escala de gênero e município, para as ecorregiões. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

ecorregião	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
Complexo da Chapada Diamantina	0,06	0,55	-0,06	0,41	-0,05	0,42
Complexo Ibiapaba - Araripe	-1,17	0,12	-1,62	0,08	-1,60	0,08
Depressão Sertaneja Meridional	-0,33	0,43	-0,58	0,30	-0,50	0,32
Depressão Sertaneja Setentrional	-0,22	0,46	0,11	0,44	0,18	0,47
Dunas do São Francisco	3,40	1,00	-1,26	0,23	-1,16	0,26
Planalto da Borborema	-0,31	0,43	-0,47	0,33	-0,50	0,31
Raso da Catarina	1,18	0,86	-0,45	0,36	-0,41	0,38

Tabela 3.6.19. Índice de agregação filogenética (MNTD) (z) na escala de espécie e município, para as ecorregiões. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

ecorregião	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
Complexo da Chapada Diamantina	0,16	0,52	0,10	0,49	0,07	0,48
Complexo Ibiapaba - Araripe	0,19	0,52	0,20	0,56	0,10	0,52
Depressão Sertaneja Meridional	0,62	0,71	0,59	0,70	0,52	0,68
Depressão Sertaneja Setentrional	0,31	0,58	0,42	0,61	0,39	0,61
Dunas do São Francisco	-10,91	0,00	-1,17	0,26	-1,21	0,24
Planalto da Borborema	-1,82	0,05	-2,36	0,02	-2,43	0,03
Raso da Catarina	0,17	0,53	0,00	0,37	0,04	0,40

Tabela 3.6.20. Índice de agregação filogenética (MPD) (z) na escala de gênero e município, para as ecorregiões. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

ecorregião	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
Complexo da Chapada Diamantina	0,10	0,49	0,83	0,78	0,73	0,75
Complexo Ibiapaba - Araripe	0,39	0,60	0,79	0,78	0,77	0,76
Depressão Sertaneja Meridional	-0,23	0,36	0,39	0,61	0,35	0,60
Depressão Sertaneja Setentrional	0,40	0,61	1,24	0,91	1,16	0,89
Dunas do São Francisco	-11,24	0,00	-1,85	0,10	-1,79	0,11
Planalto da Borborema	-1,05	0,14	-0,47	0,29	-0,54	0,26
Raso da Catarina	0,63	0,71	0,44	0,59	0,44	0,58

Tabela 3.6.21. Índice de agregação filogenética (MPD) (z) na escala de espécie e município, para as ecorregiões. Em negrito, as comunidades com agregação filogenética ($p < 0,05$) ou dispersão filogenética ($p \geq 0,95$) estatisticamente significantes.

ecorregião	z (frequency)	p (frequency)	z (phylo)	p (phylo)	z (taxa)	p (taxa)
Complexo da Chapada Diamantina	-0,58	0,33	0,19	0,55	0,16	0,54
Complexo Ibiapaba - Araripe	-0,45	0,36	-0,20	0,44	-0,20	0,43
Depressão Sertaneja Meridional	-0,86	0,21	-0,38	0,37	-0,44	0,36
Depressão Sertaneja Setentrional	-0,60	0,29	0,82	0,76	0,81	0,77
Dunas do São Francisco	1,34	0,91	-1,28	0,12	-1,35	0,10
Planalto da Borborema	-0,66	0,28	-0,16	0,46	-0,22	0,43
Raso da Catarina	2,74	0,99	-0,02	0,55	0,00	0,57

Tabela 3.6.22. Filobetadiversidade (índice Phylosor) entre ecorregiões, no nível taxonômico de gênero.

	Complexo da Chapada Diamantina	Complexo Ibiapaba - Araripe	Depressão Sertaneja Meridional	Depressão Sertaneja Setentrional	Dunas do São Francisco	Planalto da Borborema	Raso da Catarina
Complexo da Chapada Diamantina	0,00	0,83	0,87	0,88	0,36	0,95	0,81
Complexo Ibiapaba - Araripe	0,83	0,00	0,85	0,90	0,32	0,86	0,81
Depressão Sertaneja Meridional	0,87	0,85	0,00	0,84	0,38	0,82	0,85
Depressão Sertaneja Setentrional	0,88	0,90	0,84	0,00	0,27	0,91	0,72
Dunas do São Francisco	0,36	0,32	0,38	0,27	0,00	0,31	0,48
Planalto da Borborema	0,95	0,86	0,82	0,91	0,31	0,00	0,80
Raso da Catarina	0,81	0,81	0,85	0,72	0,48	0,80	0,00

Tabela 3.6.23. Filobetadiversidade (índice Phylosor) entre ecorregiões, no nível taxonômico de espécie.

	Complexo da Chapada Diamantina	Complexo Ibiapaba - Araripe	Depressão Sertaneja Meridional	Depressão Sertaneja Setentrional	Dunas do São Francisco	Planalto da Borborema	Raso da Catarina
Complexo da Chapada Diamantina	0,00	0,77	0,80	0,81	0,33	0,90	0,75
Complexo Ibiapaba - Araripe	0,77	0,00	0,82	0,87	0,28	0,84	0,79
Depressão Sertaneja Meridional	0,80	0,82	0,00	0,80	0,36	0,78	0,82
Depressão Sertaneja Setentrional	0,81	0,87	0,80	0,00	0,23	0,87	0,68
Dunas do São Francisco	0,33	0,28	0,36	0,23	0,00	0,27	0,44
Planalto da Borborema	0,90	0,84	0,78	0,87	0,27	0,00	0,77
Raso da Catarina	0,75	0,79	0,82	0,68	0,44	0,77	0,00

Tabela 3.6.24. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala gênero e município: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos

3.6.24.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6	fullModel-7
Model deviance	1087,52	1087,52	1087,52	1087,52	1088,19	1089,84	1091,54	1091,54
Percent deviance explained	1,14	1,14	1,14	1,14	1,08	0,93	0,78	0,78
Model p-value	0,71	0,63	0,64	0,48	0,42	0,34	0,19	0,17
Fitted permutations	500	500	500	500	500	495	463	416

Tabela 3.6.25. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala gênero e município: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos

3.6.25.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
isotermalidade (bio03)	0,00	0,00	-	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	5,33	5,33	5,33	5,33	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,00	0,00	0,00	-	-	-	-
precipitação anual (bio12)	8,34	8,34	8,34	8,34	15,61	16,56	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,00	-	-	-	-	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	12,43	12,43	12,43	12,43	13,84	-	-
altitude (m)	74,07	74,07	74,07	74,07	76,51	88,77	-

Tabela 3.6.26. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala gênero e município: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos

3.6.26.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,70	0,67	0,62	0,46	0,40	0,33	0,19
isotermalidade (bio03)	0,98	0,99	-	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,61	0,65	0,61	0,64	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,82	0,82	0,84	-	-	-	-
precipitação anual (bio12)	0,59	0,60	0,60	0,55	0,49	0,52	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,99	-	-	-	-	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,51	0,50	0,51	0,48	0,52	-	-
altitude (m)	0,11	0,11	0,11	0,10	0,12	0,14	-

Tabela 3.6.27. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala gênero e célula de 1°: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos

3.6.27.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6	fullModel-7
Model deviance	155,66	155,66	155,66	155,71	155,78	155,91	156,03	156,39
Percent deviance explained	1,37	1,37	1,37	1,34	1,30	1,22	1,14	0,91
Model p-value	0,97	0,90	0,94	0,78	0,72	0,70	0,54	0,51
Fitted permutations	500	500	500	499	491	494	457	423

Tabela 3.6.28. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala gênero e célula de 1°: significância das variáveis dos modelos

3.6.28.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,00	0,00	-	-	-	-	-
isotermalidade (bio03)	18,01	18,01	18,01	23,88	26,86	37,05	48,46
sazonalidade da temperatura (bio04)	24,76	24,76	24,76	23,27	22,05	22,28	20,16
amplitude anual da temperatura (bio07)	2,02	2,02	2,02	-	-	-	-
precipitação anual (bio12)	0,00	-	-	-	-	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	6,04	6,04	6,04	7,07	6,40	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	4,30	4,30	4,30	5,11	4,96	6,27	-
altitude (m)	4,17	4,17	4,17	3,39	-	-	-

Tabela 3.6.29. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala gênero e célula de 1°: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos

3.6.29.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,95	0,9	-	-	-	-	-
isotermalidade (bio03)	0,65	0,68	0,68	0,62	0,66	0,56	0,55
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,62	0,61	0,61	0,58	0,63	0,62	0,61
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,78	0,79	0,79	-	-	-	-
precipitação anual (bio12)	0,99	-	-	-	-	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,74	0,73	0,74	0,73	0,74	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,78	0,73	0,77	0,76	0,74	0,74	-
altitude (m)	0,75	0,75	0,75	0,78	-	-	-

Tabela 3.6.30. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala espécie e município: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos

3.6.30.	fullModel		fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
Model deviance	1087,52	1087,52	1087,52	1087,52	1088,19	1089,84	1091,54	1091,54
Percent deviance explained	1,14	1,14	1,14	1,14	1,08	0,93	0,78	0,78
Model p-value	0,70	0,67	0,63	0,45	0,39	0,35	0,19	0,17
Fitted permutations	500	500	500	499	499	493	461	423

Tabela 3.6.31. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala espécie e município: significância das variáveis dos modelos

3.6.31.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
isotermalidade (bio03)	0,00	-	-	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	5,33	5,33	5,33	5,33	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,00	0,00	0,00	-	-	-	-
precipitação anual (bio12)	8,34	8,34	8,34	8,34	15,61	16,56	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,00	0,00	-	-	-	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	12,43	12,43	12,43	12,43	13,84	-	-
altitude (m)	74,07	74,07	74,07	74,07	76,51	88,77	-

Tabela 3.6.32. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala espécie e município: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos

3.6.32.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,70	0,66	0,58	0,43	0,41	0,33	0,19
isotermalidade (bio03)	0,99	-	-	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,62	0,64	0,60	0,63	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,81	0,79	0,77	-	-	-	-
precipitação anual (bio12)	0,55	0,54	0,52	0,56	0,47	0,55	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,99	0,98	-	-	-	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,51	0,51	0,52	0,49	0,49	-	-
altitude (m)	0,12	0,12	0,11	0,13	0,11	0,14	-

Tabela 3.6.33. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala espécie e célula de 1°: desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos

3.6.33.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
Model deviance	149,22	149,22	149,24	149,30	149,50	150,26	150,26
Percent deviance explained	2,06	2,06	2,04	2,01	1,88	1,38	1,38
Model p-value	0,85	0,77	0,60	0,49	0,39	0,38	0,33
Fitted permutations	500	500	496	497	490	471	426

Tabela 3.6.34. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala espécie e célula de 1°: significância das variáveis dos modelos

3.6.34.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5
distância geográfica	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
isotermalidade (bio03)	22,99	22,99	31,58	36,81	67,74	0,00
sazonalidade da temperatura (bio04)	6,94	6,94	6,30	6,50	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,74	0,74	-	-	-	-
precipitação anual (bio12)	0,00	-	-	-	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	21,14	21,14	22,90	25,87	26,58	-
altitude (m)	1,94	1,94	1,89	-	-	-

Tabela 3.6.35. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala espécie e célula de 1°: valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos

3.6.35.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5
distância geográfica	0,86	0,76	0,60	0,52	0,42	0,36
isotermalidade (bio03)	0,54	0,53	0,47	0,46	0,29	0,00
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,72	0,67	0,74	0,69	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,78	0,80	-	-	-	-
precipitação anual (bio12)	0,97	-	-	-	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,54	0,52	0,51	0,52	0,52	-
altitude (m)	0,77	0,75	0,78	-	-	-

Tabela 3.6.36. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala gênero e município (somente brejos de altitude): desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos

3.6.36.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6	fullModel-7
Model deviance	109,06	109,06	109,06	109,10	109,42	109,74	110,85	110,86
Percent deviance explained	2,91	2,91	2,91	2,87	2,59	2,30	1,32	1,30
Model p-value	0,69	0,60	0,57	0,44	0,38	0,22	0,24	0,20
Fitted permutations	500	500	500	500	500	496	474	419

Tabela 3.6.37. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala gênero e município (somente brejos de altitude): significância das variáveis dos modelos

3.6.37.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	1,07
isotermalidade (bio03)	0,03	0,03	-	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,35	0,36	1,14	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	3,09	3,19	3,16	9,99	-	-	-
precipitação anual (bio12)	11,79	11,70	11,67	11,80	10,92	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	17,59	21,60	33,20	35,08	37,73	39,16	75,92
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,10	-	-	-	-	-	-
altitude (m)	35,54	35,47	37,17	39,91	41,76	42,89	-

Tabela 3.6.38. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala gênero e município (somente brejos de altitude):

3.6.38.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,71	0,58	0,54	0,46	0,33	0,23	0,26
isotermalidade (bio03)	0,81	0,85	-	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,81	0,81	0,79	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,69	0,67	0,71	0,62	-	-	-
precipitação anual (bio12)	0,51	0,53	0,52	0,54	0,54	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,39	0,31	0,22	0,22	0,22	0,25	0,23
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,84	-	-	-	-	-	-
altitude (m)	0,32	0,31	0,29	0,28	0,33	0,32	-

Tabela 3.6.39. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala gênero e célula de 1° (somente brejos de altitude): desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos

3.6.13.a	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6	fullModel-7
Model deviance	11,38	11,38	11,38	11,38	11,38	11,47	11,96	11,96
Percent deviance explained	10,96	10,96	10,96	10,96	10,96	10,27	6,44	6,44
Model p-value	0,85	0,85	0,78	0,72	0,43	0,26	0,33	0,25
Fitted permutations	500	500	500	500	500	498	476	468

Tabela 3.6.40. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala gênero e célula de 1° (somente brejos de altitude): significância das variáveis dos modelos

3.6.40.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
isotermalidade (bio03)	0,00	-	-	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	5,10	47,64	47,64	47,64	47,64	73,27	0,00
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,00	0,00	0,00	0,00	-	-	-
precipitação anual (bio12)	0,00	0,00	0,00	-	-	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	6,09	6,09	6,30	6,30	6,30	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,00	0,00	-	-	-	-	-
altitude (m)	26,03	27,46	27,46	27,46	27,46	37,31	-

Tabela 3.6.41. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala gênero e célula de 1° (somente brejos de altitude): valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos

3.6.41.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,84	0,87	0,80	0,72	0,39	0,28	0,37
isotermalidade (bio03)	1,00	-	-	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,84	0,30	0,31	0,31	0,33	0,13	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,94	0,94	0,93	0,93	-	-	-
precipitação anual (bio12)	1,00	0,99	0,99	-	-	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,76	0,82	0,74	0,76	0,74	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,98	1,00	-	-	-	-	-
altitude (m)	0,51	0,47	0,45	0,52	0,48	0,41	-

Tabela 3.6.42. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala espécie e município (somente brejos de altitude): desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos

3.6.42.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6	fullModel-7
Model deviance	100,70	100,70	100,70	100,70	100,71	101,20	101,98	101,98
Percent deviance explained	3,45	3,45	3,45	3,45	3,44	2,97	2,22	2,22
Model p-value	0,64	0,53	0,52	0,40	0,26	0,26	0,21	0,15
Fitted permutations	500	500	500	500	498	498	470	412

Tabela 3.6.43. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala espécie e município (somente brejos de altitude): significância das variáveis dos modelos

3.6.43.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
isotermalidade (bio03)	0,18	0,18	0,18	0,18	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,00	0,00	-	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	69,66	69,66	75,50	75,50	75,46	78,20	-
precipitação anual (bio12)	13,82	13,82	13,82	13,82	13,82	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,00	0,00	0,00	-	-	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,00	-	-	-	-	-	-
altitude (m)	25,75	25,75	25,75	25,75	25,61	25,04	-

Tabela 3.6.44. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala espécie e município (somente brejos de altitude): valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos

3.6.44.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,67	0,54	0,48	0,43	0,30	0,23	0,22
isotermalidade (bio03)	0,83	0,81	0,83	0,80	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	1,00	0,99	-	-	-	-	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,11	0,13	0,11	0,10	0,11	0,13	-
precipitação anual (bio12)	0,49	0,48	0,46	0,46	0,44	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,99	0,99	0,99	-	-	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	1,00	-	-	-	-	-	-
altitude (m)	0,35	0,39	0,36	0,35	0,32	0,37	-

Tabela 3.6.45. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala município e célula de 1° (somente brejos de altitude): desvio do modelo, percentual de explicação, significância do modelo (p) e número de permutações ajustadas aos modelos

3.6.45.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6	fullModel-7
Model deviance	11,38	11,38	11,38	11,38	11,38	11,47	11,96	11,96
Percent deviance explained	10,96	10,96	10,96	10,96	10,96	10,27	6,44	6,44
Model p-value	0,88	0,89	0,79	0,74	0,39	0,32	0,32	0,19
Fitted permutations	500	500	500	500	500	497	483	470

Tabela 3.6.46. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala município e célula de 1° (somente brejos de altitude): significância das variáveis dos modelos

3.6.46.	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
isotermalidade (bio03)	0,00	-	-	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	5,10	47,64	47,64	47,64	47,64	73,27	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,00	0,00	0,00	0,00	-	-	-
precipitação anual (bio12)	0,00	0,00	0,00	-	-	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	6,09	6,09	6,30	6,30	6,30	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,00	0,00	-	-	-	-	-
altitude (m)	26,03	27,46	27,46	27,46	27,46	37,31	-

Tabela 3.6.47. Modelos de dissimilaridade generalizados do índice Phylosor, na escala município e célula de 1° (somente brejos de altitude): valores dos coeficientes de cada variável ajustada aos modelos

3.6.47	fullModel	fullModel-1	fullModel-2	fullModel-3	fullModel-4	fullModel-5	fullModel-6
distância geográfica	0,87	0,87	0,81	0,71	0,40	0,29	0,35
isotermalidade (bio03)	1,00	-	-	-	-	-	-
sazonalidade da temperatura (bio04)	0,85	0,28	0,32	0,31	0,32	0,14	-
amplitude anual da temperatura (bio07)	0,95	0,94	0,94	0,93	-	-	-
precipitação anual (bio12)	0,99	0,99	0,98	-	-	-	-
sazonalidade da precipitação (bio15)	0,76	0,79	0,78	0,79	0,74	-	-
sazonalidade do índice de umidade (bio31)	0,99	1,00	-	-	-	-	-
altitude (m)	0,54	0,47	0,54	0,52	0,52	0,41	-

Tabela 3.6.48. Variáveis ambientais para os municípios e suas respectivas coordenadas geográficas. Acrônimos das variáveis ambientais apresentadas nas Figuras 3.6.1.a.- 3.6.1.h.: bio03- Isotermalidade, bio04- sazonalidade da temperatura, bio07- amplitude annual da temperatura, bio12- precipitação annual, bio15- sazonalidade da precipitação, bio31- sazonalidade do índice de umidade, altitude (m).

município	longitude(°)	latitude (°)	bio03	bio04	bio07	bio012	bio15	bio31	altitude (m)
Barra, BA	-42,83	-10,79	0,76	0,00	18,47	649,00	0,88	0,62	404,00
Xique Xique, BA	-42,73	-10,82	0,76	0,00	18,47	649,00	0,88	0,62	404,00
Santo Inácio, BA	-42,72	-11,11	0,76	0,00	18,18	661,00	0,88	0,61	550,00
São Raimundo Nonato, PI	-42,69	-9,02	0,79	0,00	18,09	715,00	0,84	0,63	347,00
Coronel José Dias, PI	-42,47	-8,82	0,79	0,00	17,88	697,00	0,83	0,62	404,00
Jaíba, MG	-43,67	-15,34	0,70	0,00	17,35	859,00	0,91	0,67	471,00
Juazeiro, BA	-40,50	-9,41	0,76	0,00	17,20	424,00	0,92	0,56	369,00
Barro Alto, BA	-41,91	-11,76	0,74	0,00	16,75	601,00	0,85	0,56	703,00
Curaçá, BA	-39,91	-8,99	0,75	0,01	16,50	464,00	0,86	0,50	361,00
Seabra, BA	-41,77	-12,42	0,73	0,00	16,45	732,00	0,74	0,49	811,00
Rio de Contas, BA	-41,82	-13,59	0,72	0,00	16,43	744,00	0,72	0,48	993,00
Jussiapé, BA	-41,59	-13,51	0,72	0,00	16,22	719,00	0,69	0,44	538,00
Palmeiras, BA	-41,58	-12,51	0,73	0,00	16,05	763,00	0,64	0,42	735,00
São Gabriel, BA	-41,87	-11,23	0,76	0,00	16,04	594,00	0,88	0,59	689,00
Iraquara, BA	-41,62	-12,24	0,74	0,00	15,97	790,00	0,63	0,42	702,00
Mucugê, BA	-41,37	-13,00	0,73	0,00	15,93	902,00	0,54	0,36	1006,00
Paulistana, PI	-41,15	-8,14	0,67	0,00	15,76	537,00	0,95	0,70	362,00
Andaraí, BA	-41,32	-12,80	0,75	0,00	15,41	992,00	0,58	0,39	382,00
Lençóis, BA	-41,39	-12,56	0,74	0,00	15,41	971,00	0,53	0,35	449,00
Tremedal, BA	-41,43	-15,04	0,70	0,00	15,37	771,00	0,87	0,55	586,00
Nova Redenção, BA	-41,07	-12,82	0,74	0,00	15,30	829,00	0,56	0,35	403,00
Gloria, BA	-38,26	-9,34	0,69	0,01	15,26	532,00	0,46	0,35	258,00
Paulo Afonso, BA	-38,22	-9,40	0,69	0,01	15,26	532,00	0,46	0,35	250,00
Parnamirim, PE	-39,58	-8,09	0,71	0,00	15,17	589,00	0,88	0,62	388,00

Petrolândia, PE	-38,22	-8,98	0,68	0,01	15,09	448,00	0,71	0,36	322,00
Bodocó, PE	-39,94	-7,78	0,73	0,00	15,07	702,00	0,83	0,61	443,00
Valença do Piauí, PI	-41,60	-6,40	0,74	0,00	15,01	947,00	0,91	0,69	472,00
Caem, BA	-40,30	-11,15	0,70	0,01	14,97	822,00	0,38	0,26	451,00
Jati, CE	-39,01	-7,69	0,70	0,00	14,96	694,00	0,98	0,67	443,00
Senhor do Bonfim, BA	-40,15	-10,49	0,72	0,00	14,79	691,00	0,39	0,27	463,00
Caetité, BA	-42,49	-14,07	0,73	0,00	14,78	839,00	0,85	0,56	846,00
Itaetê, BA	-40,96	-12,98	0,75	0,00	14,74	759,00	0,56	0,33	309,00
Barbalha, CE	-39,30	-7,31	0,73	0,00	14,63	1050,00	0,94	0,67	399,00
Jacobina, BA	-40,51	-11,19	0,71	0,00	14,57	740,00	0,44	0,26	494,00
Jardim, CE	-39,28	-7,59	0,71	0,00	14,57	877,00	0,86	0,59	688,00
Betânia, PE	-38,04	-8,27	0,67	0,01	14,56	591,00	0,83	0,54	448,00
Delmiro Gouveia, AL	-38,00	-9,38	0,67	0,01	14,49	545,00	0,45	0,39	241,00
Serra Talhada, PE	-38,30	-7,99	0,69	0,01	14,49	749,00	0,84	0,55	433,00
Exú, PE	-39,72	-7,52	0,73	0,00	14,47	797,00	0,79	0,58	518,00
Miguel Calmon, BA	-40,60	-11,43	0,71	0,01	14,47	721,00	0,39	0,24	546,00
Sobral, CE	-40,35	-3,69	0,80	0,00	14,47	906,00	1,07	0,81	68,00
Inajá, PE	-37,82	-8,90	0,66	0,01	14,46	533,00	0,53	0,35	358,00
Vitória da Conquista, BA	-40,72	-14,79	0,68	0,00	14,45	671,00	0,64	0,39	925,00
Milagres, CE	-38,94	-7,31	0,72	0,00	14,45	934,00	0,96	0,67	340,00
Crateus, CE	-40,67	-5,18	0,76	0,00	14,37	820,00	1,10	0,80	287,00
Campos Sales, CE	-40,38	-7,07	0,74	0,00	14,37	610,00	0,98	0,72	562,00
Missão Velha, CE	-39,15	-7,24	0,73	0,00	14,35	980,00	0,97	0,67	351,00
Crato, CE	-39,41	-7,23	0,73	0,00	14,34	1076,00	0,88	0,62	438,00
Ibiapina, CE	-40,89	-3,94	0,80	0,00	14,20	1349,00	0,99	0,68	906,00
Ubajara, CE	-40,91	-3,85	0,80	0,00	14,20	1349,00	0,99	0,68	854,00
São Benedito, CE	-40,86	-4,04	0,79	0,00	14,19	1298,00	0,97	0,66	904,00
Guaraciaba do Norte, CE	-40,75	-4,16	0,80	0,00	14,09	1267,00	1,01	0,73	928,00
Santa Cruz da Baixa Verde, PE	-38,15	-7,82	0,69	0,00	14,09	895,00	0,78	0,51	839,00
Triunfo, PE	-38,11	-7,83	0,69	0,00	14,09	895,00	0,78	0,51	1052,00
Olho D'água do Casado, AL	-37,84	-9,50	0,67	0,01	13,99	525,00	0,45	0,38	230,00
Princesa Isabel, PB	-37,99	-7,73	0,69	0,01	13,97	807,00	0,84	0,54	678,00

Ipu, CE	-40,72	-4,31	0,79	0,00	13,89	1172,00	0,98	0,68	438,00
Custodia, PE	-37,64	-8,09	0,67	0,01	13,86	694,00	0,81	0,52	551,00
Serrinha, BA	-39,01	-11,66	0,70	0,00	13,78	659,00	0,27	0,22	375,00
Piranhas, AL	-37,75	-9,62	0,64	0,01	13,76	541,00	0,47	0,43	89,00
Pesqueira, PE	-36,70	-8,36	0,68	0,01	13,75	671,00	0,61	0,47	673,00
Santana do Ipanema, AL	-37,25	-9,37	0,65	0,01	13,67	695,00	0,58	0,49	245,00
Coremas, PB	-37,95	-7,02	0,73	0,00	13,59	999,00	1,01	0,68	227,00
Sertania, PE	-37,27	-8,07	0,68	0,01	13,57	581,00	0,85	0,53	570,00
Morro do Chapéu, BA	-41,16	-11,55	0,72	0,00	13,56	710,00	0,44	0,26	1016,00
Bom Conselho, PE	-36,68	-9,16	0,68	0,01	13,56	827,00	0,54	0,43	643,00
Buíque, PE	-37,16	-8,62	0,68	0,01	13,53	701,00	0,55	0,44	814,00
São Bento do Una, PE	-36,45	-8,52	0,68	0,01	13,53	671,00	0,54	0,44	619,00
Palmeira dos Índios, AL	-36,63	-9,41	0,69	0,01	13,46	1155,00	0,63	0,46	340,00
Pedra, PE	-36,94	-8,50	0,69	0,01	13,45	738,00	0,59	0,45	581,00
Brejo da Madre de Deus, PE	-36,37	-8,15	0,69	0,01	13,37	529,00	0,73	0,50	644,00
Poções, BA	-40,47	-14,47	0,68	0,00	13,33	599,00	0,66	0,39	812,00
Quixadá, CE	-39,01	-4,96	0,82	0,00	13,29	842,00	0,96	0,70	189,00
Poção, PE	-36,71	-8,19	0,69	0,01	13,25	740,00	0,64	0,46	1006,00
Serraria, PB	-35,64	-6,82	0,74	0,00	13,18	1036,00	0,58	0,43	508,00
Macaparana, PE	-35,45	-7,56	0,72	0,00	13,16	1103,00	0,55	0,41	334,00
São Vicente Ferrer, PE	-35,49	-7,59	0,72	0,00	13,16	1103,00	0,55	0,41	503,00
Pombal, PB	-37,80	-6,77	0,75	0,00	13,09	747,00	1,05	0,73	199,00
Arcoverde, PE	-37,06	-8,42	0,70	0,00	13,04	697,00	0,59	0,44	675,00
Araruna, PB	-35,74	-6,53	0,74	0,00	12,98	725,00	0,67	0,49	550,00
Lamarão, BA	-38,89	-11,79	0,69	0,00	12,98	798,00	0,23	0,27	289,00
Garanhuns, PE	-36,48	-8,90	0,68	0,00	12,97	935,00	0,55	0,42	829,00
Natuba, PB	-35,56	-7,64	0,71	0,00	12,96	946,00	0,56	0,43	392,00
Felipe Guerra, RN	-37,67	-5,55	0,81	0,00	12,85	757,00	1,00	0,74	82,00
Soledade, RN	-37,67	-5,55	0,81	0,00	12,85	757,00	1,00	0,74	82,00
Caruaru, PE	-35,97	-8,29	0,71	0,00	12,75	599,00	0,58	0,47	537,00
Quebrângulo, AL	-36,48	-9,32	0,69	0,00	12,74	1378,00	0,61	0,41	380,00
Mossoró, RN	-37,36	-5,19	0,81	0,00	12,69	775,00	1,01	0,74	22,00

Juarez Távora,PB	-35,59	-7,17	0,73	0,00	12,68	933,00	0,58	0,44	183,00
Cabaceiras,PB	-36,28	-7,49	0,71	0,00	12,65	377,00	0,79	0,52	387,00
Teixeira, PB	-37,25	-7,22	0,72	0,00	12,59	705,00	1,05	0,64	781,00
Areia, PB	-35,70	-6,97	0,72	0,00	12,56	1118,00	0,55	0,39	559,00
Patos,PB	-37,28	-7,02	0,72	0,00	12,48	720,00	1,13	0,72	243,00
Jaguaruana, CE	-37,78	-4,84	0,80	0,00	12,40	838,00	1,06	0,76	14,00
Bezerros, PE	-35,75	-8,24	0,71	0,00	12,26	723,00	0,57	0,44	486,00
Itapipoca, CE	-39,58	-3,50	0,80	0,00	12,18	1066,00	1,06	0,73	99,00
Itapagé, CE	-39,58	-3,69	0,80	0,00	11,98	891,00	1,02	0,71	271,00
Aratuba, CE	-39,05	-4,42	0,77	0,00	11,49	1111,00	0,87	0,58	836,00
General Sampaio, CE	-39,45	-4,05	0,78	0,00	11,49	754,00	1,07	0,74	142,00
Jequié, BA	-40,09	-13,86	0,65	0,00	11,26	807,00	0,32	0,14	223,00
Baturité, CE	-38,88	-4,33	0,76	0,00	10,89	1410,00	0,81	0,49	156,00
Guaramiranga, CE	-38,94	-4,26	0,76	0,00	10,89	1410,00	0,81	0,49	883,00
Mulungu, CE	-38,99	-4,30	0,76	0,00	10,89	1410,00	0,81	0,49	781,00
Pacoti, CE	-38,93	-4,22	0,76	0,00	10,89	1410,00	0,81	0,49	772,00
Maranguape, CE	-38,69	-3,89	0,79	0,00	9,59	1237,00	0,90	0,55	82,00
Caucaia, CE	-38,66	-3,74	0,79	0,00	8,78	1402,00	0,89	0,53	30,00

	bio03	bio04	bio07	bio012	bio15	bio31	altitude (m)
média	0,73	0,00	14,08	828,35	0,75	0,52	490,03
desvio padrão	0,04	0,00	1,77	245,69	0,21	0,15	258,69
máximo	0,82	0,01	18,47	1410,00	1,13	0,81	1052,00
mínimo	0,64	0,00	8,78	377,00	0,23	0,14	14,00

Tabela 3.6.49. Variáveis ambientais para o centróide da célula de 1° e suas respectivas coordenadas geográficas. Acrônimos das variáveis ambientais apresentadas nas Figuras 3.6.1.a.- 3.6.1.h.: bio03- Isotermalidade, bio04- sazonalidade da temperatura, bio07- amplitude annual da temperatura, bio12- precipitação annual, bio15- sazonalidade da precipitação, bio31- sazonalidade do índice de umidade, altitude (m).

célula	longitude (°)	latitude (°)	bio03	bio04	bio07	bio12	bio15	bio31	altitude (m)
3	-40,86	-4,00	0,80	0,0025	14,19	1 298,00	0,99	0,68	904,00
4	-39,86	-4,00	0,80	0,0019	12,08	898,50	1,06	0,73	120,50
5	-38,86	-4,00	0,77	0,0018	10,89	1 406,00	0,84	0,51	464,00
13	-40,86	-5,00	0,76	0,0030	14,37	820,00	1,10	0,80	287,00
15	-38,86	-5,00	0,82	0,0020	13,29	842,00	0,96	0,70	189,00
16	-37,86	-5,00	0,80	0,0021	12,35	828,00	1,07	0,76	18,00
17	-36,86	-5,00	0,81	0,0020	12,29	856,00	1,02	0,72	17,00
22	-41,86	-6,00	0,74	0,0031	15,01	947,00	0,91	0,69	480,00
25	-38,86	-6,00	0,74	0,0034	13,47	831,50	0,96	0,70	189,50
26	-37,86	-6,00	0,81	0,0022	12,85	757,00	1,00	0,74	82,00
33	-40,86	-7,00	0,74	0,0034	14,37	610,00	0,98	0,72	562,00
34	-39,86	-7,00	0,73	0,0036	14,07	818,00	0,95	0,67	562,00
35	-38,86	-7,00	0,73	0,0037	14,45	940,00	0,96	0,67	351,00
36	-37,86	-7,00	0,75	0,0035	13,09	747,00	1,05	0,73	199,00
37	-36,86	-7,00	0,72	0,0042	12,53	606,00	1,02	0,63	545,00
38	-35,86	-7,00	0,73	0,0041	12,98	933,00	0,58	0,44	387,00
41	-42,86	-8,00	0,79	0,0031	17,89	686,00	0,88	0,66	259,00
42	-41,86	-8,00	0,78	0,0035	16,94	610,00	0,94	0,69	423,00
43	-40,86	-8,00	0,71	0,0036	15,22	621,50	0,93	0,69	499,00
44	-39,86	-8,00	0,73	0,0039	15,12	715,50	0,85	0,61	477,00
45	-38,86	-8,00	0,71	0,0043	14,77	785,50	0,92	0,63	565,50
46	-37,86	-8,00	0,69	0,0052	14,09	778,00	0,82	0,53	614,50
47	-36,86	-8,00	0,69	0,0053	13,51	671,00	0,61	0,46	658,50
48	-35,86	-8,00	0,71	0,0043	13,16	723,00	0,57	0,44	503,00

49	-34,86	-8,00	0,74	0,0040	13,35	1 182,00	0,58	0,42	105,00
51	-42,86	-9,00	0,79	0,0030	17,99	706,00	0,84	0,62	375,50
53	-40,86	-9,00	0,76	0,0046	17,20	424,00	0,92	0,56	369,00
54	-39,86	-9,00	0,75	0,0050	16,50	464,00	0,86	0,50	361,00
55	-38,86	-9,00	0,71	0,0054	14,63	487,00	0,86	0,49	321,50
56	-37,86	-9,00	0,68	0,0061	15,09	532,00	0,46	0,35	258,00
57	-36,86	-9,00	0,68	0,0054	13,53	827,00	0,55	0,44	619,00
62	-41,86	-10,00	0,78	0,0028	14,98	601,00	0,90	0,63	399,00
64	-39,86	-10,00	0,72	0,0049	14,79	691,00	0,39	0,27	463,00
65	-38,86	-10,00	0,71	0,0058	15,98	479,00	0,56	0,27	371,00
66	-37,86	-10,00	0,65	0,0060	13,88	533,00	0,46	0,41	159,50
71	-42,86	-11,00	0,76	0,0032	18,47	649,00	0,88	0,62	404,00
72	-41,86	-11,00	0,76	0,0036	16,04	594,00	0,88	0,59	689,00
73	-40,86	-11,00	0,71	0,0049	14,52	730,50	0,42	0,25	520,00
74	-39,86	-11,00	0,71	0,0050	14,77	821,00	0,35	0,28	516,50
82	-41,86	-12,00	0,74	0,0039	16,45	732,00	0,74	0,49	703,00
83	-40,86	-12,00	0,72	0,0049	13,93	765,00	0,37	0,24	771,50
84	-39,86	-12,00	0,71	0,0051	14,50	747,00	0,37	0,21	424,00
85	-38,86	-12,00	0,70	0,0049	13,38	728,50	0,25	0,25	332,00
90	-43,86	-13,00	0,76	0,0030	17,07	855,00	0,92	0,70	435,00
92	-41,86	-13,00	0,73	0,0040	15,93	902,00	0,54	0,36	735,00
93	-40,86	-13,00	0,75	0,0042	15,30	829,00	0,56	0,35	382,00
101	-42,86	-14,00	0,73	0,0040	14,78	839,00	0,85	0,56	846,00
102	-41,86	-14,00	0,72	0,0041	16,33	731,50	0,71	0,46	765,50
103	-40,86	-14,00	0,68	0,0046	13,33	599,00	0,66	0,39	812,00
104	-39,86	-14,00	0,65	0,0044	11,26	807,00	0,32	0,14	223,00
110	-43,86	-15,00	0,70	0,0043	18,27	859,00	0,93	0,67	459,00
111	-42,86	-15,00	0,75	0,0039	14,94	817,50	0,91	0,66	596,00
112	-41,86	-15,00	0,70	0,0050	15,37	771,00	0,87	0,55	586,00
113	-40,86	-15,00	0,68	0,0049	14,45	671,00	0,64	0,39	925,00

	bio03	bio04	bio07	bio12	bio15	bio31	altitude (m)
média	0,73	0,0040	14,63	761,16	0,77	0,53	449,68
desvio padrão	0,04	0,0011	1,71	182,82	0,23	0,17	220,69
mínimo	0,65	0,0018	10,89	424,00	0,25	0,14	17,00
máximo	0,82	0,0061	18,47	1 406,00	1,10	0,80	925,00

Figura 3.6.1. Relação entre a dissimilaridade e as variáveis preditoras, os valores de dissimilaridade em relação aos valores ao acaso e a relação entre cada variável (distância geográfica e variáveis ambientais) em relação a taxa de mudança da dissimilaridade.

3.6.1.a. Modelos com índice de Sorensen, na escala de gênero e município.

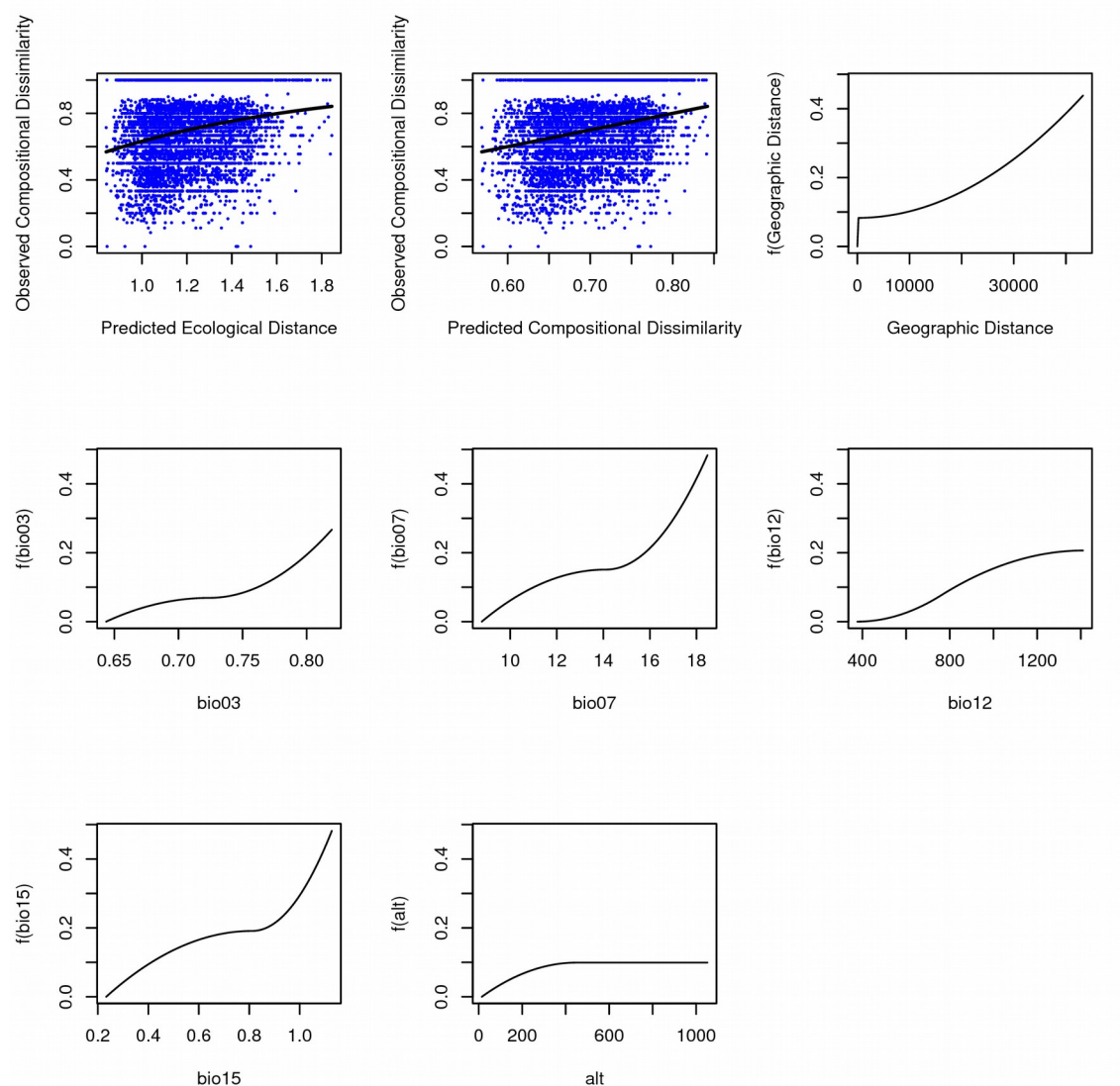


Figura 3.6.1.b. Modelos com índice de Sorensen, na escala de gênero e célula.

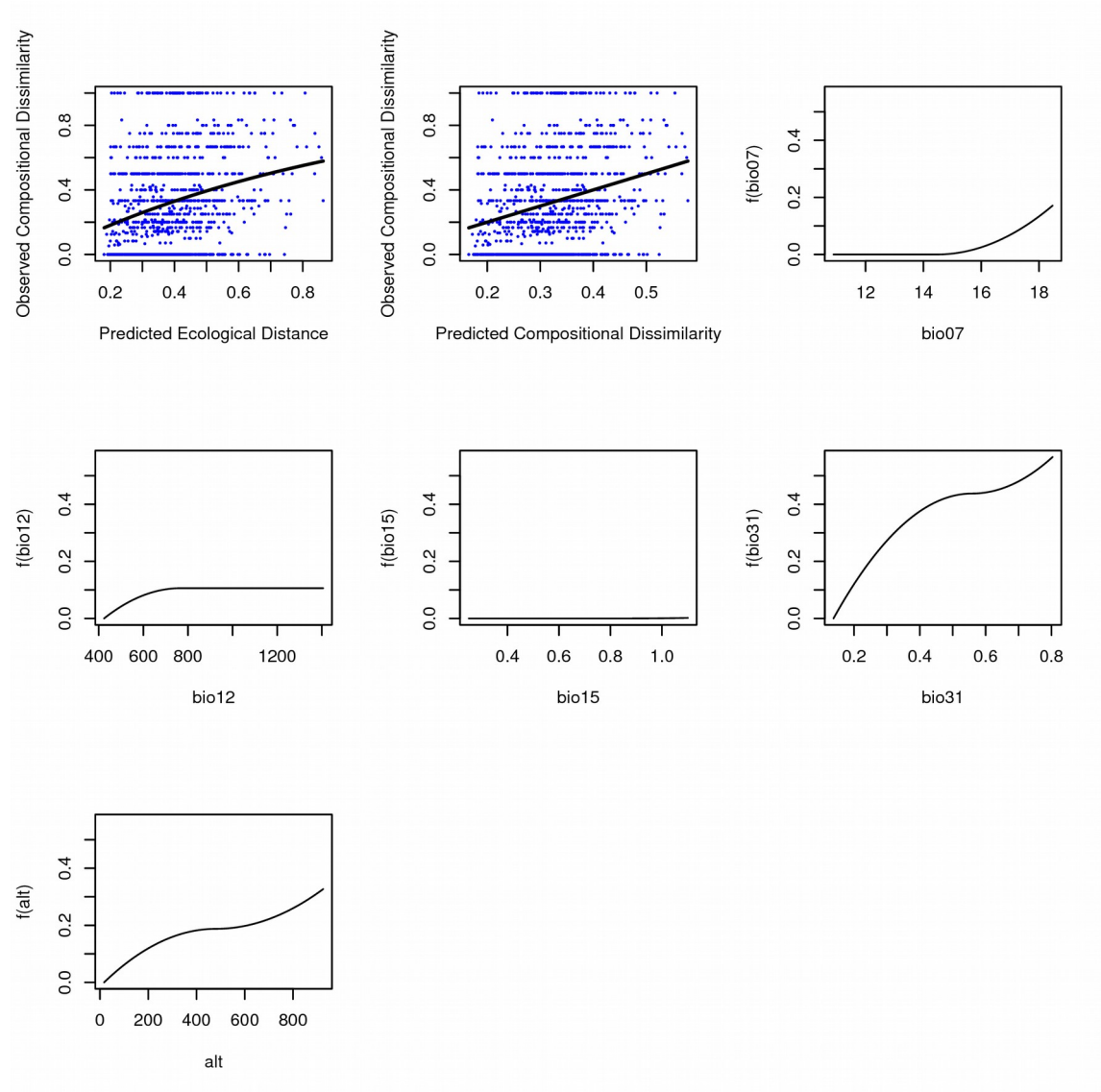


Figura 3.6.1.c. Modelos com índice de Sorensen, na escala de espécie e município.

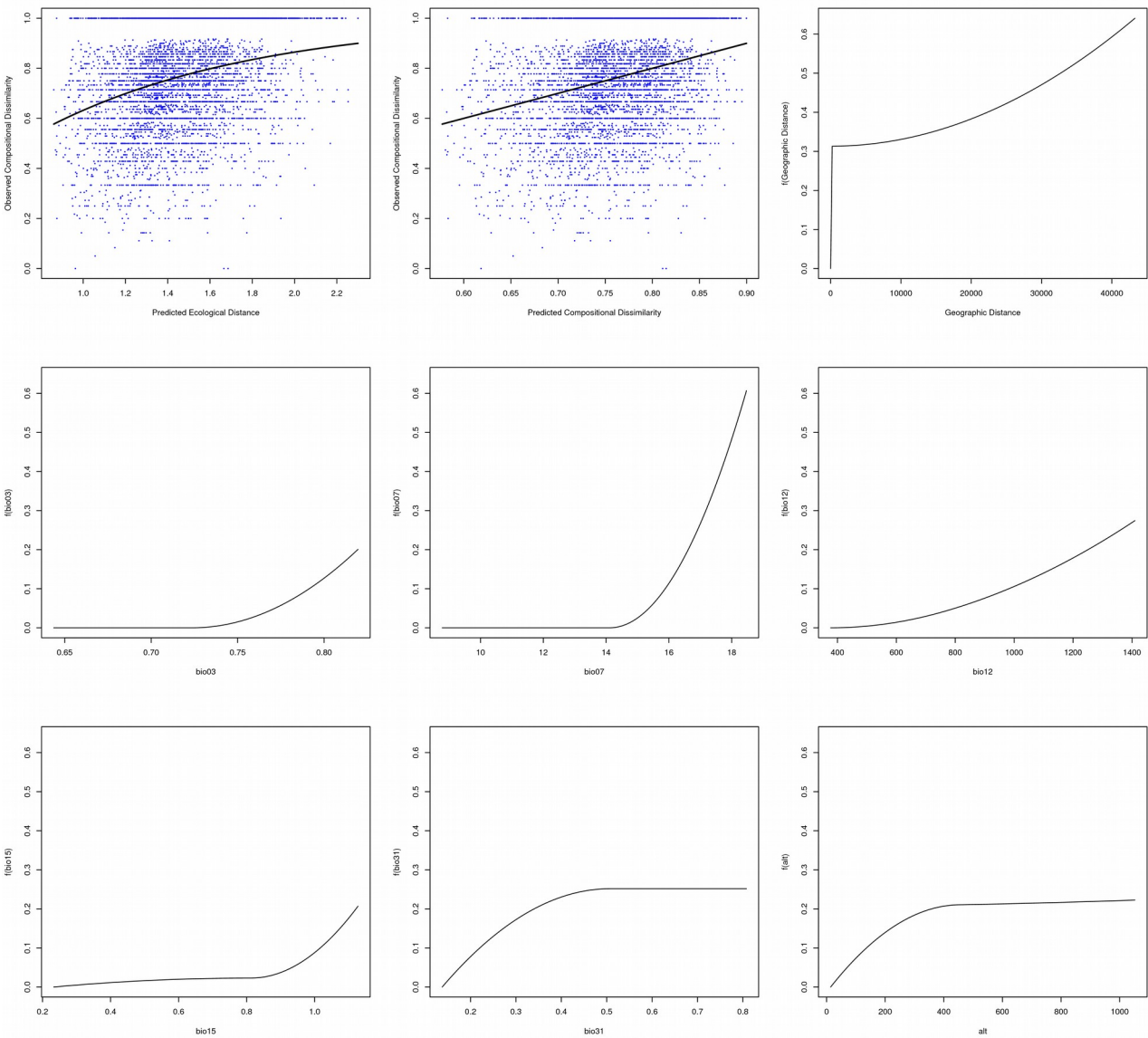


Figura 3.6.1.d. Modelos com índice de Sorensen, na escala de espécie e célula de 1°.

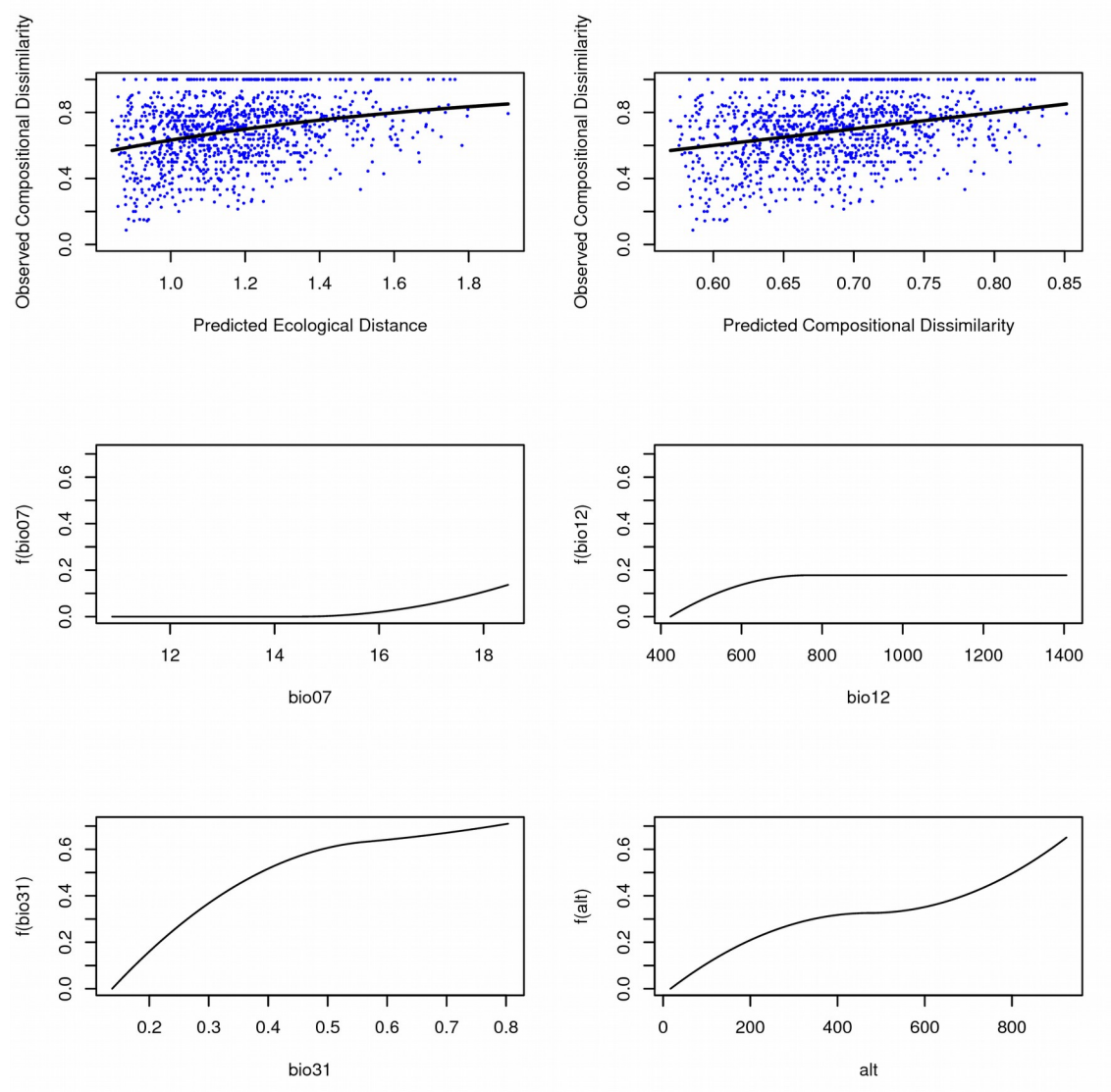


Figura 3.6.1.e. Modelos com índice de Simpson, na escala de gênero e município.

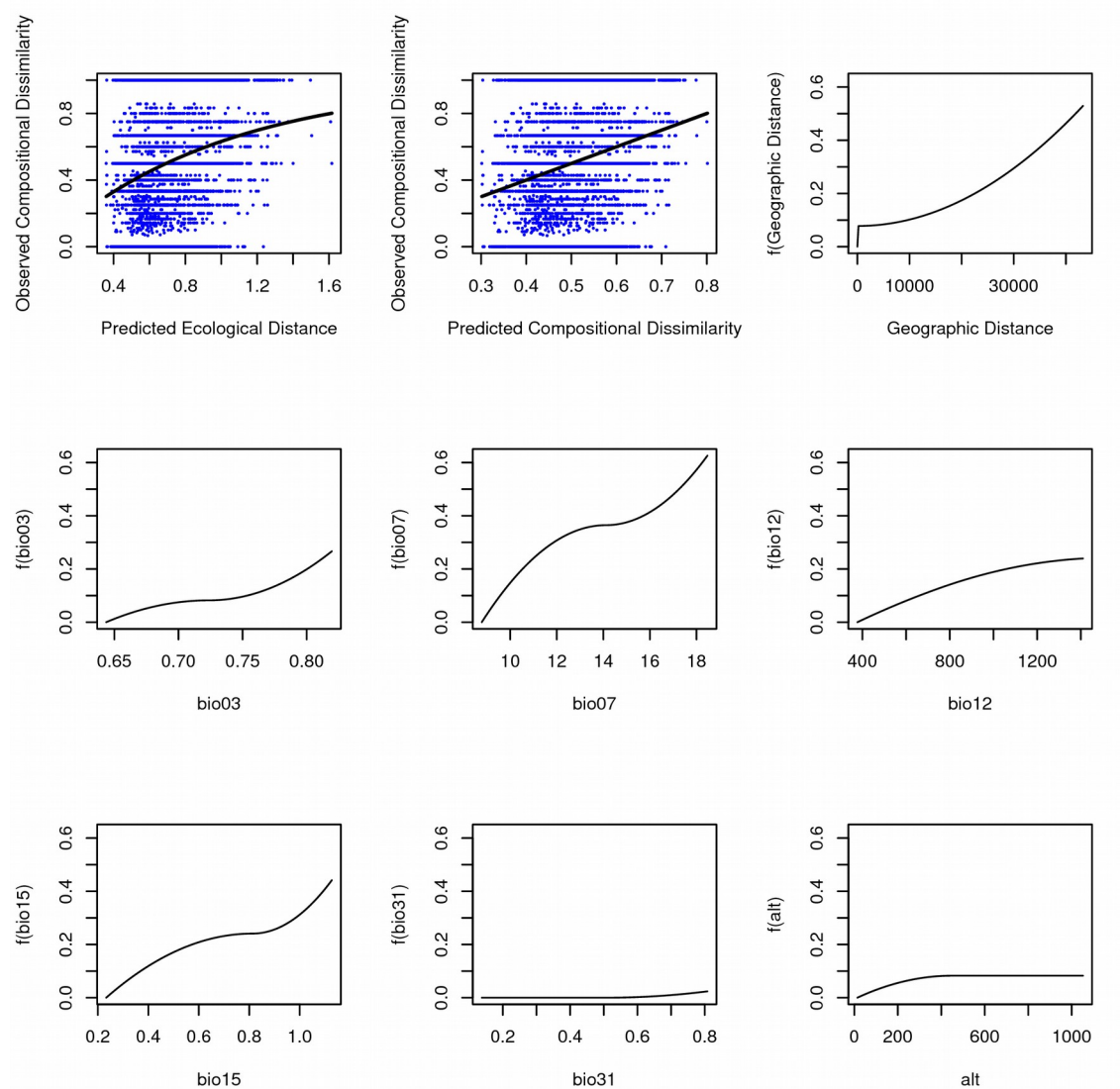


Figura 3.6.1.f. Modelos com índice de Simpson, na escala de gênero e célula de 1°.

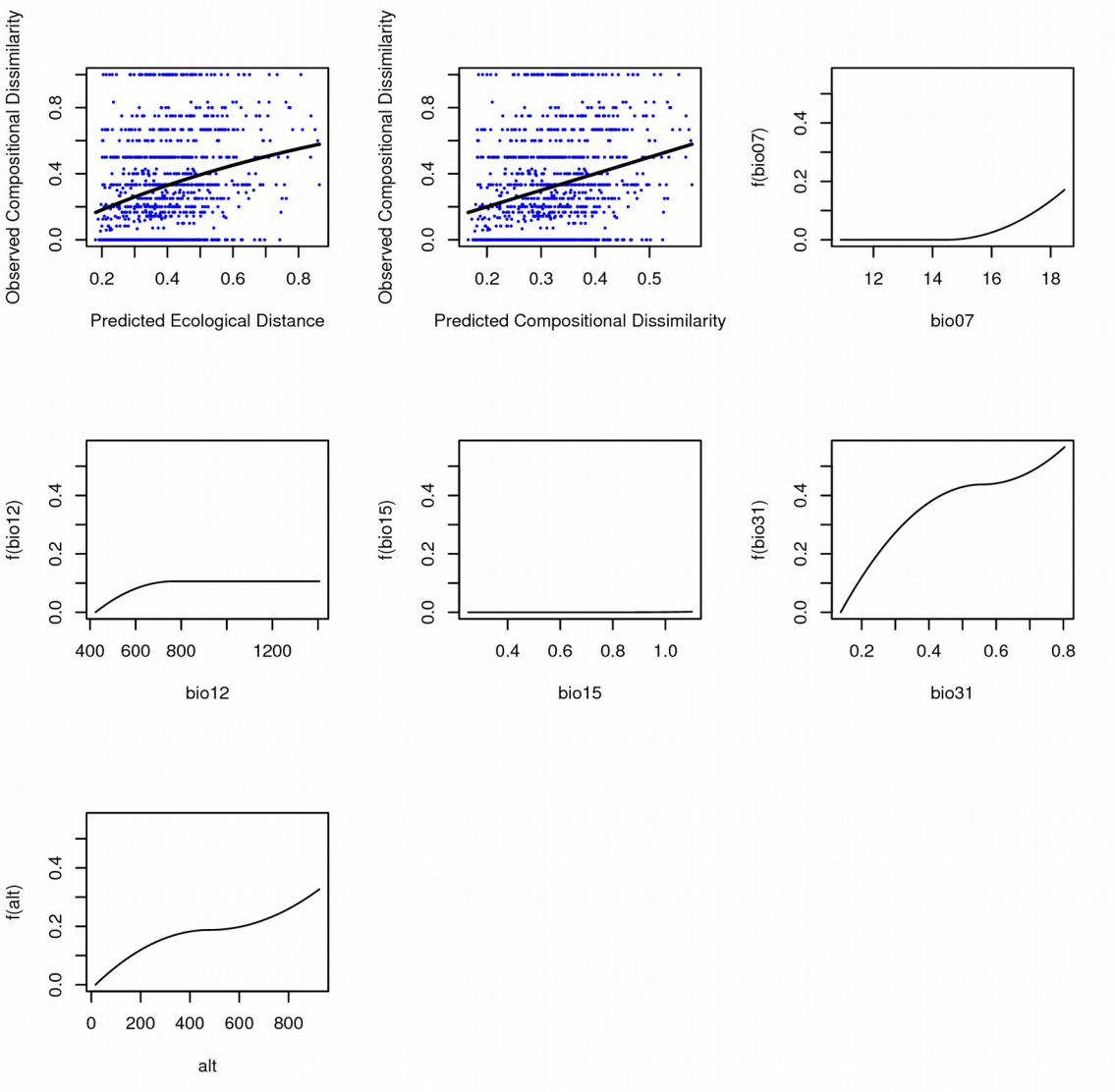


Figura 3.6.1.g. Modelos com índice de Simpson, na escala de espécie e município.

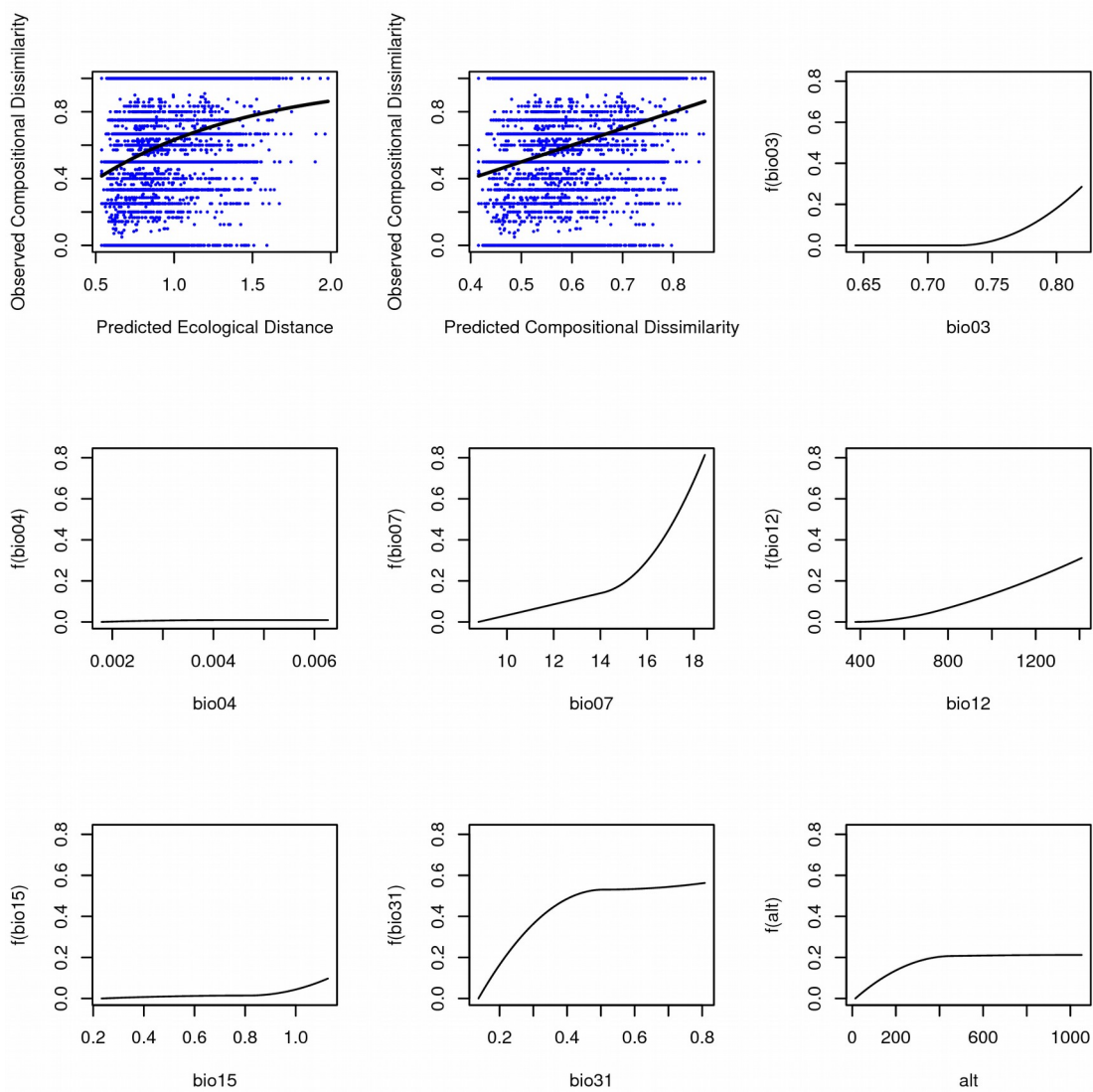
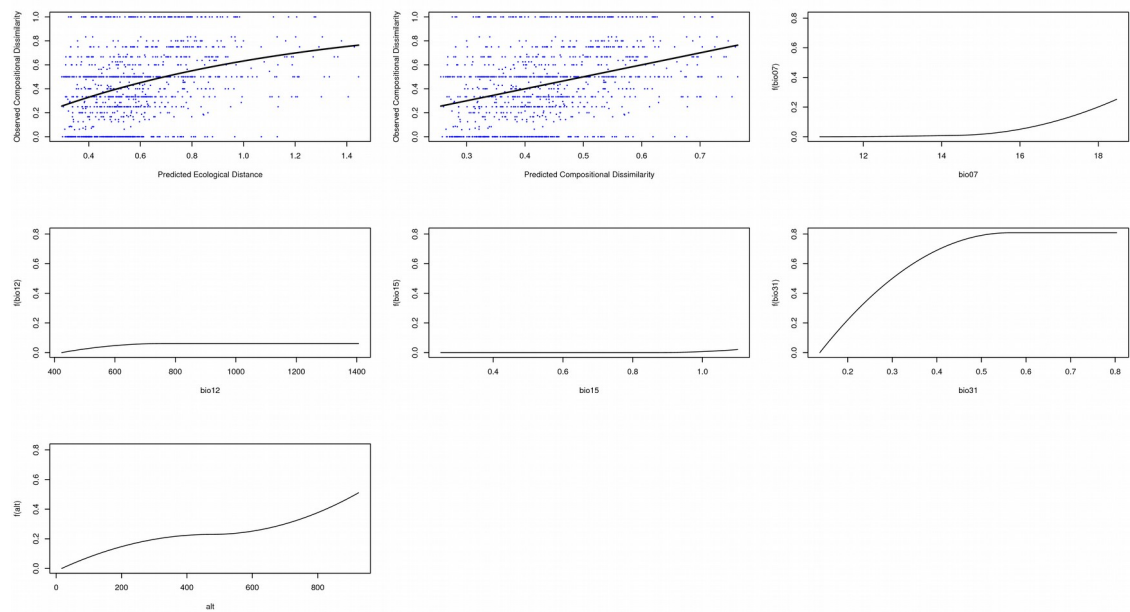


Figura 3.6.1.h. Modelos com índice de Simpson, na escala de espécie e célula de 1°.



4. Conclusões Finais

4.1. Metodologias complementares para o estudo de comunidades biológicas

Ter buscado inicialmente um padrão teórico (arcabouço de Leibold e Mikkelsen, 2002) para generalizar os possíveis processos estruturadores das comunidades biológicas é indicado como forma inicial para se entender um sistema biológico (Vellend, 2016). O outro arcabouço teórico de metacomunidades (Holoak et al., 2005) faz referência às dinâmicas populacionais (nascimento e morte, além de imigração e emigração) como principais processos determinantes dos padrões observados. Essa forma de investigar as relações de causa e consequência é tida como mecanística e reducionista, buscando um nível de organização menor (no caso, populacional) para prever padrões em um nível hierárquico maior de organização (no caso, no nível comunidades). Em ambos os arcabouços teóricos os aspectos evolutivos não são colocados como prioridade, já que as características das espécies não são relacionadas às suas respectivas relações filogenéticas (Schoener, 1986).

Levins e Lewontin (1985) e Schoener (1986) ponderam que na teoria ecológica a “comunidade” é uma entidade intermediária, com indivíduos e espécies, e as interações das entidades das comunidades biológicas, como o habitat, os indivíduos, as espécies, geram a dinâmica entre as partes e o todo, com interações recíprocas dos níveis superiores e inferiores de organização, e não necessariamente se determinam. Essa reciprocidade foi abordada nas análises de metacomunidades, mais especificamente na ordenação dos eixos de espécies e localidades.

Sendo assim, é necessário que sejam utilizadas as dimensões corretas, e que os eixos de variação possam ser sensíveis a detecção de fatores significativos. Nesta tese houve diferentes dimensões testadas, (1) como as encontradas nos eixos de ordenamento das metacomunidades, (2) no trato não linear da taxa de turnover da betadiversidade (índice de Simpson e índice de Sorensen) e filobetadiversidade (índice Phylosor), em relação às variáveis ambientais e (3) na construção de métricas de agregação/dispersão filogenéticas em diferentes níveis (entidades) taxonômicos (gênero e espécie). Adicionalmente, os diferentes resultados obtidos diante dos diferentes modelos nulos utilizados salientam a importância de verificar a efetividade dos índices utilizados.

Dessa forma, as análises desenvolvidas nesta tese são complementares. Foram utilizadas diferentes entidades (espécies, índices de diferenças composicionais e evolutivas entre comunidades e metacomunidades), diferentes escalas espaciais (municípios, células, ecorregiões), além do efeito da distância geográfica e de variáveis ambientais como forma de refutar ou corroborar as hipóteses sobre a estruturação das comunidades de pequenos mamíferos na Caatinga. No entanto, outras

hipóteses poderiam ter sido abordadas, como a própria deriva ecológica e assim o paradigma da neutralidade, não se considerando o conservatismo de nicho e havendo ausência de padrões determinísticos na estruturação das comunidades.

Entre os diferentes paradigmas de metacomunidades, há duas distintas hipóteses sobre a competição interespecífica: uma considerando-a neutra; a outra, direcionada pelos nichos das espécies (Purves e Pacala, 2005). Outras teorias ecológicas focam menos no efeito das interações interespecíficas e dão maior ênfase ao efeito da quantidade de entrada de energia na comunidade biológica. Estas hipóteses relacionadas à temperatura, produtividade do habitat (de Oliveira e Diniz-Filho, 2010; Chase et al., 2010), se vinculam às características fisiológicas das espécies.

Ter encontrado um padrão aninhado para estruturação das metacomunidades da Caatinga levou-se a considerar um possível gradiente (filtro) ambiental estruturando as comunidades. Isto porque caso houvesse um grau de especialização de habitat para as espécies de pequenos mamíferos, seria detectado um padrão clementsiano. Presley et al. (2012) afirma que a sobreposição dos limites da distribuição das espécies (*boundary clumping* significativo e positivo) indica que mesmo havendo mudanças na vegetação dos limites da distribuição das espécies ou do bioma (regiões de ecótono), a comunidade não responde a estas alterações. Sendo assim, nosso resultado corrobora com a proposta de que as espécies possuem baixo grau de especialização de habitat.

Assumir um baixo grau de especialização de habitat para as espécies de pequenos mamíferos pode levar a inferência de que são processos neutros estruturando as comunidades (competição neutra; Ruokolainen et al., 2009). Dessa forma, procurou-se relacionar as dissimilaridades evolutivas e composicionais das comunidades de pequenos mamíferos com variáveis ambientais e com a distância geográfica, para verificar quais dos paradigmas estruturadores das comunidades (se um filtro ambiental, se neutralidade, ou seleção do ambiente) determinam a estruturação das comunidades de pequenos mamíferos na Caatinga.

Ruokolainen et al. (2009) ponderam que métricas de diversidade que consideram as abundâncias das espécies possuem mais chance de responder a processos estocásticos do que métricas construídas com espécies. Além disso, Chase et al. (2010) consideram que em ambientes com maior produtividade, como florestas tropicais e recifes de corais, é mais comum se verificar processos estocásticos (e.g. deriva ecológica e limitação da dispersão) do que em climas temperados.

4.2. Conservação de áreas da Caatinga considerando as comunidades de pequenos mamíferos

Para a conservação de áreas de ecossistemas naturais, é necessário haver um esquema de prioridades que considere o grau de importância da região protegida em detrimento a outras. Mas de que forma decidir o que é mais ou menos importante para a conservação? Qual deve ser o foco da estratégia? Conservar espécies, comunidades, processos ecológicos, ou paisagem?

No Brasil, a decisão de selecionar áreas para conservação segue o modelo proposto por Margules e Pressey (2000): *Systematic Conservation Plain* (SCP). Para a Caatinga, o Ministério do Meio Ambiente, em 2016, realizou uma consulta a pesquisadores, gestores e organizações não governamentais para a definição de *targets*, ecológicos e sociais, que levaram em consideração especialmente a insubstitubilidade da área. Aspectos como o grau de endemismo, a raridade, a vulnerabilidade a extinção, o grau de ameaça a desertificação e a perda de habitat também foram parâmetros para ajuste da tomada de decisão.

Segundo alguns autores, as métricas de betadiversidade são complementares a métricas de riquezas, utilizadas para priorizar áreas para conservação, em planos de conservação regional (de Carvalho et al., 2010; Jewitt et al., 2016). Com a melhor resolução taxonômica dos grupos, é possível obter índices mais precisos e, dessa forma, uma maior chance de detectar processos e padrões na estruturação das comunidades. Com a resolução do gênero *Oryzomys* (Weksler et al., 2006), por exemplo, se aumentam as chances de ocorrer a unicidade (insubstitubilidade) das áreas.

A insubstitubilidade de uma área/ espécie, traduzida por métricas de betadiversidade, é um conceito importante a ser utilizado na seleção de áreas para unidades de conservação (Pressey, 1993; Le Saout et al., 2013). Segundo Pressey (1993), uma área protegida deve ser capaz de representar a alfa e betadiversidade. A abordagem pode ser ampliada ao considerar-se tanto a insubstitubilidade das espécies como a insubstitubilidade das localidades.

O foco para conservação, segundo Pressey (1993), deve ser uma métrica de biodiversidade que mantenha a diversidade funcional entre as espécies. O autor pondera a dificuldade de ter informações desse tipo para um número grande de espécies. Para a atualidade e como colocado em meu trabalho, ao menos a informação filogenética está disponível e, do ano 90 até hoje, muita informação foi acumulada.

Há formas diferentes de se conservar as áreas a fim de manter os processos ecológicos e evolutivos estruturadores das comunidades biológicas. Para o SCP estabelecido para a Caatinga, considerou-se a conectividade entre áreas, o risco à desertificação, além da insubstitubilidade, a raridade, endemidade e vulnerabilidade a extinção. As espécies de pequenos mamíferos

encontradas nas áreas com índice de Simpson local em relação ao total de localidades, bem como as análises de metacomunidades (Capítulo 2), indicam sua endemicidade e/ou seu grau de raridade de algumas espécies da Caatinga (corroborando com Carmignotto e Ástua, 2017).

Cabe salientar que considerar múltiplos fenômenos é um avanço nas estratégias de conservação da biodiversidade. Considerar somente o endemismo para determinação de áreas prioritárias a conservação (*e.g.* Oliveira, 2004) é pouco consistente, já que há muita alteração do *status* de endemismo das espécies, além de faltarem informações sobre a vulnerabilidade das espécies à extinção, como é o caso para os pequenos mamíferos que ocorrem na Caatinga.

Segundo a estratégia adotada por Margules e Pressey (2000) (*Systematic Conservation Plain*) e considerando-se o padrão de aninhamento de estruturação de metacomunidades na Caatinga, poderiam-se excluir das áreas prioritárias para conservação as localidades com menor riqueza de espécies. No entanto, algumas áreas com agregação/ dispersão filogenética e com índice de Simpson diferente de zero (*i.e.*, áreas insubstituíveis) apresentaram baixa ocorrência de espécies (Figuras 1 e 2, Capítulo 2 e Figuras 4 a 6, Capítulo 3), apesar de indicarem processos ecológicos e evolutivos com potencial importância para conservação.

4.3. Avanços na taxonomia e efeitos nas estratégias de conservação

O estudo da diversidade de espécies de mamíferos da Caatinga está em andamento. Inicialmente com os estudos do Serviço Nacional da Peste, com as coletas de pesquisadores do Carnegie Museum (muitos dos espécimes depositados no MZUSP e acessados na construção do banco de dados desta tese).

Não há consenso entre os pesquisadores sobre quais espécies de pequenos mamíferos ocorrem na Caatinga. As espécies do gênero *Oecomys* (presente em Crato e Guaramiranga, CE) não constam como presentes no bioma Caatinga pelos autores de Oliveira (2004), Carmignotto et al. (2012) e Gutierrez e Jader- Marinho (2017). Carmignotto e Ástua (2017) consideram a espécie *Oecomys catherinae*, e nesta tese consideramos *Oecomys* sp. e *Oecomys* sp2.. Espécies como *Monodelphis rubida* e *Chaetomys subspinosus* são citados por Fonseca et al. (2017) como presentes na Caatinga. No mesmo livro, Carmignotto e Ástua (2017) não apresentam estas espécies.

O marsupial *Didelphis marsupialis* é considerado somente por Carmignotto e Ástua (2017), os quais não consideram a espécie *Rhipidomys* sp. (como em Pereira e Geise, 2009), presente nesta tese. Em Oliveira (2009), se considera apenas a espécie *Thrichomys apereoides* como a única espécie do gênero com ocorrência na Caatinga. Nesta tese foram consideradas as espécies *T.*

inermis, *T. laurentius* e *T. apereoides*, seguindo os autores Nascimento et al.. (2013) e os resultados das análises de cariótipo. A espécie *Nectomys squamipes* (registro de Lençóis, BA: Pereira e Geise, 2009 e Quebrângulo, AL: Prado e Percequillo, 2013), não é considerada como ocorrendo na Caatinga (Oliveira, 2004 e Carmignotto et al., 2012). Por fim, há pouco tempo se considerava a espécie *Guerlinguetus brasiliensis* (Carmignotto et al., 2012) como sendo duas espécies, *Sciurus aestuans* e *S. alphonsei* (Oliveira, 2004).

Devido às recorrentes atualizações taxonômicas, o processos de identificação e atualização de áreas prioritárias para conservação deve ser constante. Com as identificações cariotípicas realizadas nas saídas de campo desta tese, houve um aumento da certeza taxonômica, sendo possível constatar a existência de uma espécie nova (*Euryoryzomys* sp.).

4.4. Referências Bibliográficas

- Carmignotto, A. P. & Astúa, D. (2017). . In (Ed.), *Mammals of the Caatinga: Diversity, Ecology, Biogeography, and Conservation* (pp. 211-254). Springer.
- Carmignotto, A. P., Vivo, M. d. & Langguth, A. (2012). Mammals of the Cerrado and Caatinga: distribution patterns of the tropical open biomes of Central South America. *Bones, clones and biomes. The history and geography of recent Neotropical mammals (BD Patterson and LP Costa, eds.)*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, , 307-350.
- Carvalho, R. d., Cianciaruso, M. V., Trindade-Filho, J., Sagnori, M. D. & Loyola, R. D. (2010). Drafting a blueprint for functional and phylogenetic diversity conservation in the Brazilian Cerrado. *Nat. Conserv*, 8, 171-176.
- Chase, J. M. (2010). Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *science*, 328(5984), 1388-1391.
- Fonseca, C. R., Antongiovanni, M., Matsumoto, M., Bernard, E. & Venticinque, E. M. (2017). Conservation Opportunities in the Caatinga. In (Ed.), *Conservation Opportunities in the Caatinga*. Springer.
- Gutiérrez, E. E. & Marinho-Filho, J. (2017). The mammalian faunas endemic to the Cerrado and the Caatinga. *ZooKeys*, (644), 105.
- Holyoak, M., Leibold, M. A. & Holt, R. D. (2005). *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press.
- Jewitt, D., Goodman, P. S., O'Connor, T. G., Erasmus, B. F. & Witkowski, E. T. (2016). Mapping landscape beta diversity of plants across KwaZulu-Natal, South Africa, for aiding conservation planning. *Biodiversity and conservation*, 25(13), 2641-2654.
- Le Saout, S. et al. (2013). Protected areas and effective biodiversity conservation. *Science*, 342(6160), 803-805.
- Leibold, M. A. & Mikkelsen, G. M. (2002). Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*, 97(2), 237-250.
- Levins, R. & Lewontin, R. C. (1985). *The dialectical biologist*. Harvard University Press.
- Margules, C. R. & Pressey, R. L. (2000). Systematic conservation planning. *Nature*, 405(6783), 243.
- Nascimento, F. F. et al. (2013). The role of historical barriers in the diversification processes in open vegetation formations during the Miocene/Pliocene using an ancient rodent lineage as a model. *PLoS One*, 8(4), e61924.

- Oliveira, F. & Langguth, A. (2004). Pequenos mamíferos (Didelphimorphia e rodentia) de Paraíba e Pernambuco, Brasil. *Revista Nordestina de Biologia*, 18(2), 19-86.
- de Oliveira, G. & Diniz-Filho, J. A. F. (2010). Spatial patterns of terrestrial vertebrates richness in Brazilian semiarid, Northeastern Brazil: selecting hypotheses and revealing constraints. *Journal of Arid Environments*, 74(11), 1418-1426.
- Oliveira, J. (2004). Diversidade de mamíferos e o estabelecimento de áreas prioritárias para a conservação do bioma Caatinga. *Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação* (edited by Silva JMC, , 263-282.
- Pausas, J. G. & Verdú, M. (2010). The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *BioScience*, 60(8), 614-625.
- Pereira, L. G. & Geise, L. (2009). Non-flying mammals of Chapada Diamantina (Bahia, Brazil). *Biota Neotropica*, 9(3), 185-196.
- do Prado, J. R. & Percequillo, A. R. (2013). Geographic distribution of the genera of the tribe Oryzomyini (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in South America: patterns of distribution and diversity. *Arquivos de Zoologia (São Paulo)*, 44(1), 1-120.
- Presley, S. J., Cisneros, L. M., Patterson, B. D. & Willig, M. R. (2012). Vertebrate metacommunity structure along an extensive elevational gradient in the tropics: a comparison of bats, rodents and birds. *Global Ecology and Biogeography*, 21(10), 968-976.
- Pressey, R., Humphries, C., Margules, C. R., Vane-Wright, R. & Williams, P. (1993). Beyond opportunism: key principles for systematic reserve selection. *Trends in ecology & evolution*, 8(4), 124-128.
- Purves, D. W. & Pacala, S. W. (2005). Ecological drift in niche-structured communities: neutral pattern does not imply neutral process. *Biotic Interactions in the Tropics*, , 107-138.
- de Queiroz, L. P., Cardoso, D., Fernandes, M. F. & Moro, M. F. (2017). . In (Ed.), *Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain* (pp. 23-63). Springer.
- Ruokolainen, L., Ranta, E., Kaitala, V. & Fowler, M. S. (2009). When can we distinguish between neutral and non-neutral processes in community dynamics under ecological drift?. *Ecology letters*, 12(9), 909-919.
- Schoener, T. W. (1986). Mechanistic approaches to community ecology: a new reductionism. *American Zoologist*, 26(1), 81-106.
- Segan, D. B., Carwardine, J., Klein, C., Grantham, H. & Pressey, R. L. (2010). Can we determine conservation priorities without clear objectives?. *Biological Conservation*, 143(1), 2-4.

- Vellend, M. (2016). *The theory of ecological communities (mpb-57)*. Princeton University Press.
- Weksler, M., Percequillo, A. R. & Voss, R. S. (2006). Ten new genera of oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *American Museum Novitates*, , 1-29.