

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

VALDECIR DA SILVA JUNIOR

**ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES DE PLANTAS LENHOSAS EM UMA
REGIÃO URBANIZADA DA FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA**

RECIFE

2017

VALDECIR DA SILVA JUNIOR

**ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES DE PLANTAS LENHOSAS EM UMA
REGIÃO URBANIZADA DA FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Biologia Vegetal, Ecologia e Conservação, da Universidade
Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a
obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.

Orientador: Profº Dr. Bráulio Almeida Santos
Coorientador: Profº Dr. Rubens T. de Queiroz

RECIFE

2017

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD

Silva Júnior, Valdecir

Estruturação de comunidades de plantas lenhosas em uma região urbanizada da floresta atlântica nordestina / Valdecir Silva Júnior. – 2017.

81 f. : il.

Orientador: Bráulio Almeida Santos.

Coorientadora: Rubens T. de Queiroz.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Recife, 2017.

Inclui referências.

1. Mata Atlântica 2. Florestas tropicais 3. Filogenia I. Santos, Bráulio Almeida (orientador) II. Queiroz, Rubens T. de (coorientadora) III. Título.

634.909811

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2018 - 145

VALDECIR DA SILVA JUNIOR

**ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES DE PLANTAS LENHOSAS EM UMA
REGIÃO URBANIZADA DA FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Biologia Vegetal, Ecologia e Conservação, da Universidade
Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a
obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.

Aprovada em 23/ 02 /2017

COMISSÃO EXAMINADORA

PROF. DR. BRÁULIO ALMEIDA SANTOS (ORIENTADOR) – UFPB

PROF. DR. MARCELO TABARELLI (AVALIADOR INTERNO) - CCB-UFPE

PROF. DR. THIAGO GONÇALVES SOUZA (AVALIADOR EXTERNO) – UFRPE

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq, pela bolsa e financiamento concedidos para a realização desta pesquisa.

Ao Dr. Bráulio, a quem me incentivou e ainda incentiva a dar continuidade à carreira acadêmica. Obrigado pelas oportunidades para discussões, paciência e ensinamentos necessários ao meu desenvolvimento profissional. Você sempre será um exemplo a ser seguido e fonte de inspiração para os seus orientandos e colegas de trabalho.

Ao Rubens, a quem devo imensamente não apenas pelas identificações botânicas, mas também por ensinar que trabalhar com o que se gosta é a forma mais recompensadora de trabalho. Obrigado por me ensinar a identificação taxonômica em campo, serei sempre grato a você por isso.

A todos os membros da banca examinadora, em especial aos professores Dr. Marcelo Tabarelli e Dr. Thiago Gonçalves, pela discussão e contribuições sempre valiosas à melhoria da pesquisa e aos produtos que dela serão aproveitados.

Ao professor Orione Álvares, pela logística nas atividades de campo e por suas lições profissionais. Agradeço por mostrar que ciência não apenas se faz, mas se vive. Em especial, por incentivar o estudo da história natural como parte da rotina de qualquer pesquisador.

Ao meu amigo Rodrigo, a quem devo grandemente pelo esforço feito durante o trabalho, coleta de dados em campo e apoio durante toda a pesquisa. Esse trabalho é tão meu quanto seu.

À Layla e ao Arthur, nossas melhores parcerias durante as coletas em campo. Apesar do cansaço, das aflições e das muitas aventuras durante todo esse processo, mais importantes serão as boas memórias do trabalho em equipe. Valeu pelas barrinhas de cereais, pelas caronas ao som de boa música, pelas risadas e, principalmente, pela companhia.

À minha família, em especial aos meus pais, Valdecir e Rosália, e à minha irmã, Ariel, pela enorme paciência, compreensão, sacrifício e amor oferecidos durante esse período de estudos. Que eu possa um dia recompensá-los por toda a dedicação prestadas a mim desde sempre.

A todos os meus amigos, aos mais próximos ou aos mais distantes. Obrigado por me ouvirem quando cansado e reclamando do mestrado. Obrigado principalmente pela confiança e pela força.

Aos colegas de laboratório: César, Tayná, Juan, Juliano, Jackelyne, Janete, Thayz, Grisel, Clarisse e em especial à Dani, pelos papos científicos, pelos almoços seguidos das nossas conversas e por toda a contribuição e parceria durante esses últimos meses.

Ao Gustavo e à Elaine, pela ajuda na construção do banco de dados e parceria nas análises filogenéticas. Muito obrigado.

À Édyla, pela ajuda com os cálculos dos índices de diversidade filogenética.

À Julia, a quem sou muito grato pela imensa paciência e ajuda nas análises funcionais, especialmente pela ajuda com o R.

À Pamela, por sua indispensável e valiosa ajuda na construção dos mapas.

À minha turma do PPGBV 2015. Muito obrigado por todas as discussões científicas, idas ao chinês, ao RU, pelos sofrimentos compartilhados em sala de aula e fora dela, pelas saídas e, principalmente, pelo carinho compartilhado. Obrigado por terem sido a melhor turma. Levo cada um de vocês na memória.

A todos(as) da Secretaria do PPGBV, por sua importante e indispensável prestação de serviços ao Programa durante o mestrado.

Ao seu Ricardo e equipe de segurança da FloNa de Cabedelo, à Dona Fátima e equipe da Colônia Getúlio Vargas, a Edielson Gonçalo e a Secretaria de Meio Ambiente de Bayeux, a Suênia, Pedro e a equipe do Refúgio da Vida Silvestre Mata do Buraquinho, a toda equipe do Parque Zoobotânico Arruda Câmara, a Seu Antônio, Seu Francisco e toda equipe da RPPN Engenho Gargaú. Obrigado pela disponibilidade, acolhimento e contribuição ao nosso trabalho.

Peço desculpas se esqueci algum nome, pois são muitos a quem devo agradecimentos, porém, é limitado o espaço. Enfim, ficam aqui as boas memórias e a gratidão à todos.

RESUMO

Os efeitos da urbanização sobre a diversidade filogenética e funcional ainda permanecem desconhecidos em paisagens tropicais, enquanto a conversão de paisagens naturais em áreas urbanas ainda tenha como resultados mais conhecidos a perda de espécies e a sua substituição por espécies não nativas. Usando uma abordagem espacial de paisagem (*patch-landscape*), foi testado se as diversidades taxonômica, filogenética e funcional de indivíduos jovens e adultos de plantas lenhosas diminuem em resposta à crescente urbanização em uma paisagem fragmentada de Floresta Atlântica no nordeste do Brasil. Ao todo, foram amostrados 2860 indivíduos lenhosos e 155 espécies em nove paisagens circulares de 12.56-ha, nas quais os níveis de urbanização variaram de 0% a 45%. Foram observadas diminuição na densidade de espécies e na riqueza filogenética (número efetivo de linhagens) e funcional nos dois estágios ontogenéticos nas paisagens mais urbanizadas. Nossos resultados revelam ainda que as espécies mais adaptadas à urbanização são mais próximas entre si quando comparadas àquelas menos adaptadas, sugerindo diminuição na divergência entre linhagens, empobrecimento filogenético em uma perspectiva de longo prazo, como também o comprometimento das funções ecológicas nas comunidades de plantas e de serviços ambientais na região. São sugeridas a diminuição da urbanização e a proteção das paisagens mais urbanizadas como medidas de conservação para evitar a perda de espécies, da estrutura e divergência filogenética e riqueza funcional.

Palavras-chave: Urbanização. Paisagem urbana. Diversidade filogenética. Diversidade funcional. Floresta tropical.

ABSTRACT

Conversion of natural landscapes into urban areas results in species loss and their replacement by non-native species. However, the effects of urbanization on phylogenetic and functional diversity remain unknown for tropical landscapes. Using a patch-landscape approach, it was tested whether taxonomic, phylogenetic and functional diversity of woody saplings and adults individuals decrease in response to increasing urbanization within a fragmented Atlantic Forest landscape in Northeastern Brazil. In all, 2860 woody individuals and 155 species were sampled in nine circular landscapes of 12.56-ha, in which urbanization levels ranged from 0% to 45%. There was a decrease in species density, phylogenetic (effective number of lines) functional richness for two ontogenetic stages in the more urbanized landscapes. Our results also show that the species most adapted to urbanization are closer to each other (winners) when compared to those less adapted (losers), suggesting decreasing in phylogenetic divergence among lineages, phylogenetic impoverishment in a long-term perspective as well as the impairment of ecological functions in plant communities and environmental services in region. Reduction of urbanization and the protection of more urbanized landscapes are suggested as conservation measures to avoid the species loss, structure and phylogenetic divergence and functional richness.

Key words: Urbanization. Urban landscape. Phylogenetic diversity. Functional diversity. Tropical forest.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

ARTIGO 1

- FIGURA 1** - Location of the nine protected areas sampled for woody plants in the metropolitan region of João Pessoa, Northeast Brazil. The black marked areas represent the nine patches sampled in study area; lines represent rivers; dark gray – remaining habitats not sampled; light gray – urban areas; white – rural areas47
- FIGURA 2** - Circular phylogeny of 155 plant species sampled in the metropolitan region of João Pessoa, Northeast Brazil.....48
- FIGURA 3** - Relationships between the phylogenetic metrics and the percentage of landscape urbanization in the metropolitan region of João Pessoa, Northeast Brazil. The ‘r’ values in each line are the Pearson’s correlation coefficient used to illustrate the strength of significant relationships. Black points indicate adult communities; white points indicate sapling communities49

ARTIGO 2

- FIGURA 1** – Location of the nine forest patches in João Pessoa metropolitan region, Paraíba state, Northeast Brazil71
- FIGURA 2** – Relationships between the functional metrics and the percentage of landscape urbanization (%) in the region of João Pessoa, Northeast Brazil. The ‘r’ values in each line are the Pearson’s correlation coefficient used to illustrate the strength of significant relationships72

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1

TABELA 1 - Results from Pearson's correlation coefficient indicating the top 10 species that are more positively (winners) and negatively (losers) correlated with the level of landscape urbanization in the metropolitan region of João Pessoa, Northeast Brazil.....43

TABELA 2 - Phylogenetic relatedness of *winner* and *loser* species in urbanized landscapes of the metropolitan region of João Pessoa, Northeast Brazil. MPD – Mean pairwise distance, MNTD – Mean nearest taxon distance, NRI – Near relatedness index, NTI – Nearest taxon index. Species names are shown in Table 144

TABELA 3 - Results of linear models fitted to test the effect of landscape urbanization on phylogenetic metrics of plant assemblages (adults and saplings) in the region of João Pessoa, Brazil†. Phylogenetic metrics: $^0D(T)$ - mean phylogenetic diversity of total lineages, $^1D(T)$ - mean phylogenetic diversity of common lineages, $^2D(T)$ - mean phylogenetic diversity of dominant lineages, MPD- mean pairwise distance, MNTD-Mean Nearest Taxon Distance, NRI- net relatedness index, and NTI-nearest taxon index. Model factors codes: URB – urbanization disturbance, OS - ontogenetic stage. 'pa' refers to presence/absence metrics, while 'ab' indicates abundance-based metrics.....45

ARTIGO 2

TABELA 1 – Results of linear models fitted to test the effect of landscape urbanization on functional metrics of plant assemblages (adults and saplings) in the region of João Pessoa, Brazil†. Functional metrics: F_{ric} -functional richness, F_{ric} normalized-functional richness divided by species richness, F_{eve} -functional evenness, F_{div} -functional divergence, F_{dis} -functional dispersion. Model factors codes: URB – chronic disturbance, OS - ontogenetic stage70

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	12
1.1 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	14
1.1.1 Urbanização e florestas tropicais.....	14
1.1.2 Urbanização e aspectos da paisagem	16
1.1.3 Medidas de diversidade filogenética e funcional.....	18
1.1.4 Comunidades de plantas em áreas urbanas	21
1.2 OBJETIVOS	24
1.2.1 Objetivos gerais.	24
1.2.2 Objetivos específicos.	24
2 LANDSCAPE URBANIZATION THREATENS THE PHYLOGENETIC DIVERSITY OF PLANT COMMUNITIES IN THE BRAZILIAN ATLANTIC FOREST	25
2.1 INTRODUCTION	27
2.2 METHODS	29
2.2.1 Study region	29
2.2.2 Level of landscape urbanization	29
2.2.3 Plant inventory.	29
2.2.4 Phylogenetic metrics.	30
2.2.5 Data analyses.	31
2.3 RESULTS	31
2.4 DISCUSSION	32
3 DECREASING PLANT FUNCTIONAL DIVERSITY IN URBANIZED LANDSCAPES OF THE BRAZILIAN ATLANTIC FOREST	50
3.1 INTRODUCTION	52
3.2 MATERIAL AND METHODS	54
3.2.1 Study region	54
3.2.2 Plant inventory.	54
3.2.3 Functional traits and metrics.	55
3.2.4 Level of landscape urbanization	56
3.2.5 Statistical analyses.	57
3.3 RESULTS	57
3.4 DISCUSSION	57
3.4.1 Implications for Conservation	59
4 CONCLUSÕES.....	73

REFERÊNCIAS.....	74
-------------------------	-----------

1 INTRODUÇÃO

Ainda é incipiente o número de pesquisas que investiguem as respostas das comunidades de plantas de florestas tropicais às perturbações antrópicas em paisagens urbanas. Pesquisas recentes evidenciam que componentes da diversidade biológica, como a diversidade filogenética e funcional, de plantas em paisagens dominadas por matrizes agrícolas são afetadas pela atividade humana, embora para áreas urbanizadas os mesmos efeitos são desconhecidos ou pouco estudados. Há ainda o reconhecimento de que as respostas às perturbações, como a urbanização, podem variar nas diferentes escalas em uma mesma paisagem, ao menos em regiões temperadas. Fatores associados às paisagens urbanizadas incluem ilhas de calor, impermeabilidade da matriz, poluição do ar, do solo e de recursos hídricos, fragmentação da paisagem e perda de hábitat. Em conjunto, tais fatores podem atuar sobre as forças estruturadoras das comunidades, alterando as respostas das espécies às perturbações, homogeneizando o conjunto regional de espécies ou reduzindo a diversidade de grupos biológicos locais, causando a perda regional de história evolutiva ou alterando o funcionamento e serviços oferecidos pelo ecossistema.

Pesquisas ecológicas conduzidas em paisagens modificadas pela atividade antrópica tem oferecido amplas evidências acerca dos efeitos da sua estrutura e composição sobre as comunidades biológicas. Fatores considerados como dependentes de escalas, como as interações ecológicas ou condições abióticas podem ser moduladas pelas características da paisagem, o que, por sua vez, implica tanto na alteração dos processos estruturadores das comunidades quanto na importância de se considerar uma abordagem espacial nos estudos sobre paisagem. Apesar de apresentar condições mais limitantes em comparação com as paisagens rurais, paisagens urbanas são reconhecidamente mais heterogêneas em termos de habitat, o que pode refletir em uma composição de espécies distintas em termos de história evolutiva e função ecológica, bem como na qualidade dos serviços ecossistêmicos locais oferecidos. Assim, assumindo que as comunidades são originadas e reguladas por processos estruturadores dependentes de escalas, medidas de conservação da biodiversidade devem considerar além do número de espécies, suas respostas às mudanças ocorridas na paisagem.

Medidas tradicionais de diversidade não informam sobre processos estruturadores das comunidades e como as espécies respondem às perturbações, sendo por isso as medidas filogenéticas e funcionais melhor empregadas na investigação das respostas das espécies às mudanças na paisagem. O uso de medidas de diversidade não tradicionais, como as medidas filogenéticas e funcionais, pode contribuir para a compreensão das respostas em termos

evolutivos e de funcionalidade das comunidades biológicas em diferentes escalas espaciais de paisagem urbanizada. Tais abordagens tem ainda reconhecida a sua aplicabilidade nas áreas de gestão ambiental para a conservação da biodiversidade, subsidiando estratégias de restauração florestal como a recategorização ou ampliação do sistema de unidades de conservação. Áreas com menores valores de história evolutiva ou maior redundância funcional poderão ser indicadas como prioritárias para o enriquecimento, enquanto que áreas de maior valor do ponto de vista histórico-evolutivo e funcional poderão ser prioritárias para a conservação.

Baseando-se na premissa de que a perturbação humana modifica as condições ambientais para as comunidades biológicas, este estudo tem como objetivo testar a hipótese de que a urbanização reduz a diversidade taxonômica, filogenética e funcional das comunidades de plantas lenhosas em paisagens urbanizadas da Floresta Atlântica. Esse estudo é composto por uma fundamentação teórica acerca dos efeitos da urbanização sobre os componentes da diversidade de plantas lenhosas em florestas tropicais e por dois manuscritos. No primeiro, foram testados os efeitos da urbanização sobre a estrutura e diversidade taxonômica e filogenética das comunidades de plantas em diferentes níveis de paisagem urbanizada. No segundo, foram avaliadas as respostas funcionais das comunidades de plantas à urbanização em diferentes níveis de paisagem. Os manuscritos possuem potencial para subsidiar posteriores estudos de ecologia de comunidades em áreas urbanizadas, bem como fornecer informações ecológicas importantes para a gestão e conservação da região estudada.

1.1 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

1.1.1 Urbanização e florestas tropicais

A urbanização é considerada tanto um fenômeno social quanto ecológico (MCINTYRE et al., 2000) e suas definições podem ser baseadas de acordo com diferentes aspectos como densidade populacional, número de moradias, economia, quantidade de superfícies impermeáveis ou pavimentadas (NIEMELLA, 1999; MCINTYRE et al., 2000), podendo ainda variar de acordo com a escala espacial de estudo analisada (LUCK e SMALLBONE, 2010). De forma geral, pode ser definida como o processo de transformação das áreas naturais em estruturas artificiais para atender as necessidades humanas (GILBERT, 1989) no qual há a multiplicação das áreas de concentração humana seguido pelo aumento do número de indivíduos (TISDALE, 1942). Para além de sua definição, é incontestável que a urbanização seja a atividade humana que promove a mais intensa homogeneização biótica (MCKINNEY, 2006; BLAIR 2008). As cidades afetam profundamente a diversidade de outros grupos biológicos (NIEMELLA, 1999; ARAÚJO, 2003; RICKETTS e IMHOFF, 2003) causando a extinção regional de espécies nativas raras por meio de profundas modificações seguidas da destruição de seus habitats naturais (THOMPSON e MCCARTHY, 2008; KNAPP et al., 2009) ou sua substituição por espécies domésticas ou não nativas (GILBERT, 1989).

A urbanização tem resultado em uma degradação florestal severa e até mesmo em uma destruição em nível global. Como este processo está rapidamente se expandindo através do globo, um desafio fundamental para a conservação é entender de que forma a urbanização afeta a biodiversidade (McKINNEY, 2002). Os impactos da urbanização sobre a riqueza de espécies poderá variar dependendo de variáveis como localização geográfica das cidades, incluindo sua matriz ecológica, e muitos outros fatores históricos e econômicos que são únicos à cada cidade (McKINNEY, 2008). As perturbações podem modular a intensidade dos filtros ambientais a que as espécies estão submetidas, ou mesmo criar novos filtros, interferindo na sobrevivência e reprodução das espécies, o que pode, ao longo do tempo, restringir o número de espécies em determinada comunidade (SANTOS et al., 2008; 2010). O interesse pelos efeitos da fragmentação florestal deve-se a constatação de que a maior parte da biodiversidade se encontra hoje localizada em pequenos fragmentos florestais, pouco estudados e historicamente marginalizados pelas iniciativas conservacionistas (VIANA e PINHEIRO, 1998). O avanço da urbanização afeta ainda mais as áreas de Mata Atlântica, em especial os remanescentes que se encontram em meio à malha urbana, contribuindo com o agravamento do efeito de borda dependendo do grau de vulnerabilidade desses remanescentes (PEIXE, OLIVEIRA e TORRES 2011).

Originalmente, a Floresta Atlântica recobria cerca de 150 milhões de hectares, mas recentes estimativas indicam que atualmente 16% de sua cobertura original existe hoje na forma de remanescentes florestais (RIBEIRO et al., 2009). Seu atual estado de conservação deve-se ao histórico de severos e repetidos distúrbios de origem antrópica desde o século XVI (TABARELLI et al., 1999), o que inclui extração madeireira, caça ou a substituição de suas florestas por áreas agrícolas e pelo processo de urbanização desordenada (DEAN, 1996). Além de ser pobremente protegida (unidades de conservação de proteção integral representam apenas 1% da floresta original) os remanescentes estão distribuídos em cerca de 250.000 fragmentos, 80% dos quais são menores do que 50 ha, entre os quais há uma distância média de 1500m (RIBEIRO et al., 2009). A riqueza de espécies, os elevados níveis de endemismo e a pequena fração de floresta original ainda existente possibilitaram incluir a Floresta Atlântica entre os hotspots de biodiversidade, que são áreas prioritárias para conservação, isto é, de alta biodiversidade e ameaçada no mais alto grau (MYERS et al., 2000). Maiores atenções devem ser dadas às florestas tropicais em virtude da enorme pressão sofrida atualmente (GORENSTEIN, 2009). A atividade humana vem causando mudanças consideráveis nos ecossistemas como em nenhum outro período já registrado, o que tem causado uma perda substancial e irreversível da diversidade biológica na Terra e um maior comprometimento dos serviços ambientais previsto para a primeira metade deste século (MEA, 2005) assim como a modificação do clima em nível global (LAWRENCE e CHASE, 2010, SNYDER, 2010).

Décadas atrás, muitas das maiores cidades do mundo estavam localizadas apenas nas regiões mais desenvolvidas do globo. Atualmente esse cenário se difere, com muitas das maiores e mais populosas cidades do mundo sendo encontradas no hemisfério sul. Previsões indicam um total de 41 mega-cidades compostas por cerca de 10 milhões de habitantes até 2030. A população urbana mundial tem crescido rapidamente desde 1950, de 746 milhões para 3.9 bilhões até 2014, e estimativas apontam um aumento de 2.5 bilhões de pessoas até 2050 nas áreas urbanas, o que equivale a 66% da população mundial vivendo nas cidades (UN, 2014). Na medida em que a população urbana se expande, o mesmo é observado para as paisagens urbanizadas (DEARBORN e KARK, 2010). Paisagens urbanizadas – caracterizadas pelo grande número de pessoas vivendo em altas densidades – recobrem 10.2% da superfície terrestre costeira do planeta (McGRANAHAN et al., 2005). Nestas paisagens alteradas a vegetação é muitas vezes restrita a pequenos fragmentos sujeitos a alterações ambientais associadas aos ambientes urbanos (SUKOPP, 2004; WILLIAMS et al., 2009). Hábitats urbanos ao redor do mundo são altamente similares em estrutura e composição e exibem consistentes mudanças em seus parâmetros físicos e biológicos ao longo do gradiente de urbanização

(PICKETT et al., 2001; GRIMM et al., 2008; SETO et al., 2010). Por meio da urbanização novos habitats antropogênicos são originados, criando assim novas condições para as espécies (GODEFROID e KOEDAM, 2007), as quais envolvem a modificação das paisagens no ecossistema (SHOCHAT et al., 2006), o que tem levado a considerar as cidades como um bioma em particular (BOTKIN e BEVERIDGE, 1997).

1.1.2 Urbanização e aspectos da paisagem

As paisagens podem ser definidas a partir de pontos de vista distintos e seus processos ecológicos estudados em diferentes escalas espaciais e temporais (RISSER, 1987). O termo “paisagem” comumente se refere às formas características do relevo de uma região (WEBSTER’S NEW COLLEGIATE DICTIONARY, 1980) e seus habitats associados distribuídos por quilômetros quadrados sobre uma superfície terrestre ou, ainda, de forma mais simplificada, pode ser definida como uma área espacialmente heterogênea (TURNER, 1989). Paisagens urbanas diferem daquelas inseridas em matrizes rurais quando consideradas três propriedades propostas por Trepl (1995), sendo elas: a fragilidade e baixa conectividade entre os ecossistemas urbanos, a sucessão ecológica e a susceptibilidade à invasão por espécies exóticas, sendo ainda as paisagens urbanas frequentemente compostas, em sua maioria, por um conjunto de formações florestais secundárias (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015). Pesquisas que tratem da estrutura e das condições da paisagem tem sido fundamentais para a interpretação dos efeitos da fragmentação sobre os remanescentes florestais (WIENS, 1995; TURNER et al., 2001; LINDENMAYER e FRANKLIN, 2002). Tais estudos auxiliam na compreensão de processos ecológicos em diferentes escalas espaciais que atuam sobre as comunidades biológicas, contribuindo assim para o surgimento de vários conceitos na ecologia que mesclam abordagens ecológicas e macroecológicas de paisagem, permitindo melhor entender os padrões e as interações das espécies em escala espacial e temporal (BROWN, 1995; GASTON, 2000; POLIS et al., 1997, THIES et al., 2005).

Dentre as características de maior interesse no estudo das paisagens destacam-se a estrutura, a função e as mudanças em sua configuração, considerando os aspectos espaciais e temporais (FORMAN e GORDON, 1986). A estrutura se refere a relação espacial entre os seus ecossistemas, a distribuição espacial de energia, seus materiais e espécies, bem como as formas, números, tipos e configurações dos componentes presentes na paisagem. A função refere-se às interações entre os elementos espaciais, isto é, ao fluxo de energia, materiais e organismos entre si e os componentes do respectivos ecossistemas. Por sua vez, as mudanças referem-se à alteração na estrutura e função do “mosaico ecológico” através do tempo. Devido às crescentes

e intensas modificações de origem antrópica, a heterogeneidade das paisagens tropicais humanas tem refletido um mosaico formado por coberturas terrestres distintas (e.g. florestas primárias, florestas secundárias, terras para uso agrícola, assentamentos humanos) e com diferentes configurações espaciais (FAHRIG et al., 2011; ELLIS, 2013; MENDENHALL et al., 2014; VILLARD e METZGER, 2014). Investigar o papel da estrutura da paisagem, sua composição e configuração sobre a manutenção das espécies e comunidades é, assim, crítico para a compreensão de sua dinâmica em paisagens cada vez mais dominadas por atividades antrópicas (TSCHARNTKE et al., 2012). A composição da paisagem refere-se aos tipos e proporções das diferentes formas de cobertura terrestre, enquanto que a configuração é definida como arranjo espacial de seus elementos (DUNNING et al., 1992) e possuem seus efeitos reconhecidos sobre uma ampla gama de fatores tanto bióticos quanto abióticos de importância na estruturação e dinâmica das comunidades biológicas. Tanto a composição quanto a configuração da paisagem são ainda considerados como fatores dependentes de escala, o que justifica o seu estudo por meio de abordagens multiespaciais (CARRARA et al., 2015).

Estudos desenvolvidos em florestas temperadas avaliaram de forma independente os efeitos da composição e configuração da paisagem sobre a biodiversidade, os quais constataram o maior efeito da composição (maior quantidade de hábitat) comparado à configuração da paisagem (número ou densidade de fragmentos), o qual mostrou-se mais variável, porém, fracamente correlacionado (TRZCINSKI et al., 1999; FAHRIG, 2003; SMITH et al., 2011). As mudanças na composição e na configuração da paisagem alteram não somente os padrões locais de diversidade biológicas (diversidade α), como também atuam sobre a composição e a estrutura das assembleias remanescentes, potencialmente alterando a substituição de espécies (turnover) ao longo do gradiente espacial e temporal entre os remanescentes (diversidade β) através das múltiplas escalas espaciais (FLOHRE et al., 2010; KARP et al., 2012; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2013; PÜTTKER et al., 2015). O papel das condições abióticas, como fatores edáficos e microclimáticos, assim como o dos componentes bióticos de um ecossistema, como as interações ecológicas antagonistas (competição, predação, herbivoria, parasitismo) ou de mutualismo (fixação de nitrogênio por bactérias simbióticas, associações micorrízicas, dispersão de sementes) são fatores reconhecidamente atuantes em escalas mais locais da paisagem, determinando quais espécies se estabelecerão na área a ser colonizada (PICKETT et al., 1987; MORAN et al., 2000; CHAZDON, 2003; NORDEN et al., 2011; SILVA et al., 2012; RÉJOU-MÉCHAIN et al., 2014; MEINERS et al., 2015). Entretanto, estes mesmos fatores podem, por sua vez, terem suas funções moduladas pela composição da paisagem (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015).

Baseando-se em evidências a respeito dos distintos efeitos da estrutura da paisagem sobre as comunidades biológicas, TSCHARNTKE et al. (2012) propuseram em sua revisão um conjunto de oito hipóteses, as quais tem por objetivo direcionar a compreensão dos efeitos da paisagem sobre as diferentes dimensões da biodiversidade, como a diversidade local e entre habitats (α e β diversidade, respectivamente), dinâmica populacional, seleção de traços funcionais em paisagens modificadas e limitações impostas pela paisagem para a gestão e manutenção da diversidade biológica. Os autores enfatizam que mais pesquisas devem ser desenvolvidas com a finalidade de melhor descrever as interações entre os diferentes componentes da biodiversidade e os fatores associados à estrutura da paisagem, dessa forma, permitindo a aplicabilidade das suas principais hipóteses. Assim, é evidente que para além da informação sobre o número de espécies, estudos conduzidos em paisagens devem levar em consideração a dinâmica local e regional das assembleias, bem como características da paisagem de importância e que refletem na manutenção dos serviços ecossistêmicos.

Embora consideráveis esforços tenham sido dedicados à compreensão dos fatores que afetam as comunidades em paisagens antrópicas, muitos estudos tem focado na dimensão taxonômica da biodiversidade, considerando apenas a densidade ou a riqueza de espécies (FAHRIG, 2003; SODHI e EHRLICH, 2010; TSCHARNTKE et al., 2012). A conservação da natureza em paisagens modificadas deve, além do número e a identidade das espécies, considerar a diversidade filogenética para manter a capacidade das assembleias em responder às mudanças nas condições ambientais (KNAPP et al., 2008a). Também deve considerar suas características funcionais (DÍAZ e CABIDO, 2001; PETCHEY e GASTON, 2006), para garantir a manutenção das funções ecossistêmicas e dos serviços ambientais prestados à sociedade.

1.1.3 Medidas de diversidade filogenética e funcional

A diversidade biológica da comunidade está relacionada à produtividade e estabilidade do ecossistema e, devido a isso, é usada como indicador de sua qualidade ou maturidade (PIELOU, 1975; MAGURRAN, 2004). Normalmente a biodiversidade é mensurada pelo número de espécies, por índices de diversidade, que combinam a riqueza e a abundância, ou por modelos de diversidade (MAGURRAN, 2004). A riqueza é a medida mais simples de diversidade, uma vez que é meramente o número de espécies não ponderada e é análoga a amplitude de uma variável quantitativa no senso estatístico (PIELOU, 1975). Os índices tradicionais de diversidade usados em estudos ecológicos, entropia de Shannon e dominância de Simpson, não consideram a diferença taxonômica entre as espécies (RICOTTA, 2004).

Assim, as medidas clássicas de diversidade biológica falham por não incorporar o espectro de características ecológicas ou diversidade genética representada na amostra. Assume que todas as espécies contribuem igualmente para a diversidade sem considerar sua particularidade funcional ou isolamento genético (COUSINS, 1991).

A inevitável perda de informação que existe quando resumimos um grande conjunto de dados de uma comunidade faz com que alguns digam que os índices tradicionais de diversidade mais escondem do que revelam (CIANCIARUSO et al., 2009) uma vez que tais medidas são estimativas pouco preditivas da estrutura (WEBB, 2000; RICOTTA, 2005) e do funcionamento (DÍAZ e CABIDO, 2001; PETCHEY, 2004) da comunidade. As diversidades filogenética (WARWICK e CLARKE, 1998; WEBB, 2000) e funcional (PETCHEY e GASTON, 2006), têm se mostrado mais sensíveis para detectar respostas das comunidades às mudanças ambientais do que as medidas tradicionais de diversidade (RICOTTA et al., 2005; PETCHEY e GASTON, 2006). Recentemente, novos métodos usados para a quantificação da diversidade filogenética e funcional tem sido empregados, como é o caso dos Hill numbers, também chamados de efetivo número de espécies. Primeiramente usados por Kimura e Crow (1964) em estudos genéticos e finalmente aplicados à ecologia por MacArthur (1965, 1972), são definidos como uma família de índices paramétricos de diversidade e que utilizam o parâmetro q , o qual lhes confere maior sensibilidade à abundância relativa das espécies, e tem como propriedade de maior valor obedecer o princípio da replicação (ver HILL, 1987; CHAO et al., 2014). Chao et al. (2010) aplicaram os *Hill numbers* ao estudo da diversidade filogenética e, de forma similar, Chao et al. (2014) à pesquisa sobre diversidade funcional utilizando-se dos traços funcionais das espécies. Para o cálculo da diversidade filogenética, *Hill numbers* considera o número efetivo de linhagens em cada ramo da árvore filogenética e, por sua vez, o número efetivo de pares de espécies considerando a distância par-a-par entre elas para o cálculo da diversidade funcional (CHAO et al., 2014).

Alguns autores defendem que os índices de diversidade devem considerar a diferença entre as espécies dentro de um contexto filogenético (WARWICK e CLARKE, 1995, 1998; CLARKE e WARWICK, 2001; MAGURRAN, 2004; RICOTTA, 2004; GORENSTEIN, 2009). A diversidade filogenética é uma medida da diversidade de uma comunidade que incorpora as relações filogenéticas das espécies (VANEWRIGHT et al., 1991; WILLIAMS et al., 1991; VANE-WRIGHT, 1996). Assim, áreas com maior número de espécies, porém com menor número de gêneros, famílias e ordens apresentam menor riqueza taxonômica (MAGURRAN, 2004). Essa abordagem ganhou importância na última década, pois pode também ser aplicada para seleção de áreas para conservação (VANE-WRIGHT, 1996; VANE-

WRIGHT et al., 1991; WILLIAMS et al., 1991). Estudos sobre a estrutura taxonômica das comunidades que frequentemente quantificam a diversidade taxonômica hierárquica (taxa de espécies por gênero) são análogos aos estudos filogenéticos, estes últimos, porém, são baseados em uma hipótese filogenética (VAMOSI et al., 2009). Índices filogenéticos são mais reais, pois aumentam a compreensão do relacionamento entre diversidade e outros atributos ecológicos de uma amostra (GORENSTEIN, 2009) e possibilitam compreender melhor a maneira que as comunidades vegetais evoluem e se desenvolvem (TALLENTS et al., 2005).

A ampla variedade de índices filogenéticos na literatura são, em parte, um reflexo das dificuldades em determinar o quanto estas mesmas métricas se relacionam entre si em termos ecológicos e matemáticos (TUCKER et al., 2016). Pavoine et al. (2009), baseando-se em fundamentos matemáticos, agruparam os índices de diversidade filogenética em três dimensões principais: riqueza, divergência e regularidade. A primeira reúne os índices que quantificam as diferenças filogenéticas acumuladas entre os taxa (riqueza). A segunda dimensão é composta por índices que calculam o parentesco filogenético médio entre os taxa, e representa a média filogenética em uma assembléia (divergência). Por fim, a terceira dimensão reúne os índices que consideram a variação nas diferenças entre os taxa, ou seja, informam qual a regularidade das diferenças filogenéticas entre os taxa de uma assembléia (regularidade).

Assim como no caso da diversidade filogenética, o interesse pela diversidade funcional (FD, do inglês Functional Diversity) está crescendo muito nos últimos anos, em diversos campos da Ecologia e em estudos com diversos grupos taxonômicos, sugerindo que o conceito está ganhando importância (CIANCIARUSO et al., 2009). A diversidade funcional pode ser definida como o valor e a variação das espécies e de suas características que influenciam o funcionamento das comunidades (TILMAN, 2001). Medir a diversidade funcional significa medir a diversidade de traços funcionais que influenciam os processos da comunidade, independentemente da filogenia dos organismos. O número de análises sobre a montagem e estrutura filogenética e funcional de comunidades tem rapidamente aumentado com o desenvolvimento de ferramentas cada vez mais sofisticadas e análises sendo implementadas (SWENSON et al., 2012; SWENSON, 2013).

Medidas de diversidade filogenética podem ser usadas para analisar os processos ecológicos que organizam a comunidade (WEBB et al., 2002). Filtros ambientais, tais como a fragmentação em paisagens urbanizadas ou perturbações regulares em paisagens agrícolas, podem aumentar a diversidade filogenética de plantas com traços funcionais bem adaptados à estas condições ou diminuir a diversidade filogenética destas comunidades quando as características funcionais são menos adaptadas (KNAPP et al., 2008b). De forma similar, a

diversidade funcional pode nos ajudar a esclarecer os processos que determinam o funcionamento das comunidades, pois é um conceito que liga organismos e comunidades por meio de mecanismos como complementaridade no uso de recursos e facilitação (PETCHEY e GASTON, 2006). Por exemplo, menores valores de diversidade funcional indicam que filtros ambientais podem estar atuando, tornando as espécies na comunidade funcionalmente mais similares do que o esperado ao acaso. Por sua vez, maiores valores de FD do que esperado ao acaso indicam que interações bióticas, como a competição, podem ser considerados como mais importantes (WEIHER e KEDDY, 1995). Ainda é incipiente o conhecimento sobre a estrutura filogenética e funcional de comunidades biológicas de florestas tropicais inseridas em paisagens urbanas, o que justifica o uso dessas abordagens nos estudos das respostas das comunidades às perturbações de origem antrópica. É crescente o número de estudos que utilizam as abordagens filogenéticas e funcionais como subsídio para a elaboração de medidas de recuperação e conservação de diversos grupos taxonômicos, como plantas, aves, insetos, serpentes e mamíferos (PETCHEY e GASTON, 2002; ISAAC et al., 2012; CIANCIARUSO et al., 2013; FENKER et al., 2014; FRISHKOFF et al., 2014).

1.1.4 Comunidades de plantas em áreas urbanas

A flora do Brasil é representada por mais de 46 mil espécies de plantas catalogadas (FLORA DO BRASIL, 2016), excluindo-se os fungos e, destas, 4.617 espécies estão ameaçadas de extinção (MMA, 2013). As maiores famílias no Brasil, em número de espécies, são Fabaceae (3.200 espécies, das quais 2.144 são endêmicas), Asteraceae (1.900), Euphorbiaceae (1.100), Myrtaceae (1.038) e Rubiaceae (1.000). Também são notáveis, as Apocynaceae (incluindo a subfamília Asclepiadoideae) com 750 espécies, as Lamiaceae com 500 espécies (a família foi recentemente redefinida e ampliada por HARLEY et al., 2004), Malpighiaceae com 458 espécies e Solanaceae com 450 espécies distribuídas em 31 gêneros. A maioria dos gêneros endêmicos do Brasil estão na região Amazônica (GIULIETTI et al., 2005). Por sua vez, o elevado grau de endemismo e riqueza de espécies observados em alguns grupos vegetais somado à diversidade florística da Floresta Atlântica (BEGON et al. 1996) em alguns locais, é superior às observadas em trechos de Floresta Amazônica (SILVA e LEITÃO FILHO, 1982; MARTINS, 1989; BROWN Jr. e BROWN, 1992). Um único hectare (ha) de floresta tropical pode abrigar até novecentas (900) espécies de plantas vasculares (BALSLEV et al., 1998), incluindo até quatrocentos e cinquenta (450) espécies de árvores e lianas.

Em florestas tropicais preservadas, a dinâmica natural da comunidade arbórea tem fundamental importância para a manutenção da diversidade biológica (TURNER, 2001;

TOWNSEND et al., 2006). Por sua vez, comunidades biológicas inseridas em cidades são radicalmente alteradas em termos de riqueza (número de espécies e seus componentes de diversidade) e equabilidade (quanto os indivíduos estão distribuídos entre as espécies e outros componentes da diversidade (SHOCHAT et al., 2006; SHOCHAT et al., 2010). Áreas urbanas abrigam uma considerável diversidade de plantas vasculares, o que inclui números consideráveis de espécies nativas e exóticas (DOBSON et al., 2001; HOPE et al., 2003), podem causar mudanças na composição das espécies (WILLIAMS et al., 2005) ou a extinção regional de espécies raras por meio do seu processo de expansão, com a consequente modificação e destruição dos habitats naturais (KNAPP et al., 2009). Estudos desenvolvidos em regiões de clima temperado apontam que embora algumas espécies de plantas nativas possam tornar-se localmente extintas ou geralmente suas populações diminuam nas cidades (ZIPPERER e GUNTENSPERGEN, 2009), especialmente no caso das espécies raras, a riqueza e a equabilidade geralmente aumentam em muitas cidades, ao menos em maiores escalas espaciais (WALKER et al., 2009; GRIMM et al., 2008). Contudo, este padrão de aumento na diversidade é interrompido em menores escalas (FAETH et al., 2011).

A vegetação associada aos ambientes tipicamente antropizados ou sinantrópicos tem como características específicas a facilidade de sobrevivência e dispersão nos ambientes perturbados pela ação degradadora humana (PEDROTTI e GUARIM NETO, 1998). A habilidade de plantas sinantrópicas, quanto à sobrevivência, é atribuída principalmente a caracteres ou mecanismos de estratégias de vida, como grande agressividade competitiva, grande produção de sementes (pequenas, leves, aladas ou com ganchos), longevidade dessas sementes, entre outros aspectos (PITELLI e PAVANI, 2005). Trata-se de um grupo considerado infestante e forte competidor por espaço, sendo tratado como um tema relevante nas questões biogeográficas na atualidade (ALMEIDA e FREITAS, 2000; COLAUTTI e MACISAAC, 2004). Sabe-se que filtros urbanos atuam sobre todas as espécies, mas dependendo do estado de seus caracteres, algumas plantas são capazes de passar os filtros, enquanto outras não (KNAPP et al., 2008b). A influência da urbanização sobre os traços funcionais tem sido confirmado para uma ampla variedade de traços em plantas (KLEYER, 2002; CHOCHOLOUŠKOVÁ e PYŠEK, 2003; WILLIAMS et al., 2005; LOSOSOVÁ et al., 2006), embora pouco se saiba sobre seus efeitos na diversidade filogenética (ver RICOTTA et al., 2008) e funcional, ao menos em regiões temperadas. É preciso considerar ainda que os efeitos da fragmentação e a perda de habitat como resultado da urbanização podem não ser detectados nas décadas recentes logo após a perturbação humana, particularmente para indivíduos com ciclo de vida longo (EWERS e DIDHAM, 2006), o que justifica o uso de estágios ontogenéticos

na investigação dos efeitos da perturbação antrópica sobre os componentes da diversidade biológica em comunidades de plantas.

1.2 OBJETIVOS

1.2.1 Objetivo geral

Avaliar como a urbanização da paisagem afeta a estrutura e diversidade taxonômica, filogenética e funcional de comunidades de plantas em uma região urbanizada da Floresta Atlântica Nordeste.

1.2.2 Específicos

- a) Avaliar se paisagens mais urbanizadas apresentam comunidades de plantas com menor riqueza de espécies e menor diversidade funcional e filogenética que paisagens menos urbanizadas;
- b) Comparar a intensidade das respostas à urbanização entre os estágios ontogenéticos jovens e adultos

Artigo aceito para publicação pela revista Urban Ecosystems:
<https://doi.org/10.1007/s11252-018-0745-y>

2 LANDSCAPE URBANIZATION THREATENS THE PHYLOGENETIC DIVERSITY OF PLANT COMMUNITIES IN THE BRAZILIAN ATLANTIC FOREST

Valdecir Silva-Junior¹, Danielle G. Souza², Rubens T. Queiroz², Luiz G. R. Souza³, Elâine M. S. Ribeiro¹, Bráulio A. Santos^{2*}

¹ Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, 50670-901, Recife, PE, Brasil.

² Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba. Cidade Universitária, Castelo Branco, 58051-900, João Pessoa, PB, Brasil.

³ Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, 50670-901, Recife, PE, Brasil.

⁴ Colegiado de Ciências Biológicas, Universidade de Pernambuco, Campus Petrolina. BR 203, km 2, s/n, Vila Eduardo, 56328-903, Petrolina, PE, Brasil.

*Corresponding author: braulio@dse.ufpb.br

Abstract

Urbanization causes species loss around the world, but its effects on phylogenetic diversity are poorly known in tropical forests. Using a patch-landscape approach in an urbanizing region of the Brazilian Atlantic Forest, we tested whether the increase in landscape urbanization reduces plant species density, phylogenetic richness and divergence, and increases the relatedness among co-occurring individuals and species. We assessed plant responses to urbanization in adult (diameter > 10 cm) and sapling communities (2.5-10 cm diameter) separately, as saplings are proxies of the future flora. We sampled 2860 woody plants belonging to 155 species in nine circular landscapes with urbanization level varying from 0% to 45%, and estimated the relatedness among the species that have increased and decreased in relative abundance in more urbanized landscapes (winner and losers, respectively). As expected, species density and phylogenetic richness decreased with the increase in urbanization. These responses were consistent for adult and sapling communities, suggesting a persistent loss of species and mean number of effective lineages in more urbanized landscapes. Contrary to our expectations, phylogenetic divergence and structure did not respond to urbanization, indicating that the more urbanized landscapes still retain much evolutionary history. However, because the relatedness among winners was greater than among losers, it is likely that the phylogenetic divergence gradually reduces and the relatedness increases, resulting in impoverished forests with uncertain implications for the ecosystem services they provide. This environmental cost should be taken into account to align urban sprawl with biodiversity conservation.

Key-words: cities, habitat loss, ontogenetic stage, relatedness, tropical forest, trees.

2.1 INTRODUCTION

Urbanization is a widespread phenomenon that drastically modifies landscape structure and ecosystem functions (Seto et al. 2013), causing species loss and biotic homogenization (McKinney 2006). The research agenda of habitat fragmentation has long demonstrated the negative impacts of forest degradation in agricultural landscapes (Ewers and Didham 2006; Laurance et al. 2011; Melo et al. 2013; Arroyo-Rodríguez et al. 2017), reporting biomass collapse, proliferation of disturbance-adapted native species, disruption in key ecological interactions, and shifts in taxonomic, functional and phylogenetic diversity of remaining communities (Laurance et al. 2006, 2011; Santos et al. 2008, 2010; Lopes et al. 2009; Lôbo et al. 2011). Urbanized landscapes in species-rich tropical regions are expected to follow the same trend, but the biological responses to the changes in landscape structure may be even stronger as matrix is harsher and other synergistic human impacts, such as noise, soil and air pollution, fire, selective logging and hunting, arise or become more common (McKinney 2006, 2008). We are rapidly urbanizing the agricultural landscapes abutting our cities and megacities (UN 2014), but slowly estimating the environmental costs associated with the process. This knowledge gap limits our ability to align urban sprawl with biodiversity conservation, which is particularly relevant for the protection of the global biodiversity hotspots (Myers et al. 2000).

The use of phylogenetic relatedness among species and individuals in community ecology has helped us to go beyond the number of species and measure different dimensions of the diversity (Cavender-Bares et al. 2009). Many metrics have been developed along with molecular phylogenies and softwares, allowing the quantification of phylogenetic richness and divergence of a community and the estimation of the level of relatedness among its individuals and species (phylogenetic structure) (Webb et al. 2002; Chao et al. 2010; Tucker et al. 2017). Phylogenetic metrics have been used to describe phylogenetic changes in fragmented tropical rainforests at the local scale (Santos et al. 2010, 2014), a few have scaled up to the landscape level (Arroyo-Rodríguez et al. 2012; Andrade et al. 2015; Matos et al. 2017), but none has been conducted in urbanizing regions. An emerging conclusion is that the plant traits associated with vulnerability to human disturbance are not conserved along the phylogeny, resulting in little changes in phylogenetic divergence and structure in highly disturbed forests (Santos et al. 2010; Arroyo-Rodríguez et al. 2012, Matos et al. 2017). On the other hand, there is also evidence indicating that species becoming more abundant in disturbed forests are more phylogenetically related than those declining in these habitats (Norden et al. 2012; Santos et al. 2014). In this sense, if a small group of native species belonging to close related lineages benefits from urbanization, it is not surprising that more urbanized landscapes face phylogenetic impoverishment.

The Brazilian Atlantic Forest is one of the most important and threatened global biodiversity hotspots (Myers et al. 2000). It has been transformed since the sixteenth century; more than 80% of the 250,000 forest fragments are smaller than 50 ha, about half of the remaining vegetation is less than 100 m from the nearest edge, and the average distance between the fragments is 1440 m (Ribeiro et al. 2009). During this long process of habitat loss and fragmentation, many metropolitan regions have raised and dominated the agricultural landscapes that previously disturbed the forest (Joly et al. 2014; Stevens 2014). Similar to other regions around the world, cities and dense settlements show a clear trend for growth (Seto et al. 2013). Empirical evidence from fragmented forests that currently make up the agricultural landscapes indicates that edge effects drive plant communities towards early successional stages (Santos et al. 2008; Tabarelli et al. 2008), reducing the phylogenetic divergence of the remaining communities (Santos et al. 2010). More recently, a study with functional plant traits demonstrates that forests with highly urbanized borders are more impacted by edge effects than forests bordering agricultural fields (Guerra et al. 2017), which emphasizes the urgency in understanding plant responses to urbanization.

In this study we used a patch-landscape approach (Brennan et al. 2002; Arroyo Rodríguez and Fahrig 2014) to assess whether the increase in landscape urbanization reduces plant species density, phylogenetic richness and divergence, and increases the relatedness among co-occurring individuals and species. We calculated 12 complementary metrics that describe the phylogenetic dimension of the communities and correlated them with the percentage of urbanization in circular landscapes with 200 m radius (12.56 ha). Given that the long lifespan of tropical trees (centuries) may prevent some fragmentation effects from being observed in recent deforestation frontiers (Ewers and Didham 2006), adult and sapling communities were assessed separately, with saplings representing a proxy of the future flora (see also Arroyo-Rodríguez et al. 2012). We also identified the species that were more positively (winners) and negatively (losers) correlated with the level of landscape urbanization and estimated their relatedness to infer changes in phylogenetic patterns in face of urban sprawl. If winners are more related than losers, phylogenetic impoverishment is expected in the long run (Santos et al. 2014), but if winners are as disperse across the phylogeny as losers, no significant change in phylogenetic divergence and structure should be detected.

2.2 METHODS

2.2.1 Study region

We carried out the study in the metropolitan area of João Pessoa (7° 01' S, 34° 51' W), the most populous area of the Paraíba State, Northeast Brazil (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística 2013) (Fig.1). In our study region (ca. 63,000 ha) both urban and agricultural areas have increased since 1970s, resulting in the loss of 57% of the original vegetation in only four decades (Stevens 2014). The current remaining vegetation sums up 14,847 ha, which are distributed across 236 small patches surrounded by extensive sugar cane plantations and human settlements (Stevens 2014). The region is found in the Pernambuco Endemism Center, considered the most deforested and less protected endemism center of the Brazilian Atlantic Forest (Pôrto et al. 2005). Only 18% of the vegetation left in the study region are within protected areas. Nine protected areas ranging from 14 ha to 1,058 ha showed minimum level of security to permit access and fieldwork inside and were selected for this study. A detailed description on climate, vegetation, geomorphology and soil of the study region is available in Stevens (2014).

2.2.2 Level of landscape urbanization

To estimate the level of landscape urbanization we adopted the patch-landscape approach proposed by Brennan et al. (2002). Using satellite images taken in 2010 and the ESRI 10 ArcGIS® 9.3 software, we built a circular buffer with 200 m radius from the centroid of each protected area, quantified all industrial zones, roads, villages, towns and other edifications as human settlements within the buffer, and calculated the percentage of urbanization in the landscape (Stevens 2014). We selected this size of landscape after repeating the same procedure with buffers of up to 1000 m (314 ha) and detecting that the spatial scale in which urbanization had stronger effects on most community attributes was at 200 m (see procedures described in Fahrig 2013).

2.2.3 Plant inventory

To sample the plant communities we followed Gentry's (1982) protocol of vegetation survey. In each protected area, we established ten 50 m x 2 m random plots (0.1 ha) and identified all trees, palms, shrubs and lianas individuals with diameter at breast height (hereafter DBH) ≥ 2.5 cm (Arroyo-Rodriguez et al. 2009). Then we used the DBH to classify the individuals as adults (DBH > 10 cm) or saplings (DBH between 2.5 cm and 10 cm) (Arroyo-Rodríguez et al. 2012). Plant identification was based on our experience with this flora (Santos et al. 2008) along with expert opinions and herbarium data. Classification followed APG III (Chase et al. 2009).

To evaluate inventory completeness of each landscape, we calculated the coverage estimator with iNEXT software (Chao et al. 2013) as:

$$\hat{c}_n = 1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1)f_1}{n-1} + 2 \frac{f_2}{n} \right]$$

where f_1 and f_2 represents the species with one (singletons) and two (doubletons) individuals and n is the total number of individuals in each sample. Our coverage averaged ($\pm$ SD) 95.5% (0.25), indicating a very accurate inventory.

2.2.4 Phylogenetic metrics

Based on the species recorded in all landscapes (155 species, 109 genera and 50 families), we produced a regional time-calibrated molecular phylogeny using Bayesian inference and Markov chain Monte Carlo (MCMC) methods (Ribeiro et al. 2016) (see Online resource 1 and 2). We used the COMSTRUCT function of PHYLOCOM 4.1 (Webb et al. 2008) to calculate four phylogenetic metrics: Mean Pairwise Distance (hereafter MPD), Mean Nearest Taxon Distance (hereafter MNTD), Net Relatedness Index (hereafter NRI) and Nearest Taxon Index (hereafter NTI) (Webb 2000, 2008). We calculated the metrics considering presence/absence data only, as well as using the switch ‘-a’ to weighted them by species abundances.

MPD and MNTD are metrics of phylogenetic divergence among taxa or individuals, being considered indices of phylogenetic diversity (Tucker et al. 2016). NRI and NTI are standardized effect sizes of MPD and MNTD, respectively, estimated from 999 randomly generated null communities from the regional phylogeny. They describe the phylogenetic structure of the community, but not its diversity. NRI describes the overall phylogenetic structure, including basal and terminal clades, while NTI describes the structure closer to tips of the phylogenies (terminal clades) (Webb et al. 2008). Positive values of NRI and NTI indicate phylogenetic clustering, e.g. co-occurring taxa or individuals are more related than expected by chance. Conversely, negative values indicate phylogenetic overdispersion, e.g. co-occurring taxa or individuals are more distant related than random expectation (Vamosi et al. 2009).

We also calculated three complementary metrics of phylogenetic richness and divergence based on Hill numbers, [${}^0D(T)$], [${}^1D(T)$] and [${}^2D(T)$], which expresses the mean number of effective lineages (Chao et al. 2010):

$${}^q\overline{D}(T) = \left\{ \sum_{i \in T} \frac{p_i^q}{\sum_{i \in T} p_i^q} \right\}^{1/(1-q)}$$

Where T is any fixed time of interest, L_i is the length (duration) of branch i in the set of all branches in the time interval B_T , a_i is the total abundance descended from branch i , and q is a parameter that determines metric sensitivity to species frequencies (Chao et al. 2010). When $q = 0$ [${}^0D(T)$], species abundances are ignored, giving rise to a metric of phylogenetic richness (Tucker et al. 2016). When $q > 0$ [${}^1D(T)$ and ${}^2D(T)$], species abundances are taken into account and the metrics estimate the phylogenetic divergence or branch diversity (Tucker et al. 2016). We performed these analyses of true phylogenetic diversity through PhD (Phylogenetic Diversity) program (Chiu et al. 2012), using gWidgets, tcltk, gWidgetstcltk and ade4 packages in software R 3.2.1 version (R Core team, 2015).

2.2.5 Data analyses

We used linear models to examine the effect of landscape urbanization on species density and phylogenetic metrics and to assess whether such effect differed among sapling and adult ontogenetic stages. Models were built using standard least squares personality and Gaussian distribution of errors after checking they followed a normal distribution with Shapiro-Wilk tests. To quantify the phylogenetic relatedness of winner and loser species, we correlated species' relative abundance with the percentage of landscape urbanization and ranked the Pearson product-moment correlation coefficient (r) of all relationships from the lowest to the greatest, i.e. from the most negative to the most positive relationships. The extremes of the rank – the top 10 species – were then used to identify the winners and losers of the study region. The most negative relationships indicated those species whose relative abundance decreased with the increase in urbanization. We called them losers as their relative abundance were smaller in more urbanized landscapes. The most positive relationships revealed those species whose relative abundance increased with the increase in urbanization and were considered winners. The rationale behind this procedure was that the consequences of biotic and abiotic changes imposed by urbanization on plant growth, reproduction, dispersal and establishment would be ultimately translated into changes in species relative abundance (Santos et al. 2014). All statistical analyses were performed in JMP 8 (SAS Institute Inc.).

2.3 RESULTS

We recorded 2860 woody plants belonging to 155 species, 109 genera and 50 botanical families (Fig. 2). We recorded 2048 adult individuals from 136 species (37.3 ± 7.0 , mean $\pm$ SD) and 812 sapling individuals from 105 species (23.7 ± 10.5). The most representative families in the two ontogenetic stages were Fabaceae (22 species among adults while 16 among saplings) and Myrtaceae (9 species per ontogenetic stage).

Correlation values indicated as “losers” 10 species from 10 families, such as *Eschweilera ovata* (Lecythidaceae), *Buchenavia tetraphylla* (Combretaceae) and *Sloanea guianensis* (Elaeocarpaceae) (Table 1). On the other hand, “winners” were four species of the same family (Fabaceae), namely *Inga thibaudiana*, *I. blanchetiana*, *Tachigali densiflora*, and *Albizia pedicellaris* (Table 1), all predominantly early successional species. The greater relatedness of winners with respect to losers was confirmed by lower MPD and MNTD and greater NRI and NTI (Table 2).

Phylogenetic divergence metrics varied greatly among landscapes but none responded significantly to the percentage of landscape urbanization. The four metrics of phylogenetic structure also varied across landscapes, but although the majority of NRI and NTI values were positive, indicating a general trend that co-occurring plants are more related than expected by chance (phylogenetic clustering) nor NRI neither NTI responded to landscape urbanization (Fig. 3).

As expected, species density and phylogenetic richness (0D) decreased in more urbanized landscapes (Table 3, Fig. 3) with strongest association only in 200-300m landscape scale. Thus, the mean effective number of distinct lineages varied being significantly lesser in landscapes with higher levels of urbanization. This decreasing was quite similar in adult and sapling communities which also showed similar values of phylogenetic divergence and structure (Table 3). The only differences observed between the ontogenetic stages were in $MNTD_{ab}$ and $MNTD_{pa}$, which were significantly smaller in adults than saplings (Table 3, Fig. 3).

2.4 DISCUSSION

Our findings give only partial support to the hypothesis of phylogenetic impoverishment driven by landscape urbanization. On one hand, smaller spatial scales (200 – 300 m) are very susceptible to higher urbanization levels showing decreases for species density and mean effective number of lineages (phylogenetic richness). However, these *taxonomic impoverishment* and loss of lineages number resulted in very low and non-significant variability in levels of phylogenetic divergence and structure among landscapes, converting in weak phylogenetic changes in remaining plant assemblages. Thus our study reveal that these metrics in landscapes highly urbanized are similar to those with lower urbanization, an unexpected effect, suggesting that these landscapes are relatively able to retain phylogenetic diversity (see also Arroyo Rodriguez et al. 2012; Matos et al. 2017). Therefore, higher levels of recent landscape urbanization are most relevant in understanding the depletion on species and lineages number only in small spatial scales. Contrary to our results, Knapp et al. (2016) recently observed negative effects on phylogenetic divergence by urbanization over 329 years in a temperate region.

Considering a long term perspective in their investigation Ricotta et al. (2011) suggested that centuries of human mediated biotic interchange have resulted in phylogenetic differentiation among urban floras in European cities. These findings reveal a role of great time slots and biogeographical context as factors on community structuring, which includes immigrating and extirpation processes over time, revealing a long-term approach in the phylogenetic diversity studies may help to explore responses of floras in urbanized landscapes.

In tropical forests, random structure and divergence responses could be attributed to absence of phylogenetically conserved traits among lineages, in agree to previous findings for Brazilian Atlantic forest (Girão et al. 2007; Lopes et al. 2009). Furthermore, our results also suggest that traits associated to disturbances evolved independently from distant-related ancestors (i.e are phylogenetically convergent) (Webb et al. 2002; Cavender-Bares et al. 2004) resulting in less changes in pairwise phylogenetic distance. Many studies evidenced that in despite the proportion of species within different tree functional groups (e.g. shade-tolerant, large-seeded and emergent tree species) these differences do not necessarily reflect on phylogenetic diversity and structure of tree species (Santos et al. 2010; Arroyo-Rodríguez et al. 2012; Matos et al. 2017). In addition, other underlying cause could be hyperdynamism of tropical fragmented forests (see Laurance 2002), in which recurring disturbance (e.g. fire, intensive firewood extraction) and stochastic forces should affect establishment, successional trajectories and diversity patterns (e.g. taxonomic beta diversity-see Arroyo-Rodríguez et al. 2013; Sfair et al. 2016), being able to influences several dimensions of phylogenetic diversity leads to variability in a less predictable manner. In a recent investigation Ribeiro et al. (2016) revealed recurrent disturbances (e.g. slash-and-burning agriculture, logging, cattle raising) not only decreases taxonomic component even as induce impoverishment of plant phylogenetic diversity in tropical dry forest. As mainly causes of hyperdynamism in the are edge effects (Laurance 2002) as potential driver of canopy-gap formation and consequently recruitment and proliferation of short-lived pioneer species in tropical fragmented forests with different disturbance histories. The phylogenetic structure of these second-growth forest could reflect communities in different successional trajectories accordling their specific disturbances and landscapes dynamics (See Norden et al. 2015).

These random phylogenetic divergence and structure in response to human disturbances should be used to indicate high evolutionary value of disturbed forests, as suggested by Arroyo Rodríguez et al. (2012). However, these studies did not measure the phylogenetic richness of the communities – an important descriptor of the phylogenetic dimension (Chao et al. 2010; Tucker et al. 2017) – and may have overestimated the evolutionary value of the disturbed forests and masked phylogenetic impoverishment. Finally, attributes of urbanized landscapes drives species loss to be randomly or uniformly distributed throughout the phylogeny (Arroyo

Rodríguez et al. 2012; Cavender-Bares et al. 2004). Land use changes (housing, building, urban agricultural activities) might directly influence species richness and distribution and impose different pressures for saplings and adults (Amici et al. 2015). Overall, sapling stage is more prone to disturbances (Ribeiro et al. 2016), but our findings indicate that both stages have similar responses to urbanization at smaller landscape scales. Although there is an agreement with the idea that landscape modification plays a critical role on flora persistence (Andrade et al. 2015; Fahrig 2003; Williams et al. 2009), our study suggests that urbanization effects extend to the entire plant ontogeny, showing the negative magnitude of this process in tropical biota. A similar pattern has been observed in plant communities facing chronic anthropogenic disturbances in seasonally tropical dry forests of South America (Ribeiro et al. 2016) and tropical rainforest destruction in the Gulf of Mexico (Arroyo-Rodríguez et al. 2012), but more studies are needed to disentangle the urbanization consequences across plant ontogeny.

It is already recognized that urban regions have high spatial heterogeneity associated with heterogeneity of vegetation cover (Beninde et al. 2015) produced by many distinct (idiosyncratic) forms of land uses at small spatial scales (Savard et al. 2000; Thompson et al. 2003), resulting in high levels of beta diversity (Niemela 1999). However, our analyses on ‘winners’ and ‘losers’ suggest that regions tend to be dominated by a smaller number of lineages phylogenetically related and principally composed by pioneer species. In the long term this could result in reduced phylogenetic divergence and/or increase in phylogenetic clustering, as observed along forest edges (Santos et al. 2010) and in small forest fragments (Munguía-Rosas et al. 2014). In Central Amazonia, for instance, the proliferation of closer relatives over two decades, supposed via increased atmospheric CO₂ fertilization, has driven undisturbed forests to a slight but significant phylogenetic impoverishment (Santos et al. 2014).

Cities are located in regions of high local biodiversity (Cincotta et al. 2000; Kühn et al. 2004) and although generalizations about the effect of urbanization on biodiversity are often made, their effects can vary by region, biomes, and city history (Müller et al. 2013) and as seen in our results, in different dimensions of phylogenetic diversity. Overall, plant species loss is not enough to drastically modify ecosystem functions and stability, suggested through actual phylogenetic divergence in the landscapes recently (e.g. < 100 years) urbanized. Nonetheless, in our study it was clear that landscape urbanization has its major effect on species density and phylogenetic richness, and we suggested that in the long term potential changes in phylogenetic divergence and structure probably will occur in these landscapes. We strongly recommend a significant reduction in landscape urbanization and local recurrent disturbances (e.g. logging, garbage deposition, hunting) in these areas to avoid the loss of more species and lineages (see Enedino et al. 2018; Silva-Junior and Santos 2017) and thus ensure evolutionary potential to couple with climate change and other broader human pressures (Winter et al. 2013). As urban sprawl will difficultly

decrease in the near future (United Nations, 2014), we also recommend the assisted management of the more urbanized landscapes to restore their phylogenetic richness to level of not urbanized landscapes. Although our study region is representative of the Brazilian Atlantic forest (Ribeiro et al. 2009), we recognize the need of similar studies on other Neotropical urbanized areas and in landscapes with a longer history of urbanization (>100 years) to assess the generality of our findings.

Acknowledgements

We are grateful to Orione Álvares and Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade for providing logistical support. We thank to the National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) for providing research grant to BAS (proc n. 476135/2013-3), post-doctoral fellowship to DGS (proc. n. 313272/2015-8), Pamela Stevens to help in maps and data from the urbanization. We are also grateful to Nicholas Williams and an anonymous reviewer for their comments on previous versions of the manuscript.

Supplementary material

Additional supplementary material may be found in the online version of this article in:

<https://link.springer.com/article/10.1007/s11252-018-0745-y>

Online resource 1. Methods used to build our time-calibrated phylogeny.

Online resource 2. Sequences used to estimate the Bayesian tree. We used three DNA regions: ribulose-1,5-carboxylase/bisphosphate gene (*rbcL*), maturase K (*matK*) and 5.8S ribosomal RNA gene (5.8S). Data from sequences available in GenBank and in *Amborella* Genome Database (<http://amborella.huck.psu.edu/shortstack>).

NA – Not available - Cases where information was absent for the species and its genera.

References

- Amici V, Rocchini D, Filibeck G, Bacaro G, Santi E, Geri F, Landi S, Scoppola A, Chiarucci A (2015) Landscape structure effects on forest plant diversity at local scale: Exploring the role of spatial extent. *Ecol Complex* 21:44–52. doi:10.1016/j.ecocom.2014.12.004
- Andrade ER, Jardim JG, Santos BA, Melo FPL, Talora DC, Faria D, Cazetta E (2015) Effects of habitat loss on taxonomic and phylogenetic diversity of understory Rubiaceae in Atlantic forest landscapes. *For Ecol Manage* 349:73–84. doi:10.1016/j.foreco.2015.03.049
- Angiosperm Phylogeny Group (APG) (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc*, 161, 105–121. doi: 10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x
- Arroyo-Rodríguez V, Cavender-Bares J, Escobar F, Melo FPL, Tabarelli M, Santos BA (2012) Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. *J Ecol* 100:702–711. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01952.x
- Arroyo-Rodríguez V, Fahrig L (2014) Why is a landscape perspective important in studies of primates? *Am J Primatol*, 76: 901–909 doi:10.1002/ajp.22282
- Arroyo-Rodríguez V, Melo FPL, Martínez-Ramos M, Bongers F, Chazdon RL, Meave JA, Norden N, Santos BA, Leal IR, Tabarelli M (2017) Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biol Rev Camb Philos Soc* 92:326–340 doi:10.1111/brev.12231

- Arroyo-Rodríguez V, Pineda E, Escobar F, Benítez-Malvido J (2009). Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Cons Biol* 23: 729–739 doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.01120.x
- Arroyo-Rodríguez V, Rös M, Escobar F, Melo FPL, Santos BA, Tabarelli M, Chazdon R (2013) Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *J Ecol* 101:1449–1458. doi:10.1111/1365-2745.12153
- Beninde J, Veith M, Hochkirch A (2015) Biodiversity in cities needs space: A meta-analysis of factors determining intra-urban biodiversity variation. *Ecol Lett* 18:581–592 doi:10.1111/ele.12427
- Brennan JM, Bender DJ, Contreras TA, Fahrig L (2002) Focal patch landscape studies for wildlife management: Optimizing sampling effort across scales. In: Liu J, Taylor WW (orgs) *Integrating Landscape Ecology into Natural Resource Management*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 68–91
- Cavender-Bares J, Ackerly DD, Baum DA, Bazzaz FA (2004) Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *Am Nat* 163:823–43 doi:10.1098/rstb.2010.0272
- Chao A, Chiu C-H, Jost L (2010) Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 365:3599–3609
- Chao, A., Ma, K.H., Hsieh, T.C., 2013. iNEXT online: interpolation and extrapolation (Version 1.0) [Software]. [http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software401 download/](http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software401%20download/). Accessed 10 Oct 2016
- Chiu, Chun-Huo, Chao A (2012) Program PhD (Phylogenetic Diversity). Program and User's Guide at <http://chao.stat.nthu.edu.tw/softwareCE.html> Accessed 19 Jun 2016
- Cincotta RP, Wisniewski J, Engelman R (2000) Human population in the biodiversity hotspots. *Nature* 404:990–992 doi:10.1038/35010105
- Enedino TR, Loures-Ribeiro A, Santos BA (2018) Protecting biodiversity in urbanizing regions: The role of urban reserves for the conservation of Brazilian Atlantic Forest birds. *Perspect Ecol Conserv* 1–7. doi: 10.1016/j.pecon.2017.11.001
- Ewers RM, Didham RK (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol Rev* 81:117–142 doi:10.1017/S1464793105006949

- Fahrig L (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu Rev Ecol Environ Syst* 34:487–515.
doi:10.1146/132419
- Fahrig L (2013) Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. *J Biogeogr* 40:1649–1663 doi:10.1111/jbi.12130
- Franklin AB, Noon BR, George TL (2002) What is habitat fragmentation? *Stud Avian Biol* 25:20–29
- Gardner, T.A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R.M., Harvey, C.A., Peres, C.A., Sodhi, N.S., 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecol. Lett.*, 12:561–582 doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01294.x
- Gentry AH (1982) Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evol. Biol* 15:1–85 doi: 10.1007/978-1-4615-6968-8_1
- Guerra, TNF, Araújo EL, Sampaio, EVSB, Ferraz EMN (2017) Urban or rural areas: Which types of surrounding land use induce stronger edge effects on the functional traits of tropical forests plants? *Appl. Veg. Sci.* 20:538–548 doi:10.1111/avsc.12315
- Girão LC, Lopes AV, Tabarelli M, Bruna EM (2007) Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape. *PLoS ONE* 2, e908 doi:10.1371/journal.pone.0000908
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2013) Banco de dados agregados. <http://www.sidra.ibge.gov.br>. Accessed 30 Mar 2013
- Knapp S, Dinsmore L, Fissore C, Hobbie SE, Jakobsdottir I, Kattge J, King JY, Klotz S, McFadden JP, Cavender-Bares J (2012) Phylogenetic and functional characteristics of household yard floras and their changes along an urbanization gradient. *Ecology* 93:83–98 doi:10.1890/11-0392.1
- Knapp S, Kühn I, Schweiger O, Klotz S (2008) Challenging urban species diversity: Contrasting phylogenetic patterns across plant functional groups in Germany. *Ecol Lett* 11:1054–1064 doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01217.x
- Knapp S, Winter M, Klotz S (2016) Increasing species richness but decreasing phylogenetic richness and divergence over a 320-year period of urbanization. *J Appl Ecol* 54:1152–1160. doi: 10.1111/1365-2664.12826
- Kühn I, Brandl R, Klotz S (2004) The flora of German cities is naturally species rich. *Evol Ecol Res* 6:749–764 doi:10.1109/JSEN.2009.2035730

Laurance WF (2002) Hyperdynamism in fragmented habitats. *J Veg Sci* 13:595–602. doi: 10.1111/j.1654-1103.2002.tb02086.x

Laurance WF, Camargo JLC, Luizão RCC, Laurance SG, Pimm SL, Bruna EM, Stouffer PC, Bruce WG, Benítez-Malvido J, Vasconcelos HL (2011) The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biol Conserv* 144:56–67 doi:10.1016/j.biocon.2010.09.021

Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade A, Ribeiro JELS, Giraldo JP, Lovejoy TE, Condit R, Chave J, Harms KE, D'Angelo S (2006) Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proc Natl Acad Sci USA* 103:19010–19014 doi:10.1073/pnas.0609048103

Lôbo D, Leão T, Melo FPL, Santos AMM, Tabarelli M (2011) Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Divers Distrib* 17:287–296 doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00739.x

Lopes AV, Girão LC, Santos BA, Peres CA, Tabarelli M (2009) Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. *Biol Conserv* 142:1154–1165 doi:10.1016/j.biocon.2009.01.007

Magnago LFS, Edwards DP, Edwards FA, Magrach A, Martins SV, Laurance WF (2014) Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *J Ecol* 102:475–485 doi:10.1111/1365-2745.12206

Matos FAR, Magnago LFS, Gastauer M, Carreiras JMB, Simonelli M, Meira-Neto JAA, Edwards DP (2017) Effects of landscape configuration and composition on phylogenetic diversity of trees in a highly fragmented tropical forest. *J Ecol* 105:265–276 doi:10.1111/1365-2745.12661

McKinney ML (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol Conserv* 127:247–260. doi:10.1016/j.biocon.2005.09.005.

McKinney, M.L. (2008). Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. *Urb. Ecosys* 11:161–176 doi:10.1007/s11252-007-0045-4.

Melo FPL, Arroyo-Rodríguez V, Fahrig L, Martínez-Ramos M, Tabarelli M (2013) On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends Ecol Evol* 28:461–468 doi:10.1016/j.tree.2013.01.001

- Müller N, Ignatieva M, Nilon CH, Werner P, Zipperer WC (2013) Patterns and Trends in Urban Biodiversity and Landscape Design, in: Urbanization, biodiversity and ecosystem services: Challenges and opportunities. A global assessment, pp. 453–459
- Munguía-Rosas MA, Jurado-Dzib SG, Mezeta-Cob CR, Montiel S, Rojas A, Pech-Canché JM (2014) Continuous forest has greater taxonomic, functional and phylogenetic plant diversity than an adjacent naturally fragmented forest. *J Trop Ecol* 30:323–333 doi:10.1017/S0266467414000194
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858 doi:10.1038/35002501
- Niemela J (1999) Ecology and urban planning. *Biodiv. Conserv* 8:119–131 doi:10.1023/A:1008817325994
- Norden N, Angarita HA, Bongers F, et al (2015) Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proc Natl Acad Sci* 112:8013–8018. doi: 10.1073/pnas.1500403112
- Norden N, Letcher SG, Boukili V, Swenson NG, Chazdon R (2012) Demographic drivers of successional changes in phylogenetic structure across life-history stages in plant communities. *Ecology* 93:70–82. doi:10.1890/10-2179.
- Palma E, Catford JA, Corlett RT, Duncan RP, Hahs AK, McCarthy MA, McDonnell MJ, Thompson K, Williams, NSG, Vesik PA (2016) Functional trait changes in the floras of 11 cities across the globe in response to urbanization. *Ecography* 39: 001–012 doi:10.1111/ecog.02516
- Pôrto KC, Almeida-Cortez JS, Tabarelli M (2005) Diversidade Biológica e Conservação da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco. Ministério do Meio Ambiente, Brasília
- R Core Team (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Ribeiro EMS, Santos BA, Arroyo-Rodríguez V, Tabarelli M, Souza G, Leal IR (2016) Phylogenetic impoverishment of plant communities following chronic human disturbances in the Brazilian Caatinga. *Ecology* 97:1583–1592 doi:10.1890/15-1122.1
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FJ, Hirota MM (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol Conserv* 142:1141–1153 doi:10.1016/j.biocon.2009.02.021

- Ricotta C, La Sorte FA, Pyšek P, Rapson GL, Celesti-Grapow R, Thompson K (2011) Phylogenetic beta diversity of native and alien species in European urban floras. *Glob Ecol Biogeogr* 21:751–759. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00715.x
- Santos BA, Arroyo-Rodríguez V, Moreno CE, Tabarelli M (2010) Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented brazilian atlantic forest. *PLoS One* 5:1–7 doi:10.1371/journal.pone.0012625
- Santos BA, Peres CA, Oliveira MA, Grillo A, Alves-Costa CP, Tabarelli M (2008) Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biol Conserv* 141:249–260 doi:10.1016/j.biocon.2007.09.018
- Santos BA, Tabarelli M, Melo FPL, Camargo JLC, Andrade A, Laurance SG, Laurance WF (2014) Phylogenetic impoverishment of Amazonian tree communities in an experimentally fragmented forest landscape. *PLoS One* 9(11): e113109 doi:10.1371/journal.pone.0113109
- Savard JPL, Clergeau P, Mennechez G (2000) Biodiversity concepts and urban ecosystems. *Landsc Urban Plan* 48:131–142 doi:10.1016/S0169-2046(00)00037-2
- Seto, K.C., Parnell, S., Elmqvist, T., 2013. A global outlook on urbanization, in: Elmqvist, T., Fragkias, M., Goodness, J., Güneralp, B., Marcotullio, P.J., McDonald, R.I., Parnell, S., Haase, D., Sendstad, M., Seto, K.C., Wilkinson, C. (Eds.), *Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and Opportunities*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 1-12. (FORMATAR)
- Sfair JC, Arroyo-Rodriguez V, Santos BA, Tabarelli M (2016) Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest. *Ecol Applic* 26: 1816 – 1826 doi: 10.1890/15-1673.1
- Silva-Junior V, Santos BA (2017) Using Environmental Perception and Local Knowledge to improve the effectiveness of an Urban Park in Northeast Brazil. *Ethnobiol Conserv* 6:2. doi: 10.15451/ec2017-03-6.2-1-24
- Stevens PO (2014) *Dinâmica Da Paisagem No Geossistema Do Estuário Do Rio Paraíba - Extremo Oriental Das Américas : estimativas de perdas de habitat e cenários de recuperação da biodiversidade*. Dissertation, Universidade Federal da Paraíba
- Tabarelli M, Lopes AV, Peres CA (2008) Edge-effects drive tropical forest fragments towards an early-successional system. *Biotropica* 40:657–661 doi:10.1111/j.1744-7429.2008.00454.x

- Thompson Ken, Austin KC, Smith RM, Warren PH, Angold PG, Gaston KJ (2003) Urban domestic gardens (I): Putting small-scale plant diversity in context. *J Veg Sci* 14: 71–78 doi: 10.1111/j.1654-1103.2003.tb02129.x
- Tucker CM, Cadotte MW, Carvalho SB, Davies TJ, Ferrier S, Fritz SA, Grenyer R, Helmus MR, Jin LS, Mooers AO, Pavoine S, Purschke O, Redding DW, Rosauer DF, Winter M, Mazel F (2017) A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biol Rev Camb Philos Soc* 92 (2): 698-715 doi:10.1111/brv.12252
- United Nations (2014) World Urbanization Prospects: the 2014 revision, Department of Economic and Social Affairs, United Nations, New York
- Vamosi SM, Heard SB, Vamosi JC, Webb CO (2009) Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Mol Ecol* 18:572–592 doi:10.1111/j.1365-294X.2008.04001.x
- Webb CO (2000) Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. *Am Nat* 156:145–155 doi:10.1086/303378
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW (2008) Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24:2098–2100 doi:10.1093/bioinformatics/btn358
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and Community Ecology. *Annu Rev Ecol Syst* 33:475–505 doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448
- Williams NSG, Schwartz MW, Vesik PA, McCarthy MA, Hahs AK, Clemants SE, Corlett RT, Duncan RP, Norton BA, Thompson K, McDonnell MJ (2009) A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *J Ecol* 97:4–9 doi:10.1111/j.1365-2745.2008.01460.x
- Winter M, Devictor V, Schweiger O (2013) Phylogenetic diversity and nature conservation: Where are we? *Trends Ecol Evol* 28:199–204. doi:10.1016/j.tree.2012.10.015

Tables

Table 1 Results from Pearson's correlation coefficient indicating the top 10 species that are more positively (*winners*) and negatively (*losers*) correlated with the level of landscape urbanization in the metropolitan region of João Pessoa, Northeast Brazil

Status	Family	Species	<i>r</i> (Pearson)
<i>Losers</i>	Lecythidaceae	<i>Eschweilera ovata</i>	-0.53
<i>Losers</i>	Nyctagenaceae	<i>Guapira opposita</i>	-0.52
<i>Losers</i>	Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i>	-0.46
<i>Losers</i>	Fabaceae	<i>Chamaecrista ensiformis</i>	-0.44
<i>Losers</i>	Combretaceae	<i>Buchenavia tetraphylla</i>	-0.42
<i>Losers</i>	Dilleniaceae	<i>Davilla kunthii</i>	-0.40
<i>Losers</i>	Polygonaceae	<i>Coccoloba alnifolia</i>	-0.39
<i>Losers</i>	Malvaceae	<i>Eriotheca macrophylla</i>	-0.38
<i>Losers</i>	Ochnaceae	<i>Ouratea hexasperma</i>	-0.37
<i>Losers</i>	Peraceae	<i>Pera glabrata</i>	-0.34
<i>Winners</i>	Fabaceae	<i>Inga thibaudiana</i>	0.47
<i>Winners</i>	Lauraceae	<i>Ocotea glomerata</i>	0.48
<i>Winners</i>	Sapindaceae	<i>Allophylus laevigatus</i>	0.50
<i>Winners</i>	Fabaceae	<i>Inga blanchetiana</i>	0.51
<i>Winners</i>	Apocynaceae	<i>Aspidosperma spruceanum</i>	0.58
<i>Winners</i>	Fabaceae	<i>Tachigali densiflora</i>	0.60
<i>Winners</i>	Sapotaceae	<i>Pouteria gardneri</i>	0.61
<i>Winners</i>	Salicaceae	<i>Casearia commersoniana</i>	0.65
<i>Winners</i>	Fabaceae	<i>Albizia pedicellaris</i>	0.68
<i>Winners</i>	Malpighiaceae	<i>Stigmaphyllon rotundifolium</i>	0.68

Table 2 Phylogenetic relatedness of *winner* and *loser* species in urbanized landscapes of the metropolitan region of João Pessoa, Northeast Brazil. MPD – Mean pairwise distance, MNTD – Mean nearest taxon distance, NRI – Near relatedness index, NTI – Nearest taxon index. Species names are shown in Table 1

Phylogenetic metrics	Status	
	<i>Winners</i>	<i>Losers</i>
MPD	151.68	162.35
MNTD	93.40	132.07
NRI	1.02	0.16
NTI	0.93	-1.08

Table 3 Results of linear models fitted to test the effect of landscape urbanization on phylogenetic metrics of plant assemblages (adults and saplings) in the region of João Pessoa, Brazil†. Phylogenetic metrics: $^0D(T)$ - mean phylogenetic diversity of total lineages, $^1D(T)$ - mean phylogenetic diversity of common lineages, $^2D(T)$ - mean phylogenetic diversity of dominant lineages, MPD- mean pairwise distance, MNTD-Mean Nearest Taxon Distance, NRI- net relatedness index, and NTI-nearest taxon index. Model factors codes: URB – urbanization disturbance, OS - ontogenetic stage. ‘pa’ refers to presence/absence metrics, while ‘ab’ indicates abundance-based metrics

Metric	Whole model		Model factors		
	R^2_{adj}	F	URB	OS	URB × OS
Species density	0.65	11.67*	15.79*	18.92*	0.29 ^{n.s}
$^0D(T)$	0.65	11.47*	14.01*	19.97*	0.41 ^{n.s.}
$^1D(T)$	0.08	1.49 ^{n.s}	1.93 ^{n.s}	2.43 ^{n.s}	0.13 ^{n.s}
$^2D(T)$	0.08	0.57 ^{n.s}	0.25 ^{n.s}	1.38 ^{n.s.}	0.08 ^{n.s.}
MPD _{pa}	0.16	0.15 ^{n.s}	4.37 ^{n.s}	1.51 ^{n.s}	0.32 ^{n.s}
MNTD _{pa}	0.39	4.69*	2.07 ^{n.s}	12.01*	0.00 ^{n.s}
NRI _{pa}	0.08	0.54 ^{n.s}	1.44 ^{n.s}	0.01 ^{n.s}	0.18 ^{n.s}
NTI _{pa}	0.09	0.51 ^{n.s}	0.87 ^{n.s}	0.02 ^{n.s}	0.63 ^{n.s}
MPD _{ab}	0.10	0.44 ^{n.s}	0.59 ^{n.s}	0.73 ^{n.s}	0.01 ^{n.s}
MNTD _{ab}	0.22	2.64 ^{n.s}	0.08 ^{n.s}	7.64*	0.19 ^{n.s}
NRI _{ab}	0.10	0.45 ^{n.s}	0.95 ^{n.s}	0.21 ^{n.s}	0.24 ^{n.s}
NTI _{ab}	0.12	1.77 ^{n.s}	5.22*	0.07 ^{n.s}	0.03 ^{n.s}

†We indicate the F values and significance level (^{n.s.} $P > 0.05$, * $P < 0.05$). Degrees of freedom: whole model (3,17), URB (1,17), OS (1,17), and URB×OS (1,17).

Figure captions

Fig. 1 Location of the nine protected areas sampled for woody plants in the metropolitan region of João Pessoa, Northeast Brazil. The black marked areas represent the nine patches sampled in study area; lines represent rivers; dark gray – remaining habitats not sampled; light gray – urban areas; white – rural areas

Fig. 2 Circular phylogeny of 155 plant species sampled in the metropolitan region of João Pessoa, Northeast Brazil

Fig. 3 Relationships between the phylogenetic metrics and the percentage of landscape urbanization in the metropolitan region of João Pessoa, Northeast Brazil. The 'r' values in each line are the Pearson's correlation coefficient used to illustrate the strength of significant relationships. Black points indicate adult communities; white points indicate sapling communities

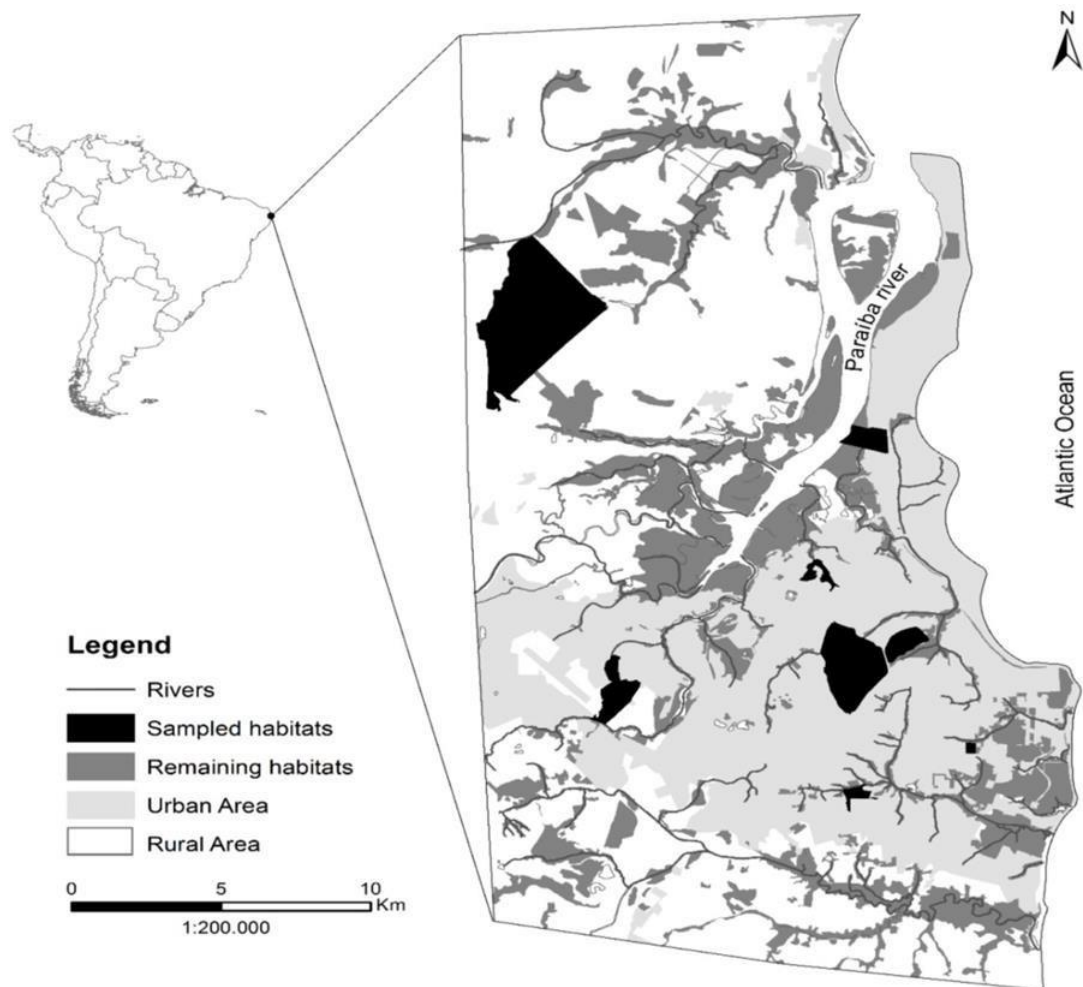


Fig. 1

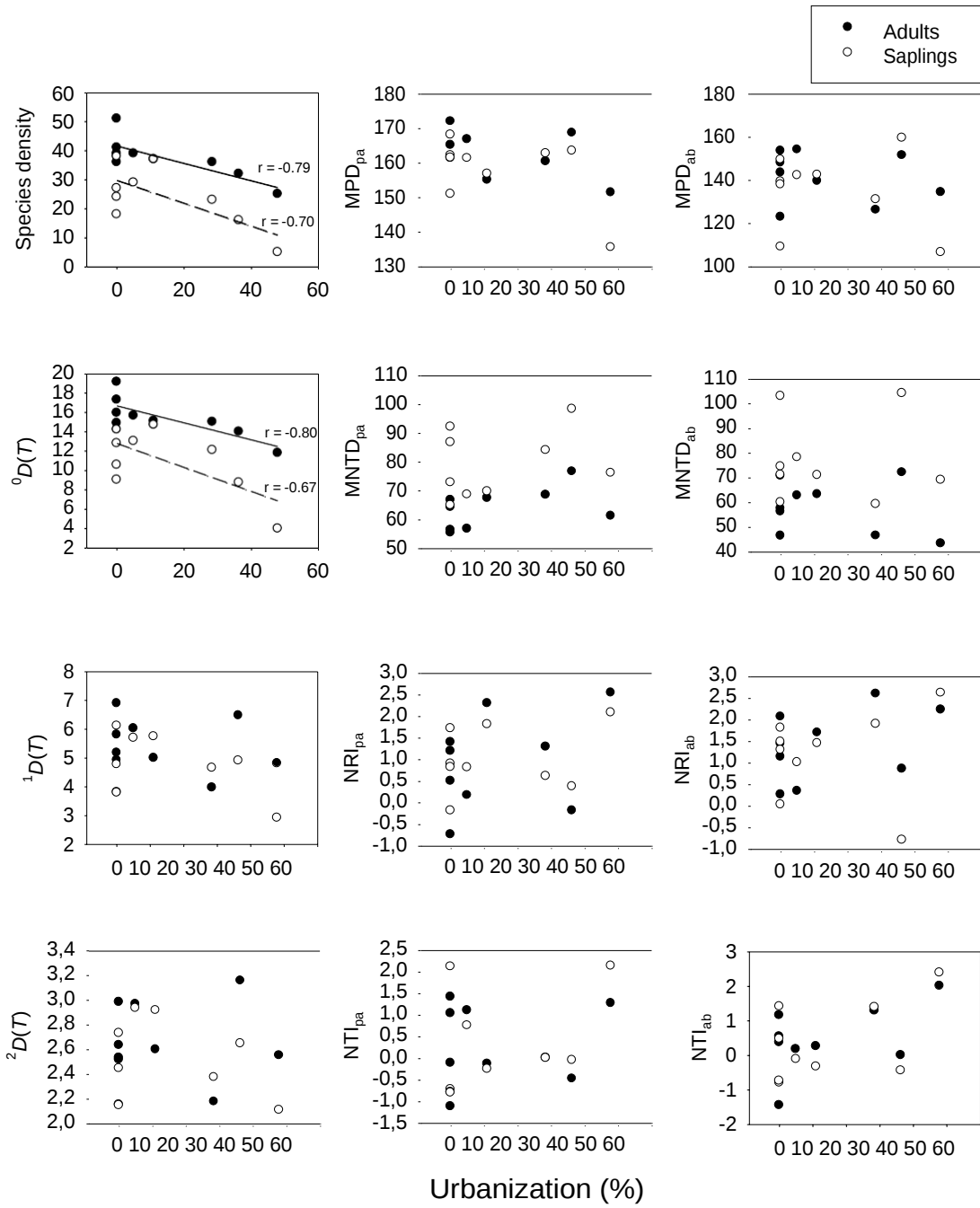


Fig. 3

Artigo escrito nas normas de revista Ecology

3 DECREASING PLANT FUNCTIONAL DIVERSITY IN URBANIZED LANDSCAPES OF THE BRAZILIAN ATLANTIC FOREST

Valdecir Silva-Junior¹, Danielle G. Souza², Rubens T. Queiroz², Julia C. Sfair³, Bráulio A. Santos^{2*}

¹Programa de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil.

²Universidade Federal da Paraíba, Centro de Ciências Exatas e da Natureza, Departamento de Sistemática e Ecologia, Cidade Universitária, CEP: 58051-900 - João Pessoa, PB, Brasil.

³ Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE 50670-901, Brazil.

*Corresponding author: braulio@dse.ufpb.br

Abstract

It is increasingly recognized that landscape modification negatively affects biodiversity worldwide, but there is scarce information on how urbanization at the landscape level modifies the functional diversity of tropical plant communities. Using a patch-landscape approach, 13 functional traits and four multi-trait metrics (functional richness, evenness, divergence, and dispersion), we assessed whether landscape urbanization decreases functional diversity of adult and sapling plant communities in the Atlantic forest of Northeast Brazil. We sampled 2860 plants (dbh>2.5 cm) belonging to 155 species in nine 12.56-ha circular landscapes with 0% to 45% of urbanization. Consistent with expectations, we observed lower functional richness for adults and saplings in more urbanized landscapes, following reductions in species density. Functional evenness increased with urbanization more strongly for saplings, indicating that the shrunk functional space of more urbanized landscapes is more evenly occupied by the remaining plants. Functional divergence and dispersion did not respond to urbanization. Our results reveal that landscape urbanization is able to reduce the functional space of plant communities irrespective to species richness. This loss of functional diversity directly affects herbivores, pathogens, pollinators and seed dispersers, and may reduce the provision of current and future services the forest provides.

Keywords: Functional traits, Atlantic rain forest, Urban landscapes, Habitat loss, Fragmentation.

3.1 INTRODUCTION

Land-use change, including urbanization, is the driving force of global change and loss of biological diversity (Vitousek et al. 1997; Thuiller 2007). Urbanization transforms previously forested sites to settlements comprising buildings and impervious surfaces, leading to habitat reduction (McKinney 2006, 2008, Nowak 2010) and taxonomic homogenization (McKinney 2002, Kühn and Klotz 2006) at varied scales (Menon et al. 2012). At urbanized landscapes, species tend to be also threatened by fragmentation (Franklin et al. 2002), agriculture, recreation, roads and many other human impacts, emphasizing the uniquely far-reaching transformations that accompany urban sprawl (McKinney 2002). These factors related to urban environments are likely to threaten major ecosystem processes and the ecosystem services that humans derive from them (Chapin et al. 2000), but the ability of urbanized landscapes to retain functional diversity is poorly known.

There is a growing consensus about the effects of diversity on ecosystem processes should be attributed to the functional traits of individual species and their interactions rather than to species number per se (Johnson et al. 1996, Grime J.P. 1997, Tilman 1997, 1999, Schläpfer and Schmid 1999, Walker et al. 1999, Crawley et al. 1999, Chapin et al. 2000, Huston et al. 2000, Loreau 2000). Traditional diversity metrics are not good predictors of the structure (Webb 2000; Ricotta 2005) and functioning of biological communities (Sandra and Cabido 2001, Petchey 2004). Thus, diversity metrics that incorporate functional information of species are more appropriate to assess responses of communities to changing environmental conditions (Webb 2000, Ricotta 2005, Petchey and Gaston 2006, Diaz and Cabido 2001).

Changes in functional diversity (FD), i.e. the range and the value of those species or organismal traits that influences ecosystem functioning (Tilman 2001), have been long examined by ecologists and conservationists. Studies investigating the impacts of forest disturbance on functional diversity have been developed with beetles (Barragán et al. 2011),

mammals (Ahumada et al. 2011), trees (Lopes et al. 2009; Magnago et al. 2014), bats (Cisneros et al. 2015) and birds (De Coster et al. 2015), for which have been observed distinct response patterns to human activities. Although there is growing evidence indicating that landscape attributes determine biological responses to human impacts (Melo et al. 2013; Arroyo-Rodríguez et al. 2015), there is no study to date informing how FD of species-rich tropical plant communities responds to urbanization at the landscape level. This knowledge gap includes the absence of field data on sapling plants as well, which allow us to forecast the FD of future flora.

It has been documented that the urban environment clearly favours plants with trait states other than those found in agricultural and semi-natural habitats (Knapp et al. 2008b), ultimately driving species bearing unsuitable traits to local extinction (Diaz and Cabido 1997). At the landscape level, urbanization of forested areas reduces habitat available for plant recruitment, splits the remaining forest into many habitat patches causing reproductive isolation and seed dispersal interruption, and increases the susceptibility to further synergistic human impacts, such as selective logging, firewood extraction, hunting, fire, species invasion and pollution (Laurance et al. 2014). These changes in abiotic and biotic conditions in face of modifications in landscape structure are expected to result in loss of FD at local and landscape level (Petchey and Gaston 2006, Funk et al. 2016), with potential cascade effects on the ecosystems services directly linked to the functions lost.

Tropical rainforests are important to control biological invasions (Kennedy et al. 2002), the provision of timber resources, fruit, fishing and hunting (Chomitz et al., 2007), helping in carbon sequestration (Lewis 2006) and climate regulation (Anderson-Teixeira et al. 2012). In the Brazilian Atlantic forest, forest patches are currently besieged by more than 120 million people (Galindo-Leal and Câmara 2003). The remaining forest, less than 11.4% to 16% of its original area, is fragmented across 250,000 forest patches, 80% of them are smaller than 50 ha, dominated by edge effects and isolated 1.5 km from other patches (Ribeiro et al. 2009).

Human settlements have been accelerating in the last decades, urbanizing forested landscapes over the entire Atlantic coast (Ribeiro et al. 2009; Stevens 2014).

In this study we sampled plant communities in nine urbanized landscapes of the most threatened tract of the Brazilian Atlantic forest (the northern portion) to assess whether urbanization at the landscape level results in loss of FD, and if the response to urbanization is stronger in sapling than adult communities. Using a patch-landscape approach (Brennan et al. 2002, Arroyo-Rodríguez and Fahrig 2014), we selected 13 functional traits of plant species and calculated four multi-trait complementary metrics (functional richness, evenness, divergence, and dispersion) that describe the FD of plant communities.

3.2 MATERIAL AND METHODS

3.2.1 Study region

Inserted in the Pernambuco Endemism Center of the Brazilian Atlantic forest (Santos et al. 2007), the metropolitan region of João Pessoa (7° 01' S, 34° 51' W) has 14,847 ha of native vegetation distributed across 236 patches (Fig.1), most of them are smaller than 50 ha and surrounded by human settlements (Stevens 2014). Half of the remaining vegetation are mangroves and only 18% of it is currently protected by law (they are all 'paper parks'), created to safeguard forests, mangroves, wetlands and coastal ecosystems. In this study we selected nine protected areas that safeguard forests (14 ha to 1058 ha) and provides the minimum logistical and security conditions for fieldwork. A detailed description on climate, vegetation, geomorphology and soil of the study area is available in Stevens (2014).

3.2.2 Plant inventory

To sample the plant communities we followed Gentry's protocol (1982) and established in each forest patch 10 random plots of 50m x 2m, which were then pooled together

to represent the plant community of the area. In each plot we identified all trees, palms, shrubs and lianas individuals with diameter at breast height (dbh) ≥ 2.5 cm and measured them for height and diameter. We consider adults those individuals with dbh > 10 cm and saplings those with dbh between 2.5 cm and 10 cm (Arroyo-Rodríguez et al. 2012). Plant identification was based on our experience with this flora (Santos et al. 2008) along with expert opinions and herbarium data. Classification followed APG III (Chase et al. 2009).

We calculated plant inventory completeness using coverage estimator (Chao and Shen 2010) through iNEXT software (Hsieh, Ma and Chao 2013):

$$\hat{C}_n = 1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1)f_1}{(n-1)f_1 + 2f_2} \right]$$

in which f_1 and f_2 represents the species with one (singletons) and two (doubletons) individuals and n is the total number of individuals in each sample. Our coverage averaged 96.6%, indicating a very accurate inventory.

3.2.3 Functional traits and metrics

We selected 13 functional traits that encompass ecological and physiological functions of the species: specific leaf area (SLA), wood density (WD), leaf dry-matter content (LDMC), height, circumference at the breast height, shade tolerance, regeneration niche, vertical stratification, sexual system, pollination syndrome, seed size, seed dispersal syndrome, and fruit type. We obtained the data at the TRY Data Base, Tree Functional Attributes and Ecological Data Base (ICRAF data base) and specialized literature (Girão et al. 2007; Michalski et al. 2007; Santos et al. 2008; Lopes et al. 2009; Huang et al. 2013; Ribeiro Neto 2013).

Based on these traits we calculated four multi-trait functional diversity metrics: (1) functional richness (F_{ric}), which measures the volume of trait space occupied by a community, high F_{ric} suggests a high use of resources, whereas a low value of F_{ric} suggests that some traits are missing from communities, resulting in poor use of resources, (2) functional evenness (F_{eve}),

which describes the uniformity of distribution of abundance of species in the occupied functional trait space, a community with high F_{eve} has a symmetric abundance distribution throughout functional space, indicating the absence of dominance by specific functional groups and suggesting that resources are being used efficiently by the community, (3) functional divergence (F_{div}), which quantifies the divergence in the distribution of abundance in the volume of traits. When F_{div} is high, there are high levels of niche differentiation, indicating low competition for resource (Villéger et al. 2008), and (4) functional dispersion (F_{dis}), which estimates the dispersion of species in functional trait space, considering species relative abundances (Laliberté and Legendre 2010). Higher values of F_{dis} suggest high functional richness and/or divergence, since this index incorporates features of both functional metrics. We used FD package (Laliberté et al. 2015) in R version 3.2.1 (R Development Core Team 2015) to calculate the metrics, and also considered the F_{ric} controlling for species richness (i.e. F_{ric} normalized).

3.2.4 Level of landscape urbanization

To estimate the level of landscape urbanization, we constructed in the Geographic Information System (GIS) ESRI 180 ArcGIS® 9.3 a circular buffer with 200 m radius (12.56 ha in area) from the centroid of each area. We treated all industrial zones, roads, villages, towns, and other edification as human settlements in 2010 and calculated the percentages of urbanization in the landscape (Stevens 2014). We selected this size of landscape after repeating the same procedure with buffers of up to 1000 m (314 ha) and detecting that the spatial scale in which urbanization had stronger effects on community attributes was that of 200 m radius (Fahrig 2013).

3.2.5 Statistical analyses

We used linear models to test the effect of landscape urbanization on functional metrics and whether such effect differed among saplings and adults. Models were built using standard least squares personality and the Gaussian distributions for all response variable errors after checking they followed a normal distribution with Shapiro-Wilk tests. All statistical analyses were done in JMP 8 (SAS Institute Inc.).

3.3 RESULTS

We recorded 2048 individuals from 136 species (37.3 ± 7.0 , mean $\pm$ SD) in adult communities and 812 individuals from 105 species (23.7 ± 10.5) in sapling communities, totaling 2860 plants, 155 species and 50 botanical families. Compared with adults, saplings showed smaller species density, similar F_{ric} , greater F_{ric} normalized, greater F_{eve} , similar F_{div} and smaller F_{dis} (Table 1, Fig. 2). The percentage of urbanization in the landscape correlated negatively with species density and functional richness (Table 1, Fig. 2). When functional richness were controlled for species richness (F_{ric} normalized), the relationship remained but was more evident for saplings (Table 1, Fig. 2). Contrary to our expectation, functional evenness increased with urbanization in both ontogenetic stages, but more strongly for saplings (Table 1, Fig. 2). Functional divergence and dispersion did not respond to urbanization at any ontogenetic stage.

3.4 DISCUSSION

Our findings reveal that landscape urbanization results in functional impoverishment of plant communities. This phenomenon is mainly related with the shrinkage of the functional space, as indicated by the reduction in functional richness, and does not depend on the number of species in the landscape (Mouillot et al. 2005). The increase in functional evenness softens

the impoverishment a bit, as the shrunk functional space of more urbanized landscapes becomes more evenly occupied by the remaining plants. The fact that functional divergence and dispersion remain unchanged along the urbanization gradient could suggest that more urbanized landscapes support considerable functional diversity in the region, but this does not eliminate the remarkable decrease in the functional space.

The differing responses of saplings and adults to urbanization has important ecological consequences for the future flora. The stronger decrease of F_{ric} values in sapling communities suggests that the resources in more urbanized landscapes are more restricted or the conditions are less suitable for saplings than adults. The extensive literature on forest fragmentation in non-urbanized landscapes accumulates evidence of altered conditions and resource availability in more disturbed forests (Laurance et al. 2011; Arroyo-Rodríguez et al. 2017). Other possibility is that biotic filtering becomes stronger over saplings through increased herbivore and pathogen pressure, contributing to shrink the functional space of saplings more than that of adults. There is also a large number of studies on forest fragments surrounded by non-urban matrices (e.g. pasture, agricultural lands) supporting this assertion (Leal et al. 2014; Morante-Filho et al. 2016). Irrespective to the driver that triggers the functional impoverishment, it is very likely that the flora of our region becomes increasingly functionally poorer if urbanization proceeds.

In turn, the surprising increase in functional evenness in more urbanized landscapes indicates reduction in dominance by specific functional groups. It also suggests that the disturbance-tolerant plants that thrive in these landscapes (Tabarelli et al. 2010) share the functional space more efficiently than those disturbance-intolerant plants typical of undisturbed forest landscapes, which tend to dominate the functional space. This increase in functional evenness may be caused by reduced competition for light, as this resource become more abundant with disturbance (Santos and Benítez-Malvido 2012) and shade-tolerant species – the stronger competitors in conserved forests – vanish from more disturbed forests (Laurance et al.

2006; Santos et al. 2008). The potential amenization in competition is consistent with the differences in sapling and adult responses to urbanization, which were more evident for those that are likely to compete more for light (saplings).

Most studies on plant communities in human-dominated tropical landscapes to date have been conducted in rural, agricultural landscapes (Laurance et al. 2011; Melo et al. 2013; Arroyo-Rodríguez et al. 2015). Research in the Amazon and Atlantic forest has demonstrated that forest loss and fragmentation alter different aspects of the functional dimension of tree assemblages, particularly at the plot level (Laurance et al. 2002, 2006, Tabarelli et al. 2004, 2008, Michalski et al. 2007, Santos et al. 2008, Lôbo et al. 2011). Our study reveals a similar trend triggered by urbanization at the landscape level, characterized mainly by species loss and shrinkage of functional space. Scaling up these findings to the regional level will be critical to understand how the functional diversity is distributed across the space. A recent work with functional beta diversity of Atlantic forest trees indicated that disturbed forests (forest edges) are much functionally divergent than previously thought (Sfair et al. 2016), making all forest edges relevant for the regional functional diversity. Further studies should investigate if this holds for our study area as well.

3.4.1 Implications for conservation

The alterations in plant functional diversity caused by the land-use changes have important implications for the conservation of highly fragmented tropical forests, including the globally threatened Brazilian Atlantic Forest (Ribeiro et al. 2009; Magnago et al. 2014; De Coster et al. 2015). As we noticed in this study, urbanization sprawl reduces diversity of ecological functions, resulting in communities composed by individuals with limiting ecological, physiological and life-history traits, whose capacity to adapt to environmental changes is unknown (Knapp et al. 2008, 2012). According to the United Nations (2014), the

level of urban sprawl is expected to rise until 2050, thus, it appears inevitable that tropical forests will continue to be converted into human-dominated landscapes, with pervasive consequences for the long-term persistence of biodiversity (Corlett 2000, Peres 2001, Wright and Muller-Landau 2006).

We recommend (1) breaking landscape urbanization in our region to fully conserve the functional space occupied by a large number of plant species and (2) enriching the more urbanized landscapes with species whose elimination has implied in decreased functional richness. Such efforts, coordinated with current environmental legislation, could ameliorate the declines of biodiversity with rapid urban growth in the future (Seto et al. 2012). Finally, we emphasize that even the most urbanized landscape sustains considerable level of functional diversity and thus its forest fragments should be conserved accordingly (Arroyo-Rodríguez et al. 2013, Hernández-Ruedas et al. 2014, Liu and Slik 2014).

Acknowledgments

The authors are grateful to Orione Álvares and ICMBio for providing logistical support. We thank to the National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) for providing research grant to BAS (proc n. 476135/2013-3), Pamela Stevens to help in maps and data from the urbanization. We are also grateful to all who participated in the field work and two anonymous reviewers.

Literature cited

- Ahumada, J. A., C. E. F. Silva, K. Gajapersad, C. Hallam, J. Hurtado, E. Martin, A. McWilliam, B. Mugerwa, T. O'Brien, F. Rovero, D. Sheil, W. R. Spironello, N. Winarni, and S. J. Andelman. 2011. Community structure and diversity of tropical forest mammals: data from a global camera trap network. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 366:2703–2711.
- Anderson-Teixeira, K. J., P. K. Snyder, T. E. Twine, S. V. Cuadra, M. H. Costa, and E. H. DeLucia. 2012. Climate-regulation services of natural and agricultural ecoregions of the Americas. *Nature Climate Change* 2:177–181.
- Arroyo-Rodríguez, V., J. Cavender-Bares, F. Escobar, F. P. L. Melo, M. Tabarelli, and B. A. Santos. 2012. Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. *Journal of Ecology* 100:702–711.
- Arroyo-Rodríguez, V., and L. Fahrig. 2014. Why is a landscape perspective important in studies of primates? *American Journal of Primatology* 2. 76:901-909.
- Arroyo-Rodríguez, V., F. P. L. Melo, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, R. L. Chazdon, J. A. Meave, N. Norden, B. A. Santos, I. R. Leal, and M. Tabarelli. 2015. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews* 92: 326-340.
- Arroyo-Rodríguez, V., M. Rös, F. Escobar, F. P. L. Melo, B. A. Santos, M. Tabarelli, and R. Chazdon. 2013. Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology* 101:1449–1458.
- Arroyo-Rodríguez, V., R. A. Saldaña-Vázquez, L. Fahrig, and B. A. Santos. 2017. Does forest fragmentation cause an increase in forest temperature? *Ecological Research* 32:81–88.
- Barragán, F., C. E. Moreno, F. Escobar, G. Halffter, and D. Navarrete. 2011. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PLoS ONE* 6: e17976

Brennan, J. M., D. J. Bender, T. A. Contreras, and L. Fahrig. 2002. Focal patch landscape studies for wildlife management: Optimizing sampling effort across scales *in* Integrating Landscape Ecology into Natural Resource Management, J. Liu e W. W. Taylor (Org.), Cambridge University Press, Cambridge. 91p.

Chao, A., Chiu, C.-H. and Jost, L. (2010). Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.*, 365, 3599–3609.

Chapin, F. S., E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack, e S. Díaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234–42.

Chase, M. W., M. F. Fay, J. L. Reveal, D. E. Soltis, P. S. Soltis, F. Peter, A. A. Anderberg, M. J. Moore, R. G. Olmstead, P. J. Rudall, and J. Kenneth. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III 161: 105–121.

Cisneros, L. M., M. E. Fagan, and M. R. Willig. 2015. Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Diversity and Distributions* 21:523–533.

Chomitz, K.M., Buys, P., De Luca, G., Thomas, T.S., and Wertz-Kanounnikoff, S. 2007. *At Loggerheads? Agricultural Expansion, Poverty Reduction and Environment in the Tropical Forests*. World Bank, Washington, DC. 32p.

Corlett, R.T. 2000. Environmental heterogeneity and species survival in degraded tropical landscapes In Hutchings MJ, John EA, Stewart AJA (eds) *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Londres, British Ecological Society, 425p.

Crawley, M. J., S. L. Brown, M. S. Heard, and G. R. Edwards. 1999. Invasion resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? *Ecology Letters* 2:140–148.

De Coster, G., C. Banks-Leite, and J. P. Metzger. 2015. Atlantic forest bird communities provide different but not fewer functions after habitat loss. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:2014-2844.

Diaz, S., and M. Cabido. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8:463–474.

Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40:1649–1663.

Franklin AB, Noon BR, e George TL. 2002. What is habitat fragmentation? *Studies in Avian Biology* 25:20–29.

Funk, J., J. Larson, G. Ames, B. Butterfield, C.-B. J., J. Firn, D. Laughlin, A. Sutton-Grier, L. Williams, e J. Wright. 2016. Revisiting the Holy Grail: Using plant functional traits to predict ecological processes, *Biological Reviews* 92: 1156-1173.

Galindo-Leal, C. and I.G. Câmara. 2003. Atlantic forest hotspots status: an overview. In: C. Galindo-Leal & I. de G. Câmara (eds.). *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook*. Island Press, Washington, D.C. 3-11p.

Gentry, A. H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15:1–85

Girão, L. C., A. V. Lopes, M. Tabarelli, and E. M. Bruna. 2007. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape. *PLoS ONE* 2: e908.

Grime J.P. 1997. Biodiversity and Ecosystem Function: The Debate Deepens. *Science* 277: 1260-1261

Hernández-Ruedas, M. A., V. Arroyo-Rodríguez, J. A. Meave, M. Martínez-Ramos, G. Ibarra-Manríquez, E. Martínez, G. Jamangapé, F. P. L. Melo, and B. A. Santos. 2014. Conserving

tropical tree diversity and forest structure: The value of small rainforest patches in moderately-managed landscapes. PLoS ONE 9: e98931

Hsieh, T.C., Ma, K.H. and Chao, A. 2013. iNEXT online: interpolation and extrapolation (Version 1.0) [Software]. Available from <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/>.

Huang, L., H. Chen, H. Ren, J. Wang, and Q. Guo. 2013. Effect of urbanization on the structure and functional traits of remnant subtropical evergreen broad-leaved forests in South China. *Environmental Monitoring and Assessment* 185:5003–5018.

Huston, M. A., L. W. Aarssen, B. S. Cade, J. D. Fridley, E. Garnier, J. P. Grime, W. K. Lauenroth, K. Thompson, J. H. Vandermeer, and D. A. Wardle. 2000. No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science* 289:1255a.

Johnson, K. H., K. A. Vogt, H. J. Clark, O. J. Schmitz, and D. J. Vogt. 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 11:372–377.

Kennedy, T. a, S. Naeem, K. M. Howe, J. M. H. Knops, D. Tilman, and P. Reich. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417:636–638.

Knapp, S., I. Kühn, R. Wittig, W. A. Ozinga, P. Poschlod, and S. Klotz. 2008. Urbanization causes shifts in species' trait state frequencies. *Preslia* 80:375–388.

Knapp, S., Dinsmore, L., Fissore, C., Hobbie, S.E., Jakobsdottir, I., Kattge, J., *et al.* (2012). Phylogenetic and functional characteristics of household yard floras and their changes along an urbanization gradient. *Ecology* 93: 83–98

Kühn, I., e S. Klotz. 2006. Urbanization and homogenization - Comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation* 127:292–300.

Laliberté, E., P. Legendre, and Bill Shipley. 2015. Measuring functional diversity (FD) from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version. 28pp.

Laurance, W. F., J. L. C. Camargo, R. C. C. Luizão, S. G. Laurance, S. L. Pimm, E. M. Bruna, P. C. Stouffer, G. Bruce Williamson, J. Benítez-Malvido, and H. L. Vasconcelos. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation* 144:56–67.

Laurance, W. F., T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Didham, P. C. Stouffer, C. Gascon, R. O. Bierregaard, S. G. Laurance, and E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments : a 22-years investigation. *Conservation Biology* 16:605–618.

Laurance, W. F., H. E. M. Nascimento, S. G. Laurance, A. Andrade, J. E. L. S. Ribeiro, J. P. Giraldo, T. E. Lovejoy, R. Condit, J. Chave, K. E. Harms, and S. D'Angelo. 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103:19010–19014.

Laurance, W. F., J. Sayer, and K. G. Cassman. 2014. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology and Evolution* 29:107–116.

Leal, I. R., R. Wirth, and M. Tabarelli. 2014. The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified neotropical forests. *Biotropica* 46: 516-528

Lewis, S. L. 2006. Tropical forests and the changing earth system. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 361:195–210.

Liu, J. J., and J. W. F. Slik. 2014. Forest fragment spatial distribution matters for tropical tree conservation. *Biological Conservation* 171:99–106.

Lôbo, D., T. Leão, F. P. L. Melo, A. M. M. Santos, and M. Tabarelli. 2011. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions* 17:287–296.

Lopes, A. V., L. C. Girão, B. A. Santos, C. A. Peres, and M. Tabarelli. 2009. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* 142:1154–1165.

Loreau, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91:3–17.

Magnago, L. F. S., D. P. Edwards, F. A. Edwards, A. Magrach, S. V. Martins, and W. F. Laurance. 2014. Functional attributes change but functional richness is unchanged after 80 fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *Journal of Ecology* 102:475–485.

Menon, M., Devi, P., Mohanraj, R., and Dhanakumar S. 2012. Effects of Urbanization on Functional Diversity of species – A Review *Indian Journal Of Natural Sciences* 11:988-999

McKinney, M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127:247–260.

McKinney M.L. 2002. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience* 52: 883–890.

McKinney, M. L. 2008. Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. *Urban Ecosystems* 11: 161–176.

Melo, F. P. L., V. Arroyo-Rodríguez, L. Fahrig, M. Martínez-Ramos, and M. Tabarelli. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28:461–468.

Michalski, F., I. Nishi, and C. A. Peres. 2007. Disturbance-mediated drift in tree functional groups in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 39:691–701.

Morante-Filho, J. C., V. Arroyo-Rodríguez, M. Lohbeck, T. Tschardtke, and D. Faria. 2016. Tropical forest loss and its multitrophic effects on insect herbivory. *Ecology*. 97:3315-3325.

Mouillot, D., W. H. N. Mason, O. Dumay, and J. B. Wilson. 2005. Functional regularity: A neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* 142:353–359.

Peres, C.A., 2001. Paving the way to the future of Amazonia. *TREE* 16, 216–219.

Petchey, O. L., and K. J. Gaston. 2006. Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9:741–758.

Petchey, O. L., and O. L. Petchey. 2004. On the statistical significance of functional diversity effects. *Functional Ecology* 18:297–303.

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

Ribeiro Neto, J. 2013. Efeito de perturbações antrópicas sobre comunidades de plantas lenhosas e formigas na Caatinga. Dissertação de mestrado, PPGBV-UFPE, Recife. 146pp.

Ricotta, C. 2005. Through the jungle of biological diversity. *Acta Biotheoretica* 53:29–38.

Sandra, D., and M. Cabido. 2001. Plant functional diversity matters to ecosystem process 16:646–655.

Santos, A. M. M., D. R. Cavalcanti, J. M. C. Da Silva, and M. Tabarelli. 2007. Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography* 34:437–446.

Santos, B. A., and J. Benítez-Malvido. 2012. Insect herbivory and leaf disease in natural and human disturbed habitats: Lessons from early-successional *Heliconia* herbs. *Biotropica*. 44:53–62.

Santos, B. A., C. A. Peres, M. A. Oliveira, A. Grillo, C. P. Alves-Costa, and M. Tabarelli. 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation* 141:249–260.

Schläpfer, F. and Schmid, B. 1999. Ecosystem effects of biodiversity: a classification of hypotheses and exploration of empirical results. *Ecological Applications* 9:893–912.

Seto, K.C., Guneralp, B., Hutyra, L.R. 2012. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences of The United States of America* 109: 16083–16088.

Sfair, J. C., V. Arroyo-Rodríguez, B. A. Santos, and M. Tabarelli. 2016. Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest. *Ecological Applications* 26:1816–1826.

Stevens, P. O. 2014. Dinâmica da paisagem no geossistema do estuário do Rio Paraíba - Extremo oriental das Américas : estimativas de perdas de habitat e cenários de recuperação da biodiversidade. Dissertação mestrado, UFPB /PPGG. 125pp.

Tabarelli, M., A. V. Aguiar, L. C. Girão, C. A. Peres, and A. V. Lopes. 2010. Effects of pioneer tree species hyperabundance on forest fragments in Northeastern Brazil. *Conservation Biology* 24:1654–1663.

Tabarelli, M., Cardoso da Silva, J.M., and Gascon, C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of netropical forests. *Biodiversity and Conservation* 13:1419–1425.

Tabarelli, M., Lopes, A.V., and Peres., C.A. 2008. Edge-effects drive tropical forest fragments towards an early-successional system. *Biotropica* 40:657–661.

Thuiller, W. 2007. Climate change and the ecologist. *Nature* 448:550–552.

Tilman, D. 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277:1300–1302.

Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: Perspectives. *Ecology* 80:1455–1474.

Tilman, D. 2001. Functional diversity. *Encycl. Biodivers*, 3:109-120.

United Nations (2014). *World Urbanization Prospects*. Department of Economic and Social Affairs, 32p.

Villéger, S., N. W. H. Mason, NWH. and D. Mouillot. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89:2290–2301.

Vitousek, P. M., H. a Mooney, J. Lubchenco, e J. M. Melillo. 1997. Human Domination of Earth' s Ecosystems. *Science* 277:494–499.

Walker, B., A. Kinzig, J. Langridge, e J. Langridgel. 1999. Attribute Diversity , Resilience , Ecosystem Function : The Nature Species. *Significance* 2:95–113.

Webb, C. O. 2000. Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. *The American Naturalist* 156:145–155.

Wright, S.J. & Muller-Landau, H.C. (2006). The Future of Tropical Forest Species. *Biotropica*, 38, 287–301.

Table 1 - Results of linear models fitted to test the effect of landscape urbanization on functional metrics of plant assemblages (adults and saplings) in the region of João Pessoa, Brazil†. Functional metrics: F_{ric} -functional richness, F_{ric} normalized-functional richness divided by species richness, F_{eve} -functional evenness, F_{div} -functional divergence, F_{dis} -functional dispersion. Model factors codes: URB – chronic disturbance, OS - ontogenetic stage.

Metric	Whole model		Model factors		
	R^2_{adj}	F	URB	OS	URB × OS
Species density	0.65	11.67*	15.79*	18.92*	0.29 ^{n.s}
F_{ric}	0.59	9.11*	24.78*	0.24 ^{n.s}	2.31 ^{n.s}
F_{ric} normalized	0.55	7.97*	9.89*	9.67*	4.38*
F_{eve}	0.51	6.82*	7.93*	9.75*	2.80 ^{n.s}
F_{div}	0.04	1.25 ^{n.s}	3.62 ^{n.s}	0.02 ^{n.s}	0.09 ^{n.s}
F_{dis}	0.74	16.92*	0.01 ^{n.s}	49.90*	0.87 ^{n.s}

†We indicate the F values and significance level (^{n.s} $P > 0.05$, * $P < 0.05$). Degrees of freedom: whole model (3,17), URB (1,17), OS (1,17), and URB×OS (1,17)

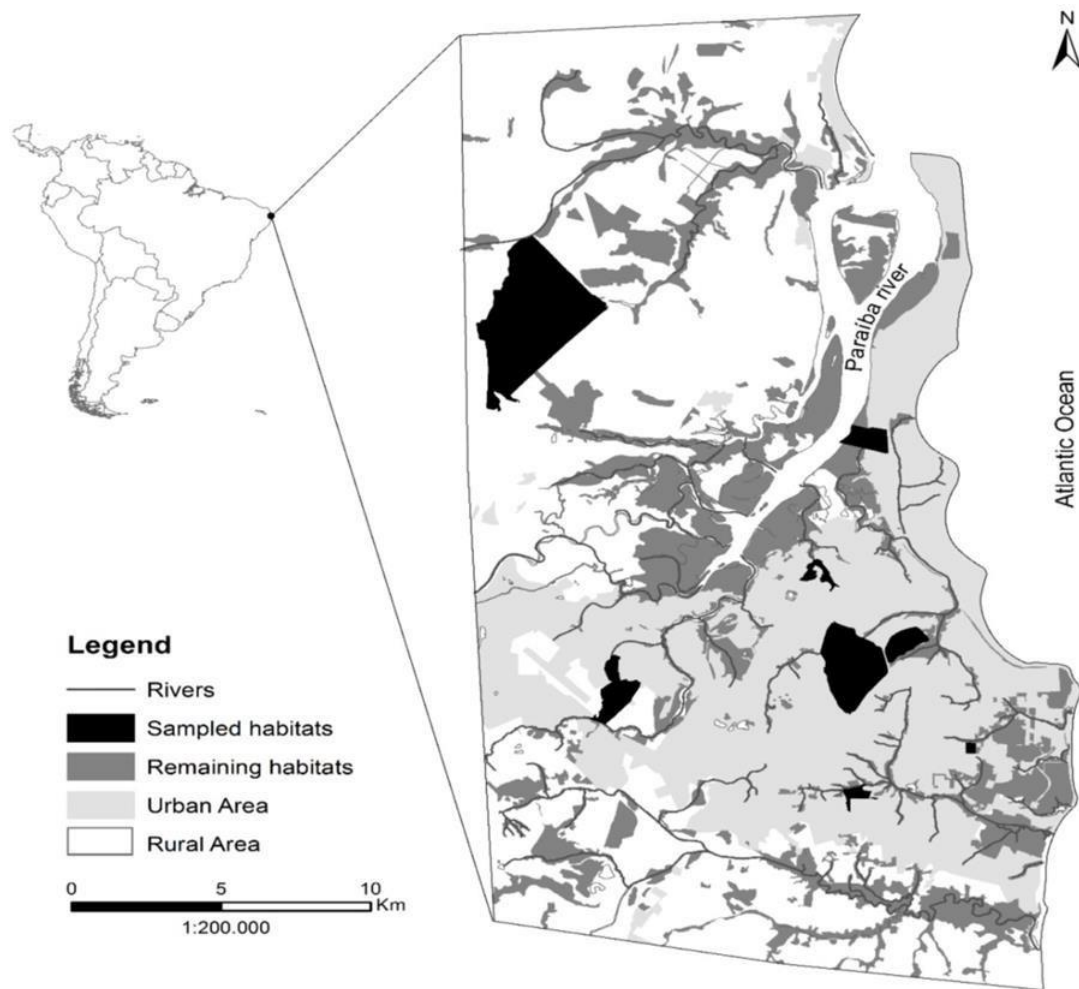


Figure 1 – Location of the nine forest patches in João Pessoa metropolitan region, Paraíba state, Northeast Brazil.

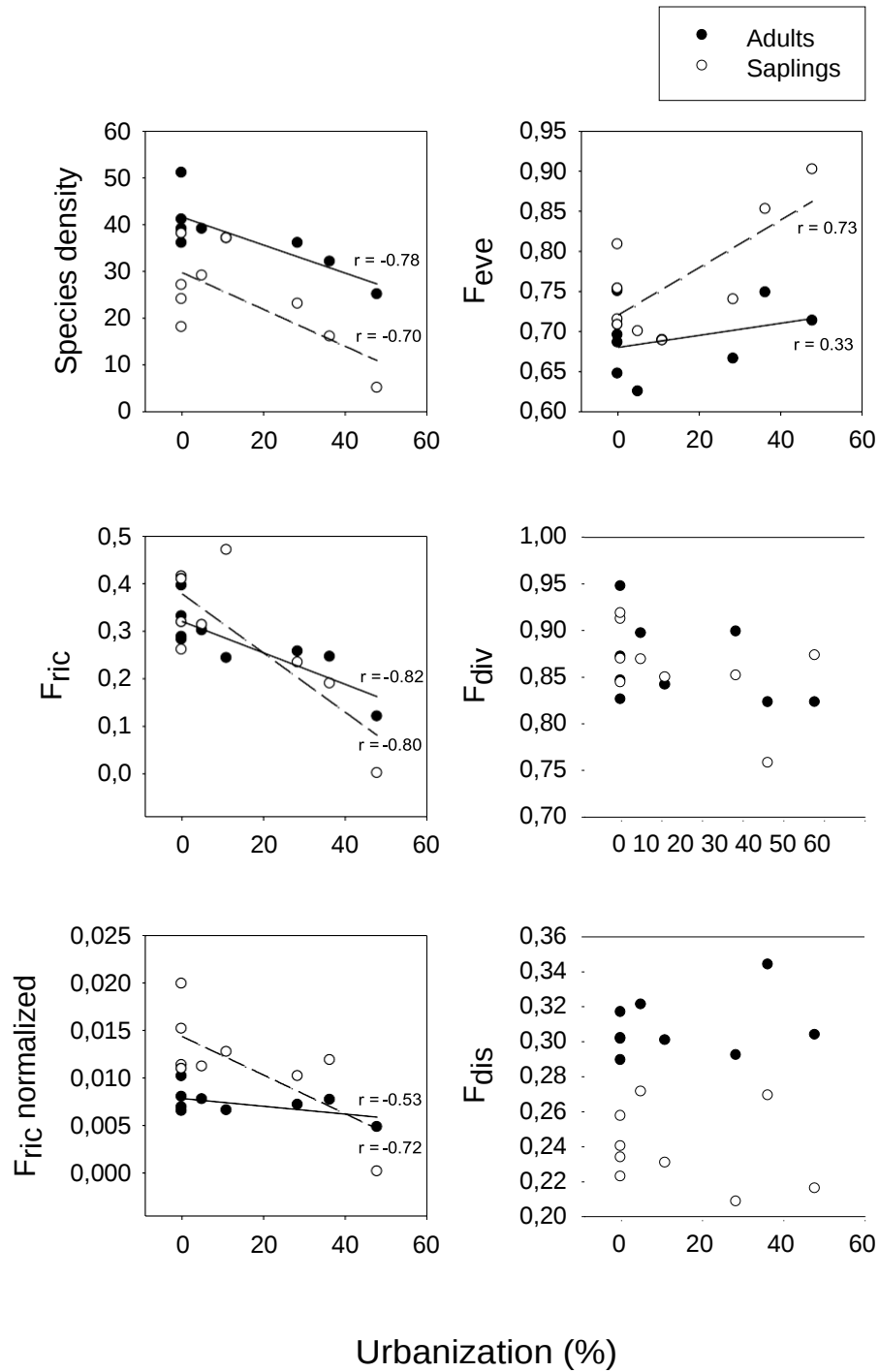


Figure 2 - Relationships between the functional metrics and the percentage of landscape urbanization (%) in the region of João Pessoa, Northeast Brazil. The 'r' values in each line are the Pearson's correlation coefficient used to illustrate the strength of significant relationships.

4 CONCLUSÕES

Os efeitos da área urbana sobre os dois estágios ontogenéticos, adultos e jovens, revelam que a diversidade associada às distintas linhagens evolutivas (número efetivo de espécies), bem como com a diversidade de traços funcionais, vem sendo perdidos conforme também ocorre a perda de espécies por atividades ligadas à perturbação aguda, como a fragmentação e a perda de hábitat, em matrizes intensamente urbanizadas. Em conjunto, essas observações fornecem uma perspectiva de médio a longo prazo sobre a composição filogenética e funcional das espécies na paisagem de estudo. As implicações apontadas nesta pesquisa permitem concluir que o uso de medidas tradicionais de diversidade, como as medidas taxonômicas, não devem ser inteiramente substituídas pelo uso de medidas evolutivas ou funcionais. Tais medidas podem, em conjunto, serem usadas na tentativa de responder questões ecológicas que tratem sobre os diferentes níveis de organização das comunidades biológicas e suas implicações para a manutenção da biodiversidade em paisagens dominadas pela atividade antrópica. O uso de índices filogenéticos e funcionais como os aqui usados são complementares na detecção de mudanças na composição e estrutura das comunidades em resposta às mudanças espaciais ocorridas na paisagem, o que se confere como uma vantagem em relação à simples contagem de espécies e nos permite inferir possíveis respostas das assembleias biológicas às alterações locais futuras.

A conservação das paisagens em áreas mais urbanizadas assim como a diminuição da urbanização são aqui sugeridas na tentativa de diminuir a perda de espécies e o número efetivo de linhagens na região. Tais medidas poderiam vir a contribuir para a manutenção da estrutura e divergência filogenética observadas no estudo. Outra medida sugerida é a ampliação do atual sistema de áreas protegidas, de forma a incluir demais áreas naturais (áreas de hábitat e cobertura vegetal) para a manutenção do número de espécies e mitigar os efeitos da fragmentação e perda de hábitat como resultado da crescente expansão urbana. Ainda, recomendamos o desenvolvimento de posteriores pesquisas com a abordagem em multiescalas. Tais estudos forneceriam uma melhor compreensão sobre a contribuição de diferentes níveis de paisagem e da diversidade beta associada a diferentes áreas para a manutenção das diversidades filogenética e funcional. De igual importância, a continuidade de estudos sobre a diversidade funcional em paisagens modificadas deve ser incentivado, uma vez que a base de dados funcionais para as espécies tropicais, especialmente para as espécies raras, ainda é escassa, o que pode vir a comprometer a aplicabilidade das pesquisas ecológicas voltadas à conservação.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, J.D.; FREITAS, H. A flora exótica e invasora de Portugal. **Portugaliae Acta Biol.**, v.19, p. 159–176, 2000.
- ARAÚJO, M.B. The coincidence of people and biodiversity in Europe. **Global Ecology & Biogeography**, v.12, p. 5–12, 2003.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Plant β -diversity in fragmented rain forests: Testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. **Journal of Ecology**, v. 101, p. 1449–1458, 2013.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews of Cambridge Philosophical Society**, p. 1-15, 2015.
- BLAIR, R.B. Creating a homogeneous avifauna. **Urban Ecology: An International Perspective on the Interaction Between Humans and Nature**, p. 405–424, 2008.
- BOTKIN, D.B.; BEVERIDGE, C.E. Cities as environments. **Urban Ecosystems** v1, p. 3–19, 1997.
- BROWN, J. H. **Macroecology**. University Chicago Press, Chicago, 1995, 284 p.
- CARRARA, E. et al. Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. **Biological Conservation**, v.184, p. 117–126, 2015.
- CHAO, A.; CHIU, C.H.; JOST, L. Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers. **Philosophical Transactions of Royal Society B**, v.365, p. 3599–3609, 2010.
- CHAO, A.; CHIU, C.H.; JOST, L. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill Numbers. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v.45, p. 297–324, 2014.
- CHAZDON, R. L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v.6, p. 51–71, 2003.
- CHOCHOLOUŠKOVÁ, Z.; PYŠEK, P. Changes in composition and structure of urban flora over 120 years: a case study of the city of Plzeň. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v.198, p.366–376, 2003.
- CIANCIARUSO, M. V.; BATALHA, M.A.; PETCHEY, O.L. High loss of plant phylogenetic and functional diversity due to simulated extinctions of pollinators and seed dispersers in a tropical savanna. **Natureza e Conservação**, v.11, p.36–42, 2013.
- CIANCIARUSO, M.V.; SILVA, I.A.; BATALHA, M.A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, v.9, p.93–103, 2009.
- CLARKE, K.R.; WARWICK, R.M. A further biodiversity index applicable to species lists: Variation in taxonomic distinctness. **Marine Ecology Progress Series**, v.216, p. 265–278, 2001.
- COLAUTTI, R.I.; MACISAAC, H.J. A neutral terminology to define “invasive” species. **Diversity and distributions**, v.10, p. 135–141, 2004.

- COUSINS, S.H. Species Diversity Measurement: Choosing the Right Index. **Trends in Ecology and Evolution**, v.6, p. 190–192, 1991.
- DEAN, W. **A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica brasileira**. Companhia das Letras, São Paulo, 1996. p. 484.
- DEARBORN, D.C.; KARK, S. Motivaciones para conservar la biodiversidad urbana. **Conservation Biology**, v.24, p. 432–440, 2010.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la difference: Plant functional diversity matters to ecosystem process. **Trends in Ecology & Evolution**, v.16, p. 646–655, 2001.
- DOBSON, A.P.; RODRIGUEZ, J.P.; ROBERTS, W.M. Synoptic Tinkering: Integrating Strategies for Large-Scale. **Ecological Applications**, v.11, p. 1019–1026, 2001.
- DUNNING, J.B.; DANIELSON, B.J.; PULLIAM, H.R. Ecological populations affect processes that in complex landscapes. **Oikos**, v.65, p. 169–175, 1992.
- ELLIS, E.C. Sustaining biodiversity and people in the world's anthropogenic biomes. **Current Opinion in Environmental Sustainability**, v.5, p. 368–372, 2013.
- EWERS, R.M.; DIDHAM, R.K. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. **Biological Reviews**, v.81, p. 117–142, 2006.
- FAETH, S.H.; BANG, C.; SAARI, S. Urban biodiversity: Patterns and mechanisms. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v.1223, p. 69–81, 2011.
- FAHRIG, L. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. **Annual Review of Ecological and Environmental Systems**, v.34, p. 487–515, 2003.
- FAHRIG, L. et al. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. **Ecology Letters**, v.14, p. 101–112, 2011.
- FENKER, J.; TEDESCHI, L.G.; PYRON, R.A.; NOGUEIRA, C.C. Phylogenetic diversity, habitat loss and conservation in South American pitvipers (Crotalinae: Bothrops and Bothrocophias). **Diversity and Distributions**, v.20, p.1108–1119, 2014.
- FLOHRE, A.N.F. et al. Agricultural intensification and biodiversity partitioning in European landscapes comparing plants, carabids, and birds. **Ecological Applications**, v.21, p. 1772–1781, 2010.
- FORMAN, R.T.T.; GODRON, M. **Landscape Ecology**. New York: Wiley, 1986. 619 p.
- FRISHKOFF, L.O. et al. Loss of avian phylogenetic diversity in neotropical agricultural systems. **Science**, v.345, p. 1343–1346, 2014.
- GASTON, K.J. Global patterns in biodiversity. **Nature** v.405, p. 220–227, 2000.
- GILBERT, O. **The Ecology of Urban Habitats**. London, Chapman e Hall, 1989. 369 p.
- GIULIETTI, A.M. et al. Biodiversidade e conservação das plantas no Brasil. **Megadiversidade**, v.1, p. 52–61, 2005.
- GODEFROID, S.; KOEDAM, N. Urban plant species patterns are highly driven by density and function of built-up areas. **Landscape Ecology**. v.22, p. 1227–1239, 2007.

- GORENSTEIN, M.R. **Diversidade de espécies em comunidades arbóreas: aplicação de índices de distinção taxonômica em três formações florestais do Estado de São Paulo.** Tese (Doutorado) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, 2009. 146 p.
- GRIMM, N.B. et al. Global Change and the Ecology of Cities. **Science**, v.319, p.756–760, 2008.
- HILL, M.O. Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. **Ecology**, v.54, p. 427–432, 1987.
- HOPE, D. et al. Socioeconomics drive urban plant diversity. **Urban Ecology: An International Perspective on the Interaction Between Humans and Nature**, v.100, p. 8788–8792, 2003.
- ISAAC, N.J.B.; REDDING, D.W.; MEREDITH, H.M.; SAFI, K. Phylogenetically-Informed Priorities for Amphibian Conservation. **PLoS One**, v.7, p. 1–8, 2012.
- KARP, D.S. et al. Intensive agriculture erodes β -diversity at large scales. **Ecology Letters**, v15, p. 1–9, 2012.
- KIMURA, M.; CROW, J.F. The Number of Alleles That Can Be Maintained in a Finite Population. **Genetics**, v.49, p. 725–738, 1964.
- KLEYER, M. Validation of plant functional types across two contrasting landscapes. **Journal of Vegetation Science**, v.13, p. 167–178, 2002.
- KNAPP, S. et al. How species traits and affinity to urban land use control large-scale species frequency. **Diversity and Distributions**, v.15, p. 533–546, 2009.
- KNAPP, S.; KÜHN, I.; SCHWEIGER, O.; KLOTZ, S. Challenging urban species diversity: Contrasting phylogenetic patterns across plant functional groups in Germany. **Ecology Letters**, v.11, p. 1054–1064, 2008a.
- KNAPP, S. et al. Urbanization causes shifts in species’ trait state frequencies. **Preslia**, v.80, p. 375–388, 2008b.
- LAWRENCE, P.J.; CHASE, T.N. Investigating the climate impacts of global land cover change in the community climate system model. **International Journal of Climatology**, v.30, p. 2066–2087, 2010.
- LINDENMAYER, D.B.; FRANKLIN, J.F. **Conserving Forest Biodiversity: a Comprehensive Multiscaled Approach.** Island Press, Washington. 2002. 345 p.
- LOSOSOVÁ, Z. et al. Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in central Europe. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v.8, p. 69–81, 2006.
- LUCK, G.W.; SMALLBONE, L.T. Species diversity and urbanisation: patterns, drivers and implications *In* **Urban Ecology**, Cambridge University Press, p88–119, 2010.
- MACARTHUR, R. Patterns of Species Diversity. Biological Reviews. **Cambridge Philosophical Society**, v.40, p. 510–533, 1965.
- MAGURRAN, A.E. **Measuring biological diversity.** Blackwell Science, Oxford, 2004. 256 p.

MACARTHUR, R.H. **Geographical Ecology**. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1972. 261 p.

MCINTYRE, N.E.; KNOWLES-YÁNEZ, K; HOPE, D. Urban ecology as an interdisciplinary field: differences in the use of “urban” between the social and natural sciences. **Urban Ecosystems**, v.4, p. 5–24, 2000.

McGRANAHAN, G., et al. **Urban systems**. Ecosystems and human well-being: current state and trends. Island Press, Washington, D.C. v.1, 2005. 825 p.

McKINNEY, M.L. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. **Biological Conservation**, v.127, p. 247–260, 2006.

_____. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. **BioScience**, v52, p.883-890, 2002.

_____. Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. **Urban Ecosystems**, v.11, p.161-176, 2008.

MEINERS, S.J. et al. Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities. **Functional Ecology**, v.29, p.154–164, 2015.

MENDENHALL, C.D. et al. Predicting biodiversity change and averting collapse in agricultural landscapes. **Nature**, v509, p. 213–217, 2014.

MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. **What are the main findings of the MA?** Encontrado em <<http://www.millenniumassessment.org/en/About.html#>> Acesso em 13 dez 2016, 15:23:12.

MORAN, E.F. et al. Effects of soil fertility and land-use on forest succession in Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v139, p. 93–108, 2000.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v.403, p. 853–858, 2000.

NIEMELLA, J. Is there a need for a theory of urban ecology? **Urban Ecosystems**, v.3, p. 57–65, 1999.

NORDEN, N. et al. Contrasting community compensatory trends in alternative successional pathways in central Amazonia. **Oikos**, v.120, p.143–151, 2011.

PAVOINE, S.; LOVE, M.S.; BONSTALL, M.B. Hierarchical partitioning of evolutionary and ecological patterns in the organization of phylogenetically-structured species assemblages: Application to rockfish (genus: *Sebastes*) in the Southern California Bight. **Ecology Letters**, v.12, p. 898–908, 2009.

PEDROTTI, D.E.; GUARIM NETO, G. Flora ruderal da cidade de Cuiabá, Mato Grosso, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, v.12, p.135–143, 1998.

PEIXE, A.S.M.; OLIVEIRA, T.H.; TORRES, M.F.A. Mapeamento do uso e ocupação do solo do Jardim Botânico do Recife e entorno/PE através de fotografias aéreas. In **XV Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto**. Anais... Curitiba, PR. 2011, INPE p.4877–4884.

PETCHEY, O.L. On the statistical significance of functional diversity effects. **Functional Ecology**, v.18, p. 297–303, 2004.

PETCHEY, O.L.; GASTON, K. Functional diversity: Back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, v.9, p. 741–758, 2011.

_____. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology Letters**, v.5, p. 402–411, 2002.

PICKETT, S.T.A. et al. Urban Ecological Systems: Linking Terrestrial Ecological, Physical, and Socioeconomic Components of Metropolitan Areas. **Annual Reviews of Ecology and Systematics**, v. 32, p. 127–57, 2001.

PICKETT, S.T.A.; COLLINS, S.L.; ARMESTO, J.J. Models, mechanisms and pathways of succession. **Botanical Reviews**, v.53, p. 335–371, 1987.

PIELOU, E.C. **Ecological diversity**. New York: John Wiley, 1975. 165 p.

PITELLI, R.A. PAVANI, M.C.M.D. Feralidade vegetal e transgeniése, evolução adaptativa das plantas invasoras. **Biotecnologia, Ciência e Desenvolvimento**, v.34, p. 100–104, 2005.

POLIS, G. A.; ANDERSON, W. B.; HOLT, R. D. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v.28, p. 289–316, 1997.

PÜTTKER, T.; ARRUDA BUENO, A.; PRADO, P.I.; PARDINI, R. Ecological filtering or random extinction? Beta-diversity patterns and the importance of niche-based and neutral processes following habitat loss. **Oikos**, v. 124, p. 206–215, 2015.

RÉJOU-MÉCHAIN, M. et al. Tropical tree assembly depends on the interactions between successional and soil filtering processes. **Global Ecology and Biogeography**, v.23, p. 1440–1449, 2014.

RIBEIRO, M.C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v.142, p. 1141–1153, 2009.

RICKETTS, T.; IMHOFF, M. Biodiversity, urban areas, and agriculture: Locating priority ecoregions for conservation. **Conservation Ecology**, v.8, 1, 2003.

RICOTTA, C. A parametric diversity measure combining the relative abundances and taxonomic distinctiveness of species. **Diversity and Distributions**, v. 10, p. 143–146, 2004.

_____. Through the jungle of biological diversity. **Acta Biotheoretica**, v. 53, p. 29–38, 2005.

RICOTTA, C.; DINEPI, M.; GUGLIETTA, D.; CELESTI-GRAPOW, L. Exploring taxonomic filtering in urban environments. **Journal of Vegetation Science**, v.19, p. 229–238, 2008.

RISSER, P. G. **Landscape ecology: state-of-the-art**. In Turner M.G. (eds) *Landscape Heterogeneity and Disturbance*. Ecological Studies, vol 64. Springer, New York, p. 3–14, 1987.

SANTOS, B.A.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; MORENO, C.E.; TABARELLI, M. Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented brazilian atlantic forest. **PLoS One**, v.5, p. 1–7, 2010.

SANTOS, B.A. et al. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. **Biological Conservation**, v.141, p. 249–260, 2008.

- SETO, K.C.; SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ, R.; FRAGKIAS, M. The New Geography of Contemporary Urbanization and the Environment. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 35, p. 167–194, 2010.
- SHOCHAT, E. Invasion, competition, and biodiversity loss in urban ecosystems. **Bioscience**, v. 60, p. 199–208, 2010.
- SHOCHAT, E. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 21, p. 186–191, 2006.
- SILVA, P.S.D. et al. Leaf-cutting ants alter seedling assemblages across second-growth stands of Brazilian Atlantic forest. **Journal of Tropical Ecology**, v.28, p. 361–368, 2012.
- SMITH, A.C.; FAHRIG, L.; FRANCIS, C.M. Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. **Ecography**, v. 34, p. 103–113, 2011.
- SNYDER, P.K. The influence of tropical deforestation on the Northern Hemisphere climate by atmospheric teleconnections. **Earth Interactions**, v.14, p. 1-34, 2010.
- SODHI, N.S.; EHRLICH, P.R. **Conservation biology for all**. Oxford University Press, 2010. 344 p.
- SUKOPP, H. Human-caused impact on preserved vegetation. *Landscape and Urban Planning*, v. 68, p. 347–355, 2004.
- SWENSON, N.G. The assembly of tropical tree communities - the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. **Ecography**, v. 36, p. 264–276, 2013.
- SWENSON, N.G. et al. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities. **Ecology**, v. 93, p. 112–125, 2012.
- TABARELLI, M.; MANTOVANI, W.; PERES, C.A. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. **Biological Conservation** v. 91, p. 119-127, 1999.
- TALLENTS, L.A.; LOVETT, J.C.; HALL, J.B.; HAMILTON, A.C. Phylogenetic diversity of forest trees in the Usambara mountains of Tanzania: Correlations with altitude. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 149, p. 217–228, 2005.
- THIES, C.; ROSCHEWITZ, I.; TSCHARNTKE, T. The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. **Proceedings in Biological Science The Royal Society**, v. 272, p. 203–10, 2005.
- THOMPSON, K.; MCCARTHY, M.A. Traits of British alien and native urban plants. **Journal of Ecology**, v. 96, p. 853–859, 2008.
- TILMAN, D. Functional diversity. **Encyclopedia of Biodiversity**, v.3, p. 109-12, 2001.
- TISDALE, H. The Process of Urbanization. **Social Forces**, v. 3, p. 311–316, 1942.
- TREPL, L. Towards a theory of urban biocoenoses In **Urban Ecology as the Basis for Urban Planning** (H. Sukopp, M. Numata and A. Huber, ed.), SPB Academic Publishing, The Hague, p. 3-21, 1995.

- TRZCINSKI, M.K.; FAHRIG, L.; MERRIAM, G. Independent effects of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding birds. **Ecological Applications**, v. 9, p. 586–593, 1999.
- TSCHARNTKE, T. et al. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. **Biological Reviews**, v. 87, p. 661–685, 2012.
- TUCKER, C.M. et al. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. **Biological Reviews**, n/a-n/a, 2016.
- TURNER, M.G. Landscape Ecology: The Effect of Pattern on Process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 20, p. 171–197, 1989.
- TURNER, M.G.; GARDNER, R.H.; O'NEILL, R.V. **Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process**. Springer-Verlag, New York, 2001. 406 p.
- UNITED NATIONS. **World Urbanization Prospects**. Department of Economic and Social Affairs, 2014. 32 p.
- VAMOSI, S.M.; HEARD, S.B.; VAMOSI, J.C.; WEBB, C.O. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. **Molecular Ecology**, v. 18, p. 572–592, 2009.
- VANE-WRIGHT, R.I. Systematics and the Conservation of Biological Diversity. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 83, p. 47–57, 1996.
- VANEWRIGHT, R.I.; HUMPHRIES, C.J.; WILLIAMS, P.H. What to Protect - Systematics and the Agony of Choice. **Biological Conservation**, v. 55, p. 235–254, 1991.
- VIANA, V.M.; PINHEIRO, L.A.F.V. Conservação da biodiversidade em fragmentos florestais. **Série Técnica IPEF**, v.12, p. 25–42, 1998.
- VILLARD, M.A.; METZGER, J.P. Beyond the fragmentation debate: A conceptual model to predict when habitat configuration really matters. **Journal of Applied Ecology**, v. 51, p. 309–318, 2014.
- WALKER, J.S. et al. Effects of urbanization on plant species diversity in cenral Arizona. **The Ecological Society of America**, v.7, p. 465-470, 2009.
- WARWICK, R.M.; CLARKE, K.R. New "biodiversity" measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. **Marine Ecology Progress Series**, v. 129, p. 301–305, 1995.
- _____. Taxonomic distinctness and environmental assessment. **Marine Ecology Progress Series**, v. 35, p. 532–543, 1998.
- WEBB, C.O. Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. **The American Naturalist**, v. 156, p. 145–155, 2000.
- WEBB, C.O.; ACKERLY, D.D.; MCPEEK, M.A.; DONOGHUE, M.J. Phylogenies and Community Ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 475–505, 2002.
- WEIHER, K. The assembly of experimental wetland plant communities. **Oikos** v.73, p. 323–335, 1995.

WIENS, J.A. Landscape mosaics and ecological theory In **Mosaic Landscapes and Ecological Process** (L. Hansson, L. Fahrig e G. Merriam ed.), Chapman e Hall, p. 1–26, London, 1995.

WILLIAMS, N.S.G.; MORGAN, J.W.; MCDONNELL, M.J.; MCCARTHY, M.A. Plant traits and local extinctions in natural grasslands along an urban-rural gradient. **Journal of Ecology**, v. 93, p. 1203–1213, 2005.

WILLIAMS, N.S.G. et al. A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. **Journal of Ecology**, v. 97, p. 4–9, 2009.

WILLIAMS, P., HUMPHRIES, C.; VANE-WRIGHT, R. Measuring biodiversity: Taxonomic relatedness for conservation priorities. **Australian Systematic Botany**, v.4, p. 665-679, 1991.

ZIPPERER, W.C.; GUNTENSPERGEN, G.R. Vegetation composition and structure of forest patches along urban-rural gradients In **Ecology of cities and towns: a comparative approach**, p. 274–286, 2009.