

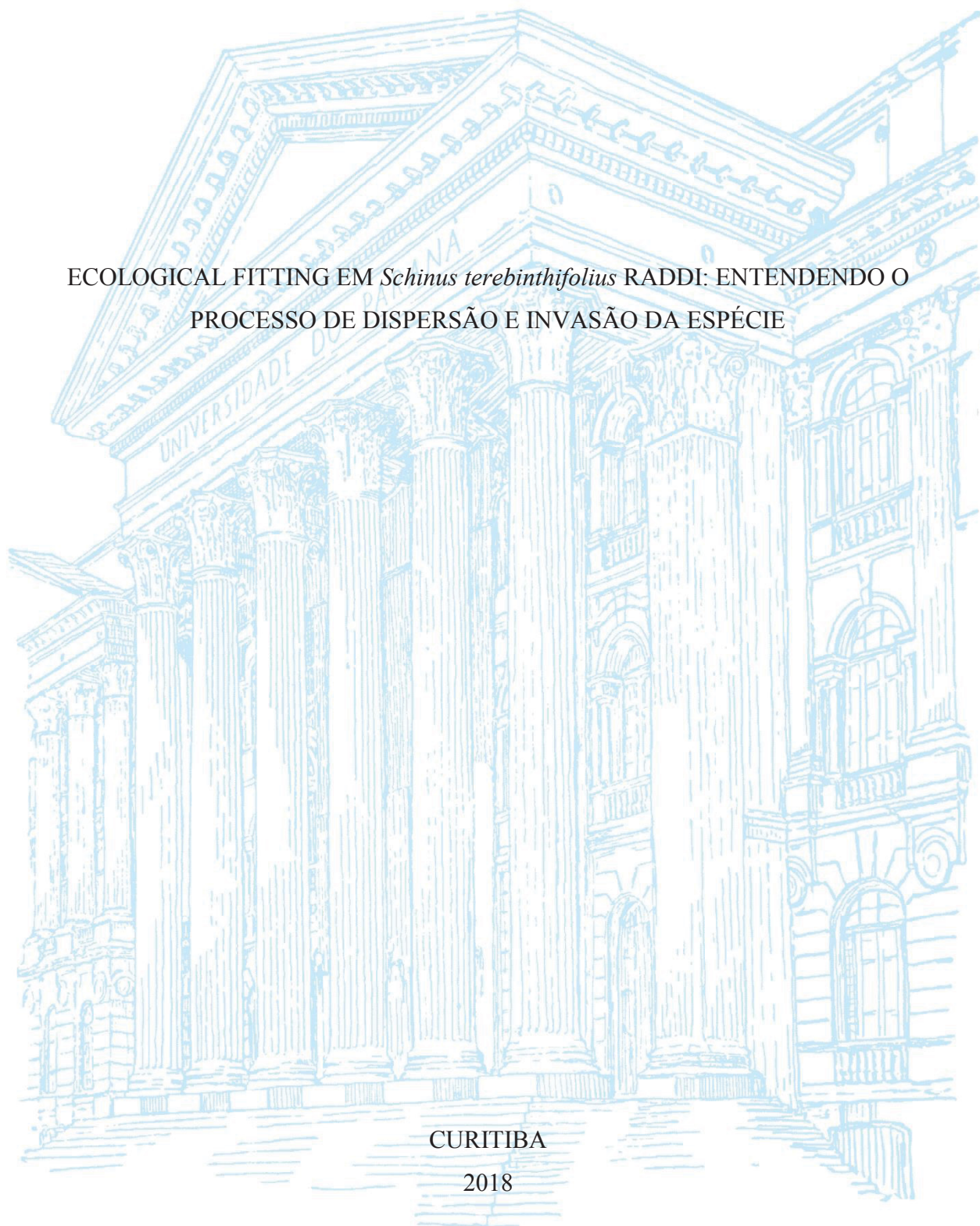
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

DAIANE MARIA PILATTI

ECOLOGICAL FITTING EM *Schinus terebinthifolius* RADDI: ENTENDENDO O  
PROCESSO DE DISPERSÃO E INVASÃO DA ESPÉCIE

CURITIBA

2018



DAIANE MARIA PILATTI

ECOLOGICAL FITTING EM *Schinus terebinthifolius* RADDI: ENTENDENDO O  
PROCESSO DE DISPERSÃO E INVASÃO DA ESPÉCIE

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Doutora em Ecologia e Conservação.

Orientador: Walter Antonio Boeger  
Coorientadores: Maria Regina Torres Boeger e Rafael Antunes Baggio

CURITIBA

2018

Universidade Federal do Paraná. Sistema de Bibliotecas.  
Biblioteca de Ciências Biológicas.  
(Telma Terezinha Stresser de Assis –CRB/9-944)

Pilatti, Daiane Maria

Ecological fitting em *Schinus terebinthifolius* Raddi: entendendo o processo de dispersão e invasão da espécie. / Daiane Maria Pilatti. – Curitiba, 2018.

109 p.: il. ; 30cm.

Orientador: Walter Antonio Boeger

Coorientadores: Maria Regina Torres Boeger e Rafael Antunes Baggio  
Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

1. Aroeira-vermelha. 2. Dispersão. 3. Bioinvasão. I. Título. II. Boeger, Walter Antonio. III. Boeger, Maria Regina Torres. IV. Baggio, Rafael Antunes. V. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

CDD (20. ed.) 574.5



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
SETOR CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ECOLOGIA E  
CONSERVAÇÃO

### TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da tese de Doutorado de DAIANE MARIA PILATTI intitulada: *Ecological Fitting em Schinus terebinthifolius Raddi: entendendo o processo de dispersão e invasão da espécie.*, após terem inquirido a aluna e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua Aprovação no rito de defesa.

A outorga do título de doutor está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

Curitiba, 27 de Julho de 2018.

WALTER ANTONIO PEREIRA BOEGER  
Presidente da Banca Examinadora

MARCEL KRUCHELSKI TSCHA  
Avaliador Externo

LEILA TERESINHA MARANHÃO  
Avaliador Externo

MAURICIO OSVALDO MOURA  
Avaliador Interno

GUILHERME DUBAL DOS SANTOS SEGER  
Avaliador Externo

Dedico essa tese a todas as crianças não-típicas (TDAH, TDA, TEA, TAG, TOD, TOC, disléxicas, entre outros transtornos que dificultam a aprendizagem dentro de um modelo convencional de ensino) – incluindo meu afilhado Pedro, que vão precisar vencer um mundo que não faz sentido para elas, afim de realizar seus sonhos. Dedico e afirmo: é possível.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à Prof. Dr. Maria Regina Boeger, por abrir essa porta profissional para mim, por insistir que eu tentasse mais uma vez a prova de doutorado, por me passar seus conhecimentos e continuar a me acompanhar até o final desta etapa. Vou levar todos os seus ensinamentos comigo.

Ao prof. Dr. Walter A. Boeger, por me acolher como orientador, por acreditar que seus alunos são capazes, pelas conversas entusiasmadas sobre evolução. Uma mente jovem, criativa e brilhante; uma energia científica que será sempre meu exemplo. Foi um prazer ter sua orientação e aprender que ciência não se faz sem questionamentos, que incertezas são o começo do caminho.

Ao meu estimado colega e coorientador Dr. Rafael A. Baggio, pela paciência, dedicação e esforço. Por sempre se dispor a me ajudar e a resolver qualquer problema. Minha sincera admiração ao pesquisador que você é.

Às minhas colegas, botânicas, parceiras para toda hora e que se tornaram amigas: Letícia e Carol. Dividimos muita coisa juntas e sou muito grata pela amizade que construímos, mesmo sendo tão diferentes umas das outras.

Aos meus colegas Luciana e Emanuel, pacientes e didáticos ao treinar uma nova aluna na molecular, com o desafio do TDAH entre nós. Eu sou *realmente* muito grata a vocês. Aos demais colegas que se tornaram ótimas companhias: Taísa e Marcel; aos alunos de iniciação científica que me ajudaram a conduzir tantos experimentos: Emerson e João Pedro. Obrigada a todos por tornarem o meu ambiente de trabalho prazeroso e mais fácil, por me ajudarem no dia-a-dia, das coisas difíceis às coisas óbvias. Nos divertimos e aprendemos uns com os outros.

Agradeço ao meu amigo, companheiro de vida e de jornada acadêmica, Guilherme. Talvez eu não conseguisse sem você. Obrigada por toda paciência, amor e cuidados que

ofereceu da graduação ao doutorado, que oferece todos os dias vivendo ao meu lado. Te amo e espero retribuir a altura; espero ser um pilar da sua felicidade e sucesso.

À minha família querida, que abriu mão da minha presença para que eu pudesse realizar um sonho e que sempre me incentivou a fazer o que eu amo, acima de qualquer coisa. Cesar, Deize, Catherine, Maria Clara, Pedro e Laura (em memória): obrigada por serem esse posso de amor e verdade. Nosso caráter e nossa força também me trouxeram até aqui.

Aos meus melhores amigos, Nayara e Eduardo, por segurarem (mesmo à distância) a loucura e o pessimismo dos tempos difíceis. Vocês foram minha cura. Amo muito vocês.

Às profissionais incríveis que me ajudaram a passar pelas mais diversas dificuldades e que refletiram diretamente na minha qualidade de vida durante o doutorado e na qualidade da minha produção: minha neuropsicóloga - Ticyana Moralez da Silva Novais, minha terapeuta cognitivo comportamental - Bruna Carla Ribeiro, minha consultora de terapias complementares - Michelle Maciel e a minha nutricionista - Anna Roberta Muffone. Mulheres amáveis, fortes e inteligentes que me inspiram.

Aos colaboradores Carlor Eduardo Bittencourt e Roberto Candido, que contribuíram gentilmente me enviando amostras de *S. terebinthifolius* da região Centro-oeste do Brasil e ao Marcos Vinícius Meiado, pelas amostras do Nordeste; à Letícia L. de Carvalho pelas amostras da Flórida - EUA, à Elisangela Rodrigues, pelas amostras da Auckland - Nova Zelândia, à Izzy Gomes e Neli Gomes da Rocha, pelas amostras de Maputo – África.

Por fim, agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação – UFPR e ao CNPq pelo auxílio financeiro para o desenvolvimento desse projeto.

A ciência pertence à humanidade, não à academia.

(Daiane M. Pilatti)



## RESUMO

*Schinus terebinthifolius* é uma espécie arbórea cujo a área nativa se estende ao longo da Floresta Atlântica, na América do Sul. Entretanto, sua distribuição atual abrange diferentes fitofisionomias e climas através dos cinco continentes, sendo considerada uma espécie invasora agressiva. O conceito de *ecological fitting* sugere que espécies podem colonizar novos ambientes através da variabilidade fenotípica e genética que organismos possuem no momento do encontro com o novo habitat. Essa variabilidade compreende caracteres expressos e não expressos, os quais se manifestam através de plasticidade fenotípica ou são mantidos ao longo da filogenia das espécies através do conservadorismo filogenético. Assim, o presente estudo teve como objetivo entender o processo de dispersão e invasão de *S. terebinthifolius* em sua área nativa e invadida. O primeiro capítulo avaliou a contribuição da plasticidade fenotípica no processo de invasão, comparando atributos foliares entre populações nativas e uma população de área invadida (Flórida, EUA). A população da área invadida apresentou diferenças significativas nos atributos foliares analisados, sugerindo que a plasticidade fenotípica desempenha importante papel no processo de invasão. O segundo capítulo analisou se a história evolutiva de *S. terebinthifolius* reflete o presente potencial como espécie invasora. Foi reconstruída a filogeografia da espécie através da região intergênica de DNA plastidial trnS-trnG. Os resultados revelaram uma contínua dispersão no território nativo entre o começo do Pleistoceno (2,58 Ma) até os dias atuais. Sem evidência de extinção local, mesmo durante os períodos de glaciação, o estudo revela a resiliência da espécie frente a variações ambientais. Por fim, no terceiro capítulo hipotetizamos que *S. terebinthifolius* é capaz de resgatar informações genéticas relacionadas ao nicho ocupado por seus ancestrais para realizar *ecological fitting*. A modelagem de nicho utilizando espécies filogeneticamente relacionadas à *S. terebinthifolius* representou de forma mais fidedigna as áreas invadidas atualmente pela espécie, contemplando principalmente regiões temperadas que o modelo gerado apenas com a espécie não previu. Adicionalmente, foi realizada uma pesquisa para inferir quais fenótipos influenciam na dispersão global da espécie através da preferência antrópica. Frutos carnosos e vermelhos tiveram ~75% de preferência, levando à conclusão final de que a capacidade de *S. terebinthifolius* de ocupar novos habitats era crítica (plasticidade fenotípica e conservadorismo filogenético) até que a espécie tivesse a oportunidade, através da distribuição antrópica, de estar nestes ambientes.

**Palavras-chave:** Aroeira vermelha. Plasticidade fenotípica. Conservadorismo filogenético de nicho. Capacidade e Oportunidade de invasão.

## ABSTRACT

*Schinus terebinthifolius* is a plant species, native to Atlantic Forest, in South America. However, the current distributions encompasses different forest formations and climates throughout all five continents. The species is an aggressive invasive species. The concept of ecological fitting suggests that species can colonize new environments through the phenotypic and genetic variability that they have when exposed to the new habitat. This variability consists of expressed and non-expressed characters, which are manifested through phenotypic plasticity or are maintained throughout the phylogeny of the species by phylogenetic conservatism. Thus, the present study attempts to understand the processes involved in the successful dispersion and invasion of *S. terebinthifolius* in its native and invaded area. The first chapter evaluates the contribution of phenotypic plasticity in the invasion process, comparing foliar attributes between the populations and a population in an invaded area (Florida, USA). The population of the invaded area presented significant differences in the foliar attributes when compared to the putative source population, suggesting that the phenotypic plasticity has an important role in the invasion process. The second chapter analysed if the evolutionary history of *S. terebinthifolius* reflects the present potential as an invasive species. A phylogeography of the species was reconstructed based on the intergenic region of plastid DNA (trnS-trnG) and microsatellites. The results revealed a continuous dispersion, representing colonizations and recolonizations, between the beginning of the Pleistocene (2.58 Mya) to the present. Without evidence of local extinction, even during periods of glaciation, the study reveals the resilience of the species to environmental variations. Finally, in the third chapter we hypothesized that *S. terebinthifolius* is able to retrieve genetic information related to the niche occupied by its ancestors to realize ecological fitting. The niche modeling of species phylogenetically related to *S. terebinthifolius* (same genus) represented better the current invasive areas, comprising mainly temperate regions that the model generated only with *S. terebinthifolius* did not predict. Additionally, an opinion pool was designed to infer which phenotypes influence the global dispersion of the species by anthropic preference. Fleshy and red fruits represented ~ 75% of preference, leading to the final conclusion that the capacity of *S. terebinthifolius* to occupy a new habitat is cryptic (phenotypic plasticity and phylogenetic conservatism) until the species has an opportunity, through anthropic distribution, to be in these environments.

**Key-words:** Red aroeira. Phenotypic plasticity. Phylogenetic niche conservatism. Capacity and Opportunity of invasion.

## SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	12
REFERÊNCIAS .....	17
CAPÍTULO I .....	20
Introduction.....	22
Material and Methods .....	24
Results.....	27
Discussion.....	29
References.....	33
CAPÍTULO II.....	46
INTRODUÇÃO .....	49
MATERIAL E MÉTODOS .....	50
RESULTADOS .....	54
DISCUSSÃO .....	62
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	71
CAPÍTULO III.....	78
INTRODUÇÃO .....	80
MATERIAL E MÉTODOS .....	83
RESULTADOS .....	86
DISCUSSÃO .....	90
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	96
REFERÊNCIAS .....	101
MATERIAL SUPLEMENTAR 1.....	116
MATERIAL SUPLEMENTAR 2.....	123

## INTRODUÇÃO GERAL

*Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) é uma espécie arbórea de copa larga, podendo medir 10 m de altura, com tronco de 60 cm de diâmetro (LORENZI; MATOS, 2008). Hoje, essa espécie pode ser encontrada em praticamente todo o globo, segundo o *Discover of life* (2018). Sabe-se que espécies com ampla distribuição geográfica nativa desenvolvem a habilidade de sobreviver em diferentes condições ambientais, algo que facilita o estabelecimento em novas regiões (PYŠEK; RICHARDSON, 2007). A extensão territorial nativa de *S. terebinthifolius* é muito ampla, abrangendo o Brasil, Paraguai, Uruguai e Argentina (CARVALHO, 1994; LORENZI, 2002). No Brasil a espécie ocorre por toda a Floresta Atlântica, sendo presente em diferentes formações vegetais e em diferentes altitudes, que variam do nível do mar até 2000 m de altura (CARVALHO, 1994; FLEIG, 1987; FLEIG; KLEIN, 1989). Populações nativas de *S. terebinthifolius* foram registradas em regiões que abrangem temperaturas entre 8 a 28° C e submetidas a geadas; a espécie ocupa regiões de precipitação média que anual varia de 950 mm/ano a 2200 mm/ano (CARVALHO, 1994).

*Schinus terebinthifolius* é considerada invasora em inúmeras áreas do planeta. Segundo *Global Invasive Species Database* (2018), a espécie se encontra no continente Europeu (Sul da Espanha), Norte e Sul da África, Ásia e Austrália; em alguns países insulares (Nova Zelândia, Cuba), além de diversas ilhas dos Oceanos Pacífico, Atlântico e Índico. Na Flórida (EUA), aproximadamente 283 mil hectares já foram invadidos por *S. terebinthifolius* (RODGERS et al., 2012), variando entre habitats perturbados e comunidades naturais, nas quais se inclui a maior reserva natural do país - o Parque Nacional Everglades (MANRIQUE et al., 2014). *Schinus terebinthifolius* também está presente em outros estados dos EUA, como Alabama, Texas, Arizona, Califórnia e Hawaii (EDDMapS, 2012; HSASC, 2001).

Na tentativa de entender processos de invasão como esse, pesquisadores se deparam com um paradoxo: como espécies exóticas conseguem invadir e se estabelecer em locais nos quais não evoluíram e, portanto, não tiveram a oportunidade de se adaptar (SAX; BROWN, 2000). A capacidade da espécie em lidar com os recursos disponíveis no novo habitat, fazer novas associações com outras espécies, sobreviver e se estabelecer enquanto população, é uma propriedade intrínseca do organismo (AGOSTA; KLEMENS,

2008). As ferramentas (ou características) que a espécie utiliza nesse processo provém de mecanismos como a plasticidade fenotípica, o conservadorismo filogenético, a exaptação e a evolução correlacionada de caracteres – sendo esses mecanismos a base do conceito de *Ecological fitting* (JANZEN, 1985, BROOKS; McLENNAN, 2002, AGOSTA; KLEMENS, 2008).

A plasticidade fenotípica é a habilidade de um único genótipo em produzir alternativas fenotípicas morfológicas, fisiológicas e/ou comportamentais em resposta a diferentes condições ambientais (SULTAN, 2003), sem que haja uma mutação prévia ou mudança na frequência genética do indivíduo (WEST-EBERHARD, 2003). De fato, vários estudos evidenciam a plasticidade fenotípica de *S. terebinthifolius* em resposta a diferentes fatores, como luminosidade (SCALON et al., 2006; SABBI et al., 2010), saturação hídrica (GRISI et al., 2011) e características edáficas (RESENDE et al., 1999; JOSÉ, 2005; SOUZA et al., 2006). Na Flórida, a plasticidade fenotípica foi evidenciada em estudos morfológicos sobre absorção de luz (SPECTOR; PUTZ, 2006) e na plasticidade fisiológica para adaptação às características do solo, como salinidade (EWE; STERNBERG, 2005), fertilidade (LI; NORLAND, 2001) e umidade sazonal (EWE; STERNBERG, 2002).

O conservadorismo filogenético se refere ao acúmulo de informações genéticas (principalmente relacionadas ao uso de recursos) ao longo da filogenia da espécie (AGOSTA; KLEMENES, 2008). Essa variação genética pode influenciar na habilidade da espécie em explorar recursos semelhantes aos que já foram utilizados no passado por seus ancestrais (BROOKS; McLENNAN, 2002; AGOSTA; KLEMENES, 2008, MALCICKA, 2015).

Sob este ponto de vista, a distribuição pantropical de *S. terebinthifolius* poderia ser reflexo da história evolutiva de sua família – Anacardiaceae. Ao longo dos últimos 100 milhões de anos, este taxon passou por múltiplos eventos de colonização intercontinentais, variando entre zonas tropicais, temperadas e, em alguns casos, com temperaturas congelantes. Desta forma, Anacardiaceae vem diversificando e acumulando informações em suas linhagens desde o Cretáceo-Pleistoceno (WEEKS et al., 2014).

O terceiro mecanismo do processo de *Ecological fitting* é a exaptação. Exaptação ocorre quando um caráter previamente moldado pela seleção natural para uma determinada função é cooptado para um novo uso (GOULD; VRBA, 1982, BARVE;

WAGNER, 2013). Outra forma da espécie apresentar um fenótipo pré-adaptado é através da evolução correlacionada de caracteres, na qual a seleção de uma determinada característica causa mudança correlacionada em outra, produzindo potencialmente fenótipos capazes de conferir adaptação futura a novas condições ambientais (LANDE; ARNOLD, 1983).

Todos estes mecanismos de variabilidade genética e fenotípica de uma espécie, são denominados de *information space* (ARAÚJO et al., 2015). Essas informações são resgatadas durante o processo de naturalização das espécies no novo habitat, de duas formas: 1) via *resource tracking*, quando os recursos utilizados pelo organismo e as condições ambientais nas quais eles vivem são semelhantes aos utilizados pela espécie na sua área nativa de distribuição e 2) via *sloppy fitness space*, quando novos recursos podem ser explorados através da plasticidade fenotípica, exaptação ou através dos fenótipos resultantes de evolução correlacionada de caracteres (AGOSTA; KLEMENES 2008). Tais cenários se aplicam não só à exploração de recursos, mas também às associações com novas espécies, as quais são fundamentais no estabelecimento do organismo recém introduzido (AGOSTA; KLEMENES 2008).

Sob a luz destes conceitos, o presente estudo teve por objetivo entender a capacidade de dispersão de *S. terebinthifolius*, analisando características inerentes da espécie. No primeiro capítulo, foram analisados atributos funcionais foliares de populações provenientes de diferentes formações florestais da Floresta Atlântica (onde a espécie é nativa), os quais foram comparados como os atributos foliares de uma população da Flórida - onde a espécie é invasora. Nossa hipótese era de que esses atributos funcionais foliares fossem plásticos na área nativa conforme a fisionomia habitada e apresentassem maior diferenciação em áreas invadidas, como resposta a condições ambientais singulares. Postulamos que diferenças morfoanatômicas foliares entre populações geneticamente estruturadas, não forneceriam evidência para plasticidade fenotípica, portanto, foram realizadas análises genéticas das populações amostradas na área nativa e invadida. Dentre as populações nativas, indivíduos da Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila Mista se assemelharam genética e fenotipicamente entre si. A população da Floresta Ombrófila Densa possui atributos foliares mais semelhantes aos atributos encontrados nas outras populações nativas, devido à pressão seletiva de um ambiente méxico, entretanto, geneticamente se assemelha mais

aos indivíduos da Flórida, sugerindo que a invasão nesse local pode ter origem em indivíduos na região sul da costa brasileira. Embora os indivíduos da Flórida tenham apresentado semelhança genética com uma das populações da área nativa, seus atributos foliares diferiram significativamente das populações brasileiras, refletindo as condições abióticas adversas do ambiente onde ocorre. Os resultados suportam a hipótese de que os atributos foliares de *S. terebinthifolius* apresentam maior plasticidade fenotípica na área invadida, sugerindo que a mesma exerça importante papel no processo de invasão dessa espécie.

No segundo capítulo, o objetivo foi reconstruir a filogeografia de *S. terebinthifolius* a fim de elucidar a história de distribuição da espécie e compreender de que forma a mesma foi influenciada pelas alterações climáticas do passado em sua área nativa e, assim, inferir se sua história evolutiva reflete o presente potencial como espécie invasora. Os resultados revelaram uma contínua dispersão da aroeira no território nativo entre o começo do Pleistoceno (2,58 Ma) até os dias atuais, sem extinção regional mesmo durante eventos de glaciação. A demografia e estruturação genética destas populações foi aparentemente influenciada pelos eventos de flutuações climáticas, mas sua distribuição espacial, uma vez estabelecida, permaneceu imutável, apresentando alguns eventos de contração e expansão. Essa reconstrução histórica revela sua potencial resiliência frente a adversidades ambientais. Diante desse cenário de distribuição cosmopolita atual e da capacidade de *S. terebinthifolius* em lidar com diferentes condições biológicas e abióticas, sugerimos que os processos recentes de invasão dessa espécie são uma questão de oportunidade de introdução a novas regiões geográficas, uma vez que as habilidades necessárias no processo de naturalização são evidentes.

Por fim, no terceiro capítulo, postulou-se que, além de poder realizar *ecological fitting* por plasticidade fenotípica, *S. terebinthifolius* é também capaz de resgatar informações genéticas ancestrais mantidas em sua linhagem (*information space*) para explorar e sobreviver em ambientes distintos aqueles de sua distribuição nativa. Através de modelagem de nicho, inferimos que as áreas atualmente invadidas por *S. terebinthifolius* corresponderam à união das áreas de adequabilidade ambiental geradas pelo modelo que considera apenas as distribuições nativas de *S. terebinthifolius* e do modelo gerado a partir de dados de ocorrência de espécies filogeneticamente relacionadas (mesmo gênero). Esse resultado sugere fortemente que *S. terebinthifolius* é capaz de

realizar *fitness* não apenas por *resource tracking* - quando condições ambientais (pressão seletiva) semelhantes aquelas de sua área de distribuição nativa são exploradas - mas também através de *sloppy fitness space*.

Adicionalmente, foi realizada uma pesquisa na internet para avaliar quais características fenotípicas influenciam a dispersão global da espécie através da preferência antrópica. A preferência por frutos carnosos e vermelhos (~75% dos votos) sugere que esse fenótipo é o mais disperso pelo homem. Assim como acontece com *S. terebinthifolius*, características das espécies muitas vezes não expressas são importantes para a capacidade de invasão de uma espécie e podem influenciar na oportunidade de dispersão.

Em conjunto estes resultados evidenciam a capacidade de *S. terebinthifolius* de sobreviver e colonizar diferentes regiões do globo, através de sua resiliência frente a diferentes condições ambientais, de suas respostas plásticas ou do resgate de informações através do conservadorismo filogenético. Dessa forma, a espécie se torna um organismo modelo nos estudos de invasão, demonstrando que mutações recentes não são a única fonte de novidade evolutiva e que o potencial de invasão de uma espécie pode estar crítico até que a oportunidade de invadir um novo habitat se apresente – nesse caso, através da preferência e distribuição antrópica.



## REFERÊNCIAS

- AGOSTA, S. J.; KLEMENS, J. A. Ecological fitting by phenotypically flexible genotypes: implications for species associations, community assembly and evolution. **Ecology Letters**, v. 11, n. 11, p. 1123-1134, 2008.
- ARAUJO, S. B.; BRAGA, M. P.; BROOKS, D. R.; AGOSTA, S. J.; HOBERG, E. P.; VON HARTENTHAL, F. W.; BOEGER, W. A. Understanding host-switching by ecological fitting. **PLoS One**, v. 10, n. 10, e0139225, 2015.
- BARVE, A.; WAGNER, A. A latent capacity for evolutionary innovation through exaptation in metabolic systems. **Nature**, v. 500, n. 7461, p. 203-206, 2013.
- BROOKS, D. R.; McLENNAN, D. A. **The nature of diversity: an evolutionary voyage of discovery**. Chicago: University of Chicago Press, 2002.
- CARVALHO, P. E. R. **Espécies florestais brasileiras: Recomendações silviculturais, potencialidade e uso da madeira**. Brasília: EMBRAPA – SPI, 1994.
- DISCOVER OF LIFE. Disponível em: < <http://www.discoverlife.org/mp/20q> >. Acesso em: mai. 2018.
- EDDMapS. (2012). Early detection and distribution mapping system. In The University of Georgia – Center for Invasive Species and Ecosystem Health. Disponível em: <<http://www.eddmaps.org/>>. Acesso em: mai. 2018.
- EWE, S. M. L.; STERNBERG, L. da S. L. Growth and gas exchange responses of Brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius*) and native South Florida species to salinity. **Trees**, v. 19, p. 119-128, 2005.
- EWE, S. M. L.; STERNBERG, L. da S. L. Seasonal water-use by the invasive exotic, *Schinus terebinthifolius*, in native and disturbed communities. **Oecologia**, v. 133, p. 441–448, 2002.
- FLEIG, M. Anacardiaceae. **Flora Ilustrada do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Boletim do Instituto de Biociências, v. 18, n. 42, p. 1-72, 1987.
- FLEIG, M.; KLEIN R. M. Anacardiáceas. **Flora Ilustrada Catarinense**. Itajaí-SC: 1989. 64p.
- GLOBAL INVASIVE SPECIES DATABASE. Disponível em: <<http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=22>> Acesso em: mai. de 2018.
- GRISI, F. A.; ÂNGELO, A. C.; BOEGER, M. R.; LEITÃO, C. A. E.; GALVÃO, S. F. WENDLING, I. Morfoanatomia foliar em mudas de *Schinus terebinthifolius* sob diferentes níveis de saturação hídrica. **Floresta**, v. 41, p. 881-894, 2011.

GOULD, S. J.; & VRBA, E. S. Exaptation - a missing term in the science of form. **Paleobiology**, v. 8, n. 1, p. 4-15, 1982.

HSASC. (2001). Hawaii state alien species coordinator. Department of Land & Natural Resources and Division of Forestry & Wildlife Honolulu, USA. Disponível em: <<http://www.state.hi.us/dlnr/dofaw/hortweeds/specieslist.htm>>. Acesso em: mai. 2018.

JANZEN, D. H. On ecological fitting. **Oikos**, v. 45, p. 308–310, 1985.

JOSÉ, A. C.; DAVIDE, A. C.; LONGUINHO de OLIVEIRA, S. Produção de mudas de aroeira (*Schinus terebinthifolius* Raddi) para recuperação de áreas degradadas pela mineração de bauxita. **Cerne**, v. 11, n. 2, 2005.

LI, Y.; NORLAND, M. THE ROLE OF SOIL FERTILITY IN INVASION OF BRAZILIAN PEPPER (*Schinus terebinthifolius*) IN EVERGLADES NATIONAL PARK, FLORIDA1. **Soil Science**, v. 166, n. 6, p. 400-405, 2001.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil**. 4. ed. Nova Odessa: Editora Plantarum, 2002.

LORENZI, H.; MATOS, F.J.A. **Plantas Medicinais no Brasil: nativas e exóticas**. 2.ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2008.

LANDE, R.; ARNOLD, S. J. The measurement of selection on correlated characters. **Evolution**, v. 37, p. 1210–1226, 1983.

MALCICKA, M.; AGOSTA, S. J.; HARVEY, J. A. Multi level ecological fitting: indirect life cycles are not a barrier to host switching and invasion. **Global change biology**, v. 21, n. 9, p. 3210-3218, 2015.

MANRIQUE, V., DIAZ, R., ERAZO, L., REDDI, N., WHEELER, G. S., WILLIAMS, D., & OVERHOLT, W. A. Comparison of two populations of *Pseudophilothrips ichini* (Thysanoptera: Phlaeothripidae) as candidates for biological control of the invasive weed *Schinus terebinthifolia* (Sapindales: Anacardiaceae). **Biocontrol science and technology**, v. 24, n. 5, p. 518-535, 2014.

PYŠEK, P.; RICHARDSON, D. M. Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? In: Nentwig W. (ed), *Biological invasions*, Ecological Studies 193, SpringerVerlag, Berlin & Heidelberg, pp 97–126, 2007.

RESENDE, A. V.; FURTINI NETO, A. E.; MUNIZ, J. A.; CURI, N.; FAQUIN, V. Crescimento inicial de espécies florestais de diferentes grupos sucessionais em resposta a doses de fósforo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 34, n. 11, p. 2071-2081, 1999.

RODGERS, L.; BODLE, M.; BLACK, D.; LAROCHE, F. Status of nonindigenous species. In: *South Florida environmental report, Vol. I-The South Florida Environment* (pp. 7-1–7-35). South Florida Water Management District, West Palm Beach, Florida, 2012.

SABBI, L. B. C.; ÂNGELO, A. C.; BOEGER, M. R. Influência da luminosidade nos aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de *Schinus terebinthifolius* Raddi (*Anacardiaceae*) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão, nas margens do Reservatório Iraí, Paraná, Brasil. **Iheringia, Série Botânica**, v. 65, n. 2, p. 171-181, 2010.

SAX, D. F.; BROWN, J. H. The paradox of invasion. **Global Ecology and Biogeography**, v. 9, n. 5, p. 363-371, 2000.

SCALON, S. P. Q.; MUSSURY, R. M.; SCALON FILHO, H.; FRANCELINO, C. S. F. Desenvolvimento de mudas de Aroeira (*Schinus terebinthifolius*) e sombreiro (*Clitoria fairchildiana*) sob condições de sombreamento. **Ciência Agrotecnológica**, v. 30, n. 1, p. 166-169, 2006.

SOUZA, C. A. M.; OLIVEIRA, R. B.; MARTIS FILHO, S.; LIMA, J. L. S. Crescimento em campo de espécies florestais em diferentes condições de adubações. **Ciência Florestal**, v. 16, n. 3, p. 243-249, 2006.

SPECTOR, T.; PUTZ, F. E. Biomechanical plasticity facilitates invasion of maritime forests in the southern USA by Brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius*). **Biological Invasions**, v. 8, p. 255–260, 2006.

SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. **Evolution & Development**, v. 5, n. 1, p. 25-33, 2003.

WEEKS, A.; ZAPATA, F.; PELL, S. K.; DALY, D. C.; MITCHELL, J. D.; FINE, P. V. To move or to evolve: contrasting patterns of intercontinental connectivity and climatic niche evolution in “Terebinthaceae” (*Anacardiaceae* and *Burseraceae*). **Frontiers in genetics**, v. 5, p. 409, 2014.

WEST-EBERHARD, M. J. **Developmental Plasticity and Evolution**. New York: Oxford University Press, 2003.

## CAPÍTULO I

PHENOTYPIC PLASTICITY OF *Schinus terebinthifolius* AS AN IMPORTANT  
STRATEGY FOR COLONIZATION OF INVADED REGIONS

Daiane Maria Pilatti<sup>1</sup>; Maria Regina Torres Boeger<sup>1</sup>; Rafael Antunes Baggio<sup>1</sup>; Walter Antonio Boeger<sup>1</sup>

**Phenotypic plasticity of *Schinus terebinthifolius* as an important strategy for colonization of invaded regions.**

<sup>1</sup>Universidade Federal do Paraná - UFPR, Department of Biological Sciences, Coronel. Francisco Heráclito dos Santos street, Jardim das Américas, CEP 81530-000, Curitiba – PR, Brazil.

**Abstract**

Phenotypic plasticity is the ability of an organism to respond to different environmental conditions, thus allowing it to explore new habitats and expand its geographic distribution. *Schinus terebinthifolius* is a tree species native to the South American continent, but today its distribution extends throughout the globe and it is recognized as potentially invasive. The objective of the present study was to define the potential foliar plasticity of the species and to evaluate its importance in the invasion process. Individuals were sampled in three forest formations within the species' native area and from one region that is considered one of its major foci of invasion: Everglades National Park, Florida, USA. Eight foliar attributes were evaluated and their Phenotypic Plasticity Index and correlation with abiotic variables calculated. Genetic analysis of all populations was performed in order to validate the phenotypic plasticity of the genome. The results support the hypothesis that the foliar attributes of *S. terebinthifolius* possess greater phenotypic plasticity in the invaded area. The population in Florida possesses different characteristics than those of the native area, but genetically resembles the population of Lowland Ombrophilous Dense Forest, suggesting that individuals from that region were introduced into southern Florida. The results obtained allow us to infer that the ability of a species to colonize new habitats may be cryptic and is revealed only when a plant is subjected to specific environmental conditions, which limits the ability to predict the invasive potential of species in their native territory.

**Keywords:** Brazilian peppertree, ecological fitting, forest formations, leaf morphology

\* Artigo formatado e submetido para Journal Plant Research

## Introduction

The ability of a plant to respond and adapt to different environmental conditions occurs through morphological, anatomical and physiological adjustments (Schlichting 1986; Sultan 2003). However, these phenotypic responses can occur without a previous genetic mutation or change in the gene frequencies of a population, which characterizes phenotypic plasticity (West-Eberhard 2003).

This ability to respond allows plants to explore new habitats in the search for resources, which widens their geographic distribution (Sultan 1995; 2000; Bradshaw 2006) not only in the native area but also beyond their original distribution (Hulme, 2008). In addition to preceding any evolutionary event in the invasion process, phenotypic plasticity is directly related to the successful introduction, colonization and establishment of new habitats by individuals, thus maximizing the dispersion of the species in a new territory (Pessoa 2013). Analyzing the plastic responses of a species is a way to predict future changes in its distribution and the composition of the communities of which it will be a part (Gratani 2014).

*Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) is a species of tree popularly known as Brazilian peppertree or pink pepper. Its native area extends through Uruguay, Argentina, Paraguay and Brazil; in Brazil it occurs from the state of Rio Grande do Norte to Rio Grande do Sul in different types of plant formations, such as Semideciduous Seasonal Forest, Deciduous Seasonal Forest, Araucaria Forest, Lowland Ombrophilous Dense Ciliary Forest, Mangrove, Restinga, Cerrado (*sensu lato*) and Campo Limpo (Lorenzi 2002; Carvalho 2003; Silva-Luz and Pirani 2015).

As evidenced by its wide distribution, *S. terebinthifolius* possesses a high tolerance to environmental factors, and can be found occurring on hydromorphic, infertile and dry soils (Sanchoatene 1989; Carvalho 1994; Lorenzi 2002); at different elevations from sea level to 2000m (Carvalho 1994; Fleig 1987; Fleig and Klein 1989); at temperatures ranging from 8 to 28°C, with resistance to frost; and under varied precipitation regimes (annual precipitation from 950mm to 2200mm) (Carvalho 1994). Additionally, several studies have directly demonstrated the phenotypic potential of *S. terebinthifolius* in dealing with different abiotic conditions, such as luminosity (Scalon et

al. 2006; Sabbi et al. 2010), water saturation (Grisi et al. 2011) and nutrient concentrations (Resende et al. 1999), as well as varied conditions of fertilization (Souza et al. 2006).

*Schinus terebinthifolius* is recognized as a potentially invasive species on all continents of the globe with the exception of Antarctica. The species is even found on several islands of the Atlantic, Pacific and Indian Oceans (Global Invasive Species Database 2017), in both natural and anthropic habitats (Mukherjee et al. 2012).

Several environmental conditions indicate morphological plasticity of the species in Florida, including light (Spector and Putz 2006), salinity (Ewe and Sternberg 2005), soil fertility (Li and Norland 2001) and seasonal precipitation (Ewe and Sternberg 2002), which may, even partially, explain the invasive potential of the species.

Thus, the objective of this study was to define the potential foliar plasticity of *S. terebinthifolius* and evaluate its importance in the process of this species colonizing new regions and habitats. Leaf functional attributes of populations of different forest formations of the Brazilian Atlantic Forest (where the species is native) were used as a model and compared to the leaf attributes of a population in Florida (where the species is invasive). Our hypothesis was that these leaf functional attributes would be found to be plastic in the native area according to the inhabited physiognomy and would present greater differentiation in invaded areas in response to more unique environmental conditions. Under this scenario, plasticity would represent an inherent property that influences the invasive capacity of the species. We postulate that significant differences in foliar morphoanatomy of individuals that inhabit different environments, but which do not represent genetically distinct populations, reflect phenotypic plasticity of the genome. On the other hand, differences in foliar morphoanatomy between genetically structured populations would not provide evidence for phenotypic plasticity.

Studies on phenotypic plasticity of plants can be based on morphological, anatomical and physiological responses of any plant organ; however, leaves represent the most plastic and acclimatable organ in response to environmental factors (Dickison 2000; Gratani et al. 2006). For this reason, the leaf was chosen as the organ for the morphoanatomical analyses of the present study

## Material and Methods

*Schinus terebinthifolius* possesses composite leaves, and so the third right leaflet was considered for analysis and interpreted as a single leaf (Bongers and Popma 1990).

### Collection and preparation of plant material

Leaves of individuals of *Schinus terebinthifolius* were collected in its native area within three forest formations belonging to the Atlantic Forest: Semideciduous Seasonal Forest (SSF), located in the municipality of Céu Azul, Paraná (PR); Araucaria Forest (AF), located in Campo Largo in the metropolitan region of Curitiba, PR; and Lowland Ombrophilous Dense Forest (LODF), located in São Francisco do Sul, Santa Catarina, SC. The fourth sampled population was located outside the native area of *S. terebinthifolius*, in a region considered one of its major foci of invasion: Everglades National Park in Florida, USA. Within this invasion focus, leaves were collected from an area in Homestead, in the county of Miami-Dade, which is basically a seasonally flooded freshwater swamp with *sawgrass* (SG) (*Cladium jamaicense*) being the predominant vegetation. All samples were collected during the vegetative phase of the plants, in November 2014, and on sunny days. A minimum of 20 individuals, with Circumference at Chest Height of (CCH) > 15 cm, were sampled per forest formation. Table 1 provides the abiotic data for each collection site.

### Morphological analysis

Thirty fully mature leaves were collected from each individual (10 individuals per population) for evaluation of leaf morphology. The dry mass of the leaves was obtained by drying and pressing the leaves in an air-circulation oven at 65°C, until reaching constant weight, and then measured in a precision balance. The dehydrated leaves were then used to estimate leaf area from scanned images made with a desktop scanner coupled to a computer using Sigma Scan-Pro software (version 5.0, SPSS Inc., Chicago, IL, USA 1995). Specific leaf area ( $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ) was obtained using the formula: leaf area ( $\text{cm}^2$ ) / leaf mass (g) (Witkowski and Lamont 1991).



### **Anatomical analysis**

Five leaves of each individual (10 individuals per population) were used for anatomical analysis. The median region of the leaves were fixed in FAA 50 and then preserved in 50% ethanol (Johansen 1940). Freehand cross sections were obtained from the samples using a razor blade, which were then clarified with 25% sodium hypochlorite, stained with 0.05% toluidine blue (Feder and O'Brien 1968) and mounted on glycerin. Total thickness of the epidermal layer, the sub-epidermal layer (when present) and chlorophyllous tissue were measured for each leaf. Photographic documentation was performed using a digital camera (Olympus QColor 5) coupled to a phase contrast microscope and/or DIC (Olympus BX 51), with digital images being captured using the software Q Capture v 2.68.6. Measurements were taken from the digital images using the software ImageJ v 1.49.

### **Phenotypic Plasticity Index (PPI)**

The PPI was calculated for all the characteristics (morphological and anatomical) analyzed, according to the following formula:  $PPI = \{(\text{mean maximum value of the variable} - \text{mean minimum value of the variable}) / \text{mean maximum value of the variable}\}$ . The index varies on a scale of 0-1, where values closer to 0 are considered less plastic while values close to 1 are more plastic (PPI, *sensu* Valladares et al. 2006).

### **Molecular processing**

Individuals of the four types of vegetation sampled were genotyped for seven loci of microsatellite markers developed specifically for *S. terebinthifolius* (Williams et al. 2005). Leaves were collected specifically for genetic analysis (SSF n=18; ArF n=18; LODF n=20; SG n=13), which were later dehydrated on silica gel and macerated in liquid nitrogen. The plant material was then subjected to DNA extraction following the protocol (adapted) from Kit Spin 50, from Kasvi. For the *loci* StAAT9, StAAT25 and StAAT47 (radiolabeled primers), the Polymerase Chain Reaction (PCR) of a volume of 20ul contained: 1x Buffer, 0.36ug/ul bovine serum albumin (BSA), 1.5 mM MgCl<sub>2</sub>, 0.2 mM

dNTP, 0.25 pmol of each primer, 1 U of Platinum Taq Polymerase and 10 ng of DNA. The markers for the loci StAAT1, StAAT16, StAAT17 and StAAT55 were not radiolabeled, so the methodology developed by Shuelke (2000) was used, where the *forward* primer receives a M13 tail, which binds to a third complementary primer containing the fluorophore FAM. This reaction contained the same concentrations of reagents cited above, except for the *forward* primer, which was used at 0.05 pmol, and the addition of 0.25 pmol primer containing the tail with FAM fluorescence. The PCR conditions were the same for all microsatellite markers, except for the annealing temperature, which was specific to each primer (StAAT1 – 52°C, StAAT9 – 57°C, StAAT16 – 60°C, StAAT17 – 49°C, StAAT25 – 52°C, StAAT47 – 48°C, StAAT55 – 50°C). The reactions comprised a cycle of 95°C for 5 min, 45 cycles of denaturation at 95°C for 30 sec, annealing for 30 sec and extension at 72°C for 1 min, followed by a final extension cycle at 72°C for 5 min. Genotyping was performed with an ABI 3130 sequencer (Applied Biosystems). The detection of null alleles was performed using the software Micro-Checker 2.2.3 (van Oosterhout et al. 2004), while analyses of genetic diversity (number of alleles, genotypic diversity), linkage disequilibrium, Hardy-Weinberg Equilibrium and genetic structuring (Fst and AMOVA) were performed with the software Arlequin 3.5 (Excoffier and Lischer 2010). The analysis to determine the real number of populations (formed by individuals sharing similar genetic structure) and the allocation of individuals to their respective groupings was performed with the program Structure 2.3.1 (Pritchard et al., 2000) in five independent runs with 5 million replicates, ranging from 1 to 6 possible populations (K value). To define the probable number of populations, the ad hoc method developed by Evanno et al. (2005) was used and implemented with the online tool Structure Harvester (Earl and von Holdt 2012).

### **Statistical analysis**

Means and respective standard deviations were calculated for all quantitative variables. The data of the leaf attributes were logarithmized to meet the assumptions of the statistical analyses. A nested-MANOVA (nested multivariate analysis of variance) was performed to test if the leaf attributes were different from each other using the software R V3.4.1. (R Development Core Team 2016). A one-way ANOVA (Variance

Analysis) was used to compare the means for the leaves sampled in each forest formation (post-hoc Tukey, at 5% significance) using the program Statistica (version 7.0 StatSoft, Tulsa, OK, USA, 2001). To test the relationship between leaf attributes and abiotic variables (continuous quantitative), linear regression was performed with the software R V3.4.1.

For comparative purposes, a cluster analysis was performed using R V3.4.1. (R Development Core Team, 2016), with the purpose of grouping the populations based on similarity of functional attributes and biotic variables. The functional attribute matrix was constructed from the values of each morphoanatomical characteristic evaluated; the matrix of the abiotic variables included only the categorical variables “soil” and “climate”. All matrices had their values standardized. The method used to calculate the similarity among populations in the data matrix was dissimilarity by Euclidean distance.

## Results

The statistical analysis indicated that *S. terebinthifolius* had significant differences between the foliar attributes of individuals of different plant formations (MANOVA with  $p < 0.001$  for attributes tested). Among native populations of the native area, LODF leaves had higher values for leaf area and specific leaf area, and lower values for thickness of palisade parenchyma. However, LODF individuals had greater similarity with other individuals of the native area (ArF and SSF) than with the population of the invaded area due to similarity in the abiotic characteristics of these plant formations (Figure 3), which is supported by the PPI values. The leaves of individuals from SSF and ArF showed no differences for seven of the eight attributes analyzed (Table 2).

The leaves from the invaded area (SG) had the highest values for dry mass, epidermis + subepidermal thickness, and the thickness of the palisade and spongy parenchyma. The lowest values were observed for specific leaf area and palisade:spongy parenchyma ratio (Table 2).

The attributes that presented the highest phenotypic plasticity were also those that correlated most with the abiotic variables (Table 3), except for dry mass, which was not influenced by luminosity. The morphological attributes analyzed were positively related to temperature and negatively related to luminosity and rainfall.

Among all the attributes measured, the epidermis + subepidermal layer had the highest PPI value (Table 2), since leaves from ArF do not possess subepidermal layers (Figure 1B). In the anatomical sections (Figure 2), the mesophyll is composed of two to three layers of palisade parenchyma and one to three layers of spongy parenchyma – compact and with small intracellular spaces. The epidermis is simple, comprising a single layer (Figures 2A, 2B, 2C and 2D). Unlike the morphological attributes, the anatomical attributes were negatively correlated with temperature and positively correlated with luminosity and rainfall. The epidermis + subepidermal layer had the highest correlation with the analyzed abiotic variables ( $R^2=0.580$ ,  $p<0.001$ ). Spongy parenchyma was correlated only with the condition of luminosity, and the palisade:spongy parenchyma ratio only with mean annual temperature.

A total of 69 individuals were genotyped, with 31.7% of the variation in genetic diversity being observed among populations and 69% among all individuals sampled. There was no genetic variation among individuals from the same population (- 0.76%). The population with the highest genetic diversity was SSF (Table 4) and the lowest was observed in LODF, which also had the highest inbreeding coefficient ( $F_{is} = 0.451$ ). There was no evidence of the presence of null alleles, or errors in amplification or the determination of the alleles for the different loci in the different populations of *S. terebinthifolius*. The population of ArF had the highest average number of alleles, followed by LODF. The locus StAAT 47 (Fig. 3) had a very similar allele frequency in the populations of SSF and ArF; the loci StAAT 25 and StAAT 55 had alleles in the native area that were not found in the invaded area.

The overall genetic differentiation among populations was significant ( $F_{st} = 0.316$ ,  $p = 0.000$ ), however, the populations LODF + SG could not be differentiated and SSF + ArF had only subtle differences (Table 5). These data are corroborated by Evanno (2005) (Figure 3), which grouped the four populations sampled into two genetically similar groups: the first group composed of SSF + LODF, and the second group of LODF +SG ( $K=2$ ;  $\Delta K=2466.5$ ). Within each group, it can be seen that some individuals share a small percentage of genetics with the other population, with the exception of one individual from SSF, whose genetic composition mostly belonged to other group (Structure analysis, Figure 3).

## Discussion

The results support the hypothesis that the foliar attributes of *S. terebinthifolius* possess greater phenotypic plasticity in the invaded area, suggesting that it plays an important role in invasion process of this species.

The lower SLA values for individuals of SG occur with higher values of total leaf thickness and lower leaf area. This relationship between these variables seems to be a response to abiotic conditions, which are more stressful, such as high luminosity and soil conditions, thus characterizing the leaves of SG as sclerophyllous (Marin and Medina 1981; Boeger and Wisniewski 2003; Read et al. 2006).

Sclerophylly, which means hard leaves, is defined as a non-specific response that plants develop to survive in a multi-stress environment (Read et al., 2006). The SG collection site is known for its seasonality, with prolonged dry periods alternating with flooding for approximately five months/year (75% of the rainfall occurs between May and October; Chen and Gerber 1990; Schedlbauer et al. 2012). This soil is also considered to be infertile since during drought periods calcium carbonate fixes phosphorus by adsorption, thus preventing it from being available to plants, while nitrogen (in the form of nitrate) is easily leached, since this type of soil does not favor drainage (Li 2001). Thus, these edaphic conditions seem to act on leaf structure. Smaller leaf area is a strategy to reduce water loss, by avoiding greater transpiration, and greater thickness is a trade-off that increases leaf volume, thus guaranteeing the photosynthetic capacity of leaves (Sobrado and Medina 1980). The greater total thickness of a leaf is also a response to increased thickness of the chlorophyllous parenchyma, due to the high intensity of luminosity in SG, by the process of channeling light inside of the leaf (Vogelmann et al. 1996).

Thick leaves may also be a response to infertile soils, due to cell compaction caused by nutrient deficiency, thus increasing leaf carbon per unit of investment, as a strategy to conserve nutrients and/or green mass (Turner 1994; Edwards et al. 2000). Compaction may lead to increased leaf dry mass, as observed in leaves of SG.

The greater SLA values in native plant formations indicate the presence of mesophilic leaves, due to lower stress environmental conditions. The lower values for area and dry mass of the SSF and ArF populations appear to be a response to lower PAR

values in these plant formations. According to Feijó et al. (2009), the growth of *S. terebinthifolius* can be limited by lower solar radiation, which negatively influences the rates of CO<sub>2</sub> absorption required to produce new photosynthetic tissues. The increase in solar radiation, associated with soil fertility, seems to stimulate leaf growth, as evidenced in LODF leaves, which have the highest average values for leaf area and dry mass, in relation to the other native populations.

Environments with higher solar irradiation have thicker leaves, as observed in leaves of SG, whereas in environments with low irradiation (ArF) the leaves are thinner due to the absence of the subepidermal layer. Under conditions of high irradiation, leaf tissues can modify structures that influence light penetration through the leaf (Nagel et al., 1998). The increase in epidermal thickness reduces the penetration and damage by solar radiation to mesophyll tissues (Day 1993; Sullivan et al. 1996), since the epidermis is able to attenuate about 20 to 30% of the photosynthetically active radiation (UV-A, violet and blue) (McCree 1981; Robberecht and Caldwell 1983). Since it occurs in leaves of plant formations with greater light intensity, the subepidermal layer can act as an additional barrier to intense luminosity (Caldwell et al. 1983, Boeger and Wisniewski 2003). Additionally, several studies under different conditions of shade have shown an absence and/or reduction in the number of subepidermal layers, as well as a decrease in cell size, in proportion to decreased luminous intensity (Paiva 2003, Feijó et al. 2014, Vieira et al. 2014)

The genetic similarity between SG and LODF further suggests that individuals from the region of LODF (or populations from the same genetic unit) were introduced into southern Florida. The molecular analyses performed by Williams et al. (2005) and Mukherjee et al. (2012) suggest that western Florida was initially colonized by haplotypes originating in southern Brazil (S 20°- 32°), while eastern Florida (where SG is located) was colonized by haplotypes related to the Northeast Region of Brazil (S 12.9°). However, today both haplotypes occur sympatrically throughout most of peninsular Florida, along with nine other haplotypes originating in Curitiba, Argentina and Paraguay (Mukherjee et al., 2012), which indicates multiple introductions.

Mukherjee et al. (2012) also report that these multiple introductions increased the genetic diversity of individuals in Florida, leading to the hybridization of these haplotypes, which possibly facilitated adaptation to the new environments found by the

species. Niche modeling revealed that these hybrids also occupy different niches than those occupied by the species in its native area, suggesting that *S. terebinthifolius* possess great potential for adaptation to new environmental conditions (Mukherjee et al., 2012).

Although individuals of LODF exhibit more similar leaf attributes with native area populations, the genetic similarity with SG individuals, reflect phenotypic plasticity in the genome. Among the phases that make up the process of biological invasion (introduction, establishment and expansion), phenotypic plasticity is especially important to the establishment of individuals in the new habitat. In this phase, rapid and adequate responses to environmental innovations are required to ensure survival (Strayer et al. 2006), reproduction and, consequently, maintenance of invasive populations (Engel et al. 2011).

Even though the analysis of foliar attributes associated with the genetic analyzes evidenced the phenotypic plasticity, the PPI values were low. Considering the formula for PPI, for a characteristic to be considered plastic it must present at least 50% variation between the means of the analyzed attribute (Valladares et al. 2006), indicating that the PPI values in this study can be considered low with the exception of the epidermis + subepidermal layer. However, variation in the mean values of SLA, which is a variable that indicates investment in leaf photosynthetic area per unit of foliar mass, suggests the existence of phenotypic plasticity when comparing the leaves of the native areas with the leaves of the invaded area, and that this should not be overlooked despite the low PPI value. Variation in SLA represents the morphological adjustment that occurs in leaves as a function of environmental conditions and is an indicator of plasticity.

The results obtained in the present study allow us to infer that the ability of this species to colonize new habitats can be cryptic and is revealed only when the plant is subjected to specific environmental conditions. Thus, the ability to predict the invasive potential of species with a high capacity for phenotypic plasticity is quite limited by only studying populations of the native area of distribution. The paradox of the invasion (Sax and Brown 2000; Allendorf and Lundquist 2003) reveals, at least partially, this limitation. In spite of having predominantly low genetic variability, many invasive species succeed in colonizing new geographical areas putatively by, among other possibilities, possessing genetic information (“*information space*”) to produce phenotypes capable of surviving in

new environmental conditions, as suggested by Janzen (1985), Agosta and Klemens (2008) and Araujo et al. (2015).



## References

- Anderson TW (1958) An introduction to multivariate statistical analysis. New York: John Wiley & Sons
- Araujo SB et al (2015) Understanding host-switching by ecological fitting. PLoS One.10:e0139225 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0139225>
- Bradshaw AD (2006) Unravelling phenotypic plasticity—why should we bother? New Phytol. 170:644-648 doi:10.1111/j.1469-8137.2006.0176.x
- Boeger MRT, Wisniewski, C. (2003) Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. Rev Bras Bot. 26:61-72 <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042003000100007>.
- Bongers F, Popma, J (1990) Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico. Bot gaz. 151:354-365
- Boeger MRT, Poulson, M. (2006) Efeitos da radiação ultravioleta-B sobre a morfologia foliar de *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae). Acta Bot Bras. 20:329-338 <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062006000200008>
- Brooks DR, McLennan, DA (2002) The nature of diversity: an evolutionary voyage of discovery. Chicago: University of Chicago Press
- Caldwell MM et al (1983) Internal filters: prospects for UV-acclimation in higher plants. Physiologia plantarum. 58:445-450
- Caldwell MM (1971) Solar UV irradiation and the growth and development of higher plants. - In Photophysiology (A. C. Giese, ed.). New York: Academic Press 131-177
- Carvalho PER (1994) Espécies florestais brasileiras: Recomendações silviculturais, potencialidade e uso da madeira. Brasília: EMBRAPA – SPI
- Carvalho PE (2004) Espécies arbóreas brasileiras. Colombo: EMBRAPA
- Chen E, Gerber, JF (1990) Climate. In: Myers RL, Ewel JJ (eds) Ecosystems of Florida. University of Central Florida Press, Orlando, Fla., 11–34
- Crawly MJ (2001) Plant ecology. Oxford: Blackwell Science.
- Day TA (1993) Relating UV-B radiation screening effectiveness of foliage to absorbing-compound concentration and anatomical characteristics in a diverse group of plants. Oecol. 95:542-550 <https://doi.org/10.1007/BF00317439>

Earl DA et al (2012) STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv Genet Resour.* 4:359-361

Edwards C (2000) Characterising sclerophylly: some mechanical properties of leaves from heath and forest. *Oecol.* 123:158-167 <https://doi.org/10.1007/s004420051001>

Engel K (2011) Integrating biological invasions, climate change and phenotypic plasticity. *Commun Integr Biol.* 4:247-250 doi:10.4161/cib.4.3.14885

Evanno G (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software Structure: a simulation study. *Mol Ecol.* 14:2611-2620 doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x

Ewe SM, Sternberg L (2002) Seasonal water-use by the invasive exotic, *Schinus terebinthifolius*, in native and disturbed communities. *Oecol.* 133:441-448 <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1047-9>

Ewe SM, Sternberg L (2005) Growth and gas exchange responses of Brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius*) and native South Florida species to salinity. *Trees.* 19:119-128 <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0370-7>

Excoffier L, Lischer H (2010) Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol Ecol Resour.* 10:564–567 doi: 10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x

Feder NED et al (1968) Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany.* 123-142

Feijó NSA et al (2009) Growth and photosynthetic responses of *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms and *Schinus terebinthifolius* Raddi seedlings in dense shade. *Agroforest Syst.* 77:49 <https://doi.org/10.1007/s10457-008-9190-x>

Ferreira de Melo Júnior, JC et al (2016) Leaf traits and plastic potential of plant species in a light-edaphic gradient from restinga in southern Brazil. *Acta Biol Colomb.* 21:51-62 <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v21n1.47621>.

Fleig M (1987) Anacardiaceae. *Flora Ilustrada do Rio Grande do Sul.* Porto Alegre: Boletim do Instituto de Biociências, 1-72

Fleig M, Kklein RM (1989) Anacardiáceas. *Flora Ilustrada Catarinense.* Itajaí-SC:64p

Gausman HW (1975) Ultraviolet Radiation Reflectance, Transmittance, and Absorptance by Plant Leaf Epidermises 1. *Agronomy Journal.* 67:720-724

Global Invasise Species Database. 2018. Retrieved from <http://www.issg.org/database/species/distribution.asp?si=22&fr=1&sts=&lang=EN>

- Gratani L (2014) Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in botany*. <http://dx.doi.org/10.1155/2014/208747>
- Gratani L et al (2006) Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. *Trees*. 20:549–558 <https://doi.org/10.1007/s00468-006-0070-6>
- Grisi FA et al (2011) Morfoanatomia foliar em mudas de *Schinus terebinthifolius* sob diferentes níveis de saturação hídrica. *Floresta*. 41:881-894 doi:10.5380/rf.v41i4.25351
- Hulme PE (2009) Phenotypic plasticity and plant invasions: is it all Jack? *Functional Ecology*, 22:3-7
- Janzen DH (1985) On ecological fitting. *Oikos*. 45:308–310
- Klich MR (2000) Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. *Environ Exp Bot*. 44:171-183 [https://doi.org/10.1016/S0098-8472\(00\)00056-3](https://doi.org/10.1016/S0098-8472(00)00056-3)
- Li Y, Norland M (2001) The role of soil fertility in invasion of brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius*) in Everglades National Park, Florida1. *Soil Sci*. 166:400-405
- Lorenzi H (2002) Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil. 4 ed. Nova Odessa: Editora Plantarum.
- Loveless AR (1962) Further evidences to support a nutritional interpretation of sclerophylls. *Annals of Botany*. 26:549-561
- Marin D, Medina, E (1981) Duracion foliar, contenido de nutrientes y esclerofilia en arboles de un bosque muy seco tropical. *Acta Científica Venezolana*. 32:508-514
- McClure JW (1975) Physiology and functions of flavonoids.- In *The Flavonoids* (J. B. Harborne, T. J. Marby and H. Mabry, eds). Part 2, New York: Academic Press,. ISBN 0-12-324602-4. 970-1055
- McCree KJ (1981) Photosynthetically active radiation. -In *Encyclopedia of Plant Physiology, Physiological Plant Ecology I. Responses to the Physical Environments* (O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, and H. Ziegler, eds). Vol. 12A, Springer-Verlag, Berhn. ISBN 3-540-10763-0. 41-55
- Morton JF (1978) Brazilian peppertree — its impact on people, animals and the environment. *Econ Bot*. 32:353–359 <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0168-7>
- Mukherjee A et al (2012) Brazilian peppertree (*Schinus terebinthifolius*) in Florida and South America: evidence of a possible niche shift driven by hybridization. *Biol Invasions*. 14:1415-1430 <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0168-7>

- Nagel ML et al (1998) Leaf anatomical changes in *Populus trichocarpa*, *Quercus rubra*, *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus ponderosa* exposed to enhanced ultraviolet-B radiation. *Physiol Plant*. 104: 385-396 <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1998.1040314.x>
- Nicotra AB et al (2010) Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends Plant Sci*. 15:684-692 doi: 10.1016/j.tplants.2010.09.008
- Paiva E et al (2003) The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. cv. *purpurea* Boom (Commelinaceae) leaves. *Braz Arch Biol Technol*. 46:617-624 <http://dx.doi.org/10.1590/S1516-89132003000400017>
- Pérez-Harguindeguy N et al (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 61:167-234 <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Pessoa TSA (2013) Seria a plasticidade fenotípica um fator crucial na dinâmica de bioinvasão? In: *Ensaio elaborado pelos alunos durante a disciplina: Fundamentos Teóricos em Ecologia e Evolução*. São Paulo: Ed. UNIFESP, 74-80
- Pritchard JK et al (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*. 155:945-959
- R Core Team. R (2016) A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Read J et al (2006) Sclerophylly in two contrasting tropical environments: low nutrients vs. low rainfall. *Am J Bot* 93:1601-1604 doi: 10.3732/ajb.93.11.1601
- Resende AV et al (1999) Crescimento inicial de espécies florestais de diferentes grupos sucessionais em resposta a doses de fósforo. *Pesq Agrop Bras*. 34:2071-2081 <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-204X1999001100014>.
- Robberecht R, Caldwell, MM (1978) Leaf epidermal transmittance of ultraviolet radiation and its implications for plant sensitivity to ultraviolet-radiation induced injury. *Oecologia*. 32: 277-287
- Sabbi LDBC et al (2010) Influência da luminosidade nos aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão, nas margens do Reservatório Iraí, Paraná, Brasil. *Iheringia Ser Bot*. 65:171-181
- Sanchotene MCC (1989) Frutíferas nativas úteis à fauna na arborização urbana. Porto Alegre: SAGRA.

- Santos MS et al (2014) Effects of shading on leaf anatomy of *Gallesia integrifolia* (Spreng) Harms and *Schinus terebinthifolius* Raddi. *Rev Bras Plantas Med.* 16:89-96 <http://dx.doi.org/10.1590/S1516-05722014000100013>
- Sax DF, Brown JH (2000) The paradox of invasion. *Global Ecol Biogeog.* 9:363–371 <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00217.x>
- Scalon SDPQ et al (2006) Desenvolvimento de mudas de aroeira (*Schinus terebinthifolius*) e sombreiro (*Clitoria fairchildiana*) sob condições de sombreamento. *Ciênc Agrotec.* 30:166-169 <http://dx.doi.org/10.1590/S1413-70542006000100024>
- Schedlbauer JL et al (2012) Controls on ecosystem carbon dioxide exchange in short- and long-hydroperiod Florida Everglades freshwater marshes, *Wetlands.* 32:801–812 <https://doi.org/10.1007/s13157-012-0311-y>
- Schlichting CD (2002) Phenotypic plasticity in plants. *Plant Species Biology.* 17:85-88 <https://doi.org/10.1046/j.1442-1984.2002.00083.x>
- Schuelke M (2000) An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments. A poor man's approach to genotyping for research and high-throughput diagnostics. *Nat Biotechnol.* 18:233-234 doi:10.1038/72708
- Silva-Luz CL, Pirani JR (2018) Anacardiaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Retrieved from <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB4401>
- Sobrado MA, Medina E (1980) General morphology, anatomical structure, and nutrient content of sclerophyllous leaves of the “bana” vegetation of Amazonas. *Oecol.* 45:341-345
- Souza CAM et al (2006) Crescimento em campo de espécies florestais em diferentes condições de adubações. *Cienc Florest.* 16:243-249
- Spector T, Putz FE (2006) Biomechanical plasticity facilitates invasion of maritime forests in the southern USA by Brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius*). *Biol Invasions.* 8:255-260 <https://doi.org/10.1007/s10530-004-5571-x>
- Strayer DL et al (2006) Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends Ecol Evol.* 21:645-51 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.07.007>
- Sullivan JH et al (1996) Changes in leaf expansion and epidermal screening effectiveness in *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* in response to UV-B radiation. *Physiol Plant.* 98:349-357 <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00566.x>
- Sultan SE (1995) Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Bot Neerl.* 44:363–383 <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1995.tb00793.x>

Sultan SE (2000) Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Sci.* 5:537-542 [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01797-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01797-0)

Sultan SE (2003) Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evol Dev.* 5:25-33 <https://doi.org/10.1046/j.1525-142X.2003.03005.x>

Turner IM (1994) A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types. *J Biogeogr.* 21:413-419

Valladares F et al (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J. Ecol.* 94:1103-1116 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x>

Van OOSTERHOUT C et al (2004) MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol Ecol Notes* 4:535–538 <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>

Vogelmann TC (1996) Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. *Trends Plant Sci.* 1:65-70 DOI: [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(96\)80031-8](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(96)80031-8)

West-Eberhard MJ (2003) *Developmental Plasticity and Evolution*. New York: Oxford University Press.

Williams DA et al (2005) Chloroplast and microsatellite DNA diversities reveal the introduction history of Brazilian peppertree (*Schinus terebinthifolius*) in Florida. *Mol Ecol.* 14:3643-3656 doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02666.x

Witkowski ETF (1991) Lamont, B.B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecol.* 88:486-493 <https://doi.org/10.1007/BF00317710>

Table 1 – Geographic coordinates and biotic and edaphic characteristics of the collection sites.

	SSF	AF	LODF	SG
Geographic coordinates	S 25°04'47.7" W53°43'50.6"	S 25°26'15.4" W 49°23'57.5"	S 26°16'45.44" W48°39'10.32"	N25°29'41,30" W80°34'00,70"
Mean annual temperature	18.5°C	16.7°C	21.1°C	23.7 °C
Annual rainfall	1890 mm	1481 mm	1830 mm	1479 mm
Soil	Nitrosol/ Litolic Nitrosol	Humic Cambisol	Ferrihumiluvic Spodosol/ Haplic Organosol	Lime ( <i>Marl</i> )
Climate	Cfa	Cfb	Cfa	Am
Photosynthetically active radiation	82.07 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$	36.2 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$	374.4 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$	1750 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$

Semideciduous Seasonal Forest (SSF), Araucaria Forest (AF), Lowland Ombrophilous Dense Forest (LODF) and *sawgrass* (SG).

Table 2: Mean values, respective standard deviations and Phenotypic Plasticity Index values of foliar attributes of *Schinus terebinthifolius* of the Semideciduous Seasonal, Araucaria Forest, Lowland Ombrophilous Dense Forest and *Sawgrass*. Values in rows followed by the same letter did not differ statistically ( $p < 0.05$ ) by the Tukey test.

Foliar attribute	SSF	ArF	LODF	SG	PPI
Leaf area	5.41 ± 1.63 b	5.72 ± 1.33 b	7.46 ± 2.99 a	5.46 ± 1.63 b	0.27
Dry mass	0.057 ± 0.026 c	0.057 ± 0.017 c	0.070 ± 0.029	0.087 ± 0.02 a	0.34
Specific leaf area	102.4 ± 25.19 b	103.0 ± 17.14 b	108.18 ± 21.98	64.3 ± 13.4 c	0.40
Epidermis + subepidermal layer	23.43 ± 8.48 b	13.55 ± 5.19 d	19.89 ± 3.51 c	28.32 ± 4.79 a	0.52
Thickness of palisade parenchyma	80.97 ± 20.0 ab	78.52 ± 15.26	69.25 ± 16.99 c	88.93 ± 25.7 a	0.22
Thickness of spongy parenchyma	67.93 ± 16.21 b	66.77 ± 12.07 b	67.90 ± 18.12	93.72 ± 22.2 a	0.02
Ratio of palisade:spongy parenchyma	1.22 ± 0.32 a	1.18 ± 0.19 a	1.04 ± 0.23 b	0.96 ± 0.24 b	0.15
Total blade thickness	193.40 ± 37.65	179.65 ± 23.25	176.76 ± 29.33	209.93 ± 43.4 a	0.21

Semideciduous Seasonal (SSF), Araucaria Forest (ArF), Lowland Ombrophilous Dense Forest (LODF) and *Sawgrass* (SG). PPI = Phenotypic Plasticity Index of foliar attributes.



Table 3: Estimate, p-value and  $R^2$  for the linear regression between the environmental variables of each collection site of *Schinus terebinthifolius* and the foliar attributes analyzed.

Foliar attribute	Light		Temperature		Rainfall		$R^2$
	estimate	p	estimate	p	estimate	p	
Leaf area	$-9.09 e^{+02}$	0.000	$1.04 e^{+03}$	0.000	$-4.41 e^{+02}$	0.000	0.107
Dry mass	$-6.69 e^{+01}$	0.483	$3.87 e^{+02}$	0.000	$-1.92 e^{+02}$	0.001	0.091
Specific leaf area	$-1.17 e^{+03}$	0.000	$8.03 e^{+02}$	0.000	$-2.95 e^{+02}$	0.000	0.280
Epidermis + subepidermal layer	$1.86 e^{+03}$	0.000	$-9.39 e^{+02}$	0.000	$9.74 e^{+02}$	0.000	0.580
Thickness of palisade parenchyma	$1.26 e^{+03}$	0.000	$-1.02 e^{+03}$	0.000	$3.18 e^{+02}$	0.031	0.089
Thickness of spongy parenchyma	$8.88 e^{+02}$	0.002	$-3.52 e^{+02}$	0.175	$9.55 e^{+01}$	0.466	0.273
Ratio of palisade:spongy parenchyma	$4.27 e^{+02}$	0.184	$-7.33 e^{+02}$	0.009	$2.43 e^{+02}$	0.088	0.143
Total blade thickness	$1.21 e^{+03}$	0.000	$-8.41 e^{+02}$	0.003	$3.84 e^{+02}$	0.009	0.095

Table 4: Total number of individuals of *Schinus terebinthifolius* sampled in each population, genetic diversity, inbreeding coefficient, number of alleles for each microsatellite locus loci (bolded alleles in Hardy-Weinberg disequilibrium,  $p < 0.05$ ) and number of alleles per population.

Population	Nt	H	Fis	Number of alleles per locus											mean
				StAAT	StAAT	StAAT	StAAT	StAAT	StAAT	StAAT	StAAT	StAAT	StAAT	StAAT	
SSF	20	0.736 +/- 0.622	-0.293	5	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>9</b>	3	3	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>5</b>	47	55	5.14
ArF	18	0.458 +/- 0.361	-0.148	5	<b>4</b>	6	<b>5</b>	5	5	<b>3</b>	2	<b>3</b>	2	4.28	
LODF	18	0.360 +/- 0.395	0.451	<b>4</b>	7	6	3	4	6	<b>5</b>	5	6	5	5	
SG	13	0.507 +/- 0.494	0.379	<b>7</b>	2	<b>5</b>	3	3	2	2	5	3	5	3.85	

Number of individuals in each population (Nt); Genetic diversity (H); inbreeding coefficient (Fis).

Table 5. Genetic differentiation among populations of *Schinus terebinthifolius*, based on seven microsatellite regions. Fst values are presented below the diagonal, and p-values above. Bold values indicate genetic structuring ( $p < 0.05$ ).

	SSF	ArF	LODF	SG
SSF	*	0.014	0.000	0.000
ArF	<b>0.053</b>	*	0.000	0.000
LODF	<b>0.444</b>	<b>0.495</b>	*	0.115
SG	<b>0.221</b>	<b>0.288</b>	0.069	*

Semideciduous Seasonal (SSF), Araucaria Forest (ArF), Lowland Ombrophilous Dense Forest (LODF) and Savgrass (SG).

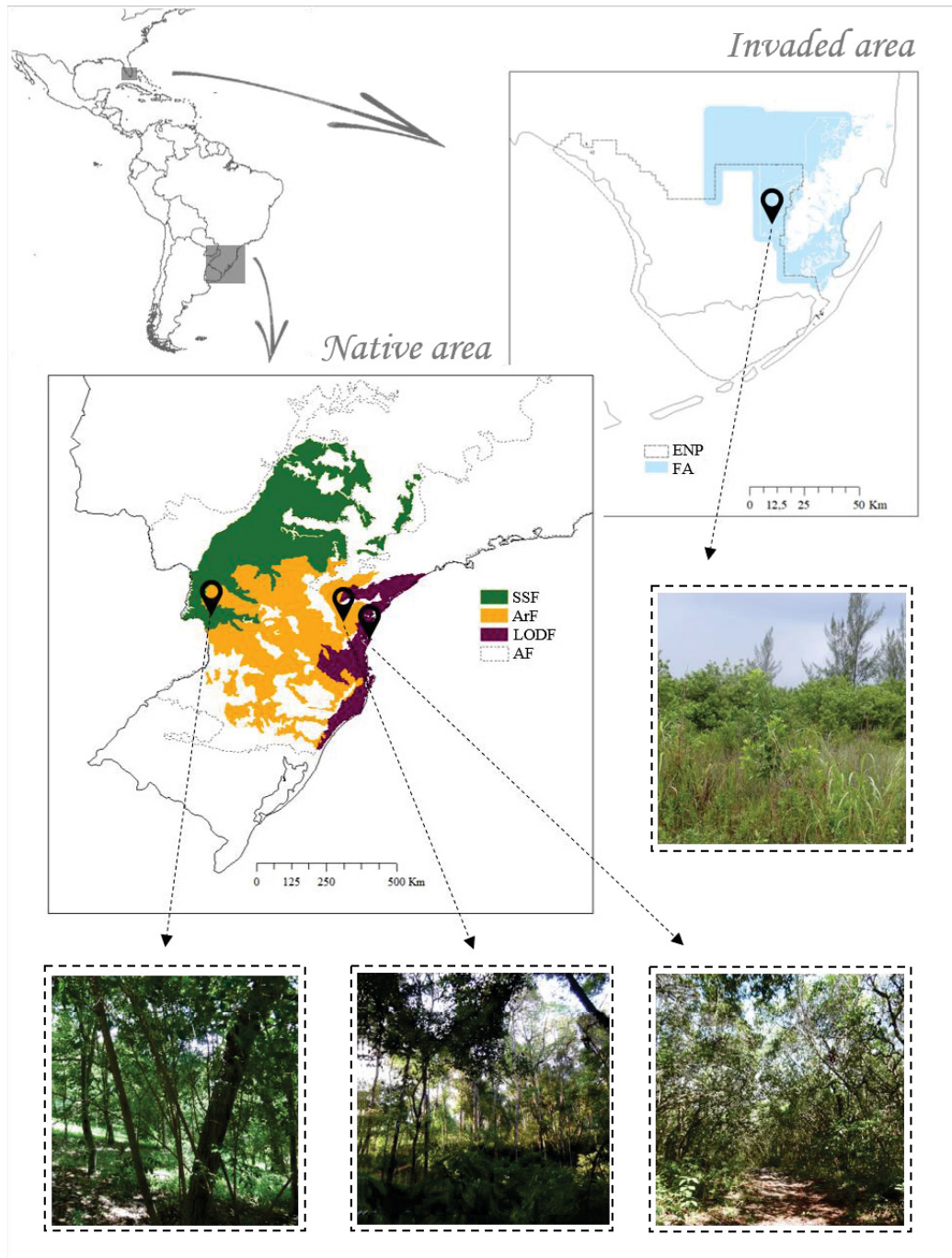


Figure 1: Collection areas for *Schinus terebinthifolius*. Native areas: Semideciduous Seasonal Forest - SSF, Araucaria Forest – ArF, and Lowland Ombrophilous Dense Forest - LODF, all belonging to the Atlantic Forest (AF). Invaded area: Everglades National Park – ENP, Floodplain area - FA). The photos detail the condition of luminosity at each collection site.

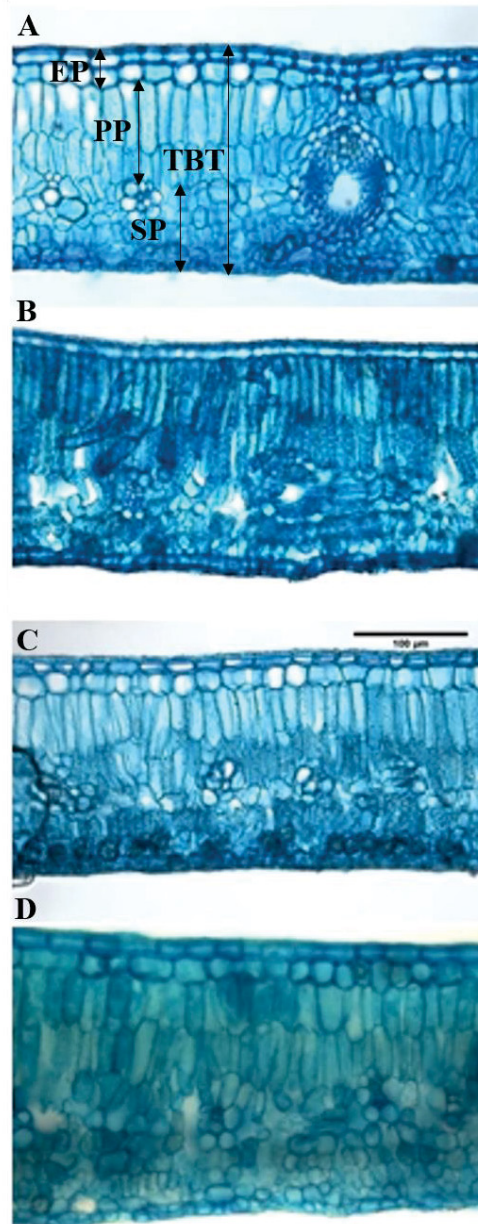


Figure 2: Transverse section of the leaf blade of *Schinus terebinthifolius*. A – Seasonal Semideciduous Forest, B – Araucaria Forest, C – Lowland Ombrophilous Dense Forest, D – *Sawgrass*. EP – Epidermis + subepidermal layer; PP – Palisade parenchyma; SP – spongy parenchyma; TBT – Total blade thickness.

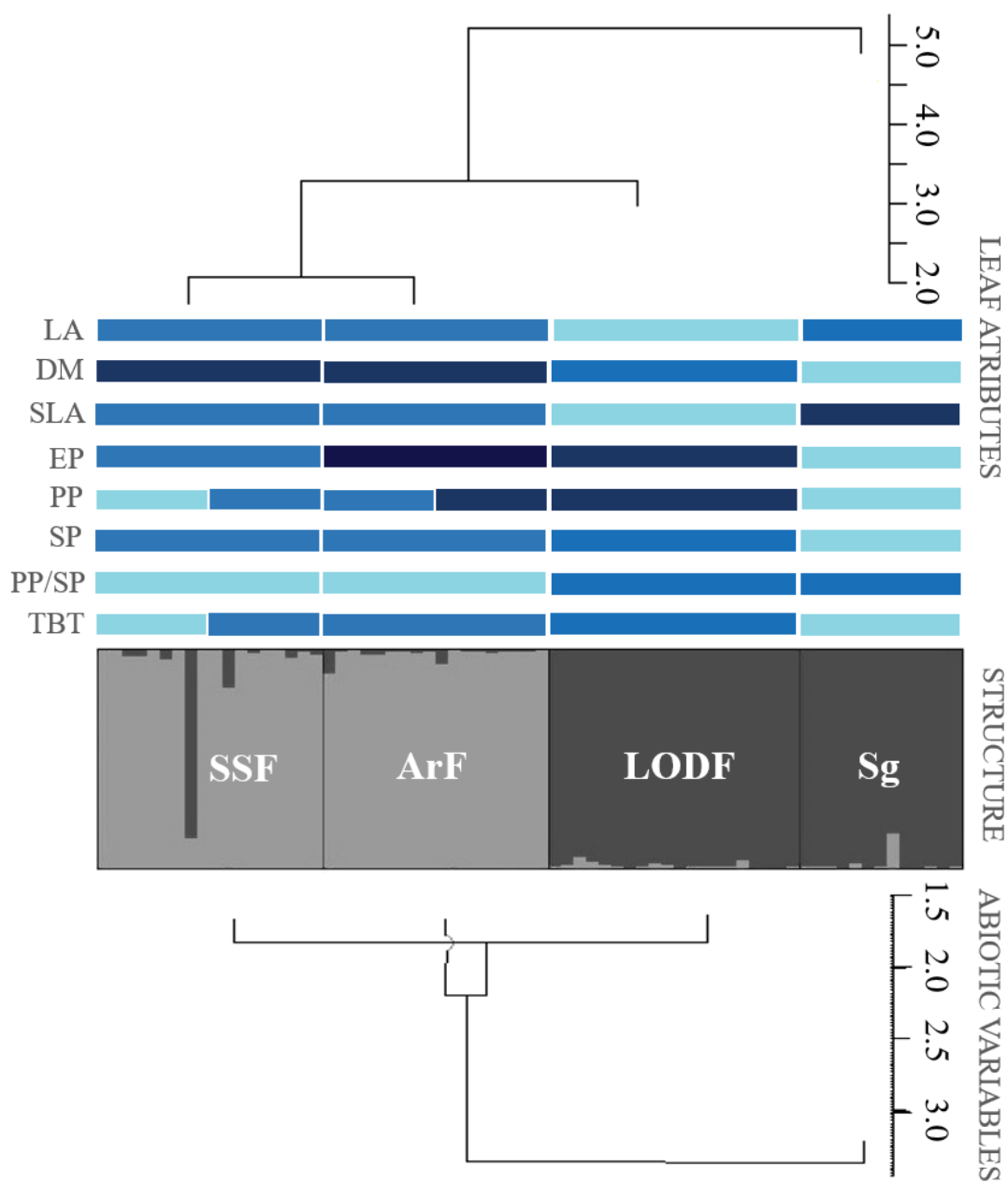


Figure 3: Comparison of foliar attributes (referring to the results in Table 2) of *Schinus terebinthifolius*, with the genetic profile of the populations and with grouping by similarity of the abiotic variables and the foliar attributes. Foliar attributes of the same color represent 95% similarity between them. LA – leaf area; DM – dry mass; SLA – specific leaf area; EP – epidermis + subepidermal layer; PP – palisade parenchyma; SP – spongy parenchyma; PP/SP – palisade:spongy parenchyma ratio; TBT – total blade thickness. SSF - Semideciduous Seasonal Forest, ArF - Araucaria Forest, LODF - Lowland Ombrophilous Dense Forest, Sg – Sawgrass.

## CAPÍTULO II

FILOGEOGRAFIA DE *Schinus terebentifolius*: OSCILAÇÃO E RESILIÊNCIA  
DURANTE VARIAÇÕES CLIMÁTICAS

## FILOGEOGRAFIA DE *Schinus terebinthifolius*: OSCILAÇÃO E RESILIÊNCIA DURANTE VARIAÇÕES CLIMÁTICAS

**RESUMO:** *Schinus terebinthifolius* é uma espécie arbórea cujo a área nativa se estende ao longo da Floresta Atlântica. Entretanto, sua distribuição atual abrange diferentes fitofisionomias e climas nos cinco continentes, sendo considerada uma espécie invasora agressiva. O conceito de *ecological fitting* propõe que a habilidade da espécie em sobreviver a novos habitats utilizando os recursos disponíveis e formar novas associações biológicas, provém de sua história evolutiva, sob a forma de informações genéticas e fenotípicas acumuladas em sua linhagem ao longo do tempo. Assim, processos seletivos aos quais uma espécie foi submetida no passado provavelmente influenciam sua habilidade no processo de naturalização nos habitats invadidos. Desta forma, o objetivo deste estudo foi reconstruir a história de distribuição de *S. terebinthifolius* e compreender de que forma a mesma foi influenciada pelas alterações climáticas do passado e, sob a luz do conceito do *ecological fitting*, inferir se sua história evolutiva reflete o presente potencial como espécie invasora. Foram realizadas análises de estruturação genética entre diferentes populações nativas e de algumas populações de áreas invadidas, com o objetivo de postular a origem dessas invasões. Os indivíduos da área nativa e invadida foram genotipados utilizando sete marcadores microssatélites desenvolvidos especificamente para esta espécie e o sequenciamento dos indivíduos da área nativa se deu através da região intergênica de cpDNA trnS-trnG. As análises de  $F_{st}$  tanto para os marcadores nucleares, quanto para o marcador plastidial, indicam a existência de estruturação genética entre as populações amostradas. A população da Flórida não se assemelha as populações do Brasil, porém, a população de Maputo e Nova Zelândia apresentaram semelhança com algumas populações da área nativa. A reconstrução da histórica da distribuição espacial dos haplótipos de *S. terebinthifolius* revelou uma contínua dispersão no território nativo entre o começo do Pleistoceno (2,58 Ma) até os dias atuais, sem extinção local mesmo durante os eventos de glaciação, apresentando alguns eventos de contração e expansão, o que revela sua potencial resiliência sobre adversidades ambientais. As populações do Sul e Norte da Floresta Atlântica foram influenciadas de forma desigual, devido as características díspares de relevo, clima e mudanças do nível do mar no Quaternário entre essas regiões. Diante deste cenário de distribuição atual e da capacidade de *S. terebinthifolius* em lidar com variações biológicas e abióticas, sugere-se que os processos recentes de invasão dessa espécie são uma questão

de oportunidade de introdução a novas regiões geográficas, uma vez que as habilidades necessárias no processo de naturalização foram evidentes.

**Palavras-chaves:** aroeira, invasão biológica, *ecological fitting*



## INTRODUÇÃO

*Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), conhecida popularmente como aroeira ou pimenta rosa, é uma espécie arbórea cujo a área nativa se estende pelo Paraguai, Uruguai, Argentina e Brasil, sendo que neste último país ocorre desde o Rio Grande do Norte até o Rio Grande do Sul e em diferentes formações vegetais, como Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Estacional Decidual, Floresta Ombrófila Mista, Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ciliar, Manguezal, Restinga, Cerrado (lato sensu) e Campo Limpo (Lorenzi, 2002; Carvalho, 2003; Silva-Luz; Pirani, 2015).

Como evidenciado pela sua ampla distribuição, *S. terebinthifolius* apresenta alta tolerância a diferentes fatores ambientais, tais como altitude (Carvalho, 1994; Fleig, 1987; Fleig e Klein, 1989); temperatura e pluviosidade (Carvalho, 1994), luminosidade (Scalon et al., 2006; Sabbi; Ângelo, Boeger, 2010), condições hídricas (Grisi et al, 2011) e edáficas (Sanchotene, 1989; Resende et al., 1999; Souza et al., 2006; Carvalho, 1994; Lorenzi, 2002).

Frequentemente, espécies com ampla distribuição geográfica nativa possuem a capacidade de sobreviver em diferentes condições ambientais, o que facilita seu estabelecimento em regiões invadidas (Pyšek e Richardson, 2007). Além de sua área nativa de distribuição, *S. terebinthifolius* pode ser encontrada em praticamente todos os continentes, exceto na Antártica (*Discover of life*, 2017). A espécie ocupa quase 300.000 hectares na Flórida - EUA e apresenta populações invasoras em outros continentes, tais como na Europa (Sul da Espanha), Norte e Sul da África, Ásia, Austrália, Nova Zelândia, Cuba, Hawai, e diversas ilhas dos Oceanos Pacífico, Atlântico e Índico (*Global Invasive Species Database*, 2018).

Muitos estudos focam na compreensão das características que tornam uma espécie invasora, entretanto, esbarram no Paradoxo da Invasão. Esse paradoxo contrapõe o sucesso de espécies exóticas invadirem novas regiões geográficas sob condições ambientais distintas daquelas às quais se adaptaram (Sax e Brown, 2000). A resposta presumida a esse paradoxo está na capacidade dos organismos em realizar *ecological fitting* (Janzen, 1985; Agosta e Klemens, 2008). Conforme Agosta e Klemens (2008), *ecological fitting* representa a habilidade das espécies em sobreviver aos novos habitats utilizando os recursos disponíveis e formar novas associações biológicas. As ferramentas dos organismos para realizar *ecological fitting* são provenientes de sua história evolutiva, sob a forma de informações genéticas e fenotípicas acumuladas em sua linhagem ao longo

do tempo (Brooks e McLennan 2002; Brooks e Agosta 2012), uma propriedade das espécies denominada *information space* (Araujo et al. 2015). *Ecological fitting* pode se manifestar através da plasticidade fenotípica, exaptação, variabilidade proveniente de evolução correlacionada de caracteres e do conservadorismo filogenético (Brooks e McLennan, 2002; Agosta e Klemens 2008, Malcicka 2015).

Assim, processos seletivos aos quais uma espécie foi submetida no passado (e.g. flutuações climáticas, processos ecológicos) provavelmente influenciam a habilidade de espécies exóticas na naturalização nos habitats invadidos (Sax, 2001). Esse é o componente denominado de “conservadorismo filogenético.” É provável que por apresentar ampla distribuição geográfica na sua área nativa, sob diferentes flutuações temporais de fitofisionomia e clima, *S. terebinthifolius* tenha acumulado a habilidade de sobreviver em diferentes condições ambientais. Dessa forma, o conservadorismo de habilidades adquiridas e acumuladas evolutivamente pela espécie poderiam influenciar o potencial invasivo da mesma em novas regiões com características ambientais semelhantes àquelas passadas, de sua área nativa de distribuição (Pyšek e Richardson, 2007).

Sendo assim, o objetivo deste estudo é reconstruir a filogeografia de *S. terebinthifolius* a fim de elucidar a história de distribuição da espécie e compreender de que forma ela (suas populações) foi influenciada pelas alterações climáticas do passado em sua área nativa de distribuição e, sob a luz do conceito do *ecological fitting*, inferir se sua história evolutiva reflete o presente potencial como espécie invasora. Além da reconstrução de sua distribuição em território nativo, também foi realizada a análise de estruturação genética entre diferentes populações nativas de *S. terebinthifolius*. A variabilidade genética de algumas populações de áreas invadidas foi analisada com o objetivo de postular a origem dessas invasões.

## MATERIAL E MÉTODOS

**Coleta do material biológico** - Folhas de 210 indivíduos de *S. terebinthifolius* foram coletadas em populações provenientes de diferentes formações vegetais da Floresta Atlântica (Tabela 1), sua região nativa. Além disso, vinte e cinco indivíduos foram amostrados em regiões invadidas, incluindo Estados Unidos, África e Nova Zelândia:

Tabela 1: Pontos de coleta de populações de *Schinus terebinthifolius* e o respectivo número amostral de cada população (N), coordenadas geográficas e fitofisionomias das áreas habitadas por essas populações.

LOCAL DA COLETA	N	COORDENADAS	FITOFISIONOMIA
Gramado e Canela - RS	24	S 29°21'14.4" W 50°49'53.5"	Floresta Ombrófila Mista
Criciúma - SC	18	S 28°46' 4.966" W 49°24'28.786"	Floresta Ombrófila Densa
Florianópolis - SC	29	S 27°36'02.2" W 48°28'24.4"	Floresta Ombrófila Mista
São Francisco do Sul - SC	20	S 26°16'45.44" W 48°39'10.32"	Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas
Céu Azul - PR	18	S 25°04'47.7" W 53°43'50.6"	Floresta Estacional Semidecidual
Campo Largo - PR	18	S 25°26'15.4" W 49°23'57.5"	Floresta Ombrófila Mista
Itu - SP	20	S 23°14'45.398" W 47°16'5.869"	Floresta Estacional Semidecidual/Cerrado
Bacia Hidrográfica do Rio Pardo e Rio Mogi - SP	20	S 21°59'16.861" W 47°18'25.564"	Floresta Estacional Semidecidual/Savana
Trancoso - BA	14	S 16°35'18.092" O 39°5'57.3"	Floresta Ombrófila Densa
Macambira - SE	32	S 10°41'33.108" O 37°35'7.35"	Floresta Estacional Semidecidual
Flórida - USA	13	N 25°29'41,30" W 80°34'00,70"	<i>Marl prairies</i>
Maputo - AFR	4	S 25°38'15.94" L 32°34'25.26"	Mosaico Regional de Tongoland
Auckland - NZ	8	S 36°53'7.108" E 174°47'11.324"	Lowland forest/rainforest/evergreen

**Extração do DNA** - As folhas foram desidratadas em sílica, maceradas em nitrogênio líquido e acondicionadas ao abrigo de luz e calor. A partir de amostras (0,05g) deste macerado, o DNA foi extraído seguindo o protocolo adaptado do Kit Spin 50 (Kasvi).

### Genotipagem

Os indivíduos foram genotipados para sete *loci* de marcadores microsatélite desenvolvidas especificamente para esta espécie (Williams *et al.* 2002). Para os *loci* StAAT9, StAAT25 e StAAT47 (marcados fluorescentemente) a Reação em Cadeia da Polimerase (PCR) com 20ul continha: 1x Buffer, 0,36ug/ul de *bovine serum albine* (BSA), 1,5 mM de MgCl<sub>2</sub>, 0,2 mM de dNTP 0,25 pmol de cada iniciador, sendo o iniciador senso marcado com fluorescência, 1 U de Platinum Taq Polimerase e 10 ng de DNA. Os *loci* StAAT1, StAAT16, StAAT17 e StAAT55 foram genotipados segundo a metodologia de Shuelke (2000), na qual o primer *foward* recebe uma cauda M13, que se liga a um terceiro primer complementar contendo o fluoróforo FAM. Esta reação contém as mesmas concentrações de reagentes citadas para os demais *loci*, com exceção do iniciador senso, que foi utilizado a 0,05 pmol, e a adição de 0.25 pmol primer contendo a

cauda com fluorescência FAM. As condições da PCR foram iguais para todos os marcadores microssatélites, com exceção da temperatura de anelamento que foi específica para cada primer (StAAT1 – 52°C, StAAT9 – 57°C, StAAT16 – 60°C, StAAT17 – 49°C, StAAT25 – 52°C, StAAT47 – 48°C, StAAT55 – 50°C). As reações compunham um ciclo de 95 °C por 5 min, 45 ciclos de denaturação a 95 °C por 30 seg, 30 seg de anelamento e extensão a 72 °C por 1 min, seguidos por um ciclo de extensão final a 72 °C por 5 min. A genotipagem foi realizada em um sequenciador ABi 3130 (Applied Biosystems).

**Sequenciamento** Além da genotipagem com marcadores microssatélite, a região intergênica de DNA plastidial (cpDNA) dos indivíduos, de aproximadamente 750pb, foi sequenciada utilizando os iniciadores senso trnS (5'GCC GCT TTA GTC CAC TCA GC3') e antissenso trnG (5'GAA CGA ATC ACA CTT TTA CCA C3') (Hamilton, 1999).

A PCR de 25 ul de volume final continha: 1x Buffer, 4,8 ug/ul de bovine serum albine (BSA), 2 mM de MgCl<sub>2</sub>, 0,2 mM de dNTP 1 pmol de cada primer, 0,04 U de Platinum Taq Polimerase e 10 ng de DNA. As condições da PCR foram de 94 °C por 3 min, seguidas de 35 ciclos de denaturação a 94 °C por 45 seg, anelamento a 60 °C por 45 seg, extensão a 72 °C por 45 seg e extensão final de 72 °C por 5 min. A confirmação da amplificação dos fragmentos da PCR foi realizada através de eletroforese em gel de agarose a 1,5%, com posterior visualização em luz UV, e as amostras positivas foram purificadas com o kit E.Z.N.A.<sup>®</sup> Cycle Pure Kit (Omega Bio Tek).

As reações de sequenciamento foram realizadas com o kit BigDye<sup>®</sup> (Applied Biosystems) de acordo com o protocolo sugerido pelo fabricante, e purificadas com o kit Sephadex G-50 (GE). O sequenciamento foi realizado em sequenciador ABi 3130 (Applied Biosystems). As sequências resultantes foram editadas e alinhadas no programa Geneious v.4.5. (Biomatters, disponível em <http://www.geneious.com>, Drummond *et al.* 2011). O fragmento entre 500 pb e 511 pb é uma região mononucleotídicas poli-T, caracterizada por apresentar homologia altamente incerta para este tipo de polimorfismo (Kelchner, 2000). Sendo assim, essa região teve o número de Timinas igualado para todas as sequências, antes que fosse realizado o alinhamento.

### **Análise de dados**

**Genotipagem** – As análises de genotipagem foram realizadas apenas para as populações da área nativa, com o objetivo reconstruir a distribuição geográfica de *Schinus terebinthifolius* na área nativa ao longo do tempo, além de analisar a estruturação genética das populações. A avaliação de erros de genotipagem e presença de alelos nulos para os *loci* microssatélites foram realizadas através do software MICRO-CHECKER 2.2.1 (van Oosterhout *et al.* 2004). Análises de diversidade genética (número de alelos, heterozigosidade esperada e observada), equilíbrio de Hardy-Weinberg e estruturação genética ( $F_{ST}$  e AMOVA) foram realizados através do programa Arlequin 3.5 (Excoffier *et al.* 2010). Sempre que múltiplas comparações foram realizadas, o valor crítico de p foi corrigido pelo método Benjaminie Yekutieli (B-Y) (Narum, 2006).

A determinação do número de populações reais e a alocação dos indivíduos em seus respectivos clusters foram realizados através do programa Structure 3.3.1 (Pritchard *et al.* 2000), utilizando o método *ad hoc* desenvolvido por Evanno *et al.* (2005). O MCMC foi de 5 milhões de corridas, com burn-in de 500 mil, testando  $K = 14$ .

**Sequenciamento** - O número de haplótipos, de sítios polimórficos, a diversidade nucleotídica, a estruturação genética ( $F_{st}$  e AMOVA) e o teste de neutralidade (Tajima, 1989 e Fu, 1997) foram estimados ou realizados no software Arlequin (Excoffier e Lischer, 2010). O valor crítico de p foi corrigido pelo método BenjaminieYekutieli (B-Y) (Narum, 2006). O Teste de Mantel foi utilizado para avaliar se a estruturação genética das populações é resultado da distância geográfica entre elas (isolamento por distância). A análise foi realizada no Arlequin v.3.5 através de uma matriz de distância geográfica (construída com auxílio da ferramenta “medir distância” em linha reta no Google Maps) e uma matriz de diferenciação genética entre as populações (construída com valores de  $F_{st}$ ).

As sequências foram editadas e tiveram o alinhamento concatenado no programa Geneious v.4.8.5 (<http://www.geneious.com/>, Drummond *et al.*, 2011). Para inferir a relação filogenética entre os 13 haplótipos de cpDNA encontrados nas dez populações nativas de *S. terebinthifolius*, foi gerada uma rede de haplótipos utilizando o método de Median-Joining, no software Network 5.0.0.0 (Bandelt *et al.* 1999). Com o mesmo objetivo de inferir o tempo de divergência entre estes haplótipos, foi construída uma árvore filogenética calibrada no software Beast 1.8.0 (Drummond *et al.*, 2012), através de quatro corridas independentes contendo 50 milhões de gerações cada, amostradas a cada 1000

árvores e 10% de burn-in. A árvore foi calibrada usando relógio molecular estrito e taxa de substituição de 0.0028 substituições/Ma (95% HPD: 0.0012–0.0046) (Lorenz-Lemke et al. 2010), a qual é compatível com a taxa encontrada para o mesmo fragmento por Alsos et al. (2005) (95% HPD: 0.0013-0.0046) e por Wolfe et al. (1987) para regiões do cpDNA que não estão sob pressão seletiva (95% HPD: 0.0013-0.0046). O modelo de substituição (TrN+1, TN93 – Tamura e Nei, 1993), utilizado foi estimado no software jModelTest 0.1.1 (Posada, 2008), conforme o critério de informação de Akaike - AIC (Kelchner e Thomas 2007). Além dos haplótipos encontrados neste estudo, também foram utilizados os dez haplótipos encontrados por Williams et al. (2005) para gerar a árvore filogenética de *S. terebinthifolius*, disponíveis no GenBank (nº de acesso: AY928407.1; AY928406.1; AY928405.1; AY928404.1; AY928403.1; AY928402.1; AY928401.1; AY928400.1; AY928399.1; AY928398.1. Sequências de *Astronium urundeuva* (haplótipo C, nº de acesso: EF513748.1) e *Astronium fraxinifolium* (haplótipo D, nº de acesso: EU053212.1), foram utilizadas como grupo externo por serem as espécies com gêneros mais próximos de *Schinus* com sequências de trnS – trnG disponíveis no Genbank.

As quatro corridas independentes tiveram sua convergência avaliada no software Tracer v.1.5 (Rambaut & Drummond, 2009) e, subsequentemente, foram combinadas com o auxílio do programa Log Combiner (pacote do BEAST). A árvore consenso foi estimada através do software Tree Annotator (pacote do BEAST) e burn-in de 10%.

Os eventos de expansão e isolamento das linhagens de haplótipos ao longo do território nativo foram reconstruídos sobre a árvore de haplótipos utilizando o protocolo de Lieberman (2000, 2003ab).

## RESULTADOS

### **Microsatélites**

Dentre as populações amostradas na área nativa e na área invadida, um total de 238 indivíduos foram genotipados para sete *loci* de microsatélites. Não foi detectada a presença de alelos nulos e erros de genotipagem nos diferentes *loci*, para as diferentes populações amostradas.

Todos os *loci* microsatélites foram polimórficos para todas as populações, exceto o *loci* StAAT9 - que foi monomórfico para a população de Gramado e Canela e Itu - o *loci* StAAT47 - monomórfico para Macambira - e o *loci* StAAT55 - monomórfico em

Criciúma e Auckland. As populações nativas que apresentaram as maiores diversidades genéticas foram Trancoso, Itu e Criciúma, respectivamente; as menores diversidades genéticas foram encontradas em Gramado e Canela e Macambira (Tab. 1). Dentre as populações das áreas invadidas, a população da Flórida apresentou a maior diversidade genética. O maior valor médio de alelos foi para o *locus* StAAT9 (5.9) e o menor valor médio para o *locus* StAAT47 (2.8). As populações de Céu Azul e Bacia do Rio Pardo e Rio Mogi apresentaram o maior número de alelos e as populações de Auckland e Maputo, os menores. Apenas os *loci* StAAT1 e StAAT25 apresentaram as populações sob equilíbrio de Hardy-Weinberg. Os coeficientes de endocruzamento (Fis) significativos foram observados nas populações de São Francisco do Sul, Itu e Trancoso (Tab. 1).

Tabela 1: Número total (Nt) de indivíduos de *Schinus terebinthifolius* amostrados, diversidade genética (H), coeficiente de endocruzamento (Fis) ( $p < 0.05$ ), número de alelos para cada loci microssatélite (\*indica desequilíbrio de Hardy-Weinberg,  $p < 0.009$  após correção B-Y), média de alelos por população e média do número de alelos por locus.

População	Nt	H	FIS	n° alelos por locus						Média n° alelos/pop	
				StAAT 1	StAAT 9	StAAT 16	StAAT 17	StAAT 25	StAAT 47		StAAT 55
Gramado e Canela	24	0.172 +/- 0.191	0.281	3	1	3	5*	3	2	2	3
Criciúma	18	0.550 +/- 0.410	0.280	6	5	6*	4	3	2	1	4.3
Florianópolis	29	0.477 +/- 0.327	0.073	5	4*	5*	4	4	2	5	4.1
São Francisco do Sul	20	0.481 +/- 0.310	<b>0.646</b>	4	7*	6*	3*	4	6*	5*	5
Campo Largo	18	0.458 +/- 0.361	0.000	5	4	6	5*	5	3	2	4.2
Céu Azul	18	0.458 +/- 0.299	0.000	5	5*	6*	9*	3	5*	3	5.1
Itu	20	0.592 +/- 0.538	<b>0.274</b>	4	1	4*	5	7	3*	6	4.8
Bacia do Rio Pardo e Rio Mogi	20	0.485 +/- 0.474	0.000	5	3	6	9	5	3	5	5.1
Trancoso	14	0.597 +/- 0.550	<b>0.641</b>	5	2	6*	5	3	2	3	3.7
Macambira	32	0.203 +/- 0.181	0.000	4	3	4	2	3	1	4	3.3
Flórida - USA	13	0.513 +/- 0.353	0.214	7	2	5*	3	3	2	5	3.8
Auckland - NZ	8	0.370 +/- 0.324	0.000	3	2	2	2	3	3	1	2.5
Maputo - AFR	4	0.339 +/- 0.265	0.000	2	2	2	2	2	2	2	2
<b>Média n° alelos/locus</b>				4.5	5.9	4.7	4.5	3.7	3.8	3.4	3.3

### Sequências de DNA plastidial

Dentre todos os indivíduos amostrados na área nativa, 130 foram amplificados para o fragmento plastidial trnS/trnG, gerando fragmentos de 725 pares de base. A diversidade nucleotídica variou de 0.000 a 0.006 entre as populações analisadas. As populações que apresentaram a maior diversidade foram Bacia do Rio Pardo e Rio Mogi, Céu Azul, Gramado e Canela e Criciúma, respectivamente (Tab. 2). Foram identificados 58 sítios polimórficos distribuídos entre 13 haplótipos.

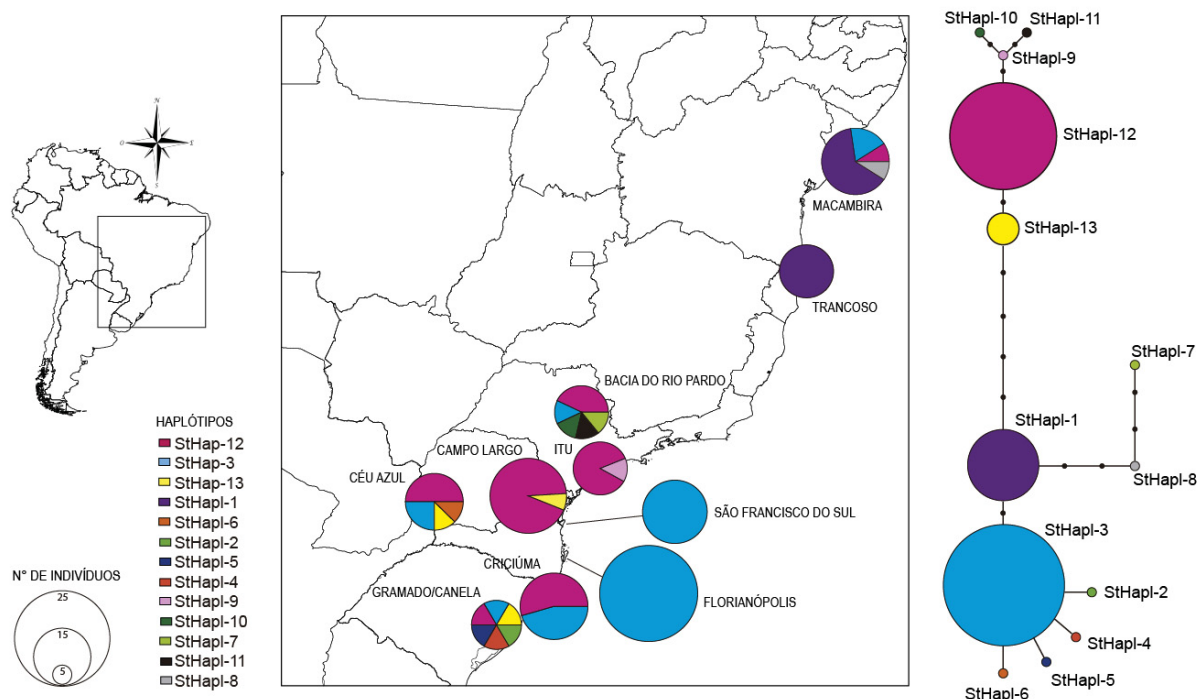
Tabela 2: Populações de *Schinus terebinthifolius*, número de indivíduos sequenciados (Ns), número de haplótipos (Nh), sítios polimórficos (s), diversidade nucleotídica ( $\pi$ ) e valores do teste de neutralidade de Fu (Fs) e Tajima (D). Em negrito, os valores significativos ( $p < 0.02$  para Fs e  $p < 0.05$  para D).

População	Ns	Nh	s	$\pi$	Fu's Fs	Tajima's D
Gramado e Canela	16	6	14	0.004 +/- 0.002	<b>- 16.89</b>	- 0.75
Criciúma	11	2	6	0.004 +/- 0.002	<b>- 9.26</b>	2.36
Florianópolis	26	1	4	0.000 +/- 0.000	<b>-3.40E+57</b>	<b>-1,88</b>
São Francisco do Sul	10	1	0	0.000 +/- 0.000	3.40+43	0.00
Campo Largo	15	2	5	0.001 +/- 0.000	<b>-3.40E+43</b>	<b>- 1.66</b>
Céu Azul	10	4	8	0.004 +/- 0.003	<b>- 7.54</b>	1.00
Itu	8	2	3	0.001 +/- 0.000	<b>- 12.17</b>	- 1.44
Bacia do Rio Pardo e Rio Mogi	10	5	10	0.005 +/- 0.003	<b>- 6.87</b>	0.611
Trancoso	9	1	0	0.000 +/- 0.000	3.40E+43	0.00
Sergipe	15	4	8	0.001 +/- 0.001	<b>- 26.12</b>	<b>1.94</b>
total	130	13	58	0.004 +/- 0.002	<b>- 2.61</b>	- 0.38

As populações de *S. terebinthifolius* com a maior diversidade haplotípica foram Gramado e Canela e Bacia do Rio Pardo e Rio Mogi, enquanto Florianópolis, São Francisco do Sul e Trancoso apresentaram apenas um haplótipo. Os haplótipos StHap-12 e StHap-3 foram os mais frequentes e mais amplamente distribuídos no território nativo de *S. terebinthifolius*, ocorrendo nas regiões Sul, Sudeste e Nordeste. Os haplótipos StHap-1 e StHap-8 ocorrem exclusivamente nas populações da região Nordeste (Fig.1). Florianópolis, Campo Largo e Sergipe foram as populações que apresentaram valores de Fs de Fu e D de Tajima negativos e significativos, o que sugere expansão demográfica recente nestas populações.



Figura 1: Rede de haplótipos do marcador plastidial trnS-trnG de dez populações de *Schinus terebinthifolius* em território nativo



### Estruturação genética das subpopulações amostradas

As análises de  $F_{st}$  tanto para os marcadores nucleares ( $F_{st}$  global = 0,401,  $p = 0,000$ ), quanto para o marcador plastidial ( $F_{st}$  global = 0,549;  $p = 0,000$ ) indicam a existência de estruturação genética entre as populações amostradas (Tabela 3). Para o fragmento plastidial, a AMOVA suportou que 54,9% da variação genética foi decorrente de diversidade genética entre as populações e 45,0% entre indivíduos dentro das populações. Marcadores nucleares, segundo a AMOVA, revelaram que 40,1% da variabilidade genética foi decorrente de diversidade entre as populações, 6,4% entre indivíduos dentro das populações e 53,4% entre os indivíduos dentro das populações. A análise pareada dos marcadores nucleares suporta que a maioria das populações apresentaram estruturação genética, com exceção da população de Itú, a qual se assemelha à população da Bacia do Rio Pardo e Rio Mogi e Florianópolis, e à população de Céu Azul, a qual é semelhante a Campo Largo (Tab. 3).

Esses mesmos resultados indicam que a população da Flórida não se assemelha a nenhuma população do Brasil. Todavia, a população de Auckland não apresenta diferenciação genética para as populações de Gramado e Canela, Campo Largo, Itú e Bacia do Rio Pardo e Rio Mogi. A população de Maputo não apresentou diferenciação

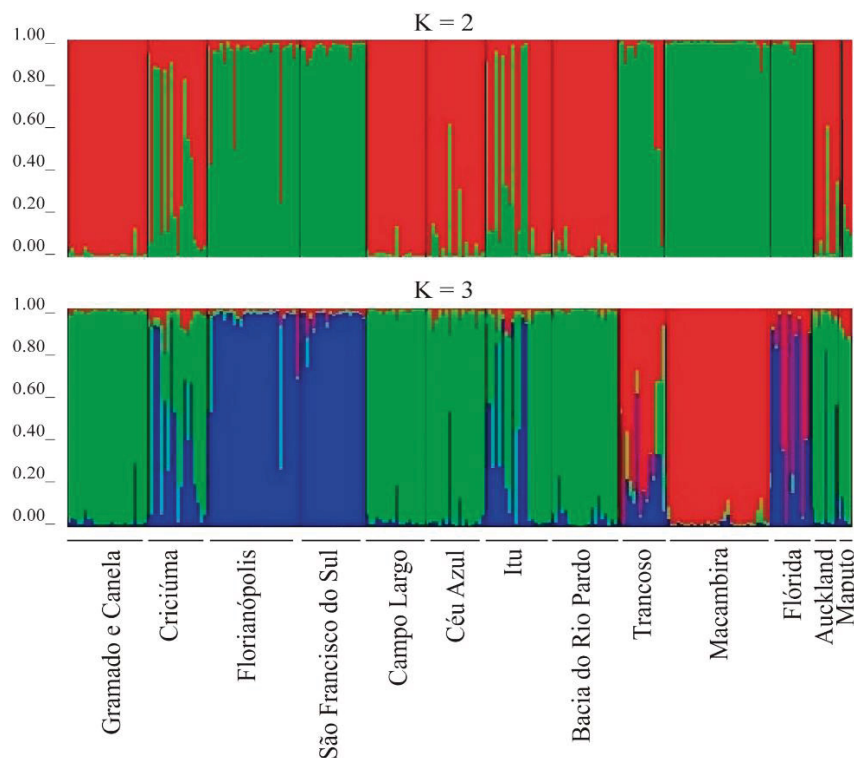
genética com Gramado e Canela, Itu e Bacia do Rio Pardo e Rio Mogi, Criciúma e Trancoso (Tab. 3). Apesar das populações de *S. terebinthifolius* apresentarem estruturação, essa não é determinada pela distância geográfica ( $R^2 = 0,0316$ ;  $p = 0,138$ ), segundo o teste de Mantel.

Tabela 3: Valores diferenciação genética (Fst, a baixo da diagonal) entre populações de *Schinus terebinthifolius*, baseada em sete regiões microssatélites. Em negrito os valores que foram significativos (considerando  $p < 0,009$ , após correção de B-Y). Valores acima da diagonal: diferenciação genética (Fst) entre populações de *Schinus terebinthifolius*, baseada na região intergênica trnS-trnG de cpDNA. Em negrito os valores que foram significativos (considerando  $p < 0,011$ , após correção de B-Y).

Populações	GC	CRIC	FLOR	SFS	CL	CA	IT	BPM	TRAN	SER	USA	NZ	AFR
Gramado e Canela - GC	*	0.223	<b>0.227</b>	<b>0.165</b>	<b>0.630</b>	<b>0.254</b>	<b>0.620</b>	<b>0.410</b>	<b>0.285</b>	<b>0.230</b>	-	-	-
Criciúma - CRIC	<b>0.384</b>	*	<b>0.569</b>	0.484	0.288	-0.090	0.318	0.121	<b>0.453</b>	<b>0.351</b>	-	-	-
Florianópolis - FLOR	<b>0.435</b>	<b>0.250</b>	*	-0.045	<b>0.910</b>	<b>0.617</b>	<b>0.933</b>	<b>0.747</b>	<b>0.802</b>	<b>0.536</b>	-	-	-
São Francisco do Sul - SFS	<b>0.649</b>	<b>0.390</b>	<b>0.151</b>	*	<b>0.915</b>	<b>0.528</b>	<b>0.948</b>	<b>0.664</b>	<b>1.000</b>	<b>0.508</b>	-	-	-
Campo Largo - CL	<b>0.236</b>	<b>0.148</b>	<b>0.258</b>	<b>0.381</b>	*	0.228	0.260	0.092	<b>0.481</b>	<b>0.385</b>	-	-	-
Céu Azul - CA	<b>0.280</b>	<b>0.126</b>	<b>0.254</b>	<b>0.367</b>	0.051	*	0.011	0.188	<b>0.895</b>	<b>0.790</b>	-	-	-
Itu - IT	<b>0.329</b>	<b>0.164</b>	0.065	<b>0.194</b>	<b>0.129</b>	<b>0.121</b>	*	0.117	<b>0.934</b>	<b>0.807</b>	-	-	-
Bacia do Rio Pardo e Rio Mogi - BPM	<b>0.281</b>	<b>0.147</b>	<b>0.154</b>	<b>0.290</b>	<b>0.100</b>	<b>0.069</b>	0.005	*	<b>0.599</b>	<b>0.539</b>	-	-	-
Trancoso - TRAN	<b>0.715</b>	<b>0.501</b>	<b>0.322</b>	<b>0.552</b>	<b>0.444</b>	<b>0.462</b>	<b>0.298</b>	<b>0.341</b>	*	-0.031	-	-	-
Sergipe - SER	<b>0.829</b>	<b>0.654</b>	<b>0.553</b>	<b>0.715</b>	<b>0.669</b>	<b>0.673</b>	<b>0.571</b>	<b>0.598</b>	<b>0.305</b>	*	-	-	-
Flórida - USA	<b>0.730</b>	<b>0.496</b>	<b>0.145</b>	<b>0.343</b>	<b>0.424</b>	<b>0.435</b>	<b>0.169</b>	<b>0.263</b>	<b>0.228</b>	<b>0.524</b>	*	-	-
Auckland - NZ	-0.036	<b>0.255</b>	<b>0.202</b>	<b>0.460</b>	0.075	<b>0.149</b>	0.031	0.030	<b>0.452</b>	<b>0.726</b>	<b>0.491</b>	*	-
Maputo - AFR	0.289	0.275	<b>0.245</b>	<b>0.459</b>	<b>0.170</b>	<b>0.192</b>	0.119	0.127	0.298	<b>0.667</b>	<b>0.387</b>	-0.263	*

Os resultados de alocação dos indivíduos e o teste *ad hoc* proposto por Evanno et al. (2005) suportam que o número mais provável de populações (geneticamente semelhantes) é igual a dois ( $K=2$ ) (Fig. 2). Na área nativa, o primeiro cluster é formado pelas populações continentais do Sul e Sudeste do Brasil, enquanto que o segundo cluster é formado pelas populações do Nordeste e pelas ilhas de Santa Catarina. A alocação dos indivíduos em seus respectivos clusters indica que a população da Flórida é geneticamente semelhante as populações amostradas nas ilhas de Santa Catarina e no Nordeste do Brasil. Auckland e Maputo foram agrupadas no mesmo cluster das populações do Sul e Sudeste do Brasil (área nativa). Esse agrupamento se assemelha à estruturação genética (Fst) definida pelo marcador nuclear (Tab. 3), mas não reflete a estruturação detectada pelo marcador plastidial. Quando três populações são avaliadas na análise do Structure ( $K=3$ ), ambas as estruturações são bem representadas (Fig. 2).

Figura 2: Alocação de indivíduos de *Schinus terebinthifolius* por semelhança genética em seus respectivos agrupamentos sob valores distintos de K.



### Filogeografia

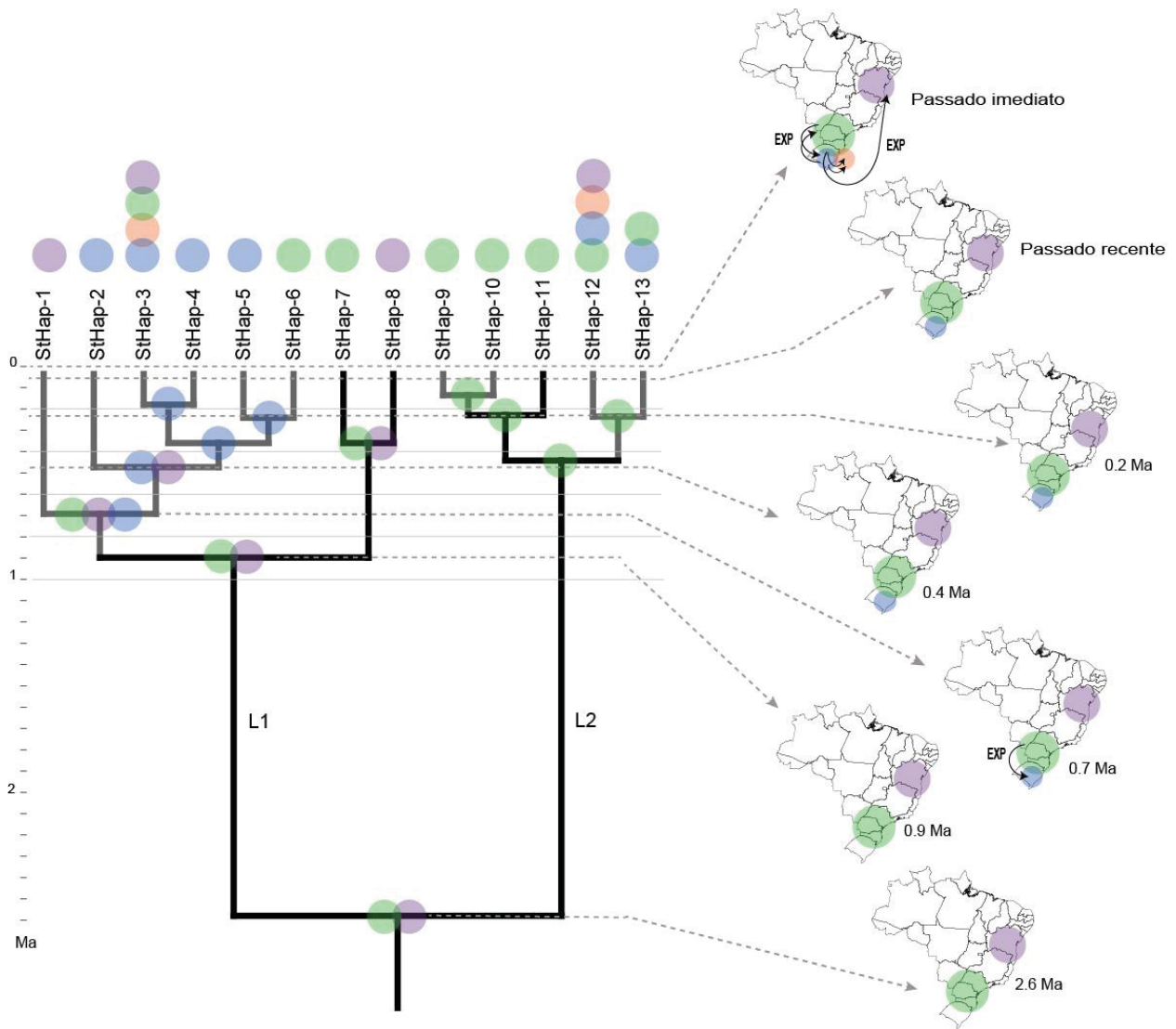
Tanto na análise de agrupamento dos marcadores microsatélites (Fig. 2) quanto na avaliação da estruturação genética realizada com as sequências plastidiais (Tab. 3), observam-se os seguintes agrupamentos genéticos na área nativa: 1. Campo Largo + Céu Azul + Itu + Bacia do Rio Pardo e Rio Mogi + Criciúma; 2. Macambira + Trancoso; 3. Gramado e Canela + Criciúma; Florianópolis + São Francisco do Sul. Esse agrupamento foi utilizado para a reconstrução da distribuição geográfica de *S. terebinthifolius* ao longo do tempo (Fig. 3).

A reconstrução histórica da distribuição espacial dos haplótipos de *S. terebinthifolius* revela que, aproximadamente 2,6 milhões de anos atrás (Ma) (95% HPD: 1,47 – 3,99Ma), a espécie habitava inicialmente a região Sudeste e Nordeste da Floresta Atlântica, (Fig. 3). Subsequentemente, a reconstrução sugere eventos intercalados de expansão e isolamento (contração) os quais influenciaram a presente distribuição da variabilidade genética da espécie na sua região natural de distribuição (Fig. 3). A sequência e datação de eventos diferem parcialmente entre as duas linhagens mais basais de haplótipos da espécie, mas apresentam concordância temporal mais recente.

A linhagem de haplótipos denominada L1 expandiu sua distribuição geográfica entre 1,6-0,7 Ma, incorporando áreas do Sul brasileiro no processo. A árvore ultramétrica sugere que, nessa mesma linhagem, tenham ocorrido subsequentes processos de isolamento dos haplótipos StHap-1 a StHap-6, aproximadamente entre 0,7-0,1 Ma, enquanto dos haplótipos StHap-7 e StHap-8 permaneceram nas regiões ancestrais. A segunda linhagem de haplótipos de *S. terebinthifolius* (L2 na Fig. 3) isola-se no Sudeste durante o período de 2,6-0,2 Ma, permanecendo na região central da Floresta Atlântica.

Em períodos mais recentes, algumas linhagens apresentam evidência de origem em alopatria ou de dispersões extensas, as quais resultam no atual padrão de distribuição da espécie. As últimas regiões a serem colonizadas são compostas pelas ilhas do Sul do Brasil, São Francisco do Sul e Florianópolis (em laranja na Fig. 3).

Figura 3: Reconstrução da distribuição geográfica de *Schinus terebinthifolius* na área nativa ao longo do tempo. Em verde a Área 1 - Campo Largo + Céu Azul + Itu + Bacia do Rio Pardo e Rio Mogi + Criciúma; em roxo a Área 2 - Macambira + Trancoso; em azul a Área 3 - Gramado e Canela + Criciúma; e em laranja Área 4 - Florianópolis + São Francisco do Sul. Ramos em cinza escuro indicam probabilidade posterior inferior a 0,75.



## DISCUSSÃO

Os resultados apontam para uma limitação no fluxo gênico recente entre as populações *S. terebinthifolius* amostradas. Entretanto, a reconstrução da história de expansão espacial dos haplótipos dessa espécie indica períodos cíclicos de expansão e isolamento, com pouca evidência de extinções locais de haplótipos. Essa espécie é relativamente antiga (aproximadamente 2,6 Ma de idade) e a otimização de áreas geográficas sugere que as populações mais antigas ocupavam a região Centro-Sul e Nordeste do país. Portanto, a dispersão de *S. terebinthifolius* para as áreas que compõem a presente distribuição foi gerada, conforme hipótese apresentada na Fig. 3, por um processo de *Taxon Pulse* (Erwin, 1985). Através de períodos de expansão e isolamento, haplótipos foram gerados em simpatria ou alopatria e subsequentemente dispersos, inicialmente representando a dispersão da espécie para as regiões ocupadas no presente, mas diversas vezes representando uma redistribuição da variabilidade genética entre as diferentes subpopulações analisadas. O padrão de *Taxon Pulse* sugere a existência de alterações ambientais que oportunizaram a expansão e ou impuseram a retração das populações locais de forma cíclica ao longo do tempo. A recente dispersão/expansão para as áreas de ilhas (Florianópolis e São Francisco do Sul) sugere que essas regiões foram provavelmente colonizadas após a redução do nível do mar à 5,1 ka (Suguio e Martin, 1985), subsequente ao último período glacial, finalizado a cerca de 12 ka.

Exceto pela dispersão recente para as regiões costeiras acima indicadas, mesmo em períodos de retração/isolamento putativo, a reconstrução da distribuição geográfica da espécie não indicou nenhum evento de extinção local de populações. Esse cenário é fortemente compatível com a hipótese de refúgios de diversidade, a qual está contida na hipótese mais abrangente de *Taxon Pulse*.

Dessa maneira, a análise filogeográfica parece sugerir que a ampla distribuição de *S. terebinthifolius* na Floresta Atlântica não foi diretamente afetada pelas mudanças paleoclimáticas às quais a área foi submetida nos últimos 2 milhões de anos, aproximadamente. Entretanto, existem evidências que sugerem que, no seu limite de distribuição ao Sul do país, as populações dessa espécie passaram por processos de retração, isolamento e gargalo genético. Esse cenário é consistente com a existência de refúgios de biodiversidade durante períodos de grandes flutuações climáticas.

Originalmente proposta por Haffer (1969), a teoria de refúgios da Floresta Atlântica baseia-se nas flutuações climáticas que ocorreram durante o Pleistoceno

(períodos glaciais e inter-glaciais), sugerindo que a floresta sofria retração e consequente fragmentação durante as variações de temperatura e umidade. Esses fragmentos florestais foram circundados por grandes áreas secas geradas através da expansão dos biomas Savana, Chaco e Cerrado, que funcionavam como barreiras de fluxo gênico (Turchetto-Zolet et al., 2012), levando as espécies à diversificação por especiação alopátrica. A partir deste modelo, pesquisadores associaram novas técnicas como modelagem de nicho, análises filogeográficas, paleobotânicas e paleoclimáticas, refinando a teoria e concluindo que a Floresta Atlântica não respondeu de forma homogênea às variações ambientais do Pleistoceno (Carnaval e Moritz, 2008; Carnaval et al., 2009, Martins, 2011; Carnaval et al., 2014). Esse novo cenário ilumina os resultados encontrados para a diversidade e estruturação presente em *S. terebinthifolius*.

Diferentes padrões de diversidade genética foram observados para os diferentes marcadores (nuclear e plastidial), bem como para a localização das populações de *S. terebinthifolius* ao longo da Floresta Atlântica. Quando considerado o marcador plastidial, Trancoso e as ilhas Florianópolis e São Francisco do Sul apresentam baixíssima ou nenhuma diversidade e apenas um haplótipo, o que pode ser resultado de colonização recente e, conseqüentemente, de efeito fundador (Turchetto-Zolet et al., 2012). Essas populações estão localizadas entre o continente e a plataforma continental e, provavelmente, estavam mais expostas as variações do mar que ocorreram durante o período Quaternário (Rabineau et al., 2006; Nagai et al., 2014). Desta forma, quando o nível do mar aumentava, as populações deixavam de existir nas regiões alagadas, as quais poderiam ser novamente habitadas quando o nível do mar diminuía e expunha a plataforma continental (Leites et al., 2016). A exposição da plataforma continental representava uma área adicional de 270,000 km<sup>2</sup> que poderiam ser ocupados pela floresta (Nagai et al., 2014). Análises palinológicas de sedimento marinho na região Sudeste indicam a presença de espécies vegetais representativas da Floresta Ombrófila Densa e Semidecidual, Cerrado (Freitas et al., 2013) e vegetação ripária (Dominguez et al., 2013). Nessa mesma região, registros de foraminíferos indicam que ocorreu máxima precipitação sobre a plataforma continental (Pivel et al., 2010), o que possibilitaria a existência de uma ampla faixa de Floresta Tropical sobre a plataforma continental durante sua exposição no último máximo glacial (Leites et al., 2015).

As populações do Sul (Gramado e Canela, Criciúma e Céu azul) e Sudeste (Bacia do Rio Pardo e Rio Mogi) são mais diversificadas. A maior diversidade genética apresentada pelos marcadores nucleares foi observada em uma população do Norte

(Trancoso), uma do Sudeste (Itu) e uma do Sul (Criciúma). Essas três últimas populações (Trancoso, Itu e Criciúma) ocorrem em locais considerados zonas de refúgio da Floresta Atlântica durante os últimos períodos glaciais (Carnaval e Moritz, 2008; Carnaval et al., 2009, Martins, 2011; Carnaval et al., 2014). Assim, seria esperado encontrar ali populações com maior diversidade genética devido ao longo período de permanência das populações nestes locais e acúmulo de diversidade genética. Áreas com maior fragmentação seriam mais instáveis, com populações menores (menor  $N_e$ ) e, por consequência, os organismos apresentariam menor diversidade genética (Carnaval e Moritz, 2008; Carnaval et al., 2009), uma vez que diversidade genética é proporcional ao tamanho efetivo populacional (Hendrick, 2004).

Essas áreas instáveis apresentariam expansão populacional nos dias de hoje (período inter-glacial), refletindo sua colonização a partir de refúgios adjacentes depois do último máximo glacial (21 kyr), e ausência de isolamento por distância (Carnaval et al., 2009), uma vez que essa colonização é muito recente para permitir a restauração do equilíbrio através de fluxo gênico (Slatkin, 1993). Registros palinológicos confirmam a substituição do Sul da Floresta Atlântica por pradarias durante o último máximo glacial (Behling, 2001; Carnaval and Moritz, 2008). Assim, as formações florestais observadas nos dias de hoje teriam sido recentemente recuperadas. Evidências de expansão demográfica recente ( $D$  de Tajima e  $F_s$  de Fu) em duas populações do Sul da Floresta Atlântica – Florianópolis e Campo Largo - e a ausência de sinal de diferenciação por distância suportam esse cenário. Outros estudos com plantas indicam expansão populacional na porção Sul da floresta, sugerindo que a dispersão se origine do Sudeste (área de refúgio) (Lorenz-Lemke et al., 2005; Palma-Silva et al., 2009; Turchetto-Zolet et al., 2012).

A porção Norte da Floresta Atlântica foi a mais estável durante o Quaternário, em termos de condições ambientais e extensão florestal, com duas grandes áreas de refúgio na Bahia e em Pernambuco. A porção Sul foi identificada como uma área instável, com fragmentação significativamente maior durante as glaciações (Carnaval e Moritz, 2008; Carnaval et al., 2009, Martins, 2011). De fato, esse foi o sinal recuperado na reconstrução da história geográfica das populações da *S. terebinthifolius* como discutido acima (Figura 3). A existência de áreas de refúgios que foi sugerido acima encontra ainda suporte em outros estudos. Carnaval et al. (2014) apresentou refúgios nessa porção da floresta ao Sul do Rio Doce - uma região no Sudeste do Brasil, que foi denominada Refúgio São Paulo



e outras regiões ainda menores mais ao Sul, na Serra Geral que corta o Paraná e Santa Catarina.

Um conjunto de fatores foi considerado responsável pela diferenciação na resiliência entre os refúgios da porção Norte e Sul da Floresta Atlântica. Dentre esses, a heterogeneidade da paisagem ao longo da costa leste brasileira, com complexa topografia formada pela atividade tectônica do Terciário e mudanças do nível do mar no Quaternário são considerados os mais significativos (Martins e Coutinho, 1981; Suguio et al., 2005). A região Sul é caracterizada por topografia descontínua e muitas regiões com grandes altitudes que caracterizam temperaturas mais frias e formações florestais sub-tropicais, enquanto a região Norte apresenta relevo mais contínuo e baixo, permitindo a continuidade da floresta em condições métricas, com potencial para dispersão vertical (Por, 1992; Carnaval et al., 2008). Outros fatores pronunciam a diferença entre porção Norte e Sul, como chuvas orográficas resultantes da topografia e do vento leste do Oceano Atlântico (Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 1993), forte sazonalidade e gradientes ambientais ao longo de curtas distâncias (Martins e Coutinho, 1981). Esses fatores são os mesmos responsáveis pelas diferentes formações vegetais que se apresentam na Floresta Atlântica (Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista, Floresta Estacional Decidual e Floresta Estacional Semidecidual) (Myers et al., 2000), todas habitadas por *S. terebinthifolius*.

Além da diversidade e da assinatura genética de expansão, a estruturação genética encontrada nas populações de *S. terebinthifolius* também parece responder aos diferentes padrões de refúgio entre Norte e Sul na Floresta Atlântica. Quando os dados de sequência são levados em consideração, observam-se haplótipos exclusivos do Nordeste, haplótipos exclusivos do Sul e outros amplamente distribuídos, caracterizando três padrões de distribuição. Carnaval et al. (2014) encontrou os mesmos três padrões analisando 25 espécies de vertebrados. A estruturação genética ( $F_{st}$ ) através de cpDNA indica um continuum de populações similares no continente (Criciúma a Bacia do Rio Pardo Rio e Mogi), separando Gramado e Canela das duas populações do Nordeste. O único haplótipo encontrado nas populações das ilhas ocorre do extremo Sul ao Nordeste no continente, reforçando a ideia de efeito fundador em Florianópolis e São Francisco do Sul, uma vez que a análise de reconstrução da dispersão da espécie sugere que estas áreas foram colonizadas recentemente (Fig 3). A estruturação através de marcadores nucleares também agrupou as populações do Sudeste e do Nordeste, mas no geral, a estruturação foi mais acentuada quando comparada ao marcador plastidial.

Por ser um marcador menos conservado que o plastidial, microssatélites refletem a história mais recente dos organismos (Freeland, 2011) e, portanto, a estruturação apresentada por estes marcadores pode refletir a fragmentação acelerada e antrópica da Floresta Atlântica durante os últimos séculos. Em sua extensão original, a Floresta abrangia 1,300,000 km<sup>2</sup> que hoje, se resumem a 8% da vegetação original (Morellato, 2000). Fragmentos menores que 100 hectares e florestas secundárias e intermediárias são comuns entre as áreas remanescentes (Ribeiro et al., 2009).

A fragmentação reduz o fluxo gênico, aumentando a estruturação entre as populações e diminuindo a variabilidade genética local a curto e longo prazo (Young et al., 1996). Em plantas, essa redução da variabilidade genética está intimamente ligada aos mecanismos de polinização e dispersão das sementes, pois ambos influenciam no fluxo gênico (Bertagna, 2004). Os frutos de *S. terebinthifolius* são pequenos e vermelhos, muito atrativos para a avifauna e, portanto, dispersos por diferentes famílias de pássaros (Lorenzi, 1998; Jesus e Monteiro-Filho, 2007). Porém, a polinização é realizada por insetos das ordens Diptera, Hymenoptera (Lenzi e Orth, 2004) e Coleoptera, (Cesário e Gaglianone, 2013), cujas as espécies apresentam baixa dispersão horizontal de pólen em associação com o seu tamanho reduzido, resultando na expectativa de cruzamento entre indivíduos próximos. Dessa forma, a estruturação de *S. terebinthifolius* tenderia a ocorrer mesmo com pequenas distâncias entre os fragmentos.

Além da distribuição de *S. terebinthifolius* em formações florestais componentes da atual Floresta Atlântica, indivíduos de *S. terebinthifolius* ainda podem ser encontrados em diferentes áreas que representam o domínio original da floresta, tal como no Paraguai, Argentina e diversas áreas antropizadas ao longo do Brasil (*Discover of life*, 2018). Essa resiliência espacial é provavelmente reflexo da capacidade da espécie em lidar com diferentes condições ambientais. Na reconstrução da dispersão de *S. terebinthifolius* através do território brasileiro (Fig 3), observamos uma contínua dispersão entre o começo do Pleistoceno (2,58 Ma) e os dias atuais, sem o desaparecimento das populações nas áreas uma vez colonizadas. Provavelmente a demografia e a estruturação genética destas populações tenham sido afetadas, mas sua distribuição espacial, uma vez estabelecida, permaneceu imutável, com alguns eventos de contração e expansão, como já discutimos acima.

Adicionalmente, linhagens de Anacardiaceae oriundas da África colonizaram a América do Sul durante o Paleoceno, entre 50 – 60 Ma, divergindo e dando origem a subfamília Anacardioideae '2 - da qual pertence *Schinus* (entre 30 – 56 Ma) (Weeks et al,

2014). Esse cenário indica que *S. terebinthifolius* pode estar na região hoje ocupada pela Floresta Atlântica a muito mais tempo do que as análises filogeográficas mais modernas podem recuperar.

Carnaval et al. (2014) e Araujo et al. (2015) sugerem que fatores biológicos e intrínsecos a cada organismo estudado devem ser levados em consideração nas análises evolutivas. A distribuição atual da espécie provavelmente reflete as condições de sua ocupação espacial do passado, se considerarmos que vivemos a fase inter-glacial de um ciclo climático. De fato, além de ocupar todas as diferentes fitofisionomias restantes da Floresta Atlântica no presente, *S. terebinthifolius* ocorre ainda na Floresta Ciliar, Manguezal, Restinga, Cerrado (lato sensu) e Campo Limpo (Lorenzi, 2002; Carvalho, 2013; Silva-Luz; Pirani, 2018). A espécie também apresenta alta tolerância a diversos fatores ambientais, sendo encontrada em solos hidromórficos, solos inférteis e secos (Sanhotene, 1989; Carvalho, 1994; Lorenzi, 2002), em diferentes altitudes - do nível do mar até 2000 m de altura (Carvalho, 1994; Fleig, 1987; Fleig; Klein, 1989) - em temperaturas entre 8 a 28°C (apresentando resistência a geadas) e em locais com variada precipitação – 950 mm/ano à 2200 mm/ano (Carvalho, 1994).

Adicionalmente, a capacidade da espécie em lidar com diferentes condições abióticas se deve ao seu potencial de realizar plasticidade fenotípica (Resende et al., 1999; Scalon et al, 2006; Souza et al., 2006; Sabbi; Ângelo, Boeger, 2010; Grisi et al, 2011; Pilatti, 2018, dados não publicados). A plasticidade fenotípica é a habilidade dos organismos responder e adequar-se a diferentes condições ambientais por meio de ajustes morfológicos, anatômicos, fisiológicos e comportamentais (Schlichting, 1986; Sultan, 2003). Essa capacidade de *S. terebinthifolius* lidar com diferentes fatores ambientais certamente reflete o conceito de *ecological fitting* (Janzen, 1985).

O conservadorismo filogenético refere-se ao acúmulo de informações genéticas ao longo da filogenia da espécie (Agosta e Klemens, 2008). Habilidades adquiridas dessa forma permitem ao organismo resgatar essas informações para explorar recursos ou sobreviver em novos ambientes semelhantes àqueles utilizados no passado por seus ancestrais (Brooks e McLennan, 2002; Agosta e Klemens 2008, Agosta et al. 2010, Malcicka 2015). Por exemplo, a história evolutiva da família de *S. terebinthifolius* – Anacardiaceae - revela que, ao longo dos últimos 100 milhões de anos este táxon passou por múltiplos eventos de colonizações intercontinentais, variando entre zonas tropicais, temperadas e, em alguns casos, com temperaturas congelantes. Desta forma, diversas linhagens de Anacardiaceae vem diversificando e acumulando informações de mudança

de nicho ocupados desde o Cretáceo-Paleoceno recente (Weeks et al, 2014). Existe, portanto, evidência que o conservadorismo filogenético pode explicar, pelo menos em parte, a resiliência da espécie às diferentes mudanças climáticas durante as mais recentes glaciações e inter-glaciações.

Essa capacidade de *S. terebinthifolius* em sobreviver sob novas condições ambientais possivelmente é responsável pela ampla distribuição da espécie como colonizadora e invasora de áreas não nativas. Na Flórida, *S. terebinthifolius* é uma invasora agressiva, apresentando plasticidade morfológica para absorção de luz (Spector; Putz, 2006), plasticidade fisiológica para adaptação às características edáficas (Ewe; Sternberg, 2005; Ni; Norland, 2001; Pilatti, 2018, dados não publicados) e umidade sazonal (Ewe; Sternberg, 2002), além de apresentar potencial alelopático sobre desenvolvimento de plantas nativas (Morgan; Overholt, 2005; Donnelly; Green; Walters, 2008). A polinização é realizada pelos mesmos insetos da área nativa, mas também por Sirfídeos, Himenópteros, Lepidópteros e, em menor escala, Hemípteros. A dispersão dos frutos é realizada por aves nativas e exóticas, além de pequenos mamíferos, como marsupiais (Ewel, Et Al, 1982; Ferriter, 1997), o que demonstra uma enorme capacidade em lidar com novidades bióticas e abióticas.

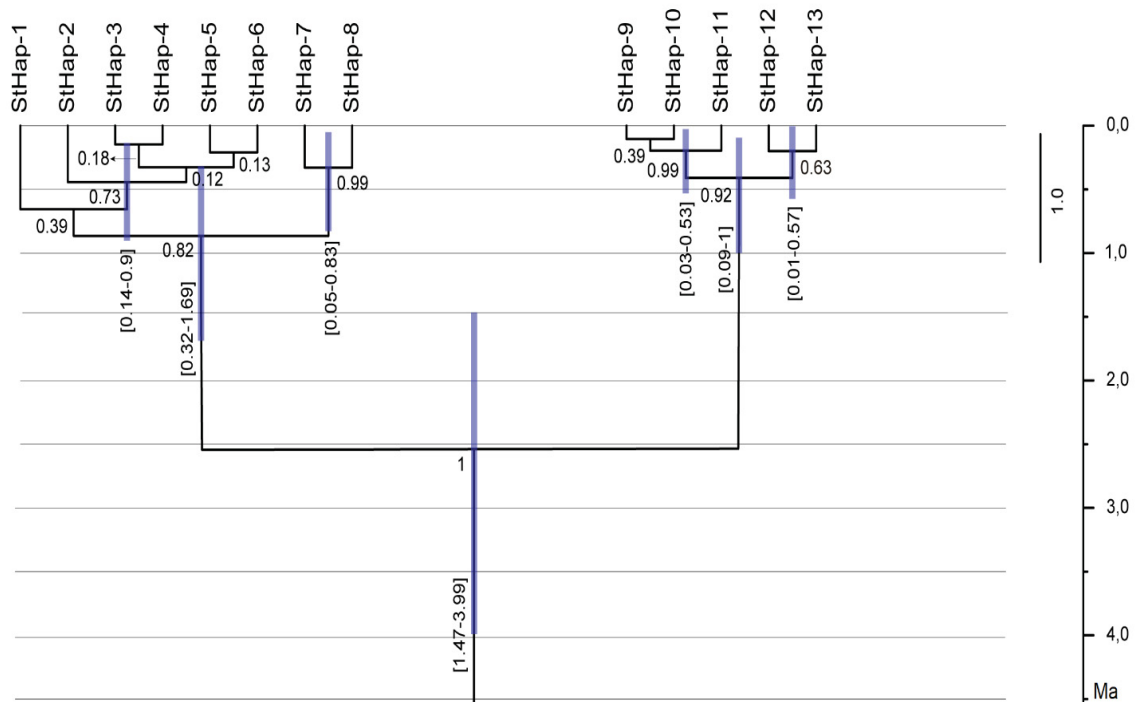
A análise de agrupamentos (Structure) dos indivíduos em clusters revelou similaridade genética entre as populações de Maputo e Auckland com as populações do Sul e Sudeste da área nativa. Por outro lado, a população da Flórida assemelha-se com as populações do Nordeste e das ilhas do Brasil analisadas nesse estudo. Essas semelhanças sugerem a origem das populações das áreas colonizadas recentemente. De fato, através de análise molecular, Williams et al. (2005) e Mukherjee et al. (2012) demonstraram que o oeste da Flórida foi inicialmente colonizado por haplótipos originários do Sul do Brasil (S 20°- 32°) e do leste da Flórida (onde localiza-se SG) por haplótipos relacionados com a região Nordeste (S 12,9°). Porém, hoje ambos haplótipos ocorrem de forma simpátrica na maior parte da Flórida peninsular, junto com outros nove haplótipos originários de Curitiba, Argentina e Paraguai (Mukherjee et al., 2012), o que indica múltiplas introduções.

Mukherjee et al. (2012) ainda relatam que essas múltiplas introduções aumentaram a diversidade genética dos indivíduos na Flórida, levando à hibridização destes haplótipos, o que possivelmente, aumentou a capacidade de adaptação da espécie aos novos ambientes encontrados pela espécie. A modelagem de nicho revelou que esses híbridos também ocupam hoje nichos diferentes dos nichos ocupados pela espécie na área

nativa, sugerindo que a *S. terebinthifolius* possui grande potencial de adaptação a novas condições ambientais.

Diante deste cenário de distribuição atual e da capacidade de *S. terebinthifolius* em lidar com adversidades biológicas e abióticas, sugerimos que os processos recentes de invasão para essa espécie são principalmente apenas uma questão de oportunidade de introdução a novas regiões geográficas. Essas oportunidades foram efetivadas inúmeras vezes no último século através do transporte antrópico. Sua capacidade de sobreviver a diferentes alterações climáticas e de se reproduzir em diferentes comunidades de polinizadores e dispersores na área nativa de sua distribuição servem de evidência de seu potencial invasivo, de sua capacidade de colonizar novas áreas por *ecological fitting*.

Material Suplementar S1: Reconstrução filogenética calibrada de *Schinus terebinthifolius* a partir do marcador plastidial trnS-trnG. Valores na horizontal indicam probabilidade posterior dos ramos e valores na vertical indicam o menor intervalo provável no tempo de divergência (95% HPD).



## REFÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGOSTA, S. J.; KLEMENS, J. A. Ecological fitting by phenotypically flexible genotypes: implications for species associations, community assembly and evolution. **Ecology Letters**, v. 11, n. 11, p. 1123-1134, 2008.
- ARAUJO, S. B.; BRAGA, M. P.; BROOKS, D. R.; AGOSTA, S. J.; HOBERG, E. P.; VON HARTENTHAL, F. W.; BOEGER, W. A. Understanding host-switching by ecological fitting. **PLoS One**, v. 10, n. 10, e0139225, 2015.
- BANDEL, H.-J.; FORSTER, P.; RÖHL, A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. **Molecular Biology Evolution**, v.16, p.37-48, 1999.
- BEHLING, H.; ARZ, H. W.; Pätzold, J.; Gerold, W. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. **Quaternary Science Reviews**, v. 19, n. 10, p. 981-994, 2000.
- BEHLING, H. Carbon storage increases by major forest ecosystems in tropical South America since the Last Glacial Maximum and the early Holocene. **Global and Planetary Change**, v. 33, n. 1-2, p. 107-116, 2002.
- BERTAGNA, Máina. 2018. **O papel da dispersão de sementes na estruturação genética de populações fragmentadas de plantas**. 17 f. Monografias desenvolvidas na disciplina NT238 - Ecologia de Populações de Plantas do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, IB, UNICAMP. Disponível em < <https://www2.ib.unicamp.br/profs/fsantos/nt238/2004/Monografias/Monografia-Maina.pdf> >. Acesso em 18 abr. 2018.
- BROOKS, Daniel; R.; McLENNAN, Deborah A. **The nature of diversity: an evolutionary voyage of discovery**. Chicago, University of Chicago Press. 2002.
- BROOKS, D. R.; AGOSTA, S. J. Children of time: The extended synthesis and major metaphors of evolution. **Zoologia**, v. 29, n. 6, p. 497-514, 2012.
- CARNAVAL, A. C.; MORITZ, C. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. **Journal of Biogeography**, v. 35, n. 7, p. 1187-1201, 2008.
- CARNAVAL, A. C.; HICKERSON, M. J.; HADDAD, C. F.; RODRIGUES, M. T.; MORITZ, C. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. **Science**, v. 323, n. 5915, p. 785-789, 2009.
- CARNAVAL, A. C.; WALTARI, E.; RODRIGUES, M. T.; ROSAUER, D.; VANDERWAL, J.; DAMASCENO, R., ... & PIE, M. R. Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. **Proceedings of Royal Society B**, v. 281, n. 1792, 2014.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies arbóreas brasileiras**. Colombo: Embrapa Florestas. 2003.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies florestais brasileiras: Recomendações silviculturais, potencialidade e uso da madeira**. Brasília: EMBRAPA – SPI, 1994.

CESÁRIO, L. F.; GAGLIANONE, M. C. Polinizadores de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) em formações vegetacionais de restinga no norte do estado do Rio de Janeiro. **Bioscience Journal**, v. 29, n. 2, 2013.

CHENG, H.; SINHA, A.; CRUZ, F. W.; WANG, X.; EDWARDS, R. L.; D’HORTA, F. M.; RIBAS, C. C.; VUILLE, M.; STOTT, L. D.; AULER, A. S. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. **Nature communications**, v. 4, n. 1411, 2013.

COSTA, L. P. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. **Journal of Biogeography**, v. 30, n. 1, p. 71-86, 2003.

CRUZ, F. W.; VUILLE, M.; BURNS, S. J.; WANG, X.; CHENG, H.; WERNER, M.; EDWARDS, L. R.; KARMANN, I.; AULER, A. S.; NGUYEN, H. Orbitally driven east–west antiphasing of South American precipitation. **Nature Geoscience**, v. 2, n. 3, p. 210, 2009.

DISCOVER OF LIFE. Disponível em: < <http://www.discoverlife.org/mp/20q>>. Acesso em mai. de 2018.

DOMINGUEZ, J. M. L.; da SILVA, R. P.; NUNES, A. S.; FREIRE, A. F. M. The narrow, shallow, low accommodation shelf of central Brazil: Sedimentology, evolution, and human uses. **Geomorphology**, v. 203, p. 46–59, 2013.

DRUMMOND, A.J.; ASHTON, B.; BUXTON, S.; CHEUNG, M.; COOPER, A.; DURAN, C.; FIELD, M.; HELED, J.; KEARSE, M.; MARKOWITZ, S.; MOIR, R.; STONES-HAVAS, S.; STURROCK, S.; THIERER, T.; WILSON, A., 2011. Geneious v5.4, Available from [http:// www.geneious.com/](http://www.geneious.com/).

DRUMMOND, A. J.; SUCHARD, M. A.; XIE, D.; RAMBAUT, A. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. **Molecular Biology and Evolution**, v. 29, p. 1969-1973, 2012.

ENGELSKJØN, T.; GIELLY, L.; TABERLET, P.; BROCHMANN, C. Impact of ice ages on circumpolar molecular diversity: insights from an ecological key species. **Molecular Ecology**, v. 14, n. 9, p. 2739-2753, 2005.

ERWIN, T. L. 1985. The taxon pulse: a general pattern of lineage radiation and extinction among carabid beetles. In Ball GE. **Taxonomy, Phylogeny and Biogeography of Beetles and Ants**. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, 437–472.

EVANNO, G.; REGNAUT, S.; GOUDET, J. Detecting the number of clusters of individuals using the software Structure: a simulation study. **Molecular Ecology**, v. 14, n. 2611-2620, 2005.



EXCOFFIER, L.; LISCHER, H. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. **Molecular Ecology Resources**, v. 10, p. 564–567, 2010.

FLEIG, M. **Anacardiaceae. Flora Ilustrada do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Boletim do Instituto de Biociências, v. 18, n. 42, p. 1-72, 1987.

FLEIG, M.; KLEIN R. M. **Anacardiáceas. Flora Ilustrada Catarinense**. Itajaí-SC: 1989. 64p.

FREELAND, J. R.; KIRK, H.; PETERSEN, S. **Molecular Ecology**, 2nd ed; Wiley & Sons: Chichester, UK, 2011.

FREITAS, A. G.; CARVALHO, M. A.; MENDONÇA, C. B. F.; GONÇALVES-ESTEVEZ, V. Pollen grains in quaternary sediments from the Campos Basin, state of Rio de Janeiro, Brazil: Core BU-91-GL-05. **Acta Botanica Brasilica**, v. 27, n. 4, p. 761-772, 2013.

de FREITAS, M. J. E.; RODERJAN, C. V.; de ANDRADE, K. R.; GALVÃO, F. Fenologia vegetativa e reprodutiva de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista Aluvial–Araucária (PR). **Estudos de Biologia**, v. 35, n. 85, 2017.

FU, Y. X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. **Genetics**, v. 147, p. 915-925, 1997.

Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Recursos naturais e meio ambiente: uma visão do Brasil**. Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 1993

GLOBAL INVASIVE SPECIES DATABASE. Disponível em: <<http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=22>> Acesso em mai. de 2018.

GRISI, F. A.; ÂNGELO, A. C.; BOEGER, M. R.; LEITÃO, C. A. E.; GALVÃO, S. F. WENDLING, I. Morfoanatomia foliar em mudas de *Schinus terebinthifolius* sob diferentes níveis de saturação hídrica. **Floresta**, v. 41, p. 881-894, 2011.

HAFFER, J. Speciation in Amazonian Forest Birds. **Science**, v. 165, n. 3889, p. 131-137. 1969.

HAMILTON, M. B. Four primer pairs for the amplification of chloroplast intergenic regions with intraspecific variation. **Molecular Ecology**, v. 8, p. 521–523, 1999.

HEDRICK, P.W. **Genetics of Populations**, 3rd Edition. Jones and Bartlett Publishers, Sudbury, Massachusetts, USA, 2004.

JANZEN, D. H. On ecological fitting. **Oikos**, v. 45, p. 308–310, 1985.

de JESUS, S.; de ARAUJO, M-F, E. L. Frugivory by birds in *Schinus terebinthifolius* (Anacardiaceae) and *Myrsine coriacea* (Myrsinaceae). **Brazilian Journal of Ornithology**, v. 15, n. 31, 2013.

KELCHNER, S. A. The evolution of non-coding chloroplast DNA and its application in plant systematics. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 482-498, 2000.

KELCHNER, S. A.; THOMAS, M. A. Model use in phylogenetics: nine key questions. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 22, n. 2, p. 87-94, 2007.

LEITE, Y. L.; COSTA, L. P.; LOSS, A. C.; ROCHA, R. G.; BATALHA-FILHO, H.; BASTOS, A. C.; ... & PARDINI, R. Neotropical forest expansion during the last glacial period challenges refuge hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 113, n. 4, p. 1008-1013, 2016.

LIEBERMAN, B. S. **Paleobiogeography**. Plenum/Kluwer Academic, New York, 2000.

LIEBERMAN, B. S. Paleobiogeography: the relevance of fossils to biogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, v. 34, p. 51–69, 2003a.

LIEBERMAN, B. S. Unifying theory and methodology in biogeography. **Evolutionary Biology**, v. 33, p. 1–25, 2003b.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil**. 4. ed. Nova Odessa: Editora Plantarum, 2002.

LORENZ-LEMKE, A. P.; TOGNI, P. D.; MÄDER, G.; KRIEDT, R. A.; STEHMANN, J. R.; SALZANO, F. M.; BONATTO, S. L.; FREITAS, L. B. Diversification of plant species in a subtropical region of eastern South American highlands: a phylogeographic perspective on native *Petunia* (*Solanaceae*). **Molecular Ecology**, v. 19, n. 23, p. 5240-5251, 2010.

MALCICKA, M.; AGOSTA, S. J.; HARVEY, J. A. Multi level ecological fitting: indirect life cycles are not a barrier to host switching and invasion. **Global change biology**, v. 21, n. 9, p. 3210-3218, 2015.

MARTINS, F. M. Historical biogeography of the Brazilian Atlantic forest and the Carnaval–Moritz model of Pleistocene refugia: what do phylogeographical studies tell us?. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 104, n. 3, p. 499-509, 2011.

MARTINS, L. R.; COUTINHO, P. N. The Brazilian continental margin. **Earth-Science Reviews**, v. 17, p. 87–107, 1981.

MAYLE, F. E.; BURBRIDGE, R. KILLEEN, T. J. Millennial-scale dynamics of southern Amazonian rain forests. **Science**, v. 290, n. 5500, p. 2291-2294, 2000.

MORELLATO, L. P. C.; HADDAD, C. F. B. Introduction: the Brazilian atlantic forest. **Biotropica**, v. 32, n. 4, p. 786-792, 2000.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-858, 2000.

NAGAI, R. H.; SOUSA, S. H. M.; MAHIQUES, M. M. The southern Brazilian shelf. *Continental Shelves of the World: Their Evolution During the Last Glacio-Eustatic Cycle*, eds Chiocci FL, Chivas AR (Geological Society Memoirs, London), p. 47–54, 2014.

NARUM S. R. Beyond Bonferroni: Less conservative analyses for conservation genetics. **Conservation Genetics**, v. 7, p. 783-787, 2006.

de OLIVEIRA, P. E.; BARRETO, A. M. F.; SUGUIO, K. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. **Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology**, v. 152, n. 3-4, p. 319-337, 1999.

PIVEL, M. A. G.; TOLEDO, F. A. L.; COSTA, K. B. Foraminiferal record of changes in summer monsoon precipitation at the southeastern Brazilian continental margin since the Last Glacial Maximum. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 13, p. 79–88, 2010.

PRITCHARD, J. K.; STEPHENS, M.; DONNELLY, P. Inference of population structure using multilocus genotype data. **Genetics**, v. 155, p. 945-959, 2000.

POR, F. D. **Sooretama the Atlantic rain forest of Brazil**. SPD Academic Publishing B.V. The Hague, The Netherlands: 130 pp. 1992.

POSADA, D. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. **Molecular Biology and Evolution**, v. 25, p. 1253-1256, 2008.

PYŠEK, P.; RICHARDSON, D. M. Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? In: Nentwig W. (ed), *Biological invasions*, Ecological Studies 193, SpringerVerlag, Berlin & Heidelberg, pp 97–126, 2007.

RABINEAU, M.; BERNÉ, S.; OLIVET, J.; ASLANIAN, D.; GUILLOCHEAU, F.; JOSEPH, P. Paleo sea levels reconsidered from direct observation of paleoshoreline position during Glacial Maxima (for the last 500,000 yr). **Earth and Planetary Science Letters**, v. 252, n. 1-2, p. 119-137, 2006.

RAMBAUT, A.; DRUMMOND, A. J. (2009). Tracer v1.5. Disponível em: <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.

RESENDE, A. V.; FURTINI NETO, A. E.; MUNIZ, J. A.; CURI, N.; FAQUIN, V. Crescimento inicial de espécies florestais de diferentes grupos sucessionais em resposta a doses de fósforo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 34, n. 11, p. 2071-2081, 1999.

RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. 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.

SABBI, L. D. B. C.; ÂNGELO, A. C.; BOEGER, M. R. Influência da luminosidade nos aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão, nas margens do Reservatório Iraí, Paraná, Brasil. **Iheringia. Série Botânica**, v. 65, n. 2, p. 171-181, 2010.

SAX, D. F.; BROWN, J. H. The paradox of invasion. **Global Ecology and Biogeography**, v. 9, n. 5, p. 363-371, 2000.

SAX, D. F. Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: implications for biogeography. **Journal of Biogeography**, v. 28, n. 1, p. 139-150, 2001.

SCALON, S. de P. Q.; MUSSURY, R. M.; SCALON FILHO, H.; FRANCELINO, C. S. F. Desenvolvimento de mudas de Aroeira (*Schinus terebinthifolius*) e sombreiro (*Clitoria fairchildiana*) sob condições de sombreamento. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 30, n. 1, p. 166-169, 2006.

SCHUELKE, M. An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments. A poor man's approach to genotyping for research and high-throughput diagnostics. **Nature Biotechnology**, v. 18, p. 233 – 234, 2000.

SICK, H. Observations on the Andean-Patagonian component of southeastern Brazil's avifauna. **Ornithological monographs**, p. 233-237, 1985.

SILVA-LUZ, C. L.; PIRANI, J. R. Anacardiaceae. In: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB4401>>. Acesso em mai. 2018.

SOUZA, C. A. M.; OLIVEIRA, R. B.; MARTIS FILHO, S.; LIMA, J. L. S. Crescimento em campo de espécies florestais em diferentes condições de adubações. **Ciência Florestal**, v. 16, n. 3, p. 243-249 243, 2006.

SUGUIO, K.; ÂNGULO, R. J.; CARVALHO, A. M.; CORRÊA, I. C. S.; TOMAZELLI, L. J.; WILLWOCK, J. A.; VITAL, H. Paleoníveis do mar e paleolinhas de costa. In: Souza CRG, Suguio K, Oliveira AMS, Oliveira PE, eds. Quaternário do Brasil. Ribeirão Preto: Holos, 114–129, 2005.

SUGUIO, K.; MARTIN, L. 1985. Classificação de costas e evolução geológica das planícies litorâneas quaternárias do sudeste e sul do Brasil, in: ACIESP (Orgs.), Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira, Anais 1: 1-28.

TAMURA, K.; NEI, M. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. **Molecular biology and evolution**, v. 10, n. 3, p. 512-526, 1993.

TAJIMA, F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. **Genetics**, v. 123, p. 585–595, 1989.

TURCHETTO-ZOLET, A. C.; CRUZ, F.; VENDRAMIN, G. G.; SIMON, M. F.; SALGUEIRO, F.; MARGIS-PINHEIRO, M.; MARGIS, R. Large-scale phylogeography of the disjunct Neotropical tree species *Schizolobium parahyba* (Fabaceae-Caesalpinioideae). **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 65, n. 1, p. 174-182, 2012.

VAN OOSTERHOUT C, HUTCHINGSON WF, WILLS DPM, SHIPLEY P. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. **Molecular Ecology Notes**, v. 4, p. 535–538, 2004.

WILLIAMS, D. A.; STERNBERG, L. D. S. L.; HUGHES, C. R. Characterization of polymorphic microsatellite loci in the invasive Brazilian pepper, *Schinus terebinthifolius*. **Molecular Ecology Resources**, v. 2, n. 3, p. 231-232, 2002.

WILLIAMS, D. A.; OVERHOLT, W. A.; HUGHES, C. R. Chloroplast and microsatellite DNA diversities reveal the introduction history of Brazilian peppertree (*Schinus terebinthifolius*) in Florida. **Molecular Ecology**, v. 14, n. 12, p. 3643-3656, 2005.

WOLFE, K. H.; LI, W.; SHARP, P. M. Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 84, n. 24, p. 9054-9058, 1987.

YOUNG, A.; BOYLE, T.; BROWN, T. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. **Trends in ecology & evolution**, v. 11, n. 10, p. 413-418, 1996.

### CAPÍTULO III

MAIS DO QUE OS OLHOS PODEM VER: EXPLORANDO MODELAGEM DE  
NICHOS PARA COMPREENDER O POTENCIAL DE INVASÃO DE *Schinus*  
*terebinthifolius* RADDI

**MAIS DO QUE OS OLHOS PODEM VER: EXPLORANDO MODELAGEM DE  
NICHOS PARA COMPREENDER O POTENCIAL DE INVASÃO DE *Schinus  
terebinthifolius* RADDI.**

**RESUMO:** Invasões biológicas causam danos econômicos e biológicos, mas também são excelentes modelos para se estudar evolução numa escala de tempo contemporânea, proporcionando experimentos naturais. *Schinus terebinthifolius* é um exemplo de espécie invasora agressiva: natural da Floresta Atlântica, sua distribuição atual abrange diferentes fitofisionomias e climas através dos cinco continentes. Muitos estudos focam em compreender quais características tornam uma espécie potencialmente invasora, mas poucos levam em consideração seu passado histórico. Como as espécies são originadas de um ancestral em comum, boa parte das informações genéticas podem ser compartilhadas entre as espécies descendentes, fazendo com que espécies filogeneticamente próximas se assemelhem em termos de atributos ecológicos. Sendo assim, hipotetizamos que *S. terebinthifolius* resgata informações genéticas ancestrais acumuladas em sua linhagem (gênero) para explorar e sobreviver em novos ambientes. Com a finalidade de testar essa hipótese, investigamos se área de adequação ambiental apresentada na modelagem de nicho de *S. terebinthifolius* contempla as áreas atualmente invadidas pela espécie, ou se estas áreas são melhor representadas quando são adicionadas informações de nicho de espécies filogeneticamente próximas a espécie. Adicionalmente, foi realizada uma pesquisa *on line* para inferir quais características fenotípicas influenciam na dispersão global da espécie através da preferência antrópica. A modelagem de nicho utilizando espécies filogeneticamente relacionadas representou de forma mais fidedigna as áreas invadidas atualmente por *S. terebinthifolius*, contemplando principalmente regiões temperadas que o modelo gerado apenas com a espécie não previu. Esse resultado corrobora a hipótese de que informações genéticas estão sendo resgatadas no processo de naturalização de *S. terebinthifolius* nas áreas invadidas. Dentre as trinta espécies utilizadas neste estudo, aquelas que apresentam fruto carnoso e vermelho tiveram ~75% de preferência antrópica, sugerindo que este fenótipo é o mais distribuído pelo homem, dentre várias espécies de Anacardiaceae. Concluindo, a capacidade de *S. terebinthifolius* de ocupar e sobreviver em nichos diferentes da área nativa e da paisagem onde evoluiu estava críptica até que a espécie tivesse a oportunidade – através da distribuição antrópica, de estar em novos habitats.

**Palavras-chave:** aroeira vermelha; conservação filogenética de nicho; influência da ação antrópica

## INTRODUÇÃO

Invasões biológicas possuem altos custos econômicos na agricultura, pesca e saúde pública para o controle e minimização de impactos (Lee, 2002), além de causarem danos à integridade dos ecossistemas invadidos, tais como redução da biodiversidade das espécies nativas, alterações na dinâmica sucessional e interrupção de funções e processos ecossistêmicos (Inderjit, 2005). Entretanto, invasões biológicas também são excelentes modelos para estudar evolução numa escala de tempo contemporânea, uma vez que proporciona experimentos naturais nos quais as populações da espécie invasora e da comunidade invadida se encontram num estado dinâmico (Sakai, et al., 2001; Lee, 2002, Stockwell, Hendry & Kinnison, 2003; Keller & Taylor, 2008), com novas associações entre espécies, novos nichos e recursos explorados e novas pressões de seleção impostas às espécies invasoras e às nativas (Agosta & Klemens, 2008; Wiens et al., 2010). Assim, processos de invasão são experimentos naturais acontecendo em tempo real, fornecendo informações ecológicas inéditas sob a perspectivas de interações (Sax, 2001).

Muitos estudos focam na compreensão das características que tornam uma espécie invasora, entretanto, esbarram no Paradoxo da Invasão, que questiona como espécies exóticas conseguem invadir e se estabelecer em locais onde não evoluíram e para os quais não tiveram a oportunidade de se adaptar (Sax & Brown, 2000; Allendorf e Lundquist 2003). A resposta está na biologia do organismo invasor. Segundo o conceito de *Ecological fitting* (Janzen, 1985, a capacidade desses organismos em explorar novos recursos ou novas associações com outras espécies, sobreviver e formar populações sob novas condições ambientais pode ser atribuída ao conjunto de características que a espécie carrega no momento do encontro com o novo habitat, ou seja, de seu fenótipo e genótipo (Janzen, 1985; Agosta e Klemens, 2008). Os mecanismos que possibilitam a utilização desses novos recursos são a plasticidade fenotípica, conservadorismo filogenético, exaptação e evolução correlacionada de caracteres (Agosta e Klemens, 2008), os quais constituem uma propriedade da espécie denominada *information space* (Araujo et al, 2015).

As características contidas no *information space* permitem aos organismos possuírem algum potencial de fitness além do cenário no qual evoluíram. Essa região ecológica é denominada *sloppy fitness space* (Agosta e Klemens, 2008) e pode ser entendida como a diferença entre “como e onde” um organismo vive (o que é realizado) de “como e onde” ele poderia estar vivendo (o que seria possível através de sua



capacidade) (Malcicka et al 2015). O que separa estes dois cenários são as *oportunidades* (Malcicka et al. 2015; Araujo et al. 2015; Baggio et al. 2017). No caso de *S. terebinthifolius*, foco desse estudo, a oportunidade foi dada inúmeras vezes desde o final do século XIX, quando sementes começaram a ser espalhadas pelo sistema de correios, do continente Americano para os continentes Europeu e Norte-Americano. Desde então, muitas outras formas de reintroduções foram realizadas (Morton, 1978).

Além da possibilidade de o organismo lidar com novas condições ambientais via *sloppy fitness space*, ele pode ainda o fazer através de *resource tracking*, que ocorre quando os recursos disponíveis no novo habitat são semelhantes aos recursos utilizados na área nativa (Brooks e McLennan, 2002; Agosta e Klemens 2008, Agosta et al. 2010, Malcicka 2015). Logo, uma determinada espécie pode realizar *ecological fitting* via *sloppy fitness space* ou via *resource tracking* (Agosta; Janz; Brooks, 2010; Araujo et al. 2015).

Parte do *sloppy fitness space*, o conservadorismo filogenético permite às espécies manter ou resgatar características ecológicas ao longo do tempo evolutivo, e pode ser definido como a manutenção de informações genéticas (principalmente relacionadas ao uso de recursos) ao longo da filogenia da espécie (Agosta e Klemens, 2008). Por compartilharem ancestrais em comum, boa parte dessas informações genéticas são conservadas entre as espécies descendentes, fazendo com que espécies filogeneticamente próximas se assemelhem em termos de capacidade para realizar *ecological fitting* (Harvey e Pagel 1991). Tais atributos estão intimamente relacionados ao ambiente, por isso frequentemente as espécies se assemelham em relação a suas exigências ecológicas (Prinzing et al. 2001).

A influência do passado da espécie (eventos de glaciação, diversificação e processos ecológicos) poderia se manifestar indiretamente na naturalização das espécies exóticas nos novos habitats, o que Sax (2001) denominou de “legado da linhagem” (=conservatismo filogenético). Se esses processos passados foram responsáveis por delimitar a atual área nativa de uma espécie, então a área invadida poderia ser um “espelho” dos gradientes que limitaram sua distribuição ao longo do tempo.

A similaridade ecológica entre espécies filogeneticamente próximas pode ser traduzida em termos de nicho ocupado. Portanto, espera-se que os nichos ocupados por espécies filogeneticamente próximas sejam mais semelhantes entre si do que seriam com espécies relativamente distantes. Essa relação é chamada de conservação filogenética de nicho (Pyron, 2015) e a tendência da espécie em reter esse nicho ao longo do tempo

evolutivo é denominada conservadorismo de nicho (Peterson et al. 1999; Wiens e Graham, 2005; Holt, 2008).

A partir do conceito de conservadorismo de nicho, pressupõe-se que uma espécie seja capaz de colonizar regiões que tenham condições ambientais semelhantes à sua área nativa, o que pode funcionar como *proxy* para determinar quais espécies podem invadir quais regiões e onde elas tem a maior possibilidade de se estabelecer dentro dessas regiões (Peterson e Vieglais, 2001).

Entretanto, algumas espécies parecem ultrapassar os limites previstos pelo seu nicho nativo, como é o caso de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae). Populações dessa espécie ocorrem em fitofisionomias e climas distintos da sua área nativa (*Global Invasive Species Database*, 2018). Sua área nativa compreende o Paraguai, o Uruguai, a Argentina e o Brasil, e sua ocorrência se estende por toda a Floresta Atlântica, abrangendo diferentes formações florestais. (Carvalho, 1994; Lorenzi, 2002). Porém, hoje *S. terebinthifolius* pode ser encontrada em praticamente todo o globo. Além de cobrir quase 280.000 hectares na Flórida - USA, ocorre em outros continentes tais como Europa (Sul da Espanha), Norte e Sul da África, Ásia e Austrália; em alguns países insulares (Nova Zelândia, Cuba, Hawaii) e outras ilhas dos Oceanos Pacífico, Atlântico e Índico (Discover of life 2018; *Global Invasive Species Database*, 2018).

Nesse artigo, postula-se que, além de poder realizar *ecological fitting* por plasticidade morfológica (Pilatti, Cap. I), *S. terebinthifolius* é também capaz de resgatar informações genéticas ancestrais mantidas em sua linhagem (*information space*) para explorar e sobreviver em ambientes distintos aqueles de sua distribuição nativa. Com a finalidade de testar essa hipótese, investigamos se área de adequação ambiental apresentada na modelagem de nicho de *S. terebinthifolius* contempla as áreas atualmente invadidas pela espécie, ou se estas áreas são melhor representadas quando são adicionadas informações da distribuição de espécies filogeneticamente próximas (mesmo gênero). Depois de testar quais fatores interferem na capacidade da espécie (através da modelagem de nicho), foram testados quais fatores influenciam na oportunidade da espécie ser amplamente distribuída, ou seja, quais fenótipos são responsáveis pela preferência antrópica, uma vez que o homem parece ser o maior vetor de dispersão de *S. terebinthifolius*.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Teste de hipótese

Primeiramente foi modelado o nicho de *S. terebinthifolius* a partir de dados de ocorrência em sua área nativa, a fim de comparar se a área de melhor adequação ambiental da espécie gerada pelo modelo é capaz de prever as regiões invadidas atualmente.

Na segunda modelagem, foi testado se as áreas de invasão são melhor representadas quando são utilizadas informações do ambiente operacional de espécies filogeneticamente relacionadas a *S. terebinthifolius*. Se este modelo contemplar os atuais locais invadidos com maior precisão que o primeiro modelo, assumimos que informações de nicho estão sendo resgatadas através do conservadorismo filogenético, e podem ser responsáveis pelo processo de invasão de *S. terebinthifolius*.

As espécies filogeneticamente relacionadas utilizadas para gerar o segundo modelo são pertencentes ao gênero *Schinus* e foram escolhidas por apresentar dados de ocorrência disponíveis online. Nesta modelagem *S. terebinthifolius* não foi incluída, uma vez que seus pontos de ocorrência iriam influenciar a modelagem como um todo, diluindo o peso dos dados de ocorrência das outras espécies no algoritmo. As espécies utilizadas nesta modelagem foram: *Schinus andinus* (Engl.) I.M.Johnst., *Schinus apparicianus* Barroso, *Schinus bumelioides* I.M.Johnst., *Schinus dependens* Ortega, *Schinus engleri* F.A.Barkley, *Schinus fasciculatus* (Griseb.) I.M.Johnst., *Schinus ferox* Hassl., *Schinus gracilipes* I.M.Johnst., *Schinus johnstonii* F.A.Barkley, *Schinus kauselii* F.A.Barkley, *Schinus latifolius* Engl., *Schinus marchandii* F.A.Barkley, *Schinus meyeri* F.A.Barkley, *Schinus microphyllus* I.M.Johnst., *Schinus molle* L., *Schinus molleoides* Vell., *Schinus montanus* Engl., *Schinus myrtifolius* (Griseb.) Cabrera, *Schinus odonellii* F.A.Barkley, *Schinus patagonicus* (Phil.) I.M.Johnst. ex Cabrera, *Schinus pearcei* Engl., *Schinus piliferus* I.M.Johnst., *Schinus polygama* (Cav.) Cabrera, *Schinus praecox* Speng., *Schinus ramboi* F.A.Barkley, *Schinus spinosus* Engl., *Schinus velutinus* (Turcz.) I.M.Johnst., *Schinus weinmannifolius* Engl.

O terceiro passo foi comparar esses dois resultados e avaliar se os habitats atualmente invadidos pela espécie correspondem a um processo de *Ecological fitting* via *resource tracking* - a área atualmente invadida corresponde a área de melhor adequação ambiental gerada pelo modelo de *S. terebinthifolius*, ou via *sloppy fitness space* por conservantismo filogenético - a área atualmente invadida corresponde a soma dos

modelos da espécie e do gênero, demonstrando que a espécie é capaz de realizar *fitness* além do esperado baseando-se em sua área nativa.

### **Modelagem de nicho**

A modelagem de nicho representa uma aproximação do que seria o nicho ecológico de uma espécie nas dimensões espaciais para as quais o modelo é desenvolvido (Siqueira, 2005; Phillips et al. 2006). O algoritmo identifica locais com características ambientais similares aos pontos de ocorrência da espécie estudada, indicando onde ela seria potencialmente capaz de manter sua população viável (Peterson e Vieglais, 2001).

Os dados de ocorrência para ambos os modelos foram obtidos através do banco de dados disponível no site SpeciesLink (CRIA, 2017) e as variáveis ambientais, derivadas de dados de temperatura e pluviosidade, (bio1 - bio19, versão 1.4) foram obtidas no banco de dados WorldClim (Hijmans et al. 2005), referentes a intervalos de 5 minutos de arco. As reconstruções das áreas de melhor adequação ambiental foram realizadas através do software MaxEnt 3.4.1 (Phillips, 2008), que estima a probabilidade de ocorrência das espécies a partir da distribuição de probabilidade de Máxima Entropia, cujas inferências são realizadas a partir de dados de presença (Phillips et al. 2006). Foram gerados dois tipos de mapas: áreas de adequabilidade com valores contínuos (dez classes entre 0 – 1, sendo 0: habitat inadequado e 1: máxima adequabilidade) e outro, que distingue apenas duas classes – habitat inadequado (0) e adequado (gerado a partir de limiares mínimos e máximos: valores entre *minimum training presence* e *maximum training sensitivity plus specificity*). Este último mapa foi utilizado para quantificar as áreas de adequabilidade comuns aos dois modelos e contém pontos de ocorrência de *S. terebinthifolius* apenas nas áreas invadidas (dados obtidos no *Global Biodiversity Information Facility* – GBIF, 2018). Em ambos os modelos, 10% dos dados de ocorrência foram utilizados para teste e 90% dos dados foram utilizados para gerar o modelo. O tipo de execução replicada (*replicated run type*) foi *crossvalidate*. Foram utilizadas 500 interações para gerar ambos os modelos.

A acurácia dos modelos foi avaliada a partir do critério AUC (“*area under the curve*”), que apresenta valores entre 0 – 1, cujo valores menores que 0,5 indicam baixo desempenho do modelo e valores próximos a 1 alto desempenho (Allouche et al., 2006). Os mapas de distribuição foram confeccionados no software ArcGis 10.2.2. (Esri, 2010).

### Fenótipos correlacionados com o processo de invasão

Partindo do pressuposto que, além de informações de nicho, *S. terebinthifolius* pode resgatar novidades evolutivas contidas em sua linhagem e se utilizar delas no processo de invasão, foi realizada uma *Path analysis* (utilizando o software R, pacote *plspm*) para identificar possíveis fenótipos compartilhados entre espécies com ampla distribuição territorial (invasoras ou potencial invasoras). A *Path analysis* se baseia no relacionamento causa-efeito entre as variáveis e, portanto, o desdobramento das correlações é dependente do conjunto das variáveis estudadas e da determinação prévia das possíveis inter-relações entre tais variáveis (Cruz e Carneiro, 2003).

As trinta espécies utilizadas, incluindo *S. terebinthifolius*, foram escolhidas por apresentar relação filogenética resolvida (Weeks et al., 2014), pertencendo a subfamília Anacardioideae 2 e apresentam diferentes padrões de distribuição (restritas ou cosmopolitas), são elas:

*Astronium lecointei* Ducke; *Astronium fraxinifolium* Schott ex Spreng; *Myracrodruon urundeuva* Allemão; *Myracrodruon balansae* (Engler) D. A. Santin; *Schinopsis brasiliensis* Engl.; *Schinopsis marginata* Engl.; *Cardenasiodendron brachypterum* (Loes.) F.A.Barkley; *Apterotharpos gardneri* (Engl.) C.T.Rizzini; *Loxopterygium grisebachii* Hieron. & Lorentz ex Griseb.; *Loxopterygium sagotii* Hook; *Thyrsodium spruceanum* Benth.; *Ochoterena colombiana* F.A. Barkley; *Amphitherygium adstringens* Schiede ex Schlecht; *Orthopterygium huaucaui* (A. Gray) Hemsl.; *Schinus fasciculatus* (Griseb.) I.M.Johnst., *Schinus gracilipes* I.M.Johnst., *Schinus molle* L., *Schinus myrtifolius* (Griseb.) Cabrera, *Schinus terebinthifolius* Raddi; *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl; *Mauria simplicifolia* Kunth; *Mauria heterophylla* Kunth; *Mauria thaumatophylla* Loes.; *Euroschinus papuanus* Merr. & L.M.Perry; *Euroschinus falcatus* Hook.f.; *Euroschinus jaffrei* Hoff; *Euroschinus elegans* Engl.; *Euroschinus verrucosus* Engl.; *Euroschinus aoupiniensis* Hoff; *Euroschinus vieillardii* Engl. var. *glabra*.

As espécies foram avaliadas para características de folha, fruto, clima, ocorrência e preferência antrópica. As características de folha (margem, forma do limbo, ápice, tipo de limbo: simples ou composta e filotaxia: considerada neste estudo a inserção do folíolo na ráqui) e de fruto (tipo sâmara, drupa ou baga, cor do fruto maduro) foram avaliadas a partir da análise de exsicatas de herbários e fotos *on line*, além de literatura científica de descrição das espécies. A determinação do clima (Tropical ou Temperado) se deu através da verificação dos locais de ocorrência de cada espécie, com o tipo de clima deste local

de acordo com a classificação de Köppen-Geiger; apenas o indicador de grupo (primeira letra do sistema de classificação, ou seja, Tropical ou Temperado) foi considerado. A ocorrência foi classificada de acordo com o número de reinos florísticos (Good, 1953) nos quais a espécie ocorre, sendo classificada como nativa as espécies com distribuição dentro do mesmo reino florístico e como cosmopolita espécies que ocorrem em mais de um reino florístico (Material Suplementar – S1).

Considerando a história de distribuição de *S. terebinthifolius* e de outras espécies invasoras, nota-se um padrão de transporte relacionado a predileção antrópica por estas espécies. Afim de elucidar se algum fenótipo específico está relacionado à preferência antrópica na escolha de quais espécies distribuir e cultivar, foi elaborado um questionário *on line* com a seguinte pergunta: “qual dessas plantas você levaria para casa?”. Neste questionário foram utilizadas as imagens de doze árvores (porte arbóreo e detalhe do fruto, Material Suplementar – S2) que representavam todos os tipos de fruto contidos entre as trinta espécies analisadas, sendo eles: fruto seco (cor parda ou castanha) e fruto carnoso (cor vermelha, roxa ou verde). As plantas não foram identificadas pelo nome científico ou popular. Um total de 561 pessoas responderam ao questionário e a percentagem de escolha para os diferentes tipos de fruto foi computada para a realização da *path analysis*.

## RESULTADOS

No modelo de adequabilidade ambiental de *S. terebinthifolius*, considerando apenas sua distribuição na área nativa, o valor de AUC foi de 0,971 (DP = 0,003; training AUC = 0,965) e as variáveis ambientais que mais contribuíram para a geração do modelo foram: isothermalidade (variação diurna média da temperatura/variação anual da temperatura \*100) (40,3%), precipitação anual (36,9%) e precipitação do mês mais seco (17,5%), totalizando 94,7% de contribuição relativa.

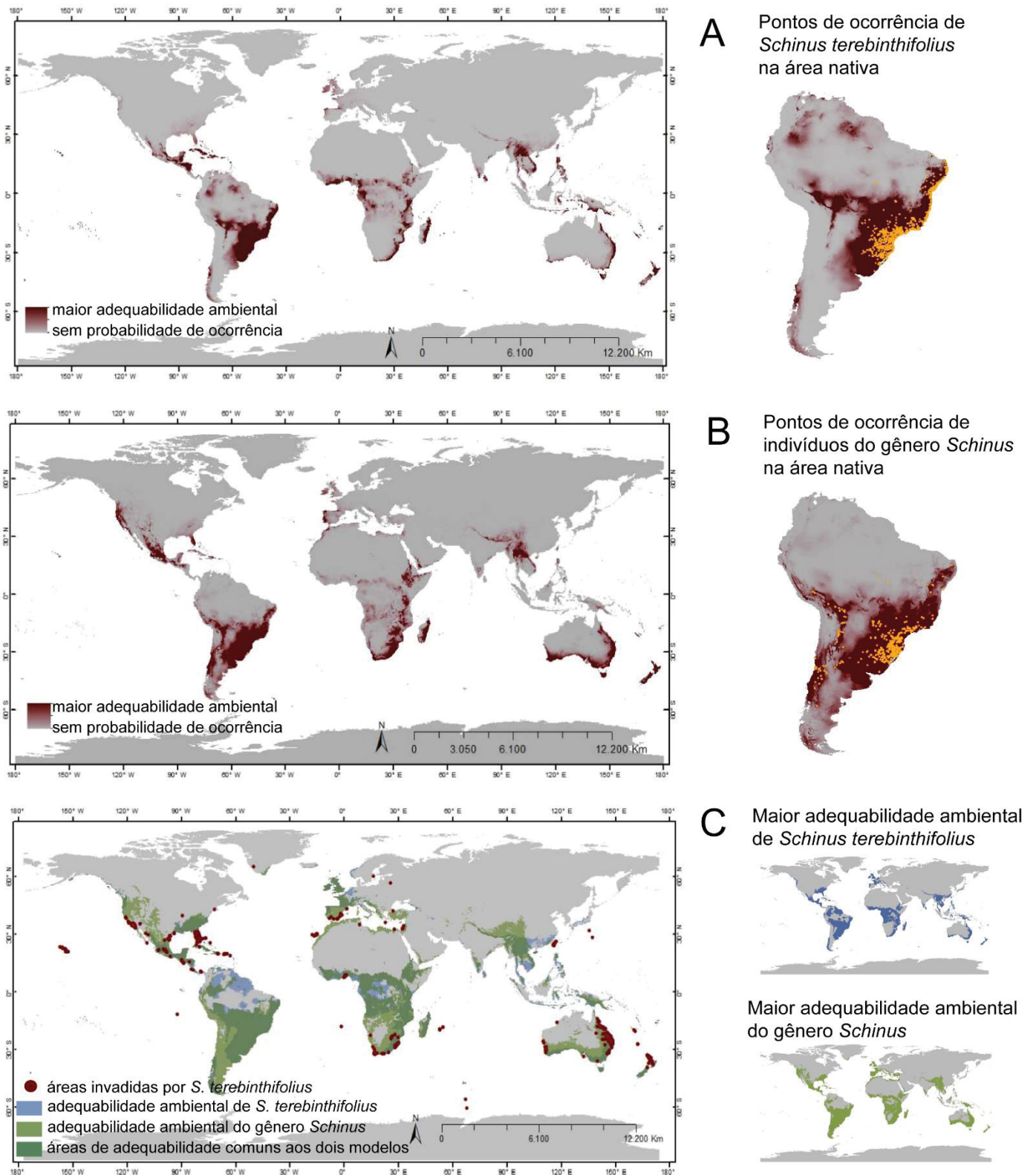
O modelo gerado para o gênero *Schinus*, considerando a distribuição das espécies filogeneticamente próximas de *S. terebinthifolius*, apresentou valor de AUC de 0,970 (DP = 0,004; training AUC = 0,977) e mais variáveis foram utilizadas para contribuir com mais de 90% do modelo (somadas, as seis variáveis são iguais a 93,2%). A primeira variável ambiental é a mesma que explica o modelo da espécie - isothermalidade, contribuindo com 37,9% para o modelo, seguida de precipitação do mês mais seco (22,7%), temperatura média do trimestre mais frio (13,2%), precipitação do trimestre

mais quente (12,9%), temperatura sazonal (4,2%) e temperatura máxima do mês mais quente (2,3%).

O modelo gerado apenas pela distribuição nativa de *S. terebinthifolius* (Figura 2A) não foi capaz de prever todas as atuais áreas invadidas pela espécie. Entretanto, no modelo gerado a partir dos dados de ocorrência das espécies filogeneticamente relacionadas, essas áreas foram representadas, são elas: costa oeste dos Estados Unidos da América, Mediterrâneo, costa oeste da África Meridional e costa oeste da Austrália. As regiões invadidas representadas por ambos os modelos correspondem a Flórida, Caribe, Oeste da África e costa leste da África Meridional, costa leste da Austrália, Nova Zelândia e Taiwan (Figura 2B). As outras regiões de adequabilidade ambiental propostas por esse modelo coincidem com as áreas geradas apenas com dados de ocorrência de *S. terebinthifolius* (Figura 2C). Apesar de prever fracamente as invasões na região do Mediterrâneo, o segundo modelo (Figura 2B) foi capaz de prever com maior adequabilidade a demais áreas invadidas por *S. terebinthifolius*.

O único ponto de invasão representado apenas pelo modelo de *S. terebinthifolius* (Figura 2A) ocorre no Panamá.

Figura 2: Modelos de adequabilidade ambiental para comparação com o processo de invasão de *Schinus terebinthifolius*. A – Modelo baseado apenas em dados de ocorrência da espécie em sua área nativa. B – Modelo baseado em dados de ocorrência de espécies do gênero *Schinus* (exceto *S. terebinthifolius*) sua área nativa. C – Sobreposição dos dois modelos e pontos de ocorrência de *Schinus terebinthifolius* na área invadida.

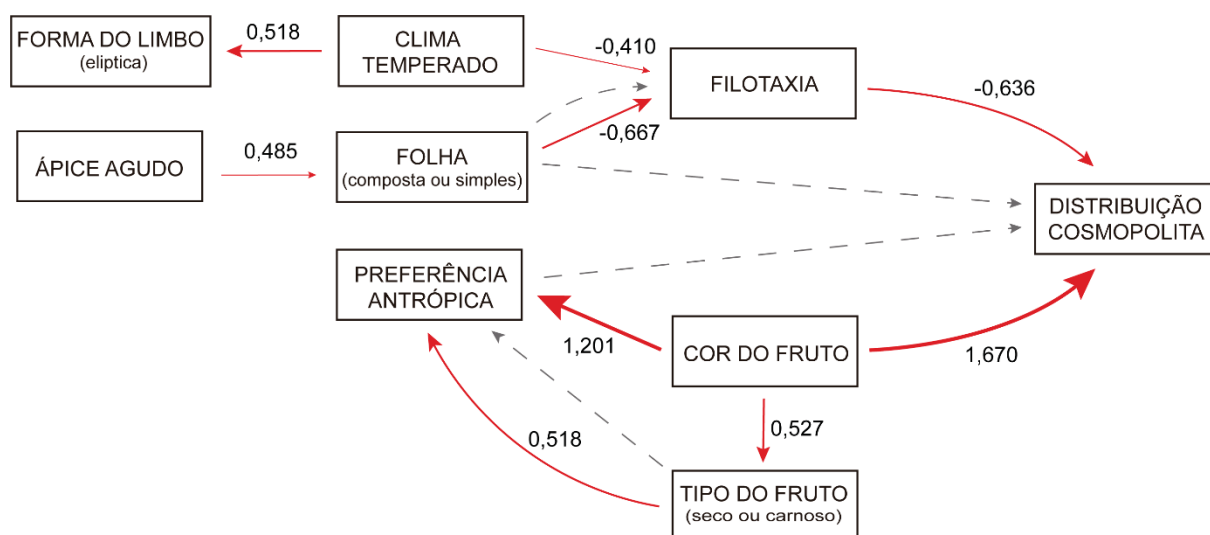




Um total de 561 pessoas responderam ao questionário de preferência antrópica. Desse total, 70,4% preferiram frutos carnosos e apenas 29,6% escolheram frutos secos. Dentre os frutos secos, a cor parda teve preferência de 9,2% e a cor castanha 6%. Para os frutos carnosos, 74,7% dos votos foram destinados a frutos vermelhos, 6,8% a frutos verdes e 3,5% a frutos de coloração roxa.

Esses e outros parâmetros morfológicos foram utilizados na *path analysis*. Essa análise sugeriu que as variáveis que mais influenciaram na distribuição das espécies foram a cor do fruto (Figura 3) e a filotaxia, que é oposta nas espécies com maior distribuição. A cor do fruto também influenciou diretamente a preferência antrópica e o tipo de fruto, uma vez que os frutos vermelhos são carnosos. A filotaxia foi influenciada pelas folhas compostas e o clima temperado. Forma do limbo e do ápice foliar não influenciaram diretamente na distribuição das espécies.

Figura 3: *Path analysis* dos fenótipos contidos nas espécies de Anacardioideae 2. Setas vermelhas indicam a orientação das relações diretas de causa-efeito entre as variáveis; setas cinzas pontilhadas indicam a orientação das relações indiretas de causa-efeito entre as variáveis



## DISCUSSÃO

As áreas atualmente invadidas por *S. terebinthifolius* corresponderam à união das áreas de distribuição postuladas pelos dois modelos – aquele que considera apenas as distribuições nativas da espécie alvo e o do conjunto de espécies do gênero. Esse resultado sugere fortemente que *S. terebinthifolius* é capaz de realizar *fitness* não apenas por *resource tracking* - quando condições ambientais (pressão seletiva) semelhantes aquelas de sua área de distribuição nativa são exploradas - mas também através de *sloppy fitness space*. A distribuição da área invadida que coincide apenas no modelo utilizando o conjunto de espécies do mesmo gênero parece refletir a manutenção da capacidade de lidar com distintas condições ambientais compartilhadas com espécies filogeneticamente relacionadas. Nesse segundo caso, a colonização desses ambientes invadidos parecem ser melhor explicadas pela herança da capacidade da espécie em lidar com pressões ambientais distintas sob as quais seu(s) ancestral(is) comuns foi(ram) submetido(s). Portanto, nesse cenário, essas invasões representam o resultado de *ecological fitting* por conservadorismo filogenético; a espécie putativamente explora essa região de seu *sloppy fitness space*, pelo menos nos momentos iniciais do processo invasivo.

Estes resultados sugerem que a capacidade da espécie em lidar com habitats diferentes de sua área nativa encontrava-se dormente ou sua expressão era inconspícua, até que a mesma tivesse a oportunidade de fazê-lo - através da preferência e, consequente, distribuição antrópica. Esta variação genética críptica pode levar à expansão de nicho (Vignuzzi et al. 2006; Bay et al. 2017). Entretanto, a invasão no Panamá não foi prevista por nenhum dos modelos e, portanto, parece não representar *ecological fitting* via conservativismo filogenético ou via *resource tracking*.

Uma outra maneira de “explorar” o *sloppy fitness space* da espécie é a plasticidade fenotípica e exaptação (Klemens e Agosta, 2008). De fato, Henrik (2018) sugere que a plasticidade fenotípica seja responsável pela produção de fenótipos capazes de lidar com as novas condições ambientais. Esse autor sugere ainda, que a plasticidade fenotípica também é um tipo de variabilidade críptica, expressa quando o organismo é submetido a novos regimes de seleção. Pilatti (Cap. I) indentificou respostas fenotípicas plásticas em diferentes atributos foliares de *S. terebinthifolius* em uma área invadia (Flórida, EUA), sugerindo que a plasticidade tem um papel fundamental no processo de invasão dessa espécie. Exaptação, evidentemente, não pode ser eliminada sem uma análise mais detalhada do cenário ambiental e da espécie na área invadida no Panamá.

Como sugerido por Araújo et al. (2015), mudanças ecológicas que podem produzir processos evolutivos dependem de dois fatores, **capacidade** e **oportunidade**. Os resultados do presente estudo sugerem que muitas das áreas invadidas por *S. terebinthifolius* representam a **capacidade** da espécie de realizar *ecological fitting* por conservatismo filogenético, mesmo que de forma indireta como sugerido acima e por Henrik (2018). Todavia, a maior parte das áreas invadidas são geograficamente distantes da área nativa de distribuição da aroeira, a grande maioria interrompidas por barreiras geográficas de grande extensão (e.g. oceanos). Parece razoável, portanto, que vetores facilitadores de dispersão tenham sido responsáveis pela introdução da espécie nas regiões compatíveis com a capacidade da espécie de sobreviver e formar novas populações independentes. Esses vetores podem representar a **oportunidade** necessária para o processo invasivo.

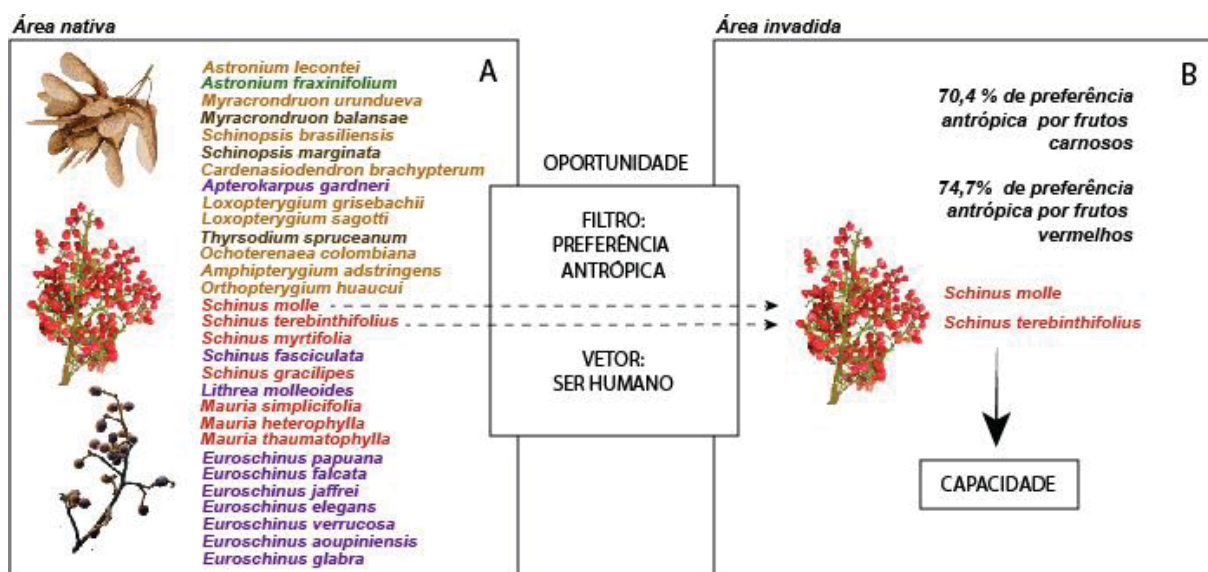
De fato, a preferência dos entrevistados e os resultados da *Path Analysis* (Fig. 3) sugerem que a translocação antrópica representa o vetor mais provável da dispersão da espécie por longas distâncias geográficas, transpondo barreiras geográficas extensas. Entretanto, nem todas as espécies de *Schinus* utilizadas na modelagem representam espécies reconhecidamente invasoras, apesar de provavelmente compartilharem a capacidade ancestral de *S. terebinthifolius*. Além da cor do fruto influenciar no processo de dispersão via ação antrópica, é provável que a localização dos indivíduos também influencie, uma vez que *S. myrtifolia* e *S. gracilipes* apresentam frutos muito similares aos de *S. terebinthifolius* e *S. molle*, mas não constam como espécies invasoras (*Discover of life*, 2018; *Catalogue of life*, 2018; *Global Invasive Species Database*, 2018; *Global Biodiversity Information Facility*, 2018). Isso provavelmente ocorre porque *S. myrtifolia* e *S. gracilipes* possuem distribuição muito restrita em sua área nativa (ambas ocorrem ao Norte da Argentina), diminuindo a probabilidade de encontro do homem com seus espécimes, enquanto a área nativa de *S. terebinthifolius* e *S. molle* cobre amplas regiões da América do Sul (*Global Biodiversity Information Facility*, 2018).

Além de *S. terebinthifolius*, outras espécies da mesma família são conhecidas como invasoras de ampla distribuição geográfica (*Global Biodiversity Information Facility*, 2018), também apresentam frutos carnosos e vermelhos e foram amplamente transportadas através da ação antrópica. São elas *Schinus molle* (sinônimo *S. areira*; nome popular: aroeira-salsa, aroeira-mansa), nativa dos Andes Peruanos (Kramer, 1957; Goldstein e Coleman, 2004); *Mangifera indica* (manga), natural do norte da Índia (Mukherjee, 1972; Bompard, 1992); e *Anacardium occidentale* (caju), nativo da região

nordeste do Brasil (Johnson, 1973). A distribuição destas espécies e o fenótipo dos frutos valida os resultados obtidos na *Path Analysis*.

A contribuição antrópica na distribuição dessas espécies funciona em diferentes fases do que pode vir a se tornar um processo de invasão (Fig. 4). Primeiramente, a preferência humana por frutos carnosos e de cores quentes funciona como um filtro, selecionando majoritariamente plantas com este fenótipo ao invés de plantas com frutos secos ou de cores frias. A segunda contribuição vem como vetor de introdução das plantas através do globo, superando possíveis barreiras naturais em um mundo interconectado pelo transporte e sistemas de correios - as primeiras introduções registradas de *S. terebinthifolius* nos Estados Unidos da América se deram através do sistema de correios no ano de 1989 (Morton, 1978). Depois do transporte, essas plantas provavelmente ganham cuidados extras no processo de estabelecimento, uma vez que foram introduzidas por motivos ornamentais ou como espécies frutíferas. Na Flórida, um aspirante a botânico, chamado Dr. Geo Stone, cultivou por dezoito anos sementes de *S. terebinthifolius* trazidas do Brasil, distribuindo as mudas livremente para que fossem plantadas como espécie ornamental (Morton, 1978).

Figura 4: À esquerda (A), espécies contidas em Anacardioideae 2 (nativas da América do Sul) utilizadas na *path analysis*. A cor vinculada ao nome científico da espécie é referente a cor do respectivo fruto. O filtro antrópico seleciona espécies com fenótipos específicos de fruto (B) e atua como vetor na distribuição destas espécies.



Sax (2001) sugeriu que a ação antrópica influencia a distribuição e a diversidade das espécies exóticas (através da oportunidade), mas sugere que o passado da espécie (eventos ligados à sua história evolutiva) é o responsável pela sua naturalização no novo habitat, denominando de “legado da linhagem” o que este estudo interpreta como sendo conservadorismo filogenético (capacidade). Análises biogeográficas de *S. terebinthifolius* suportam a existência de uma contínua dispersão no território nativo entre o começo do Pleistoceno (2,58 Ma) até os dias atuais, sem extinção local de populações, mesmo durante os eventos de glaciação (Pilatti, Cap. II). Essa autora sugere que a demografia e estruturação genética dessas populações tenha sido afetada durante os eventos de flutuações climáticas, apresentando alguns eventos de contração e expansão. Todavia, sua distribuição espacial, uma vez estabelecida, permaneceu imutável. A 0,7 Ma, a espécie já ocupava do nordeste ao sul da Floresta Atlântica, onde permanece nos dias atuais. A reconstrução da história espacial de *S. terebinthifolius* revela sua resiliência ambiental e sua capacidade de sobrevivência sob condições climáticas distintas. Essa habilidade pode ter sido herdada de seus ancestrais e resgatada nos processos de naturalização nas áreas invadidas (Pilatti, Cap. II).

A história evolutiva da família de *S. terebinthifolius* - Anacardiaceae, revela que ao longo dos últimos 100 milhões de anos este táxon passou por múltiplos eventos de colonizações intercontinentais, variando entre zonas tropicais e zonas temperadas, que também apresentavam temperaturas congelantes. Dessa forma, diversas linhagens de Anacardiaceae vem diversificando e acumulando adaptações para os diferentes nichos ocupados pelas suas linhagens ancestrais desde o Cretaceo-Paleoceno recente (Weeks et al, 2014).

O clima temperado é uma das características que parece ser compartilhada e resgatada no conservadorismo de nicho das espécies de *Schinus*. A modelagem de nicho de *S. terebinthifolius* contemplou principalmente as invasões na costa leste dos continentes, enquanto a modelagem de nicho das espécies de *Schinus*, além de considerar essas áreas como de adequabilidade ambiental, também contemplou as invasões da costa oeste dos continentes e o no Mediterrâneo. Essas últimas são regiões mais frias devido às correntes marítimas (Misachi, 2017). Suportando essa hipótese, a *Path Analysis* indicou que apenas o clima temperado influencia, ainda que indiretamente, a distribuição das espécies da sub-família Anacardioideae 2. De fato, os resultados gerados pelo algoritmo do Maxent para explicar as áreas de maior adequabilidade estão direto ou indiretamente relacionados à temperatura.

A variável ambiental que mais contribuiu com ambos os modelos foi a isothermalidade, o que significa que as espécies estão sujeitas à uma variação diária de temperatura maior do que a variação anual, exigindo dos organismos adaptações para lidar com essas variações drásticas em curta escala de tempo (Costa et al., 2018). A magnitude da variação diária da temperatura depende principalmente das condições atmosféricas: regiões com ar úmido retém mais calor que regiões com ar seco e, quanto maior a elevação, menor a densidade do ar, o que torna o ar circundante menos espesso e incapaz de manter o calor (Gurevitch et al., 2009). Diversas espécies utilizadas na modelagem do gênero ocorrem nas regiões Andinas do Chile e Bolívia, onde as altitudes variam entre 1500 – 3500m (Freire et al., 2015). A exposição a esse tipo de variação de temperatura diária reflete não só na capacidade em lidar com a isothermalidade, mas também de suportar temperaturas extremas em outras escalas temporais (como as outras variáveis relacionadas a temperatura que foram consideradas no modelo: temperatura média do trimestre mais frio; temperatura sazonal; temperatura máxima do mês mais quente). No Brasil, as espécies do gênero *Schinus* ocorrem principalmente na região sul e sudeste, sobre a Serra Geral (500 – 1500m), onde também ocorre a maior densidade de *S. terebinthifolius* - mas que já foi relatada desde o nível do mar até 2000m de altura (Fleig, 1987; Fleig; Klein, 1989; Carvalho, 1994), sob temperaturas que variam de 8 a 28°C (Carvalho, 1994).

Linhagens de Anacardiaceae colonizaram a América do Sul durante o Paleoceno, entre 50 – 60 Ma, divergindo e dando origem a sub-família Anacardioideae 2 - da qual pertence *Schinus* - entre 30 – 56 Ma (Weeks et al, 2014). Nas análises filogeográficas de *S. terebinthifolius*, foram encontradas evidências de que o conservadorismo filogenético pode explicar, pelo menos em parte, a resiliência da espécie às diferentes mudanças climáticas durante as mais recentes glaciações e inter-glaciações (Pilatti, Cap. II). Isso significa que as linhagens passadas e recentes dessa subfamília se adaptaram às variações extremas de temperatura na área nativa ao longo de sua evolução, o que as tornam resistentes a diferentes variações de temperatura também fora de sua área nativa.

A segunda variável ambiental a contribuir com ambos os modelos foi a precipitação. Quando precipitação é relacionada à temperatura e ao tipo de vegetação local, essa gera padrões locais de umidade e evapotranspiração, os quais afetam as espécies vegetais (Gurevitch et al., 2009). Nos Andes, há predomínio de vegetação de altitude – a qual é rasteira (Simielli, 2010) e a precipitação média anual varia entre 350 – 700 mm (Shi et al., 2000). Esses dois aspectos contribuem para que essa região tenha alta

sensibilidade hidrológica - alterações nos volumes de chuva afetam de forma drástica a evapotranspiração (Steinke et al., 2007). Por outro lado, no Brasil, a fitofisionomia nas quais ocorrem as espécies de *Schinus* são predominantemente florestais (Simielli, 2010), com variação de precipitação entre 700 – 2100 mm (Shi et al., 2000). Segundo Carvalho (1994), *S. terebinthifolius* ocorre numa precipitação média anual entre 950 até 2200 mm. A pluviosidade somada à fitofisionomia dessa região diminui a sensibilidade hidrológica (Steinke et al., 2007), tornando a disponibilidade de água maior para os organismos vegetais que habitam esses locais. Sendo assim, espera-se que as espécies de *Schinus* apresentem ampla tolerância a diferentes regimes pluviométricos e a disponibilidade de água em outras formas, como a umidade do ar, o que pode ser observado nas invasões de climas tropicais a áridos ao redor do globo.

Além do clima, a filotaxia foi o atributo foliar mais influente sobre a distribuição das espécies, segundo a *Path Analysis*. A filotaxia está relacionada com a eficiência da interceptação da radiação solar (Niklas, 1988). Portanto, diferentes arranjos foliares levam a diferentes eficiências na captação de luz e na performance fotossintética das plantas (Falster e Westoby, 2003). A filotaxia oposta de *S. terebinthifolius* pode ser resultado de evolução sem pressão seletiva para interceptação eficiente de luz (Brites e Valladares, 2005), em habitats com alta disponibilidade deste recurso, como acontece com *S. terebinthifolius*, a qual é considerada uma espécie pioneira a secundária inicial em sua área nativa (Carvalho 1994, Lorenzi, 2002). Entretanto, a influência da filotaxia na distribuição das espécies pode ser um resultado tendenciado pelo fato das duas espécies com maior distribuição em áreas invadidas – *S. terebinthifolius* e *S. molle*, possuírem a mesma filotaxia (oposta).

Os resultados deste estudo trazem à tona questões importantes a serem consideradas nos estudos e previsões de invasões biológicas, filogeografia e evolução. Assim como acontece com *S. terebinthifolius*, características das espécies muitas vezes não expressas são importantes para a capacidade de invasão de uma espécie e podem influenciar na oportunidade de dispersão.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allendorf, F. W., & Lundquist, L. L. (2003). Introduction: Population biology, evolution, and control of invasive species. *Conservation Biology*, 17, 24–30. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.02365.x>
- Allouche, O., Tsoar, A., & Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43, 1223-1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>
- Agosta, S. J., & Klemens, J. A. (2008). Ecological fitting by phenotypically flexible genotypes: implications for species associations, community assembly and evolution. *Ecology Letters*, 11(11), 1123-1134. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01237.x>
- Agosta, S. J., Janz, N., & Brooks, D. R. (2010). How specialists can be generalists: resolving the "parasite paradox" and implications for emerging infectious disease. *Zoologia*, 27(2), 151-162. <http://dx.doi.org/10.1590/S1984-46702010000200001>
- Araujo, S. B., Braga, M. P., Brooks, D. R., Agosta, S. J., Hoberg, E. P., Von Hartenthal, F. W., & Boeger, W. A. (2015). Understanding host-switching by ecological fitting. *PLoS One*, 10(10), e0139225. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0139225>
- Baggio, R. A., Stoiev, S. B., Spach, H. L., & Boeger, W. A. (2017). Opportunity and taxon pulse: the central influence of coastal geomorphology on genetic diversification and endemism of strict estuarine species. *Journal of Biogeography*, 44(7), 1626-1639. <https://doi.org/10.1111/jbi.12934>
- Bay, R. A., Rose, N., Barrett, R., Bernatchez, L., Ghalambor, C. K., Lasky, J. R., et al. Predicting responses to contemporary environmental change using evolutionary response architectures. *Am Nat.* 2017; 189(5):463±473. <https://doi.org/10.1086/691233>
- Bompard, J. M. (1992). The genus *Mangifera* re-discovered: the potential contribution of wild species to mango cultivation. In IV International Mango Symposium 341 (pp. 69-77).
- Brites, D., & Valladares, F. (2005). Implications of opposite phyllotaxis for light interception efficiency of Mediterranean woody plants. *Trees*, 19(6), 671-679. <https://doi.org/10.1007/s00468-005-0431-6>
- Brooks, D. R., & McLennan, D. A. (2002). *The nature of diversity: an evolutionary voyage of discovery*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Carvalho, P. E. R. (1994). *Espécies florestais brasileiras: Recomendações silviculturais, potencialidade e uso da madeira*. Brasília: EMBRAPA – SPI.
- Costa, T. R., de Moura, C. C., Machado, E. L. M., & Bueno, M. L. (2018). Modelagem preditiva da espécie *Lychnophora pohlii* SCH. BIP., no estado de Minas Gerais. *Nativa*, 6(1), 100-106.



CRIA (Centro de Referência e Informação Ambiental). 2017. Specieslink – simple search. Disponível em <http://www.splink.org.br/index> (Acesso em 08/2017).

Cruz, C. D., & Carneiro, P. C. S. (2003). *Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético*. Viçosa: UFV, 585p.

*Discover of life*, 2018. Disponível em: <http://www.discoverlife.org/mp/20q>. Acesso em maio 2018.

Environmental System Research Institute (ESRI). (2010) ArcGIS software. Redlands, California. <http://www.esri.com/products/index.html/>

Falster, D. S., & Westoby, M. (2003). Leaf size and angle vary widely across species: What consequences for light interception? *New Phytologist*, 158, 509–525. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00765.x>

Fleig, M. (1987). Anacardiaceae. Flora Ilustrada do Rio Grande do Sul. Porto Alegre: *Boletim do Instituto de Biociências*, 18(42) 1-72.

Fleig, M., & Klein R. M. (1989). *Anacardiáceas: Flora Ilustrada Catarinense*. Itajaí-SC: Herbário Barbosa Rodrigues, 64p.

Freire, J. L. M., de Freitas, S. R., & dos Santos Coelho, C. A. (2015). Calibração do modelo regional BRAMS para a previsão de eventos climáticos extremos. *Revista Brasileira de Meteorologia*, 30(2), 158-170.

*Global Biodiversity Information Facility* - GBIF.org. Disponível em: <https://doi.org/10.15468/dl.a8trs0> Acesso em maio 2018.

Goldstein, D. J., & Coleman, R. C. (2004). *Schinus molle* L. (Anacardiaceae) chicha production in the central Andes. *Economic Botany*, 58(4), 523-529. [https://doi.org/10.1663/0013-0001\(2004\)058\[0523:SMLACP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0013-0001(2004)058[0523:SMLACP]2.0.CO;2)

Good, R. (1953). *Geography of the flowering plants*. London, UK: Longmans, Green And Co.

Gurevitch, J., Scheiner, S. M., & Fox, G. A. (2009). *Ecologia Vegetal-2*. Artmed Editora.

Harvey, P. H., & Pagel, M. D. (1991). *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford, U.K.: Oxford Univ. Press.

Henrik, H. (2018). Does pathogen plasticity facilitate host shifts?. *PLoS pathogens*, 14(5), e1006961. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1006961>

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965-1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>

Holt, R. D., & Barfield, M. (2008). Habitat selection and niche conservatism. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, 54, p.295–309. <https://doi.org/10.1560/IJEE.54.3-4.295>

- Inderjit. (2005). Plant invasions: habitat invasibility and dominance of invasive plant species. *Plant Soil*, 277, 1–5. doi: 10.1007/s11104-004-6638-2
- Janzen, D. H. (1985). On ecological fitting. *Oikos*, 45, 308–310.
- Johnson, D. (1973). The botany, origin, and spread of the cashew *Anacardium occidentale* L. *Journal of plantation crops*, 1, 1-7.
- Kramer, F. L. (1957). The pepper tree, *Schinus molle* L. *Economic Botany*, 11(4), 322-326. <https://doi.org/10.1007/BF02903811>
- Keller, S. R., & Taylor, D. R. (2008). History, chance and adaptation during biological invasion: separating stochastic phenotypic evolution from response to selection. *Ecology Letters*, 11(8), 852-866. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01188.x
- Lee, C. E. (2002). Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in ecology & evolution*, 17(8), 386-391. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02554-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02554-5)
- Lorenzi, H. (2002). *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil* (4 ed.). Nova Odessa: Editora Plantarum.
- Malcicka, M., Agosta, S. J., & Harvey, J. A. (2015). Multi level ecological fitting: indirect life cycles are not a barrier to host switching and invasion. *Global change biology*, 21(9), 3210-3218. doi: 10.1111/gcb.12928
- Misachi, J. How do ocean currents affect climate? Disponível em: <<https://www.worldatlas.com/articles/how-do-ocean-currents-affect-climate.html>>. Acessado em 18 jun. 2018.
- Morton, J. F. (1978). Brazilian peppertree — its impact on people, animals and the environment. *Economic Botany*, 32, 353–359.
- Mukherjee, S. K. (1972). Origin of mango (*Mangifera indica*). *Economic Botany*, 26(3), 260-264. <https://doi.org/10.1007/BF02861039>
- Niklas, K. J. (1988). The role of phyllotactic pattern as a “developmental constraint” on the interception of light by leaf surfaces. *Evolution*, 42, 1–16. doi: 10.1111/j.1558-5646.1988.tb04103.x.
- Sanchotene, M. C. C. (1989). *Frutíferas nativas úteis à fauna na arborização urbana*. Porto Alegre, RS: SAGRA. 306 p.
- Peterson, A. T., Soberón, J., & Sánchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285(5431), 1265-1267. doi: 10.1126/science.285.5431.1265

Peterson, A. T., & Vieglais, D. A. (2001). Predicting Species Invasions Using Ecological Niche Modeling: New Approaches from Bioinformatics Attack a Pressing Problem: A new approach to ecological niche modeling, based on new tools drawn from biodiversity informatics, is applied to the challenge of predicting potential species' invasions. *BioScience*, 51(5), 363-371.

Phillips, S. J., & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161–175. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>

Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, 190(3), 231-259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>

Prinzing, A., Durka, W., Klotz, S., & Brandl, R. (2001). The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268, 2383–2389. doi: 10.1098/rspb.2001.1801

Pyron, R. A., Costa, G. C., Patten, M. A., & Burbrink, F. T. (2015). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews*, 90(4), 1248-1262. doi: 10.1111/brv.12154

R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

R Core Team. (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <http://www.r-project.org/>

Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., ... & McCauley, D. E. (2001). The population biology of invasive species. *Annual review of ecology and systematics*, 32(1), 305-332. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037>

Sax, D. F. (2001). Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: implications for biogeography. *Journal of Biogeography*, 28(1), 139-150. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00536.x>

Sax, D. F., Brown, J. H. (2000). The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography*, 9(5), 363-371. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00217.x>

Simielli, M. E. (2010). *Geoatlas* (33. ed.). São Paulo: Ática.

Siqueira, M. F. (2005). Uso de modelagem de nicho fundamental na avaliação do padrão de distribuição geográfica de espécies vegetais. 177 f. Tese (Doutorado em Ciências da Engenharia Ambiental) – Escola de Engenharia de São Carlos, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Shi, W., Higgins, R. W., Yarosh, E., & Kousky, V. E. The Annual Cycle and Variability of Precipitation in Brazil. NCEP/Climate Prediction Center Atlas No 9, 2000. Disponível em [http://www.cpc.noaa.gov/products/outreach/research\\_papers/ncep\\_cpc\\_atlas/9/fig2.html](http://www.cpc.noaa.gov/products/outreach/research_papers/ncep_cpc_atlas/9/fig2.html)> Acesso em 01 de junho de 2018.

Steinke, E. B., Dias de Paiva, R. C., Siqueira, V. A., Fleischmann, A. S., Brêda, J. P. L. F., & Collischonn, W. (2017). Análise de sensibilidade da evapotranspiração e vazão à variabilidade climática na América do Sul através de modelagem hidrológica. Simpósio Brasileiro de Recursos Hídricos (22.: Florianópolis, 2017). Anais [recurso eletrônico].[Porto Alegre: ABRH, 2017].

Stockwell, C. A., Hendry, A. P. & Kinnison, M. T. (2003). Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 94–101. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)00044-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)00044-7)

Vignuzzi, M., Stone, J. K., Arnold, J. J., Cameron, C. E., & Andino, R. (2006). Quasispecies diversity determines pathogenesis through cooperative interactions in a viral population. *Nature*, 439(7074): 344-348. <https://doi.org/10.1038/nature04388>

Weeks, A., Zapata, F., Pell, S. K., Daly, D. C., Mitchell, J. D., & Fine, P. V. (2014). To move or to evolve: contrasting patterns of intercontinental connectivity and climatic niche evolution in “Terebinthaceae” (Anacardiaceae and Burseraceae). *Frontiers in genetics*, 5, 409. doi: 10.3389/fgene.2014.00409

Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 36, 519–539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>

Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., et al. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology letters*, 13(10), 1310-1324. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x.

## REFERÊNCIAS

- AGOSTA, S. J.; KLEMENS, J. A. Ecological fitting by phenotypically flexible genotypes: implications for species associations, community assembly and evolution. **Ecology Letters**, v. 11, n. 11, p. 1123-1134, 2008.
- AGOSTA, S. J.; JANZ, N.; BROOKS, D. R. How specialists can be generalists: resolving the “parasite paradox” and implications for emerging infectious disease. **Zoologia**, v. 27, n. 2, 2010.
- ALLENDORF, F. W.; LUNDQUIST, L. L. Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species. **Conservation Biology**, v. 17, n. 1, p. 24-30, 2003.
- ALLOUCHE, O.; TSOAR, A.; KADMON, R. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). **Journal of applied ecology**, v. 43, n. 6, p. 1223-1232, 2006.
- ANDERSON, Theodore Wilbur. **An introduction to multivariate statistical analysis**. New York: Wiley, 1958.
- ARAÚJO, S. B.; BRAGA, M. P.; BROOKS, D. R.; AGOSTA, S. J.; HOBERG, E. P.; VON HARTENTHAL, F. W.; BOEGER, W. A. Understanding host-switching by ecological fitting. **PLoS One**, v. 10, n. 10, e0139225, 2015.
- BAGGIO, R. A.; STOIEV, S. B.; SPACH, H. L.; BOEGER, W. A. Opportunity and taxon pulse: the central influence of coastal geomorphology on genetic diversification and endemism of strict estuarine species. **Journal of Biogeography**, v. 44, n. 7, p. 1626-1639, 2017.
- BANDEL, H.-J.; FORSTER, P.; RÖHL, A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. **Molecular Biology Evolution**, v. 16, p. 37-48, 1999.
- BARVE, A.; WAGNER, A. A latent capacity for evolutionary innovation through exaptation in metabolic systems. **Nature**, v. 500, n. 7461, p. 203-206, 2013.
- BAY, R. A.; ROSE, N.; BARRETT, R.; BERNATCHEZ, L.; GHALAMBOR, C. K., LASKY, J. R., et al. Predicting responses to contemporary environmental change using evolutionary response architectures. **The American Naturalist**, v. 189, n. 5, p. 463-473, 2017.
- BEHLING, H.; ARZ, H. W.; Pätzold, J.; Gerold, W. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. **Quaternary Science Reviews**, v. 19, n. 10, p. 981-994, 2000.
- BEHLING, H. Carbon storage increases by major forest ecosystems in tropical South America since the Last Glacial Maximum and the early Holocene. **Global and Planetary Change**, v. 33, n. 1-2, p. 107-116, 2002.

BERTAGNA, Maína. **O papel da dispersão de sementes na estruturação genética de populações fragmentadas de plantas**. 17 f. (Monografia desenvolvidas na disciplina NT238 - Ecologia de Populações de Plantas do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal) - Departamento de Genética e Evolução, UNICAMP. Disponível em < <https://www2.ib.unicamp.br/profs/fsantos/nt238/2004/Monografias/Monografia-Maina.pdf> >. Acesso em 18 abr. 2018.

BOEGER, M. R. T.; WISNIEWSKI, C. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, n. 1, p. 61-72, 2003.

BOEGER, M. R. T.; POULSON, M. Efeitos da radiação ultravioleta-B sobre a morfologia foliar de *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae). **Acta Botanica Brasílica**, 2006.

BOMPARD, J. M. The genus *Mangifera* re-discovered: the potential contribution of wild species to mango cultivation. In: IV International Mango Symposium 341. 1992. p. 69-77.

BONGERS, F.; POPMA, J. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico. **Botanical Gazette**, v. 151, n. 3, p. 354-365, 1990.

BRADSHAW, A. D. Unravelling phenotypic plasticity—why should we bother?. **New Phytologist**, v. 170, n. 4, p. 644-648, 2006.

BRITES, D.; VALLADARES, F. Implications of opposite phyllotaxis for light interception efficiency of Mediterranean woody plants. **Trees**, v. 19, n. 6, p. 671-679, 2005.

BROOKS, D. R.; McLENNAN, D. A. **The nature of diversity: an evolutionary voyage of discovery**. Chicago: University of Chicago Press, 2002.

BROOKS, D. R.; AGOSTA, S. J. Children of time: The extended synthesis and major metaphors of evolution. **Zoologia**, v. 29, n. 6, p. 497-514, 2012.

CALDWELL, M. M. Solar UV irradiation and the growth and development of higher plants. **Photophysiology**, v. 6, p. 131-177, 1971.

CALDWELL, M. M.; ROBBERECHT, R.; FLINT, S. D. Internal filters: prospects for UV-acclimation in higher plants. **Physiologia plantarum**, v. 58, n. 3, p. 445-450, 1983.

CARNAVAL, A. C.; MORITZ, C. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. **Journal of Biogeography**, v. 35, n. 7, p. 1187-1201, 2008.

CARNAVAL, A. C.; HICKERSON, M. J.; HADDAD, C. F.; RODRIGUES, M. T.; MORITZ, C. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. **Science**, v. 323, n. 5915, p. 785-789, 2009.

CARNAVAL, A. C.; WALTARI, E.; RODRIGUES, M. T.; ROSAUER, D.; VANDERWAL, J.; DAMASCENO, R., ... & PIE, M. R. Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. **Proceedings of Royal Society B**, v. 281, n. 1792, 2014.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies florestais brasileiras: Recomendações silviculturais, potencialidade e uso da madeira**. Brasília: EMBRAPA – SPI, 1994.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies arbóreas brasileiras**. Colombo: Embrapa Florestas. 2003.

CESÁRIO, L. F.; GAGLIANONE, M. C. Polinizadores de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) em formações vegetacionais de restinga no norte do estado do Rio de Janeiro. **Bioscience Journal**, v. 29, n. 2, 2013.

CHEN, Ellen.; GERBER, John. F. Climate. In: MYERS, Ronald L.; Ewel John J. Ecosystems of Florida. University of Central Florida Press, Orlando, 1990. Cap 2. p. 11–34.

CHENG, H.; SINHA, A.; CRUZ, F. W.; WANG, X.; EDWARDS, R. L.; D’HORTA, F. M.; RIBAS, C. C.; VUILLE, M.; STOTT, L. D.; AULER, A. S. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. **Nature communications**, v. 4, n. 1411, 2013.

COSTA, L. P. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. **Journal of Biogeography**, v. 30, n. 1, p. 71-86, 2003.

COSTA, T. R.; de MOURA, C. C.; MACHADO, E. L. M.; BUENO, M. L. Modelagem preditiva da espécie *Lychnophora pohlii* SCH. BIP., no estado de Minas Gerais. **Nativa**, v. 6, n. 1, p. 100-106, 2018.

CRAWLY, M. J. **Plant ecology**. Oxford: Blackwell Science. 2001.

CRIA (Centro de Referência e Informação Ambiental). 2017. Specieslink – simple search. Disponível em: < <http://www.splink.org.br/index>>. Acesso em: ago. 2017.

CRUZ, Cosme Damiao; SOUZA CARNEIRO, Pedro Crescencio. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. Universidade Federal de Viçosa, 2006.

CRUZ, F. W.; VUILLE, M.; BURNS, S. J.; WANG, X.; CHENG, H.; WERNER, M.; EDWARDS, L. R.; KARMANN, I.; AULER, A. S.; NGUYEN, H. Orbitally driven east–west antiphasing of South American precipitation. **Nature Geoscience**, v. 2, n. 3, p. 210, 2009.

DAY, T. A. Relating UV-B radiation screening effectiveness of foliage to absorbing-compound concentration and anatomical characteristics in a diverse group of plants. **Oecologia**, v. 95, n. 4, p. 542-550, 1993.

- de FREITAS, M. J. E.; RODERJAN, C. V.; de ANDRADE, K. R.; GALVÃO, F. Fenologia vegetativa e reprodutiva de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista Aluvial–Araucária (PR). **Estudos de Biologia**, v. 35, n. 85, 2017.
- de JESUS, S.; de ARAUJO, M-F, E. L. Frugivory by birds in *Schinus terebinthifolius* (Anacardiaceae) and *Myrsine coriacea* (Myrsinaceae). **Brazilian Journal of Ornithology**, v. 15, n. 31, 2013.
- de OLIVEIRA, P. E.; BARRETO, A. M. F.; SUGUIO, K. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. **Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology**, v. 152, n. 3-4, p. 319-337, 1999.
- DISCOVER OF LIFE. Disponível em: <<http://www.discoverlife.org/mp/20q>>. Acesso em: mai. 2018.
- DOMINGUEZ, J. M. L.; da SILVA, R. P.; NUNES, A. S.; FREIRE, A. F. M. The narrow, shallow, low accommodation shelf of central Brazil: Sedimentology, evolution, and human uses. **Geomorphology**, v. 203, p. 46–59, 2013.
- DRUMMOND, A. J.; SUCHARD, M. A.; XIE, D.; RAMBAUT, A. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. **Molecular Biology and Evolution**, v. 29, p. 1969-1973, 2012.
- DRUMMOND, A.J.; ASHTON, B.; BUXTON, S.; CHEUNG, M.; COOPER, A.; DURAN, C.; FIELD, M.; HELED, J.; KEARSE, M.; MARKOWITZ, S.; MOIR, R.; STONES-HAVAS, S.; STURROCK, S.; THIERER, T.; WILSON, A., 2011. Geneious v5.4, Available from [http:// www.geneious.com/](http://www.geneious.com/).
- EARL, D. A. et al. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. **Conservation genetics resources**, v. 4, n. 2, p. 359-361, 2012.
- EDDMapS. (2012). Early detection and distribution mapping system. In: The University of Georgia – Center for Invasive Species and Ecosystem Health. Disponível em: <<http://www.eddmaps.org/>>. Acesso em: mai. 2018.
- EDWARDS, C.; READ, J.; SANSON, G. Characterising sclerophylly: some mechanical properties of leaves from heath and forest. **Oecologia**, v. 123, n. 2, p. 158-167, 2000.
- ENGEL, K.; TOLLRIAN, R.; JESCHKE, J. M. Integrating biological invasions, climate change and phenotypic plasticity. **Communicative & integrative biology**, v. 4, n. 3, p. 247-250, 2011.
- ENGELSKJØN, T.; GIELLY, L.; TABERLET, P.; BROCHMANN, C. Impact of ice ages on circumpolar molecular diversity: insights from an ecological key species. **Molecular Ecology**, v. 14, n. 9, p. 2739-2753, 2005.



Environmental System Research Institute (ESRI). (2010) ArcGIS software. Redlands, California. Disponível em: <<http://www.esri.com/products/index.html/>>.

ERWIN, T. L. 1985. The taxon pulse: a general pattern of lineage radiation and extinction among carabid beetles. In Ball GE. **Taxonomy, Phylogeny and Biogeography of Beetles and Ants**. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, 437–472.

EVANNO, G.; REGNAUT, S.; GOUDET, J. Detecting the number of clusters of individuals using the software Structure: a simulation study. **Molecular Ecology**, v. 14, n. 2611-2620, 2005.

EWE, S. M. L.; STERNBERG, L. da S. L. Seasonal water-use by the invasive exotic, *Schinus terebinthifolius*, in native and disturbed communities. **Oecologia**, v. 133, p. 441–448, 2002.

EWE, S. M. L.; STERNBERG, L. da S. L. Growth and gas exchange responses of Brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius*) and native South Florida species to salinity. **Trees**, v. 19, p. 119-128, 2005.

EXCOFFIER, L.; LISCHER, H. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. **Molecular Ecology Resources**, v. 10, p. 564–567, 2010.

FALSTER, D. S.; WESTOBY, M. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? **New Phytologist**, v. 158, n. 3, p. 509-525, 2003.

FEDER, N. E. D.; O'BRIEN, T. P. Plant microtechnique: some principles and new methods. **American journal of Botany**, v. 55, n. 1, p. 123-142, 1968.

FEIJÓ, N. S. A. et al. Growth and photosynthetic responses of *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms and *Schinus terebinthifolius* Raddi seedlings in dense shade. **Agroforestry systems**, v. 77, n. 1, p. 49, 2009.

FERREIRA DE MELO JUNIOR, J. C.; BOEGER, M. R. T. Leaf traits and plastic potential of plant species in a light-edaphic gradient from restinga in southern Brazil. **Acta Biológica Colombiana**, v. 21, n. 1, p. 51-62, 2016.

FLEIG, M. Anacardiaceae. **Flora Ilustrada do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Boletim do Instituto de Biociências, v. 18, n. 42, p. 1-72, 1987.

FLEIG, M.; KLEIN R. M. Anacardiáceas. **Flora Ilustrada Catarinense**. Itajaí-SC: 1989. 64p.

FREELAND, J. R.; KIRK, H.; PETERSEN, S. **Molecular Ecology**, 2nd ed; Wiley & Sons: Chichester, UK, 2011.

FREIRE, J. L. M.; de FREITAS, S. R.; dos SANTOS COELHO, C. A. Calibração do modelo regional BRAMS para a previsão de eventos climáticos extremos. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v. 30, n. 2, p. 158-170, 2015.

FREITAS, A. G.; CARVALHO, M. A.; MENDONÇA, C. B. F.; GONÇALVES-ESTEVEZ, V. Pollen grains in quaternary sediments from the Campos Basin, state of Rio de Janeiro, Brazil: Core BU-91-GL-05. **Acta Botanica Brasilica**, v. 27, n. 4, p. 761-772, 2013.

FU, Y. X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. **Genetics**, v. 147, p. 915-925, 1997.

Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Recursos naturais e meio ambiente: uma visão do Brasil**. Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 1993

GAUSMAN, H. W. Ultraviolet Radiation Reflectance, Transmittance, and Absorptance by Plant Leaf Epidermises. **Agronomy Journal**, v. 67, p. 720-724, 1975.

GLOBAL INVASIVE SPECIES DATABASE. Disponível em: <<http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=22>> Acesso em: mai. de 2018.

GOLDSTEIN, D. J.; COLEMAN, R. C. *Schinus molle* L. (Anacardiaceae) chicha production in the central Andes. **Economic Botany**, v. 58, n. 4, p. 523-529, 2004.

GOOD, Ronald. **Geography of the flowering plants**. Longmans, Green And Co.; London, 1953.

GOULD, S. J.; VRBA, E. S. Exaptation - a missing term in the science of form. **Paleobiology**, v. 8, n. 1, p. 4-15, 1982.

GRATANI, L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. **Advances in botany**, v. 2014, 2014.

GRATANI, L.; COVONE, F.; LARCHER, W. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. **Trees**, v. 20, n. 5, p. 549-558, 2006.

GRISI, F. A.; ÂNGELO, A. C.; BOEGER, M. R.; LEITÃO, C. A. E.; GALVÃO, S. F. WENDLING, I. Morfoanatomia foliar em mudas de *Schinus terebinthifolius* sob diferentes níveis de saturação hídrica. **Floresta**, v. 41, p. 881-894, 2011.

GUREVITCH, Jessica; SCHEINER, Samuel M.; FOX, Gordon A. **Ecologia Vegetal-2**. Artmed Editora, 2009.

HAFFER, J. Speciation in Amazonian Forest Birds. **Science**, v. 165, n. 3889, p. 131-137. 1969.

HAMILTON, M. B. Four primer pairs for the amplification of chloroplast intergenic regions with intraspecific variation. **Molecular Ecology**, v. 8, p. 521-523, 1999.

HARVEY, Paul H. et al. **The comparative method in evolutionary biology**. Oxford: Oxford university press, 1991.

- HEDRICK, P.W. **Genetics of Populations**, 3rd Edition. Jones and Bartlett Publishers, Sudbury, Massachusetts, USA, 2004.
- HENRIK, H. Does pathogen plasticity facilitate host shifts? **PLoS pathogens**, v. 14, n. 5, 2018.
- HIJMANS, R. J.; CAMERON, S. E.; PARRA, J. L.; JONES, P. G.; JARVIS, A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 25, p. 1965-1978, 2005.
- HOLT, R. D.; BARFIELD, M. Habitat selection and niche conservatism. **Israel Journal of Ecology & Evolution**, 54, p.295–309, 2008.
- [HSASC] HAWAII STATE ALIEN SPECIES COORDINATOR. Hawaii's most invasive horticultural plants. 2001.
- HULME, P. E. Phenotypic plasticity and plant invasions: is it all Jack? **Functional Ecology**, v. 22, p. 3-7, 2009.
- INDERJIT. Plant invasions: habitat invasibility and dominance of invasive plant species. **Plant Soil**, v. 277, p. 1–5, 2005.
- JANZEN, D. H. On ecological fitting. **Oikos**, v. 45, p. 308–310, 1985.
- JOHNSON, D. The botany, origin, and spread of the cashew *Anacardium occidentale* L. **Journal of plantation crops**, v. 1, p. 1-7, 1973.
- JOSÉ, A. C.; DAVIDE, A. C.; LONGUINHO de OLIVEIRA, S. Produção de mudas de aroeira (*Schinus terebinthifolius* Raddi) para recuperação de áreas degradadas pela mineração de bauxita. **Cerne**, v. 11, n. 2, 2005.
- KELCHNER, S. A. The evolution of non-coding chloroplast DNA and its application in plant systematics. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 482-498, 2000.
- KELCHNER, S. A.; THOMAS, M. A. Model use in phylogenetics: nine key questions. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 22, n. 2, p. 87-94, 2007.
- KELLER, S. R.; TAYLOR, D. R. History, chance and adaptation during biological invasion: separating stochastic phenotypic evolution from response to selection. **Ecology Letters**, v. 11, n. 8, p. 852-866, 2008.
- KLICH, M. R. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. **Environmental and experimental botany**, v. 44, n. 3, p. 171-183, 2000.
- KRAMER, F. L. The pepper tree, *Schinus molle* L. **Economic Botany**, v. 11, n. 4, p. 322-326, 1957.
- LANDE, R.; ARNOLD, S. J. The measurement of selection on correlated characters. **Evolution**, v. 37, p. 1210–1226, 1983.

- LEE, C. E. Evolutionary genetics of invasive species. **Trends in ecology & evolution**, v. 17, n. 8, p. 386-391, 2002.
- LEITE, Y. L.; COSTA, L. P.; LOSS, A. C.; ROCHA, R. G.; BATALHA-FILHO, H.; BASTOS, A. C.; ... & PARDINI, R. Neotropical forest expansion during the last glacial period challenges refuge hypothesis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 4, p. 1008-1013, 2016.
- LI, Y.; NORLAND, M. The role of soil fertility in invasion of brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius*) in Everglades National Park, Florida. **Soil Science**, v. 166, n. 6, p. 400-405, 2001.
- LIEBERMAN, B. S. **Paleobiogeography**. Plenum/Kluwer Academic, New York, 2000.
- LIEBERMAN, B. S. Paleobiogeography: the relevance of fossils to biogeography. Annual Review of Ecology, **Evolution and Systematics**, v. 34, p. 51–69, 2003a.
- LIEBERMAN, B. S. Unifying theory and methodology in biogeography. **Evolutionary Biology**, v. 33, p. 1–25, 2003b.
- LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil**. 4. ed. Nova Odessa: Editora Plantarum, 2002.
- LORENZI, H.; MATOS, F.J.A. **Plantas Medicinais no Brasil: nativas e exóticas**. 2.ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2008.
- LORENZ-LEMKE, A. P.; TOGNI, P. D.; MÄDER, G.; KRIEDT, R. A.; STEHMANN, J. R.; SALZANO, F. M.; BONATTO, S. L.; FREITAS, L. B. Diversification of plant species in a subtropical region of eastern South American highlands: a phylogeographic perspective on native Petunia (*Solanaceae*). **Molecular Ecology**, v. 19, n. 23, p. 5240-5251, 2010.
- LOVELESS, A. R. Further evidences to support a nutritional interpretation of sclerophylls. **Annals of Botany**, v. 26, p. 549-561, 1962.
- MALCICKA, M.; AGOSTA, S. J.; HARVEY, J. A. Multi level ecological fitting: indirect life cycles are not a barrier to host switching and invasion. **Global change biology**, v. 21, n. 9, p. 3210-3218, 2015.
- MANRIQUE, V., DIAZ, R., ERAZO, L., REDDI, N., WHEELER, G. S., WILLIAMS, D., & OVERHOLT, W. A. Comparison of two populations of *Pseudophilothrips ichini* (Thysanoptera: Phlaeothripidae) as candidates for biological control of the invasive weed *Schinus terebinthifolia* (Sapindales: Anacardiaceae). **Biocontrol science and technology**, v. 24, n. 5, p. 518-535, 2014.
- MARIN, D.; MEDINA, E. Duracion foliar, contenido de nutrientes y esclerofilia en arboles de un bosque muy seco tropical. **Acta Científica Venezolana**, v. 32, p. 508-514, 1981.

- MARTINS, F. M. Historical biogeography of the Brazilian Atlantic forest and the Carnaval–Moritz model of Pleistocene refugia: what do phylogeographical studies tell us?. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 104, n. 3, p. 499-509, 2011.
- MARTINS, L. R.; COUTINHO, P. N. The Brazilian continental margin. **Earth-Science Reviews**, v. 17, p. 87–107, 1981.
- MAYLE, F. E.; BURBRIDGE, R. KILLEEN, T. J. Millennial-scale dynamics of southern Amazonian rain forests. **Science**, v. 290, n. 5500, p. 2291-2294, 2000.
- McCLURE, Jerry W. **Physiology and functions of flavonoids**. In: The flavonoids. Springer, Boston, MA, 1975. p. 970-1055.
- McCREE, Keith J. **Photosynthetically active radiation**. In: Physiological plant ecology I. Springer, Berlin, Heidelberg, 1981. p. 41-55.
- MISACHI, J. How do ocean currents affect climate? Disponível em: <<https://www.worldatlas.com/articles/how-do-ocean-currents-affect-climate.html>>. Acesso em 18 jun. 2018.
- MORELLATO, L. P. C.; HADDAD, C. F. B. Introduction: the Brazilian atlantic forest. **Biotropica**, v. 32, n. 4, p. 786-792, 2000.
- MORTON, J. F. Brazilian peppertree — its impact on people, animals and the environment. **Economic Botany**, v. 32, p. 353–359, 1978.
- MUKHERJEE, S. K. Origin of mango (*Mangifera indica*). **Economic Botany**, v. 26, n. 3, p. 260-264, 1972.
- MUKHERJEE, A. et al. Brazilian peppertree (*Schinus terebinthifolius*) in Florida and South America: evidence of a possible niche shift driven by hybridization. **Biological Invasions**, v. 14, n. 7, p. 1415-1430, 2012.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-858, 2000.
- NAGAI, R. H.; SOUSA, S. H. M.; MAHIQUES, M. M. The southern Brazilian shelf. Continental Shelves of the World: Their Evolution During the Last Glacio-Eustatic Cycle, eds Chiocci FL, Chivas AR (Geological Society Memoirs, London), p. 47–54, 2014.
- NAGEL, Linda M. et al. Leaf anatomical changes in *Populus trichocarpa*, *Quercus rubra*, *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus ponderosa* exposed to enhanced ultraviolet-B radiation. **Physiologia Plantarum**, v. 104, n. 3, p. 385-396, 1998.
- NARUM S. R. Beyond Bonferroni: Less conservative analyses for conservation genetics. **Conservation Genetics**, v. 7, p. 783-787, 2006.

- NICOTRA, A. B., ATKIN, O. K., BONSER, S. P., DAVIDSON, A. M., FINNEGAN, E. J., MATHESIUS, U., ... & VAN KLEUNEN, M. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in plant science**, v. 15, n. 12, p. 684-692, 2010.
- NIKLAS, K. J. The role of phyllotactic pattern as a “developmental constraint” on the interception of light by leaf surfaces. **Evolution**, v. 42, p. 1–16. 1988.
- PAIVA, É. A. S.; ISAIAS, R. M. D. S.; VALE, F. H. A.; QUEIROZ, C. G. D. S. The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. cv. purpurea Boom (Commelinaceae) leaves. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 46, n. 4, p. 617-624, 2003.
- PEIREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, p. 167-234, 2013.
- PESSOA, T. S. A. Seria a plasticidade fenotípica um fator crucial na dinâmica de bioinvasão? In: **Ensaaios elaborados pelos alunos durante a disciplina: Fundamentos Teóricos em Ecologia e Evolução**. São Paulo: Ed. UNIFESP, 74-80, 2013.
- PETERSON, A. T.; VIEGLAIS, D. A. Predicting Species Invasions Using Ecological Niche Modeling: New Approaches from Bioinformatics Attack a Pressing Problem: A new approach to ecological niche modeling, based on new tools drawn from biodiversity informatics, is applied to the challenge of predicting potential species' invasions. **BioScience**, v. 51, n. 5, p. 363-371, 2001.
- PETERSON, A. T.; SOBERÓN, J.; SÁNCHEZ-CORDERO, V. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. **Science**, v. 285, n. 5431, p. 1265-1267, 1999.
- PHILLIPS, S. J.; ANDERSON, R. P.; SCHAPIRE, R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological modelling**, v. 190, n. 3, p. 231-259, 2006.
- PHILLIPS, S. J.; DUDÍK, M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. **Ecography**, v. 31, p. 161–175, 2008.
- PIVEL, M. A. G.; TOLEDO, F. A. L.; COSTA, K. B. Foraminiferal record of changes in summer monsoon precipitation at the southeastern Brazilian continental margin since the Last Glacial Maximum. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 13, p. 79–88, 2010.
- POR, F. D. **Sooretama the Atlantic rain forest of Brazil**. SPD Academic Publishing B.V. The Hague, The Netherlands: 130 pp. 1992.
- POSADA, D. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. **Molecular Biology and Evolution**, v. 25, p. 1253-1256, 2008.
- PRINZING, A.; DURKA, W.; KLOTZ, S.; BRANDL, R. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 268, p. 2383–2389, 2001.

- PRITCHARD, J. K.; STEPHENS, M.; DONNELLY, P. Inference of population structure using multilocus genotype data. **Genetics**, v. 155, p. 945-959, 2000.
- PYRON, R. A.; COSTA, G. C.; PATTEN, M. A.; BURBRINK, F. T. Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. **Biological Reviews**, v. 90, n. 4, p. 1248-1262, 2015.
- PYŠEK, P.; RICHARDSON, D. M. Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? In: Nentwig W. (ed), **Biological invasions**, Ecological Studies 193, SpringerVerlag, Berlin & Heidelberg, pp 97–126, 2007.
- TEAM, R. Core. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2016.
- RABINEAU, M.; BERNÉ, S.; OLIVET, J.; ASLANIAN, D.; GUILLOCHEAU, F.; JOSEPH, P. Paleo sea levels reconsidered from direct observation of paleoshoreline position during Glacial Maxima (for the last 500,000 yr). **Earth and Planetary Science Letters**, v. 252, n. 1-2, p. 119-137, 2006.
- RAMBAUT, A.; DRUMMOND, A. J. (2009). Tracer v1.5. Disponível em: <<http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>>.
- READ, J.; SANSON, G. D.; DE GARINE-WICHATITSKY, M.; JAFFRÉ, T. Sclerophylly in two contrasting tropical environments: low nutrients vs. low rainfall. **American Journal of Botany**, v. 93, n. 11, p. 1601-1614, 2006.
- RESENDE, A. V.; FURTINI NETO, A. E.; MUNIZ, J. A.; CURI, N.; FAQUIN, V. Crescimento inicial de espécies florestais de diferentes grupos sucessionais em resposta a doses de fósforo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 34, n. 11, p. 2071-2081, 1999.
- Resources and Division of Forestry & Wildlife Honolulu, USA. Disponível em: <<http://www.state.hi.us/dlnr/dofaw/hortweeds/specieslist.htm>>. Acesso em: mai. 2018.
- RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. 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.
- ROBBERECHT, R.; CALDWELL, M. M. Leaf epidermal transmittance of ultraviolet radiation and its implications for plant sensitivity to ultraviolet-radiation induced injury. **Oecologia**, v. 32, p. 277-287, 1978.
- RODGERS, L.; BODLE, M.; BLACK, D.; LAROCHE, F. **Status of nonindigenous species**. In: South Florida environmental report, Vol. I-The South Florida Environment (pp. 7-1–7-35). South Florida Water Management District, West Palm Beach, Florida, 2012.

- SABBI, L. B. C.; ÂNGELO, A. C.; BOEGER, M. R. Influência da luminosidade nos aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão, nas margens do Reservatório Iraí, Paraná, Brasil. **Iheringia, Série Botânica**, v. 65, n. 2, p. 171-181, 2010.
- SAKAI, A. K.; ALLENDORF, F. W.; HOLT, J. S.; LODGE, D. M.; MOLOFSKY, J., WITH, K. A.; ... & McCAULEY, D. E. The population biology of invasive species. **Annual review of ecology and systematics**, v. 32, n. 1, p. 305-332, 2001.
- SANCHOTENE, Maria do Carmo Conceição. **Frutíferas nativas úteis à fauna na arborização urbana**. Porto Alegre: Sagra, 1989.
- SANTOS, M. S.; FEIJÓ, N. S. A.; SECCO, T. M.; MIELKE, M. S.; GOMES, F. P.; COSTA, L. C. B.; SILVA, D. C. Effects of shading on leaf anatomy of *Gallesia integrifolia* (Spreng) Harms and *Schinus terebinthifolius* Raddi. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, v. 16, n. 1, p. 89-96, 2014.
- SAX, D. F. Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: implications for biogeography. **Journal of Biogeography**, v. 28, n. 1, p. 139-150, 2001.
- SAX, D. F.; BROWN, J. H. The paradox of invasion. **Global Ecology and Biogeography**, v. 9, n. 5, p. 363-371, 2000.
- SCALON, S. P. Q.; MUSSURY, R. M.; SCALON FILHO, H.; FRANCELINO, C. S. F. Desenvolvimento de mudas de aroeira (*Schinus terebinthifolius*) e sombreiro (*Clitoria fairchildiana*) sob condições de sombreamento. **Ciência Agrotecnológica**, v. 30, n. 1, p. 166-169, 2006.
- SCHEDLBAUER, J. L.; MUNYON, J. W.; OBERBAUER, S. F.; GAISER, E. E.; STARR, G. Controls on ecosystem carbon dioxide exchange in short-and long-hydroperiod Florida Everglades freshwater marshes. **Wetlands**, v. 32, n. 5, p. 801-812, 2012.
- SCHLICHTING, C. D. Phenotypic plasticity in plants. **Plant Species Biology**, v. 17, p. 85-88, 2002.
- SCHUELKE, M. An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments. A poor man's approach to genotyping for research and high-throughput diagnostics. **Nature Biotechnology**, v. 18, p. 233 – 234, 2000.
- SHI, W.; HIGGINS, R. W.; YAROSH, E.; KOUSKY, V. E. The Annual Cycle and Variability of Precipitation in Brazil. NCEP/Climate Prediction Center Atlas No 9, 2000. Disponível em: [http://www.cpc.noaa.gov/products/outreach/research\\_papers/ncep\\_cpc\\_atlas/9/fig2.html](http://www.cpc.noaa.gov/products/outreach/research_papers/ncep_cpc_atlas/9/fig2.html). Acesso em 01 jun. de 2018.
- SICK, H. Observations on the Andean-Patagonian component of southeastern Brazil's avifauna. **Ornithological monographs**, p. 233-237, 1985.



SILVA-LUZ, C. L.; PIRANI, J. R. Anacardiaceae. In: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB4401>>. Acesso em mai. 2018.

Simielli, M. E. **Geoatlas** (33. ed.). São Paulo: Ática, 2010.

SIQUEIRA, Marinez Ferreira de. **Uso de modelagem de nicho fundamental na avaliação do padrão de distribuição geográfica de espécies vegetais**. 177 f. 2005. Tese (Doutorado) - Escola de Engenharia de São Carlos, Universidade de São Paulo, 2005.

SOBRADO, M. A.; MEDINA, E. General morphology, anatomical structure, and nutrient content of sclerophyllous leaves of the 'Bana' vegetation of Amazonas. **Oecologia**, v. 45, n. 3, p. 341-345, 1980.

de SOUZA, C. A. M.; de OLIVEIRA, R. B.; MARTINS FILHO, S.; de SOUZA LIMA, J. S. Crescimento em campo de espécies florestais em diferentes condições de adubações. **Ciência Florestal**, v. 16, n. 3, p. 243-249, 2006.

SOUZA, C. A. M.; OLIVEIRA, R. B.; MARTIS FILHO, S.; LIMA, J. L. S. Crescimento em campo de espécies florestais em diferentes condições de adubações. **Ciência Florestal**, v. 16, n. 3, p. 243-249, 2006.

SPECTOR, T.; PUTZ, F. E. Biomechanical plasticity facilitates invasion of maritime forests in the southern USA by Brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius*). **Biological Invasions**, v. 8, p. 255–260, 2006.

STEINKE, E. B.; DIAS DE PAIVA, R. C.; SIQUEIRA, V. A.; FLEISCHMANN, A. S.; BRÊDA, J. P. L. F.; COLLISCHONN, W. Análise de sensibilidade da evapotranspiração e vazão à variabilidade climática na América do Sul através de modelagem hidrológica. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE RECURSOS HÍDRICOS, 22., 2017, Florianópolis. Anais... [recurso eletrônico]. Porto Alegre: ABRH, 2017.

STOCKWELL, C. A.; HENDRY, A. P.; KINNISON, M. T. Contemporary evolution meets conservation biology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 18, p. 94–101, 2003.

Strayer, D. L.; Eviner, V. T.; Jeschke, J. M.; Pace, M. L. Understanding the long-term effects of species invasions. **Trends in ecology & evolution**, v. 21, n. 11, p. 645-651, 2006.

SUGUIO, K.; MARTIN, L. Classificação de costas e evolução geológica das planícies litorâneas quaternárias do sudeste e sul do Brasil. In: ACIESP (Orgs.), SIMPÓSIO DE ECOSISTEMAS DA COSTA SUL E SUDESTE BRASILEIRA, 1., 1985, Anais 1985, v. 1, p. 1-28.

SUGUIO, K.; MARTIN, L. Classificação de costas e evolução geológica das planícies litorâneas quaternárias do sudeste e sul do Brasil. In: Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: síntese dos conhecimentos, 1., 1985, Cananéia. São Paulo, ACIESP, p. 1-28, 1987.

- SUGUIO, K.; ÂNGULO, R. J.; CARVALHO, A. M.; CORRÊA, I. C. S.; TOMAZELLI, L. J.; WILLWOCK, J. A.; VITAL, H. Paleoníveis do mar e paleolinhas de costa. In: SOUZA, C. R. G.; SUGUIO, K.; OLIVEIRA, A. M. S.; OLIVEIRA, P. E. eds. **Quaternário do Brasil**. Ribeirão Preto: Holos, 114–129, 2005.
- SULLIVAN, J. H.; HOWELLS, B. W.; RUHLAND, C. T.; DAY, T. A. Changes in leaf expansion and epidermal screening effectiveness in *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* in response to UV-B radiation. **Physiologia Plantarum**, v. 98, n. 2, p. 349-357, 1996.
- SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity and plant adaptation. **Acta botanica neerlandica**, v. 44, n. 4, p. 363-383, 1995.
- SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in plant science**, v. 5, n. 12, p. 537-542, 2000.
- SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. **Evolution & Development**, v. 5, n. 1, p. 25-33, 2003.
- TAJIMA, F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. **Genetics**, v. 123, p. 585–595, 1989.
- TAMURA, K.; NEI, M. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. **Molecular biology and evolution**, v. 10, n. 3, p. 512-526, 1993.
- TURCHETTO-ZOLET, A. C.; CRUZ, F.; VENDRAMIN, G. G.; SIMON, M. F.; SALGUEIRO, F.; MARGIS-PINHEIRO, M.; MARGIS, R. Large-scale phylogeography of the disjunct Neotropical tree species *Schizolobium parahyba* (Fabaceae-Caesalpinioideae). **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 65, n. 1, p. 174-182, 2012.
- TURNER, I. M. A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types. **Journal of Biogeography**, p. 413-419, 1994.
- VALLADARES, F.; SANCHEZ-GOMEZ, D.; ZAVALA, M. A. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. **Journal of ecology**, v. 94, n. 6, p. 1103-1116, 2006.
- VAN OOSTERHOUT C, HUTCHINGSON WF, WILLS DPM, SHIPLEY P. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. **Molecular Ecology Notes**, v. 4, p. 535–538, 2004.
- VIGNUZZI, M.; STONE, J. K.; ARNOLD, J. J.; CAMERON, C. E.; ANDINO, R. Quasispecies diversity determines pathogenesis through cooperative interactions in a viral population. **Nature**, v. 439, n. 7074, p. 344-348, 2006.
- VOGELMAN, T. C.; NISHIO, J. N.; SMITH, W. K. Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. **Trends in Plant Science**, v. 1, n. 2, p. 65-70, 1996.

WEEKS, A.; ZAPATA, F.; PELL, S. K.; DALY, D. C.; MITCHELL, J. D.; FINE, P. V. To move or to evolve: contrasting patterns of intercontinental connectivity and climatic niche evolution in “Terebinthaceae” (Anacardiaceae and Burseraceae). **Frontiers in genetics**, v. 5, p. 409, 2014.

WEST-EBERHARD, M. J. **Developmental Plasticity and Evolution**. New York: Oxford University Press, 2003.

WIENS, J. J.; GRAHAM, C. H. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 36, p. 519-539, 2005.

WIENS, J. J.; ACKERLY, D. D.; ALLEN, A. P.; ANACKER, B. L.; BUCKLEY, L. B.; CORNELL, H. V. et al. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. **Ecology letters**, v. 13, n. 10, p. 1310-1324, 2010.

WILLIAMS, D. A.; STERNBERG, L. D. S. L.; HUGHES, C. R. Characterization of polymorphic microsatellite loci in the invasive Brazilian pepper, *Schinus terebinthifolius*. **Molecular Ecology Resources**, v. 2, n. 3, p. 231-232, 2002.

WILLIAMS, D. A.; OVERHOLT, W. A.; HUGHES, C. R. Chloroplast and microsatellite DNA diversities reveal the introduction history of Brazilian peppertree (*Schinus terebinthifolius*) in Florida. **Molecular Ecology**, v. 14, n. 12, p. 3643-3656, 2005.

WITKOWSKI, E. T. F.; LAMONT, Byron B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, v. 88, n. 4, p. 486-493, 1991.

WOLFE, K. H.; LI, W.; SHARP, P. M. Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 84, n. 24, p. 9054-9058, 1987.

YOUNG, A.; BOYLE, T.; BROWN, T. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. **Trends in ecology & evolution**, v. 11, n. 10, p. 413-418, 1996.

## MATERIAL SUPLEMENTAR 1

IDENTIFICAÇÃO		CARACTERIZAÇÃO FOLHA		
Gênero	espécie	limbo (simples ou composta)	filotaxia	se composta (pinada ou imparipinada)
<i>Loxopterygium</i>	<i>sagoti</i>	composta	oposta	imparipinada
<i>Loxopterygium</i>	<i>grisebachii</i>	composta	oposta	imparipinada
<b><i>Cardenasiodendron/Loxopterygium</i></b>	<i>brachypterum</i>	composta	alterna	imparipinada
<b><i>Apterokarpus/Loxopterygium</i></b>	<i>gardneri</i>	composta	alterna	imparipinada
<i>Astronium</i>	<i>lecointei</i>	composta	oposta	imparipinada
<i>Astronium</i>	<i>fraxinifolium</i>	composta	oposta	imparipinada
<i>Myracrodruon</i>	<i>urundeuva</i>	composta	oposta	imparipinada
<b><i>Myracrodruon/Astronium</i></b>	<i>balansae</i>	composta	oposta	imparipinada
<i>Schinopsis</i>	<i>brasiliensis</i>	composta	oposta	imparipinada
<i>Schinopsis</i>	<i>marginata</i>	composta	oposta	imparipinada
<i>Thyrsodium</i>	<i>spruceanum</i>	composta	oposta	imparipinada
<i>Ochoterena</i>	<i>colombiana</i>	composta	oposta	imparipinada
<i>Amphipterygium</i>	<i>adstringens</i>	composta	oposta	imparipinada
<i>Orthopterygium</i>	<i>huacui</i>	composta	oposta	imparipinada
<i>Schinus</i>	<i>molle/areira</i>	composta	oposta	imparipinada
<i>Schinus</i>	<i>terebinthifolius</i>	composta	oposta	imparipinada
<b><i>Schinus/Cybianthus</i></b>	<i>myrtifolia</i>	simples	alterna	-
<i>Schinus</i>	<i>fasciculata</i>	simples	alterna	-
<i>Schinus</i>	<i>gracilipes</i>	simples	alterna	-
<i>Lithrea</i>	<i>molleoides</i>	composta	oposta	imparipinada
<i>Mauria</i>	<i>simplicifolia</i>	simples	alterna	-
<i>Mauria</i>	<i>thaumatophylla</i>	composta	alterna	imparipinada
<i>Mauria</i>	<i>heterophylla</i>	composta	oposta	imparipinada
<i>Euroschinus</i>	<i>papuanus</i>	simples	alterna	-
<i>Euroschinus</i>	<i>falcatus</i>	composta	alterna	paripinada
<i>Euroschinus</i>	<i>elegans</i>	composta	alterna	paripinada
<i>Euroschinus</i>	<i>jaffrei</i>	composta	alterna	paripinada
<i>Euroschinus</i>	<i>verrucosa</i>	composta	alterna	paripinada
<i>Euroschinus</i>	<i>vieillardii</i>	composta	alterna	paripinada
<i>Euroschinus</i>	<i>aoupiniensis</i>	composta	alterna	paripinada
em negrito: sinônimos			dados não utilizados na path analysis	"inteira ou não inteira" na path analysis

IDENTIFICAÇÃO		CARACTERIZAÇÃO FOLHA					
Gênero	espécie	margem	forma do limbo	ápice	base		
<i>Loxopterygium</i>	<i>sagoti</i>	inteira	elíptica	acuminado	arredondada		
<i>Loxopterygium</i>	<i>grisebachii</i>	crenada	elíptica	acuminado	arredondada		
<b><i>Cardenasiodendron/ Loxopterygium</i></b>	<i>brachypterum</i>	serrada	lanceolada	agudo	arredondado/cuneado		
<b><i>Apterkarpus/ Loxopterygium</i></b>	<i>gardneri</i>	crenada	oblonga	obtusos	arredondada		
<i>Astronium</i>	<i>lecointei</i>	inteira	elíptica/lanceolada	acuminados	assimétrica		
<i>Astronium</i>	<i>fraxinifolium</i>	repanda	lanceolada	acuminados	arredondada		
<i>Myracrodruon</i>	<i>urundeuva</i>	repanda	elíptica/ovada/oblonga	agudo	arredondada/assimétrica		
<b><i>Myracrodruon/ Astronium</i></b>	<i>balansae</i>	serreada	elíptica/lanceolado	acuminados	acuminado/assimétrica		
<i>Schinopsis</i>	<i>brasiliensis</i>	inteira	elíptica	arredondada	acuminado		
<i>Schinopsis</i>	<i>marginata</i>	inteira	elíptica/lanceolada	arredondada/agudo	arredondada		
<i>Thyrsoodium</i>	<i>spruceanum</i>	inteira	elíptica/oblonga	cuspidado	arredondado		
<i>Ochoterenaea</i>	<i>colombiana</i>	inteira	elíptica/lanceolada	agudo/acuminado	arredondada		
<i>Amphipterygium</i>	<i>adstringens</i>	crenada/dentada	largo elíptica	arredondado/cuspidado	arredondado		
<i>Orthopterygium</i>	<i>huaucai</i>	serreada	elíptica/obovada	agudo	cuneada		
<i>Schinus</i>	<b><i>molle/ areira</i></b>	inteira/serreada	lanceolado	agudo	agudo		
<i>Schinus</i>	<i>terebinthifolius</i>	crenada/serrada/interira/repanda	oblonga/elíptica/lanceolada	cuneado/obtusos/arredondado	agudo/cuneado/obtusos		
<b><i>Schinus/ Cybianthus</i></b>	<i>myrtifolia</i>	inteira	largo elíptica/obovada	arredondado	obtusos/cuneado		
<i>Schinus</i>	<i>fasciculata</i>	inteira	lanceolada/oblonga	arredondado/retuso	agudo/cuneado		
<i>Schinus</i>	<i>gracilipes</i>	serreada/crenada	elíptica/lanceolada	cuneado/obtusos	cuneado/obtusos		
<i>Lithrea</i>	<i>molleoides</i>	inteira	elíptica/lanceolada	agudo	agudo		
<i>Mauria</i>	<i>simplicifolia</i>	lisa	oblonga/largo elíptica	arredondado/obtusos/cuneado	arredondado/obtusos		
<i>Mauria</i>	<i>thaumatoophylla</i>	inteira	elíptica/lanceolada	acuminado	cuneado/obtusos		
<i>Mauria</i>	<i>heterophylla</i>	inteira/repanda	elíptico/obovada/lanceolada	cuspidado/agudo	cuneado/obtusos/arredondado		
<i>Euroschinus</i>	<i>papuanus</i>	inteira	elíptica/obovada/oblonga	cuspidada	arredondada/assimétrica		
<i>Euroschinus</i>	<i>falcatius</i>	inteira	elíptica/obovada/lanceolada	aguda/acuminado	assimétrica		
<i>Euroschinus</i>	<i>elegans</i>	inteira	elíptica	acuminado	arredondado		
<i>Euroschinus</i>	<i>jaffrei</i>	inteira	elíptica	acuminado	arredondado		
<i>Euroschinus</i>	<i>verrucosa</i>	inteira	elíptica	acuminado	acuminado/arrotondado		
<i>Euroschinus</i>	<i>viellardi</i>	repanda	elíptica	acuminado	acuminado/arrotondado		
<i>Euroschinus</i>	<i>aoupiniensis</i>	inteira	elíptica	acuminado	acuminado		
<b>em negrito: sinônimos</b>		"inteira ou não inteira" na path analysis	"elíptica ou não" na path analysis	"agudo ou não" na path analysis	dados não utilizados na path analysis		

## CARACTERIZAÇÃO FRUTO

## IDENTIFICAÇÃO

Gênero	espécie	caroso/seco	tipo	síndrome de dispersão	dispersores	cor do fruto maduro
<i>Loxopterygium</i>	<i>sagoti</i>	seco	samara	anemocórica	vento	parido
<i>Loxopterygium</i>	<i>grisebachii</i>	seco	samara	anemocórica	vento	parido
<i>Cardenasiodendron/ Loxopterygium</i>	<i>brachypterum</i>	seco	samara	anemocórica	vento	parido
<i>Apterokarpus/ Loxopterygium</i>	<i>gardneri</i>	caroso	drupa	anemocórica		negros/roxo escuro
<i>Astronium</i>	<i>lecointei</i>	caroso	baga	zoocórica		parido
<i>Astronium</i>	<i>fraxinifolium</i>	caroso	baga	anemocórica	vento	verde/rosa
<i>Myracrodruon</i>	<i>urundeuva</i>	caroso	drupa	anemocórica	vento	bege/creme
<i>Myracrodruon/ Astronium</i>	<i>balansae</i>	caroso	drupa	anemocórica	vento	castanha escura
<i>Schinopsis</i>	<i>brasiliensis</i>	caroso	drupa	anemocórica	vento	parido
<i>Schinopsis</i>	<i>marginata</i>	seco	samara	anemocórica/zoocórica	vento/aves	castanho/parido
<i>Thyrsodium</i>	<i>spruceanum</i>	caroso	drupa	zoocórica	passáros e mamíferos	castanho
<i>Ochoterena</i>	<i>colombiana</i>	caroso	drupa	anemo	vento	parido
<i>Amphipterygium</i>	<i>adstringens</i>	seco	samara	anemocórica	vento	parido
<i>Orthopterygium</i>	<i>hauaucui</i>	seco	samara	anemo	vento	parido
<i>Schinus</i>	<i>molle/ areira</i>	caroso	drupa	zoocórica	passáros e mamíferos	vermelho
<i>Schinus</i>	<i>terebinthifolius</i>	caroso	drupa	zoocórica	passáros e outros	vermelho
<i>Schinus/ Cybanthus</i>	<i>myrtifolia</i>	caroso	drupa	zoocórica		vermelho
<i>Schinus</i>	<i>fasciculata</i>	caroso	drupa	zoocórica	passáros	roxo/vivo
<i>Schinus</i>	<i>gracilipes</i>	caroso	drupa	zoocórica		vermelho
<i>Lithrea</i>	<i>molleoides</i>	caroso	drupa	zoocórica	animais em geral, quati	roxo/fosco
<i>Mauria</i>	<i>simplicifolia</i>	caroso	drupa	zoocórica		laranja avermelhado
<i>Mauria</i>	<i>thamatophylla</i>	caroso	drupa	zoocórica		avermelhado
<i>Mauria</i>	<i>heterophylla</i>	caroso	drupa	zoocórica		laranja avermelhado
<i>Euroschinus</i>	<i>papuanus</i>	caroso	drupa	zoocórica		roxo a preto
<i>Euroschinus</i>	<i>falcatus</i>	caroso	drupa	zoocórica	principalmente pássaros	roxo a preto
<i>Euroschinus</i>	<i>elegans</i>	caroso	drupa	zoocórica		roxo a preto
<i>Euroschinus</i>	<i>jaffrei</i>	caroso	drupa	zoocórica		roxo a preto
<i>Euroschinus</i>	<i>verrucosa</i>	caroso	drupa	zoocórica		roxo a preto
<i>Euroschinus</i>	<i>vieillardii</i>	caroso	drupa	zoocórica		roxo a preto
<i>Euroschinus</i>	<i>arupiniensis</i>	caroso	drupa	zoocórica		roxo a preto
<b>em negrito: sinônimos</b>						
dados não utilizados na path analysis						
<b>preferência antrópica:</b>						
seco - 29,6%						
caroso - 70,4%						
fonte: votação online						
laranja considerado vermelho na path analysis						

IDENTIFICAÇÃO		CARACTERIZAÇÃO FRUTO	
Gênero	espécie	cor do fruto maduro	preferência antrópica
<i>Loxopterygium</i>	<i>sagoti</i>	pardo	0,092
<i>Loxopterygium</i>	<i>grisebachii</i>	pardo	0,092
<i>Cardenasiodendron/ Loxopterygium</i>	<i>brachypterum</i>	pardo	0,092
<i>Apterokarpus/ Loxopterygium</i>	<i>gardneri</i>	negros/roxo escuro	0,035
<i>Astronium</i>	<i>lecointei</i>	pardo	0,092
<i>Astronium</i>	<i>fraxinifolium</i>	verde/rosa	0,068
<i>Myracrodruon</i>	<i>urundeuva</i>	bege/creme	0,092
<i>Myracrodruon/ Astronium</i>	<i>balansae</i>	castanha escura	0,06
<i>Schinopsis</i>	<i>brasiliensis</i>	pardo	0,092
<i>Schinopsis</i>	<i>marginata</i>	castanho/pardo	0,092
<i>Thyrsodium</i>	<i>spruceanum</i>	castanho	0,06
<i>Ochoterenaea</i>	<i>colombiana</i>	pardo	0,092
<i>Amphipterygium</i>	<i>adstringens</i>	pardo	0,092
<i>Orthopterygium</i>	<i>huacui</i>	pardo	0,092
<i>Schinus</i>	<i>molle/ areira</i>	vermelho	0,747
<i>Schinus</i>	<i>terebinthifolius</i>	vermelho	0,747
<i>Schinus/ Cybianthus</i>	<i>myrtifolia</i>	vermelho	0,747
<i>Schinus</i>	<i>fasciculata</i>	roxo/vivo	0,035
<i>Schinus</i>	<i>gracilipes</i>	vermelho	0,747
<i>Lithrea</i>	<i>molleoides</i>	roxo/fosco	0,035
<i>Mauria</i>	<i>simplicifolia</i>	laranja avermelhado	0,747
<i>Mauria</i>	<i>thaumatophylla</i>	avermelhado	0,747
<i>Mauria</i>	<i>heterophylla</i>	laranja avermelhado	0,747
<i>Euroschinus</i>	<i>papuanus</i>	roxo a preto	0,035
<i>Euroschinus</i>	<i>falcatus</i>	roxo a preto	0,035
<i>Euroschinus</i>	<i>elegans</i>	roxo a preto	0,035
<i>Euroschinus</i>	<i>jaffrei</i>	roxo a preto	0,035
<i>Euroschinus</i>	<i>verrucosa</i>	roxo a preto	0,035
<i>Euroschinus</i>	<i>vieillardii</i>	roxo a preto	0,035
<i>Euroschinus</i>	<i>aoupiniensis</i>	roxo a preto	0,035
<b>em negrito: sinônimos</b>		laranja considerado vermelho na path analysis	<b>preferência antrópica:</b>
			pardo: 9.2%
			castanho: 6%
			vermelho: 74.7%
			roxo: .3.5%
			verde: 6.8%
			fonte: votação online

IDENTIFICAÇÃO		CARACTERÍSTICAS DE FLOR		
Gênero	espécie	polinizadores	cor da flor	
<i>Loxopterygium</i>	<i>sagoti</i>			
<i>Loxopterygium</i>	<i>grisebachii</i>			
<i>Cardenasiodendron/ Loxopterygium</i>	<i>brachypterum</i>			
<i>Apteroakarpus/ Loxopterygium</i>	<i>gardneri</i>		creme	
<i>Astronium</i>	<i>lecointei</i>	abelhas	creme, esverdeada, púrpura	
<i>Astronium</i>	<i>fraxinifolium</i>	himenópteros e predominância de abelhas	creme, esverdeada, púrpura	
<i>Myracrodruon</i>	<i>urundeuva</i>	abelhas	creme, púrpura	
<i>Myracrodruon/ Astronium</i>	<i>balansae</i>		creme, púrpura, amarelo-esverdeadas	
<i>Schinopsis</i>	<i>brasilensis</i>	abelhas	brancas	
<i>Schinopsis</i>	<i>marginata</i>			
<i>Thyrsoodium</i>	<i>spruceanum</i>			
<i>Ochoterena</i>	<i>colombiana</i>		vermelhas	
<i>Amphipterygium</i>	<i>adstringens</i>			
<i>Orthopterygium</i>	<i>huauqui</i>			
<i>Schinus</i>	<i>molle/ areira</i>	abelhas etc	brancas	
<i>Schinus</i>	<i>terebinthifolius</i>		branca amareladas	
<i>Schinus/ Cybianthus</i>	<i>myrtifolia</i>		amarela esverdeada	
<i>Schinus</i>	<i>fasciculata</i>		branca amareladas	
<i>Schinus</i>	<i>gracilipes</i>			
<i>Lithrea</i>	<i>molleoides</i>	abelhas	branca esverdeada	
<i>Mauria</i>	<i>simplicifolia</i>		rosa claro	
<i>Mauria</i>	<i>thauumatophylla</i>			
<i>Mauria</i>	<i>heterophylla</i>			
<i>Euroschinus</i>	<i>papuanus</i>		branca a rosa	
<i>Euroschinus</i>	<i>falcatus</i>		branca	
<i>Euroschinus</i>	<i>elegans</i>			
<i>Euroschinus</i>	<i>jaffrei</i>			
<i>Euroschinus</i>	<i>verrucosa</i>			
<i>Euroschinus</i>	<i>viellardii</i>			
<i>Euroschinus</i>	<i>acoupinensis</i>			
<b>em negrito: sinônimos</b>		dados não utilizados por falta de informação		



IDENTIFICAÇÃO		CLIMA KOPPEN-GEIGER
Gênero	espécie	clima na área nativa
<i>Loxopterygium</i>	<i>sagoti</i>	Af, AM, Aw
<i>Loxopterygium</i>	<i>grisebachii</i>	Cfa, Bsh, Am, Aw
<i>Cardenasiodendron/Loxopterygium</i>	<i>brachypterum</i>	Af, Aw, BSwk
<i>Apterokarpus/Loxopterygium</i>	<i>gardneri</i>	Bsh, As ou Aw
<i>Astronium</i>	<i>lecointei</i>	Af, AM, Aw, As
<i>Astronium</i>	<i>fraxinifolium</i>	Af, AM, Aw, As, Bsh, Bsk, Cfa, Cfb, Cwa, Cwb
<i>Myracrodruon</i>	<i>urundeuva</i>	Af, AM, Aw, As, Bsh, Bsk, Cfa, Cfb, Cwa, Cwb
<i>Myracrodruon/Astronium</i>	<i>balansae</i>	Cfa, Cwa
<i>Schinopsis</i>	<i>brasiliensis</i>	Bsk, Bwk, Bsh, As, Aw, Af, Cfa, Cfb, Cwa
<i>Schinopsis</i>	<i>marginata</i>	Af, Aw, BSwk, Cfa, Cwb
<i>Thyrsodium</i>	<i>spruceanum</i>	Am, Af, Aw
<i>Ochoterena</i>	<i>colombiana</i>	Af, Aw, Am, Csb, Cfb,
<i>Amphipterygium</i>	<i>adstringens</i>	Bwh, Bsk, Csa, Cwa, Cwb
<i>Orthopterygium</i>	<i>huacui</i>	Aw
<i>Schinus</i>	<i>molle/areira</i>	Cwb, Cwa, Cfa, Cfb, Csb, Bsk, Bwk, Bwh, Bsh
<i>Schinus</i>	<i>terebinthifolius</i>	Af, Am, Aw, Cwa, Cwb, Cfa, Cfb, Bsh, Bwh
<i>Schinus/Cybianthus</i>	<i>myrtifolia</i>	Cwa, Af, Aw
<i>Schinus</i>	<i>fasciculata</i>	Cfb
<i>Schinus</i>	<i>gracilipes</i>	Cfb, Cwa, Cfa
<i>Lithrea</i>	<i>molleoides</i>	Cfa, Cfb, Cwa, Cwb, Aw
<i>Mauria</i>	<i>simplicifolia</i>	Af, Cfb, Aw, Bsh
<i>Mauria</i>	<i>thaumatophylla</i>	Cwa, Af, Aw
<i>Mauria</i>	<i>heterophylla</i>	Cwa, Cfb, Af, Aw, Am, Bsh
<i>Euroschinus</i>	<i>papuanus</i>	Cwa, Af, Aw
<i>Euroschinus</i>	<i>falcatus</i>	Cfb, Cfa, Aw
<i>Euroschinus</i>	<i>elegans</i>	Af
<i>Euroschinus</i>	<i>jaffrei</i>	Af
<i>Euroschinus</i>	<i>verrucosa</i>	Af
<i>Euroschinus</i>	<i>vieillardii</i>	Af
<i>Euroschinus</i>	<i>aoupiniensis</i>	Af
<b>em negrito: sinônimos</b>		resumido entre Tropical (A) ou Temperado (C) na path analysis
		fonte de pesquisa: Koppen e Climate.data.org

IDENTIFICAÇÃO		ÁREA NATIVA		ÁREA INVADIDA
Gênero	espécie	distribuição atual	área invadida	
<i>Loxopterygium</i>	<i>sagati</i>	Suriname, Guayana, Venezuela		
<i>Loxopterygium</i>	<i>grisebachii</i>	Argentina e Bolívia		
<i>Cardenasiodendron/ Loxopterygium</i>	<i>brachypterum</i>	Bolívia		
<i>Apterokarpu s/ Loxopterygium</i>	<i>gardneri</i>	NE Brasil		
<i>Astronium</i>	<i>lecoinctei</i>	SE Peru, N e NE Brasil		
<i>Astronium</i>	<i>fraxinifolium</i>	N, NE, CO, SE, S Brasil, Bolívia, Argentina, Peru, Panamá, Belize, México, Venezuela, Paraguai		
<i>Myracrodruon</i>	<i>urundeuva</i>	Brasil, Bolívia, Paraguai, Argentina, Panamá, Suriname		
<i>Myracrodruon/ Astronium</i>	<i>balansae</i>	Unidos da América		
<i>Schinopsis</i>	<i>brasiliensis</i>	Brasil, Bolívia, Paraguai, Costa Rica, Peru e Argentina		
<i>Schinopsis</i>	<i>marginata</i>	Argentina, Bolívia, Brasil, Peru		
<i>Thyrsodium</i>	<i>spruceanum</i>	N, NE, SE Brasil, Guiana, Suriname, Guiana Francesa, Venezuela, Colômbia, Peru, Bolívia e Paraguai		
<i>Ochoterenaea</i>	<i>colombiana</i>	Colômbia, Venezuela, Panamá, Bolívia, Peru, Equador		
<i>Amphipterygium</i>	<i>adstringens</i>	México, Guatemala, Honduras, Nicarágua, Costa Rica		
<i>Orthopterygium</i>	<i>huaucai</i>	Peru, Caribe		
<i>Schinus</i>	<i>molle/ areira</i>	Argentina, S, SE-Brasil, Chile, Paraguai, Uruguai, Equador, Peru,	Portugal, Baleares, Sicily, Italy, Lebanon / Syria, Israel / Jordania, Afghanistan, Rhodos, Madeira . . , Morocco, Algeria, Tunisia, Libya, Costa Rica, Cuba, Java, South Africa, Namibia, Botswana, Puerto Rico, Nicaragua, trop. Africa, Angola, Cook Isl. (Rarotonga, Canary Isl. (Lanzarote (introduced), Fuerteventura, Gran Canaria, Gomera, Tenerife, Hawaii (East Maui (introduced), Hawaii Isl. (Pu'uwa'awa'a), Burma, Pakistan, Vietnam, Mexico, Venezuela, USA, California Florida, Texas, Austrália, Nova Zelândia, Myanmar, Pensilvânia, Espanha, Colômbia	
<i>Schinus/ Cybiantanthus</i>	<i>myrtifolia</i>	Argentina, Bolívia, Nova Zelândia, Uruguai	Mauritius, Réunion, Rodrigues, South Africa, St. Helena, Benin, Mozambique, Namibia, trop. Africa, Angola, Portugal, Spain, Costa Rica, Austrália, Taiwan, Jamaica, Haiti, Dominican Republic, Puerto Rico, Bahamas, Turks & Caicos Isl. (introduced), Panama (introduced), Ecuador (introduced), Mexico (introduced), Bolívia (introduced), Venezuela (introduced), Isla Margarita (introduced), Colômbia (introduced), Cuba (introduced), Virgin Isl. (introduced) (Anegada (introduced), St. Croix (introduced), New Caledonia (introduced), Norfolk Isl. (introduced), Fiji (introduced), Marshall Isl. (introduced) (Kwajalein (introduced)), Southern Marianas (introduced) (Guam (introduced)), Bonin Isl. (introduced) (Chichijima (introduced)), Hawaii (introduced) (Midway Isl. (introduced), Kauai (introduced), Oahu (introduced), Molokai (introduced), Lanai (introduced), Maui (introduced), Hawaii Isl. (introduced)), India (introduced), Pakistan (introduced), Vietnam (introduced), Morocco (introduced), Algeria (introduced), Tunisia (introduced), Libya (introduced), Canary Isl. (introduced) (Gran Canaria (introduced))	
<i>Schinus</i>	<i>fasciculata</i>	Argentina, Bolívia, Nova Zelândia, Uruguai		
<i>Schinus</i>	<i>gracilipes</i>	Argentina		
<i>Lithrea</i>	<i>molleoides</i>	Brasil, Argentina, Paraguai, Bolívia, Uruguai, Peru, Califórnia		
<i>Mauria</i>	<i>simplifolia</i>	Colômbia, Peru, Equador, Bolívia, Venezuela, Brasil, Chile		
<i>Mauria</i>	<i>thauumatophylla</i>	Bolívia, Argentina, Honduras, Colômbia, Peru, Bolívia		
<i>Mauria</i>	<i>heterophylla</i>	Colômbia, Costa Rica, Peru, Equador, Bolívia, Venezuela, Panamá, Chile, México.		
<i>Euroschinus</i>	<i>papuanus</i>	Papua Nova Guiné, Indonésia		
<i>Euroschinus</i>	<i>falcatus</i>	Austrália, Timor leste, Nova Zelândia, Papua Nova Guiné		
<i>Euroschinus</i>	<i>elegans</i>	Nova Caledônia		
<i>Euroschinus</i>	<i>jaffrei</i>	Nova Caledônia		
<i>Euroschinus</i>	<i>verrucosa</i>	Nova Caledônia		
<i>Euroschinus</i>	<i>villardii</i>	Nova Caledônia		
<i>Euroschinus</i>	<i>acupiniensis</i>	Nova Caledônia		
em negrito: sinônimos		em negrito as áreas nativas originais e sem negrito áreas de expansão territorial considerado para path analysis: regional (ocorrência em apenas um reino florístico, ex: neotropical) e cosmopolita (ocorrência em mais de um reino		

## MATERIAL SUPLEMENTAR 2




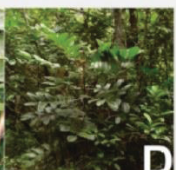
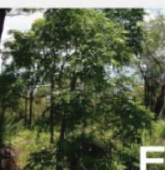








# Quem você levaria para casa?

Which plant would you take home?

Leia o questionário abaixo e utilize as imagens listadas de A a M para responder. / Read the questionnaire below and use the images listed from A to M to respond. To access the questionnaire in English, go to the end of the Portuguese questionnaire and click in 'next'.

Questionário

Este questionário faz parte da tese de Doutorado da aluna Dalaine Maria Pflim, vinculada ao programa de Ecologia e Conservação, pela Universidade Federal do Paraná. Os resultados obtidos serão utilizados somente para fins acadêmicos. Não existem resposta certa ou errada. Sendo assim, solicitamos que responda de forma espontânea e sincera. Passaremos que a participação neste estudo é inteiramente voluntária e

QUESTIONS

RESPONSES

561

Section 1 of 2



## Questionário

Este questionário faz parte da tese de Doutorado da aluna Daiane Maria Pilatti, vinculada ao programa de Ecologia e Conservação, pela Universidade Federal do Paraná. Os resultados obtidos serão utilizados somente para fins acadêmicos. Não existem resposta certa ou errada. Sendo assim, solicitamos que responda de forma espontânea e sincera. Ressaltamos que a participação neste estudo é inteiramente voluntária e agradecemos desde já sua colaboração.

### Qual dessas espécies você plantaria em sua casa?

Escolha apenas UMA espécie. Leve em consideração qualquer parâmetro que lhe venha em mente, tal como beleza, tamanho, frutificação, floração, conhecimento medicinal etc.

- A
- B
- C
- D
- E
- F
- G
- H
- I
- J
- K
- L
- M

