

MARIO JOSÉ MARQUES AZEVEDO

**Distribuição de abundância de espécies arbóreas ao longo de
gradiente de alumínio no solo**

**CAMPINAS
2013**



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

MARIO JOSÉ MARQUES AZEVEDO

**Distribuição de abundância de espécies arbóreas ao longo de
gradiente de alumínio no solo**

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) <i>Mario José Marques Azevedo</i>
é aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia para obtenção do Título de Mestre em Ecologia.

Fernando R. Martins
Orientador: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins
Coorientador: Dr. Roque Cielo Filho

CAMPINAS,
2013

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR
MARA JANAINA DE OLIVEIRA – CRB8/6972
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

Az25d Azevedo, Mario José Marques, 1981-
Distribuição de abundância de espécies arbóreas ao longo de gradiente de alumínio no solo / Mario José Marques Azevedo. – Campinas, SP: [s.n.], 2013.

Orientador: Fernando Roberto Martins.
Coorientador: Roque Cielo Filho.
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Distribuição de abundância de espécies. 2. Solo. 3. Partilha de recursos (Ecologia). 4. Estrutura da comunidade ecológica. 5. Dominância. I. Martins, Fernando Roberto, 1949-. II. Cielo Filho, Roque. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em Inglês: Tree species abundance distribution along a soil aluminium gradient

Palavras-chave em Inglês:

Species abundance distribution

Soil

Resource partitioning (Ecology)

Ecological community structure

Dominance

Área de concentração: Ecologia

Titulação: Mestre em Ecologia

Banca examinadora:

Fernando Roberto Martins [Orientador]

Marco Antônio Portugal Luttembarck Batalha

Flavio Antonio Maës dos Santos

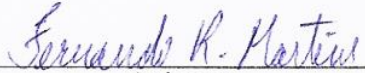
Data da defesa: 22-02-2013

Programa de Pós Graduação: Ecologia

Campinas, 22 de fevereiro de 2013

BANCA EXAMINADORA

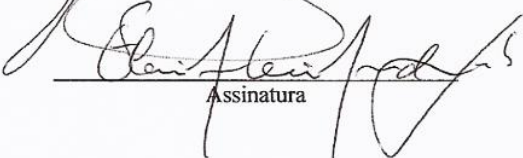
Prof. Dr. Fernando Roberto Martins (Orientador)


Assinatura

Prof. Dr. Marco Antonio Portugal Luttembarck Batalha


Assinatura

Prof. Dr. Flavio Antonio Maes dos Santos


Assinatura

Dr. Leonardo Dias Meireles

Assinatura

Dra. Luciana Ferreira Alves

Assinatura

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela bolsa de estudo concedida.

Ao professor Fernando Roberto Martins pela orientação, profissionalismo e amizade. Pela paciência e contribuições à minha formação. O professor Fernando é um dos poucos professores do qual as aulas te satisfazem e instigam seguir na vida acadêmica.

Ao Roque Cielo Filho pela coorientação, paciência e amizade.

Aos professores membros da pré-banca e banca Flavio Antonio Maës dos Santos e Marco Antônio Batalha pela revisão do trabalho e excelentes recomendações que forneceram uma contribuição inestimável ao trabalho. Também aos suplentes da banca Luciana Alves e Leonardo Meireles.

Ao professor Paulo Inácio Prado pelas conversas, orientações no mundo da ecologia dentro do R.

À professora Neusa Taroda Ranga e Andréia Alves Rezende pelas contribuições para minha formação e orientações para meu ingresso no mundo acadêmico e principalmente pelo carinho e amizade da qual eu estimo muito.

À Célia, secretária do Programa de Pós-graduação em Ecologia pela paciência e profissionalismo.

Aos amigos da república PB2 Júnior Butzger, Clóvis Correia, Fabrício Barcelos, Caio Migueli e Walter Takebaiashi, pela paciência e amizade.

Aos amigos da UNESP de Rio Preto, professora M. Elizabete, Nedenia Stufazza, Lucas Marques e Letícia Tridico. Também à professora Denise Rossa-Feres pela amizade e pelas aulas de ecologia que me guiaram na escolha do curso.

Aos amigos de Campinas, André Rochelle, Anna Abrahão, Arildo Dias, Camila Vieira, Daniela Vinha, Jeferson Bugoni, Juliano Van melis, Larissa Pereira, Maíra Padgurschi, Marcelo Moro, Marco Scaranello, Talita Reis, Zulqarnain, André Rech, Mauro Brum, Igor S. Oliveira, Angélica Robatino, Polliana Zocche e Luciana Franci pela paciência, amizade e pelas conversas e discussões que me fizeram crescer pessoalmente e profissionalmente.

A todos os demais amigos que não citei, mas que não são menos importantes.

Em especial à minha namorada Sueli, pelo carinho, companheirismo e paciência e à minha mãe Elza por tudo que só uma mãe é capaz de fazer.

Índice

Capítulo 1: Distribuição de abundância de espécies arbóreas ao longo de gradiente de alumínio no solo	7
Resumo	9
Abstract.....	10
Introdução.....	11
Métodos	16
Resultados.....	23
Discussão	26
Agradecimentos	33
Referências bibliográficas	34
Figuras	41
Apêndice 1. Descrição dos fragmentos e índices de concentração de dominância e equabilidade	45
Apêndice 2. Sumário do resultado da seleção de modelos por etapas	47
Apêndice 3. Simulações para os modelos de distribuição de abundância de espécies propostos por Tokeshi.....	49
Considerações finais.....	50

**Capítulo 1: Distribuição de abundância de espécies arbóreas ao longo de gradiente de
alumínio no solo ^a**

^a Estilo e formatação: Austral Ecology

Distribuição de abundância de espécies arbóreas ao longo de gradiente de alumínio no solo

Mario José Marques Azevedo¹, Roque Cielo Filho², Fernando Roberto Martins³

¹Programa de Pós-graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP.

²Instituto Florestal de São Paulo. São Paulo, Brasil.

³Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP

Correspondência:

Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP.

Rua Monteiro Lobato, n. 970, Bairro Barão Geraldo, Campinas, São Paulo, Brasil.

Caixa Postal 6109. CEP 13.083-970.

Telefone 55 19 3521-6212.

Email: mariojosebr@yahoo.com.br

RESUMO

O padrão de utilização de recursos e a teoria de nichos ecológicos constituem elementos importantes na compreensão de como comunidades ecológicas são estruturadas. A maneira como os recursos são partilhados entre as espécies é refletida na sua distribuição de abundância. Abundância e diversidade de espécie são resultantes de processos que determinam as comunidades. Um padrão frequentemente observado é a relação unimodal entre diversidade e produtividade. Processos competitivos são inferidos na determinação da diversidade ao longo do gradiente de produtividade. Devido à abundância das espécies serem resultantes de interações biológicas, os modelos de distribuição de abundância de espécies (DAE) permitem inferir na maneira como o espaço de nicho é partilhado. Utilizamos os modelos de DAE proposto por Tokeshi e índices de concentração de dominância e equabilidade para testar por meio de regressões como a riqueza, biomassa e equabilidade variam ao longo de um gradiente de estresse nutricional definido pela concentração de alumínio no solo. Verificamos um padrão linear negativo entre a riqueza e gradiente de estresse nutricional com fragmentos de floresta estacional semidecídua no extremo de menor estresse e cerrado no extremo oposto do gradiente. A biomassa apresentou um padrão em forma de “U” quando relacionado ao mesmo gradiente. Os índices e os modelos foram condizentes na verificação da concentração de dominância por poucas espécies nos extremos do gradiente, porém somente o índice E_{var} verificou a maior equabilidade nos valores intermediários do gradiente. Nossos resultados permitiram inferir que tal gradiente foi importante na determinação da riqueza e biomassa das comunidades. Os modelos e índices permitiram verificar o padrão de partilha de nicho, porém não foi possível afirmar o processo que resultou tal partilha.

Palavras-chave: distribuição de abundância de espécies, gradiente de alumínio no solo, partição de nicho, estrutura de comunidades, acumulação de dominância.

ABSTRACT

The resource utilization patterns and ecological niche theory are important in understand how communities are assembled. The way how resources are apportioned between species are showed in its abundance distribution. Abundance and diversity are outcome of process that structure communities. The pattern frequently found is a “hump-back” relationship between diversity and productivity. Competitive processes are inferred in determination of diversity along productivity gradient. Due to species abundance are outcome of biological interaction, models of species abundance distribution (SAD) allow us to infer how niche are apportioned. We use Tokeshi’s SADs models and dominance and evenness index to test, using regression, how richness, biomass and evenness change along stress nutrition gradient defined by aluminium concentration in soil. We verified a negative linear pattern between richness and nutrition stress gradient with semideciduous forest fragment at extreme of lesser stress gradient and cerradão at opposite extreme gradient. The biomass showed a “U” shape pattern along the same gradient. The index and SADs models showed similar result measuring dominance of few species at extremes of gradient, however only E_{var} index measured more evenness between extremes of gradient. Our results allow inferring that such gradient war important to define community richness and biomass. The models and index allowed testing the patterns of niche apportionment, however its do not allowed us confirm the process of niche apportionment.

Key-words: species abundance distribution, soil aluminium gradient, niche apportionment, community structure, dominance.

INTRODUÇÃO

A investigação dos fatores que determinam as comunidades é um dos questionamentos centrais na ecologia. O padrão de utilização de recursos pelas espécies e a teoria de nichos ecológicos constituem elementos importantes na análise de comunidades e na compreensão do padrão de coexistência das espécies (Tokeshi 1999). O conceito de nicho é uma ferramenta no entendimento de processos ecológicos e evolutivos e um meio de integrar tais processos à organização de comunidades (Chase e Leibold 2003). O nicho pode ser entendido como um hiper-volume de N-dimensões constituído por eixos de recursos e condições ambientais dos quais constituem os requerimentos mínimos de um organismo (Hutchinson 1957; ver definições anteriores em Grinnell 1917 e Elton 1927). Se espécies possuem requerimentos semelhantes, terão nichos semelhantes, e a coexistência dessas espécies será possível se houver diferença em algum eixo do nicho, independentemente se essa partição resulta de processos competitivos ou não (Tokeshi 1999). Diferenças nos requerimentos e nichos das espécies são importantes na determinação do resultado de interações que podem ser revelados pela distribuição e abundância de tais espécies (Chase e Leibold 2003).

Segundo Diamond (1975), a estrutura das espécies da comunidade pode ser descrita em termos de composição, utilização de recursos, distribuição e abundância. Esse autor foi um dos primeiros a discutir quais processos seriam mais importantes na estruturação de comunidades ecológicas (regras de montagem). Sua hipótese era de que a competição definiria a composição e abundâncias das espécies presentes na comunidade. Grime (1973, 1979) e Tilman (1982) descreveram como a competição poderia explicar o padrão de diversidade ao longo de um gradiente de produtividade. O modelo apresentado por esses autores prediz que a riqueza

primeiro aumenta e depois diminui ao longo de um gradiente de produtividade. Para Grime (1979) e Tilman e Pacala (1993), o gradiente de produtividade está relacionado com a disponibilidade de nutrientes, traduzido em biomassa. Nessa relação unimodal, a menor riqueza associada ao extremo de maior produtividade é devido à exclusão competitiva e a menor riqueza associada à menor produtividade ao rol de espécies tolerantes a tais condições. Para Grime (1973), a competição seria menos importante no extremo do gradiente de menor produtividade, principalmente devido às demandas conflitantes entre tolerar o estresse ou ser bom competidor (Aerts 1999). Porém, Tilman e Pacala (1993) descreveram que a competição é importante ao longo de todo o gradiente, sendo principalmente por nutrientes no extremo de menor produtividade e por luz no extremo de maior produtividade. Outros autores também concordam que a competição seria mais importante em ambientes com elevado estresse (Wiens 1977; Pennings e Callaway 1992), onde uma espécie excluiria a outra de uma porção de recurso mais limitante.

Como ressaltado por Diamond (1975) e Chase e Leibold (2003), o resultado de interações é expresso nas abundâncias das espécies. Os modelos de distribuição de abundância de espécies (DAE) foram desenvolvidos com o intuito de descrever o padrão de como as abundâncias estão distribuídas entre as espécies. Esses modelos são ferramentas importantes que permitem descrever e comparar comunidades (McGill *et al.* 2007), e inferir nos processos que atuam na estruturação das mesmas (Pielou 1975; Tokeshi 1999; Magurran 2004; McGill *et al.* 2007). Há vários modelos de DAE que podem ser basicamente classificados naqueles puramente estatísticos e naqueles com pressupostos biológicos (McGill *et al.* 2007). Com o pressuposto de que comunidades consistem de espécies com requerimentos similares e interagindo no mesmo espaço

de nichos, Tokeshi (1990) propôs algumas regras de como esse espaço de nicho poderia ser partilhado. Segundo aquele autor, o nicho pode ser entendido como uma massa ou vara sendo quebrada segundo algumas regras de divisão e que o tamanho de cada fração está relacionado à abundância da espécie. A analogia do nicho como uma massa ou vara é meramente figurativa e não reduz a dimensionalidade do conceito proposto por Hutchinson (Tokeshi 1990, 1993).

Tokeshi (1990, 1996) propôs seis modelos de DAE com a pretensão de explicar os padrões de abundância relativa, uma vez que esses padrões resultam de processos evolutivos de ocupação de nicho (Tokeshi 1999). Cada modelo assume uma concentração de dominância que vai da maior concentração (Pré-apropriação de Dominância), devido à obtenção do espaço de nicho por poucas espécies fortemente competidoras, até distribuição equitativa da abundância (Decaimento de Dominância) por espécies igualmente competidoras (Tokeshi 1990, 1996). Esses seis modelos podem ser organizados em dois grupos: aquele relacionado à partição de nicho (Decaimento de Dominância, Fração de MacArthur, Fração de Potência e Fração Randômica) em que os tamanhos das frações são relacionados implicando dependência; e aquele relacionado ao modelo de Sortimento Aleatório em que os tamanhos das frações não são relacionados, implicando aleatoriedade (Tokeshi 1990, 1996).

A utilização dos modelos de DAE se torna mais informativo quando aplicados a um gradiente de condições bióticas ou abióticas (McGill *et al.* 2007). O modelo unimodal de Grime (1973) descreve a variação da riqueza em relação a um gradiente de estresse ou perturbação. Para aquele autor, o estresse é definido como condições que restringem a produção (deficiência de luz, água e nutrientes minerais) e distúrbio é a remoção parcial ou total da biomassa (por processos bióticos ou abióticos).

Em solos sob cerrado (conjunto de formações vegetais que incluem formações savânicas; Coutinho 1978) o alumínio em elevada concentração, comum neste tipo de solo, interfere na dinâmica de captura de outros nutrientes (Furley e Ratter 1988). Elevadas concentrações deste elemento em solos distróficos (baixa fertilidade) apresentam elevada toxicidade e muitas espécies do cerrado possuem adaptações para este tipo de ambiente (Furley e Ratter 1988; Haridasan 1992). Embora a correlação entre disponibilidade de nutriente e concentração de alumínio não ocorra necessariamente (Delhaize e Ryan 1995), Mardegan (2012) e Ruggiero *et al.* (2002) descreveram que a concentração de alumínio foi importante para distinguir a vegetação de cerrado (formação florestal do cerrado, Coutinho 1978), quando em elevada concentração, e de floresta estacional semidecídua, quando em baixa concentração. Mardegan (2012) ainda verificou que a concentração de alumínio trocável esteve correlacionada negativamente com a concentração dos demais nutrientes de solo mensurado no trabalho. A ocorrência de duas vegetações características ao longo de um gradiente de fertilidade confere um bom modelo para testar o padrão de partilha de nicho dentro da proposta de Grime (1973).

Neste trabalho investigamos se a concentração de alumínio trocável no solo (relacionado ao estresse nutricional) influencia a maneira como o espaço de nicho é partilhado. Para isso, utilizamos dados de levantamentos vegetais no noroeste do estado de São Paulo. Com base na teoria de Grime (1973), testamos a seguinte hipótese: que o espaço de nicho é partilhado de maneira diferente ao longo do gradiente nutricional - maior dominância nos extremos devido à exclusão competitiva (extremo de menor estresse nutricional) ou rol de espécies adaptadas a tais ambientes (extremo de maior estresse nutricional). Utilizamos a riqueza e biomassa para descrever o modelo, os índices de dominância e equabilidade para testar a concentração de

dominância e os modelos de DAE como ferramenta para testar a maneira como o nicho é partilhado. Nossas expectativas eram de que, a riqueza fosse menor nos extremos do gradiente e a biomassa maior no extremo de menor estresse nutricional, como descrito na teoria. Esperávamos também que houvesse maior desvio aos modelos de partilha de nicho, menor desvio ao modelo de Sortimento Aleatório, maior concentração de dominância e menor equabilidade nos extremos do gradiente.

MÉTODOS

Área de estudo e amostragem

Utilizamos dados do projeto temático Biota-FAPESP “Fauna e flora de fragmentos florestais remanescentes no noroeste paulista: base para estudos de conservação da biodiversidade” (Processo FAPESP 04/04820-3) (Necchi Júnior 2012). Nesse projeto temático amostraram-se 18 fragmentos florestais localizados no noroeste do estado de São Paulo, Brasil com tamanhos entre 57,6 a 2189,6 ha (Apêndice 1, Tabela 1). Seguindo a nomenclatura proposta pelo projeto, fragmentos com menos de 200 ha são nomeados com a letra “P” (pequenos) e os com mais de 200 ha com a letra “G” (grande). O clima da região é classificado como Aw de Köppen tropical, com verão quente e chuvoso e inverno seco. As temperaturas médias mensais variam de 18° C a 26° C, com precipitação média mínima de 40 mm, máxima de 250 mm e anual de 1300 mm (Rolim *et al.* 2007). Em cada fragmento delimitaram-se cinco transecções equidistantes 100 m e em cada transecção alocaram-se cinco gradis de 20 x 20 m, equidistantes 20 m totalizando 1 ha de amostragem. Amostraram-se todos os indivíduos vivos com diâmetro a altura do solo maior ou igual a 5 cm, mediu-se o diâmetro à altura do peito (DAP) e estimou-se a altura.

Mardegan (2012) analisou a relação da estrutura vegetal (composição de espécie e abundância) dos 18 fragmentos com um conjunto de variáveis de solo. Segundo essa autora, considerando a estrutura vegetal, os fragmentos podem ser divididos em floresta estacional semidecídua (denominado daqui em diante como floresta) e cerradão, com as espécies de maior índice de valor de importância ocorrendo frequentemente em listas de cada tipo fitofisionômico. Os fragmentos em que as espécies de maior índice de valor de importância ocorreram em listas

de ambas as fitofisionomias foram classificados como transição (Apêndice 1, Tabela 1). A autora verificou que esses grupos se mantiveram consistentes quando relacionados a um gradiente de concentração de alumínio trocável no solo (referido daqui em diante como Al trocável).

Abundância, dominância e riqueza

Podemos medir a abundância utilizando diferentes unidades como biomassa, porcentagem de cobertura e fluxo de energia, apesar de frequentemente ser utilizado o número de indivíduos por espécie (Tokeshi 1993). A unidade utilizada é fundamental quando os indivíduos diferem em tamanho (Pielou 1975; Tokeshi 1993) e deve refletir o padrão de divisão de recursos entre as espécies (Tokeshi 1993). Indivíduos com maior biomassa, por exemplo, alocam uma porção maior do recurso. A utilização do número de indivíduos dá mesmo peso a indivíduos pequenos e grandes e por isso não é recomendada a tal situação. Connolly *et al.* (2005) verificaram que a utilização da biomassa como medida de abundância revelou a distribuição de abundância de espécies da comunidade em amostras pequena ou em escala espacial menor do que quando utilizado o número de indivíduos. Utilizamos a biomassa como medida de abundância. Para isso estimamos a biomassa de todos os indivíduos com DAS ≥ 5 cm dentro da amostra utilizando a expressão para florestas secas proposta por Chave *et al.* (2005):

$$B = e^{(-2,187 + 0,916 * \ln(\rho * DAP^2 * H))},$$

onde ρ representa a densidade específica da madeira, DAP o diâmetro à altura do peito e H a altura do indivíduo. Esses três parâmetros são relacionados à aquisição de recursos pelos indivíduos. Definimos a densidade específica da madeira de cada espécie utilizando o trabalho de Martinez-Yrizar *et al.* (1992) e os bancos de dados compilados por Chave *et al.* (2009) e Alves *et*

al. (2010). Quando a espécie não constava nas compilações, definimos a densidade específica da madeira da espécie como a média para o gênero e em alguns casos como a média para a família. Não consideramos os indivíduos que não tiveram ao menos a família identificada e quatro indivíduos do fragmento P2 que não tiveram a altura estimada.

Calculamos a concentração de dominância nas comunidades pelo índice l (Simpson 1949) e a equabilidade pelos índices $E_{1/D}$ e E_{var} (Smith e Wilson 1996). Utilizamos a biomassa e riqueza de espécie em cada amostra (fragmento) para realizamos a rarefação por meio de 1000 reamostragens de 566 indivíduos (menor número de indivíduos entre os fragmentos) sem reposição para padronizarmos as medidas de riqueza, biomassa, índices de concentração de dominância (l) e equabilidade ($E_{1/D}$, E_{var}). Utilizaremos, de agora em diante, os termos riqueza, biomassa, índice l , E_{var} e $E_{1/D}$ como referência ao cálculo dessas medidas por rarefação. Calculamos as médias e os desvios padrões das reamostragem dessas medidas para os cálculos de intervalo de confiança em 95%. O índice l é uma medida de concentração de dominância que representa a probabilidade de duas unidades de biomassa tomadas ao acaso pertencerem à mesma espécie. Esse é um índice robusto, pouco sensível ao aumento da riqueza e que dá maior peso às espécies abundantes (Magurran 2004). Seu valor varia de 0 (menor dominância) a 1 (maior dominância) e é determinado pela distribuição de abundância de espécie da comunidade quando número de espécies for maior que 10 (May 1975). O índice de equabilidade mensura o quão bem as abundâncias estão distribuídas entre as espécies Seu valor varia de 0 (menor equabilidade) a 1 (maior equabilidade). Utilizamos dois índices de equabilidade por serem independentes do número de espécies e darem pesos diferentes para às espécies raras (Smith e Wilson 1996) garantindo que os resultados não são dependentes do índice escolhido. O índice E_{var} atribui

mesmo peso às espécies abundantes e raras, diferentemente de $E_{1/D}$ que atribui pesos diferentes às mesmas (Smith e Wilson 1996). Ou seja, uma comunidade com uma espécie muito abundante e as demais com baixa abundância resultará em um mesmo valor de E_{var} que uma comunidade com muitas espécies abundantes e uma pouco abundante. Para o $E_{1/D}$ as espécies mais abundantes contribuem mais para o valor do índice.

Modelos de partição de nicho

Utilizamos quatro modelos de partição de nicho proposto por Tokeshi (1990, 1996) para testar o padrão de partilha de nicho entre as espécies nas comunidades ao longo do gradiente de estresse nutricionais de solo (como definido no próximo item). Esses modelos assumem que as abundâncias das espécies na comunidade refletem a porção do recurso adquirido (nicho), e o padrão de abundância das espécies explicado pelos modelos permite descrever o processo envolvido na divisão de recursos (Tokeshi 1993). Para esses quatro modelos, a partilha da fração de recurso selecionada é aleatória, porém a probabilidade de seleção de qual fração será escolhida para partilha varia entre os modelos. No modelo Fração de MacArthur (MF, do inglês MacArthur Fraction), frações maiores de recursos (espécies com maior abundância) são mais prováveis de serem escolhidas. Esse modelo é semelhante ao modelo da vara quebrada de MacArthur (1957) e resulta em comunidade com alta equabilidade. O modelo Fração Randômica (RF, do inglês Random Fraction) assume que a seleção da fração é feita de maneira aleatória, independentemente do tamanho dessa fração, resultando em menor dominância hierárquica entre as espécies (Tokeshi 1990). O modelo Fração de Potência (PF, do inglês Power Fraction) está relacionado aos modelos MF e RF. No modelo PF, a probabilidade da seleção da fração é relativa ao seu tamanho elevado à potência K , que varia de 0 a 1 (Tokeshi 1996). Quando $K = 0$, todas as

frações do nicho são igualmente prováveis de serem escolhidas, semelhante ao modelo RF. Quando $K = 1$, a probabilidade de cada fração ser escolhida está relacionada ao seu tamanho (abundância), semelhante ao modelo MF (Tokeshi 1999). No modelo Sortimento Aleatório (RA, do inglês Random Assortment) as espécies possuem frações de recursos de tamanhos aleatórios e independentes uns dos outros (Tokeshi 1990). A analogia da fração de recurso sendo dividida como um todo é meramente figurativa e não implica em diferença do conceito de multidimensionalidade, que está implícito nos modelos como sendo a soma dos recursos e fatores dos quais as espécies dependem (Tokeshi 1990, 1993). Esses modelos resultam em comunidades simuladas que apresentam a maior concentração de dominância (RA) até a maior equabilidade (RF, PF e MF, nesta ordem).

Análise estatística

Realizamos todas as análises e simulações no ambiente R (R Development Core Team 2011) utilizando scripts próprios (Anexo 1) e o método de seleção de modelos por etapas (stepwise) do pacote MASS (Venables e Ripley 2002). Esse método procura por um conjunto de variáveis preditoras, adicionando ou removendo termos do modelo, a fim de minimizar o critério de informação de Akaike (Akaike 1973) (Apêndice 2, Tabela1). Utilizamos esse método para selecionar a variável preditora de maior influência nas variáveis respostas riqueza, biomassa, índice I, E_{var} , $E_{1/D}$, todas essas calculadas por meio da rarefação, como descrito anteriormente.

Consideramos a concentração de Al trocável como medida indireta de estresse nutricional no solo. Embora a concentração de Al não esteja necessariamente relacionada à disponibilidade de nutrientes no solo (Delhaize e Ryan 1995), Mardegan (2012) verificou correlação negativa entre a concentração de Al trocável e os demais nutrientes (manganês, magnésio, fósforo,

potássio, enxofre e cálcio) e propriedades (soma em bases e potencial hidrogênio-iônicos) de solo mensurados. Utilizamos como variáveis preditoras o Al trocável e adicionalmente a área dos fragmentos por estes apresentarem tamanhos diferentes. O tamanho dos fragmentos pode influenciar na riqueza de espécies devido a fatores como efeito de borda, isolamento devido a matriz entre outros (Saunders *et al.* 1991), embora tal influência não tenha sido verificada em florestas estacionais semidecíduas (dos Santos *et al.* 2007). Incluímos a área apenas para desconsiderar seu efeito, quando selecionada pelo método de seleção de modelo, na relação das variáveis respostas à preditora de interesse, o Al trocável.

Para testar a influência das variáveis preditoras nas variáveis respostas descritas, utilizamos regressão linear, quando o método de seleção de modelos selecionou apenas uma variável preditora. Utilizamos regressão linear múltipla quando houve mais de uma variável preditora ou quando a variável resposta apresentou valor máximo ou mínimo em valores intermediários da variável preditora. Neste último caso, ajustamos um polinômio de segunda ordem que incluiu o termo quadrático da variável preditora ($x + x^2$) quando o gráfico de dispersão apresentou tal padrão. As variáveis respostas foram transformadas quando necessário como recomendado em Gotelli and Ellison (2004) e Zar (2009).

Desenvolvemos o código para a simulação de cada modelo de partição de nicho no ambiente R (R Development Core Team 2011). Para cada uma das 18 comunidades, realizamos 1000 simulações para cada um dos quatro modelos (RA, RF, PF e RA) utilizando o número de espécie presente em cada amostra e a biomassa total estimada. Em cada simulação, ranqueamos a comunidade simulada da maior para a menor abundância e calculamos a média (\bar{x}), o desvio padrão (s) e o intervalo de confiança ($\bar{x} \pm 1.96 * s$) para 95% de cada ranque após sua a

transformação no logaritmo de base 2 (Tokeshi 1999). Ranqueamos as abundâncias observadas de cada fragmento da mesma maneira e aplicamos a transformação no logaritmo de mesma base. Em seguida calculamos a proporção de espécies dentro do intervalo de confiança de cada ranque simulado (Tokeshi 1999) para cada um dos modelos. Para as simulações do modelo PF utilizamos $K = 0.2$ por ser o valor que, geralmente, se ajusta às comunidades grandes (Tokeshi 1996) e por gerar um resultado intermediário aos modelos RF (quando $K = 0$) e MF (quando $K = 1$).

RESULTADOS

Abundância, dominância e riqueza

A riqueza variou de 34,4 (G7) a 84,4 (G1) (Apêndice 1, Tabela 2) e foi semelhante para a maioria dos fragmentos ao longo do gradiente de Al trocável (Figura 1). A relação do Al trocável com a área ($\text{área} + \text{área}^2$) apresentou valores máximos em valores intermediários de área, porém essa relação não foi significativa (R^2 ajustado: 0,0438; $F_{2,15}$: 1,39; p-value: 0,2795; Figura 2a). A regressão múltipla para a resposta da riqueza em relação à área ($\text{área} + \text{área}^2$) não foi significativa (R^2 ajustado: 0,101; $F_{2,15}$: 1,955; p-value: 0,176; Figura 2b) devido à forte influência do valor de G1 (sem G1: R^2 ajustado: 0,5874; $F_{2,14}$: 12,39; p-value: 0,0008; Figura 2b). Porém, o fragmento G1 não foi excluído na análise da relação da riqueza pela área por não apresentar riqueza diferente de outros fragmentos (Figura 1). A remoção desse valor resultou em novos pontos de influência, o que resultaria em novas remoções e perda de informação. O padrão oposto da relação Al trocável pela área e da riqueza pela área (Figura 2a e Figura 2b), apesar de não significativos, indica que a variação da riqueza à área é devido ao alumínio. Isso se confirmou na seleção de modelos que desconsiderou o polinômio de segunda ordem para a área no modelo da resposta da riqueza pelo Al trocável. A riqueza apresentou relação negativa com o aumento do Al trocável (R^2 : 0,3822; $F_{1,16}$: 9,898; p-value: 0,0062; Figura 2c).

Não houve relação da área com a biomassa (R^2 : 0,0278; $F_{1,16}$: 0,4577; p-value: 0,5084; Figura 3b) e a primeira foi desconsiderada pelo método de seleção de modelos quando incluída na resposta da mesma biomassa ao Al trocável. A resposta da biomassa foi significativa em relação ao Al trocável ($\text{Al} + \text{Al}^2$) (R^2 ajustado: 0,3392; $F_{2,15}$: 5,363; p-value: 0,0175; Figura 3a).

A biomassa não apresentou relação significativa com a riqueza (R^2 : 0,0123; $F_{1,16}$: 0,1998; p-value: 0,6609).

O modelo selecionado para o índice I incluiu apenas o AI trocável como variável preditora e a regressão linear com o índice transformado ($1/\text{índice I}$) não foi significativa (R^2 : 0,1687; $F_{1,16}$: 3,247; p-value: 0,09041). O índice de equabilidade E_{var} apresentou valores máximos em valores intermediários de AI trocável. Embora o modelo selecionado (de menor AIC; Apêndice 2, Tabela 1) inclua a área como variável preditora (marginalmente significativa), a remoção desta não influenciou na significância da relação de E_{var} com o AI trocável (R^2 ajustado: 0,291; $F_{2,15}$: 4,488; p-value: 0,0297; Figura 3b). Assim como o índice I, o modelo selecionado para o índice de equabilidade $E_{1/D}$ não incluiu a área como variável preditora e a relação desse índice com o AI trocável não foi significativo (R^2 : 0,0232; $F_{1,16}$: 0,3797; p-value: 0,5464). Dentre esses índices, somente o índice I transformado ($1/\text{índice I}$) foi relacionado negativamente (considerado o sinal da inclinação devido à transformação) com a riqueza (R^2 : 0,5054; $F_{1,16}$: 16,35; p-value: 0,0009). Os índices de equabilidade E_{var} e $E_{1/D}$ não apresentaram relação com a riqueza (R^2 : 0,175; $F_{1,16}$: 3,394; p-value: 0,0840; R^2 : 0,0756; $F_{1,16}$: 1,309; p-value: 0,2694, respectivamente), porém a significância para a relação do E_{var} foi marginal.

Modelos de partição de nicho

Todos os fragmentos tiveram melhor ajuste (proporção de espécies dentro do intervalo de confiança das simulações) aos modelos PF e RF (Apêndice 3, Tabela 1). O modelo MF superestimou a equabilidade das comunidades simuladas que resultou em um ajuste fraco (Apêndice 3, Tabela 1). O mesmo aconteceu para o modelo RA, porém este superestimou a concentração de dominância (Apêndice 3, Tabela 1). O modelo RF apresentou elevados

intervalos de confiança resultando em sobreposição desses intervalos com o modelo PF na grande maioria dos ranques. Essa grande variação do RF não permite discriminar as variações das comunidades, visto que praticamente todas tiveram ótimos ajustes a esse modelo. Dessa maneira, utilizamos nas análises somente os modelos PF, que apresentou bom ajuste às comunidades e por estimar maior equabilidade, e o modelo RA, por estimar elevada concentração de dominância, embora tenha apresentado um ajuste fraco (Figura 4). A área do fragmento foi incluída como variável preditora na relação entre desvio do modelo PF e AI trocável, porém a relação foi marginalmente significativa (R^2 ajustado: 0,1913; $F_{2,15}$: 3,011; p-value: 0,0796). A área foi desconsiderada na relação entre desvio do modelo RA e AI trocável pela seleção de modelos e esta relação foi significativa (R^2 : 0,224; $F_{1,16}$: 4,618; p-value: 0,0473). A variação na riqueza não influenciou no ajuste ao modelo PF (R^2 : 0,1018; $F_{1,16}$: 1,813; p-value: 0,197), porém influenciou negativamente no ajuste ao modelo RA (R^2 : 0,731; $F_{1,16}$: 1,813; p-value: < 0,0001).

DISCUSSÃO

A relação entre riqueza e produtividade é um dos principais componentes investigados em ecologia. Porém, há certa variação no que se assume como produtividade em tal investigação. Grime (1979) e Tilman e Pacala (1993) descreveram que o gradiente de produtividade está relacionado com a disponibilidade de nutrientes, ou seja, maior fertilidade de solo, maior produtividade traduzida em biomassa. A compilação de Cornwell e Grubb (2003) além das diferentes formas que a relação entre produtividade e riqueza pode assumir mostram quais medidas são consideradas como produtividade. Michalet *et al.* (2006) alertaram que produtividade e biomassa não estão necessariamente relacionados, como verificamos nos nossos dados e será explicado posteriormente. Assumimos o gradiente de estresse nutricional apresentado por Grime (1973) na relação com a riqueza.

A riqueza apresentou relação linear negativa com o Al trocável, diferentemente do padrão unimodal esperado pela teoria. Segundo Grime (1973) e Tilman (1982), ambientes com elevado estresse (nutricional) apresentariam menor riqueza devido ao rol de espécies especializadas a tais ambientes ser reduzido. Os fragmentos com elevada concentração de Al trocável apresentaram menor riqueza se comparados com os de baixa concentração desse componente do solo. A afirmação de que a riqueza é menor no extremo do gradiente de elevado estresse é suportada pelos nossos dados pela ocorrência do cerradão, tipo vegetacional característico de tais condições. De acordo com Mardegan (2012) e Ruggiero *et al.* (2002) a concentração de alumínio no solo é um fator importante para distinguir os tipos vegetacionais associados a florestas e cerradão. A elevada concentração de alumínio e acidez, e baixa capacidade de troca catiônica são características da maioria dos solos sob cerrado (Furley e Ratter 1988). Contudo, a relação entre

vegetação e o Al não é consensual (Haridasan 1992). Muitas espécies de cerrado possuem mecanismos para controlar a deficiência nutricional e toxicidade por alumínio (Furley e Ratter 1988). Algumas são alumínio-dependentes ou alumínio-acumuladoras (Haridasan 1992, 2008). Esse nível de especialização pode explicar a menor riqueza em tal extremo do gradiente.

Adler *et al.* (2011) não encontraram um padrão consistente da forma da relação entre produtividade e riqueza. Aqueles autores verificaram que a forma de tal relação pode variar e que a produtividade não é uma boa preditora da riqueza, sendo outros fatores como escala (Chase e Leibold 2002) ou histórico evolutivo e limitação de dispersão (Zobel e Pärtel 2008) melhores preditores. Chase e Leibold (2002) verificaram que em escalas locais, a forma da relação é unimodal, porém em escalas regionais a forma da relação é positivamente linear. Para aqueles autores, a diversidade seria maior no extremo do gradiente de maior produtividade em escala regional devido à maior variabilidade na composição de espécies. Cornwell e Grubb (2003) verificaram que em florestas, a maior riqueza se encontra no extremo do gradiente de maior produtividade devido a maior heterogeneidade do solo e regime de luz, prevenindo a exclusão competitiva. Zobel e Pärtel (2008) propuseram que a explicação da maior riqueza em elevada produtividade está mais relacionada a padrões evolutivos de dispersão do que propriamente a competição. Esse padrão é suportado por nossos dados em que a maior riqueza está relacionada ao extremo de menor estresse nutricional, no nosso caso, maior disponibilidade de nutrientes.

Como notado por Michalet *et al.* (2006), a produtividade (em termos de maior disponibilidade nutricional) nem sempre está relacionada com a biomassa. Os nossos resultados são condizente com esta observação. O padrão encontrado na relação da biomassa com o estresse nutricional apresentou uma curva em forma de “U” diferentemente de nossas expectativas de uma

relação linear negativa. A biomassa apresentou maiores valores nos extremos do gradiente de estresse nutricional e menores valores em valores intermediários de estresse. Os nutrientes do solo são recursos importantes na manutenção da estrutura das espécies. Com o aumento do estresse nutricional, a biomassa tende a reduzir, como visto na primeira parte da relação observada. Porém o aumento da biomassa com o estresse nutricional na segunda parte da relação, considerando que há também aumento do Al trocável, não faria sentido para florestas. As presenças dos fragmentos de cerradão auxiliam na explicação dessa relação. Segundo Haridasan (1992) as diferenças na fertilidade do solo quando da formação do cerradão poderia explicar a elevada biomassa desse tipo vegetacional e que a grande biomassa se mantém no presente devido a ciclagem de nutrientes acumulados. Se a competição for um fator importante em ambientes de estresse nutricional elevado (Tilman e Pacala 1993; Wiens 1977; Pennings e Callaway 1992) tal resultado poderia ser esperado uma vez que houve um aumento da biomassa e uma redução do número de espécies. Isso implicaria que poucas espécies, boas competidoras estão dominando o pouco recurso existente. Porém, o mesmo resultado pode ser encontrado se considerarmos a proposta de Haridasan (1992), a maior biomassa seria da ocupação de frações de recursos mais ricas quando do estabelecimento das espécies.

Não houve relação da variação da concentração de dominância com o gradiente de estresse nutricional, considerando os índice I e o de equabilidade $E_{1/D}$. Cotgreave e Harvey (1994) e Lamb e Cahill Jr. (2008) sugeriram que a competição resulte em menor equabilidade. Porém, se todas as espécies são igualmente boas competidoras, espera-se maior equabilidade (Tokeshi 1993), pois o espaço de nicho é compartilhado de maneira semelhante. Os baixos valores de $E_{1/D}$ (menor equabilidade) e índice I (menor dominância) indicam que poucas espécies concentram

maior parte da abundância e que a maioria apresenta abundâncias semelhantes. Esses valores foram semelhantes entre as comunidades ao longo do gradiente. No extremo de menor estresse nutricional, considerando que haja competição, como proposto pela teoria, poucas espécies seriam melhores competidoras e concentrariam a maior parte do recurso, enquanto que as demais são igualmente competidoras resultando em abundâncias semelhantes. A competição seria um processo possível se considerarmos o elevado número de espécies e a elevada biomassa das comunidades presentes no extremo de menor estresse nutricional. Porém no extremo oposto do gradiente esse raciocínio não é tão evidente. Se a competição não é um fator importante nesse ambiente (Grime 1973; Aerts 1999), as abundâncias das espécies seriam semelhantes considerando a baixa disponibilidade de recursos. Adicionado a esta carência, há o estresse resultante do alumínio. Dessa maneira, as poucas espécies adaptadas a ambos os estresses apresentariam maior abundância e as demais apresentariam abundâncias semelhantes, como já destacado.

O índice E_{var} evidenciou um padrão unimodal no qual a equabilidade é maior em valores intermediários do gradiente de estresse nutricional. Os baixos valores do índice nos extremos do gradiente condizem com os resultados apresentados pelos índices I e $E_{1/D}$. A maior equabilidade em valores intermediários de estresse indicam que há uma liberação da maior competição algumas espécies, possibilitando o desenvolvimento de espécies menos competitivas. Esta ideia está de acordo com a teoria (Grime 1973; Tilman 1982). Há uma característica do índice E_{var} que pode explicar o resultado apresentado e o padrão diferente encontrado pelos índices I e $E_{1/D}$. Estes dois índices dão maior peso às espécies mais abundantes e o índice E_{var} atribui pesos iguais às abundantes e menos abundantes. Dessa maneira, com o aumento das espécies de baixa

abundância (menor biomassa) o índice apresenta valores mais elevados. Esse padrão é condizente com os resultados encontrados para a relação da biomassa com o gradiente nutricional.

De maneira semelhante aos índices de dominância I e equabilidade $E_{1/D}$, não houve diferença nos desvios ao modelo PF ao longo do gradiente de estresse nutricional. Nas análises, a seleção de modelos considerou o AI trocável e a área como preditoras na relação com o desvio ao modelo PF e a relação foi significativa. Porém, analisando a regressão múltipla, verificamos que a significância da relação se deu devido à inclinação da relação do desvio ao modelo PF com a área ser significativo. A inclinação do AI trocável na mesma relação, desconsiderando o efeito da área, não foi significativa. Consideramos a significância da relação do modelo PF à área como artefato estatístico visto que não houve relação da área com as medidas de riqueza, biomassa, e equabilidade, que estão intimamente relacionadas aos modelos de DAE. Os resultados semelhantes dos desvios ao modelo PF e as medidas de concentração de dominância evidenciam que os índices utilizados capturaram adequadamente a distribuição de abundância, apesar de serem sintéticos. Essa característica foi notada por May (1975) que demonstrou que quando a comunidade possui mais de 10 espécies, o valor do índice I está relacionado à distribuição de abundância de espécie da comunidade. Os maiores valores de concentração de dominância calculados, por exemplo, foram dos fragmentos G5 e G8 que apresentaram os maiores desvios ao modelo PF. Apesar dos modelos de Tokeshi terem sido criados baseado em comunidades de quironomídeos (Tokeshi 1990), que apresentam baixa riqueza se comparado à florestas tropicais, todos eles podem ser utilizados para comunidades com elevada riqueza (Tokeshi 1999). O modelo PF é o que apresenta melhor ajuste às comunidades com elevada diversidade (Tokeshi 1996, 1999). A relação negativa apresentada pelo modelo RA ao gradiente de estresse nutricional

foi resultado da relação do maior desvio ao modelo com o aumento da riqueza. No modelo RA, as frações de nicho ou espécies que as ocupam, são independentes umas das outras (Tokeshi 1990). Porém, este modelo apresenta resultado semelhante ao modelo de série geométrica proposto por Motomura (1932) (Gotelli e Graves 1996). O modelo da série geométrica foi proposto apenas como descrição dos dados e somente depois ganhou uma explicação biológica (Tokeshi 1993, 1999). Esse modelo resulta em elevada concentração de dominância (cada espécie se apropria de uma fração constante do recurso disponível) e se ajusta melhor em comunidades altamente estressantes (Whittaker 1965) e com um número de espécies pequeno, geralmente menor que 20 (May 1975; Pielou 1975; Gray 1987). O modelo da vara quebrada (MacArthur 1957) e seu derivado estocástico, MF (Tokeshi 1990) assumem que a divisão de recursos é realizada por espécies igualmente competitivas. À medida que os modelos propõem maior concentração de dominância, o pressuposto da equabilidade competitiva é relaxado e poucas espécies concentrariam parte da dominância. O modelo PF se enquadra nessa descrição, apresentando simulações onde poucas espécies concentram parte da dominância, como foi observado pelas comunidades simuladas neste trabalho e os valores obtidos pelo índice de concentração de dominância de Simpson. Porém, o modelo não detectou o padrão encontrado pelo índice E_{var} .

Nossos resultados permitem concluir que o gradiente de estresse nutricional, por meio da concentração de Al trocável, foi importante na determinação da estrutura da comunidade. Como esperado, a riqueza foi influenciada por tal gradiente, não de maneira unimodal como proposto por Grime (1973), mas de maneira linear. A variação da biomassa permitiu verificar que há diferença na maneira como o espaço de nicho é partilhado ao longo do gradiente. A determinação

dos tipos vegetacionais, e conseqüentemente suas espécies, permitiram entender melhor o padrão de riqueza, biomassa e equabilidade. Porém, com os nossos resultados não podemos definir qual o processo que resultou tal partilha, mesmo que a competição seja a mais provável, ao menos para o extremo de menor estresse nutricional. O índice de equabilidade E_{var} foi mais eficiente na detecção do padrão de partilha de nicho do que os próprios modelos de DAE.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP; processo 2004/04820-3) pelo auxílio à pesquisa e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, processo 132180/2011-1) e à FAPESP (processo 2011/03991-2) pela bolsa de estudo concedida ao primeiro autor; à N. T. Ranga e A. A. Rezende pela identificação das espécies; à C. M. Mardegan por disponibilizar os dados de solo; à P. I. Prado pelas recomendações no ajuste aos modelos; ao M. A. Batalha e F. M. dos Santos pela revisão e contribuições à versão final.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adler, P. B., Seabloom, E. W., Borer, E. T., Hillebrand, H., Hautier, Y., Hector, A., Harpole, W. S., O'Halloran, L. R., Grace, J. B., Anderson, T. M., Bakker, J. D., Biederman, L. A., Brown, C. S., Buckley, Y. M., Calabrese, L. B., Chu, C.-J., Cleland, E. E., Collins, S. L., Cottingham, K. L., Crawley, M. J., *et al.* (2011) Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science*. **333**, 1750–1753.

Aerts, R. (1999) Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *J. Exp. Bot.* **50**, 29–37.

Akaike, H. (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: *Second International Symposium on Information Theory* (orgs. B. N. Petrov & F. Csaki) p. 267–281 Akademiai Kiado, Budapest.

Alves, L. F., Vieira, S. A., Scaranello, M. A. da S., Camargo, P. B., Santos, F. A. M. dos, Joly, C. A., Martinelli, L. A. (2010) Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecol. Manag.* **260**, 679–691.

Chase, J. M., Leibold, M. A. (2002) Spatial scale dictates the productivity–biodiversity relationship. *Nature*. **416**, 427–430.

Chase, J. M., Leibold, M. A. (2003) *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. 1^o ed. University Of Chicago Press.

Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M., Chambers, J., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.-P., Nelson, B., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., Yamakura, T. (2005) Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*. **145**, 87–99.

Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., Zanne, A. E. (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.* **12**, 351–366.

Connolly, S. R., Hughes, T. P., Bellwood, D. R., Karlson, R. H. (2005) Community structure of corals and reef fishes at multiple scales. *Science*. **309**, 1363–1365.

Cornwell, W. K., Grubb, P. J. (2003) Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability. *Oikos*. **100**, 417–428.

Cotgreave, P., Harvey, P. H. (1994) Evenness of abundance in bird communities. *Am. Nat.* **63**, 365.

Coutinho, L. M. (1978) O cenceito de cerrado. *Rev. Bras. Bot.* **1**, 17–23.

Delhaize, E., Ryan, P. R. (1995) Aluminum toxicity and tolerance in plants. *Plant Physiol.* **107**, 315–321.

Diamond, J. M. (1975) Assembly of species communities. In: *Ecology and evolution of communities* (orgs. M. Cody & J. M. Diamond) p. 81–120 Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Elton, C. (1927) *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London.

Furley, P. A., Ratter, J. A. (1988) Soil resources and plant communities of the central Brazilian cerrado and their development. *J. Biogeogr.* **15**, 97.

Gotelli, N. J., Ellison, A. M. (2004) *A primer of ecological statistics*. 1^o ed. Sinauer Associates.

Gotelli, N. J., Graves, G. R. (1996) *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press.

Gray, J. S. (1987) Species-abundance patterns. In: *Organization of communities: past and present* (orgs. J. H. R. Gee & P. S. Giller) Blackwell Publishing, Oxford.

Grime, J. P. (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*. **242**, 344–347.

Grime, J. P. (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley.

Grinnell, J. (1917) The niche-relationships of the California thrasher. *Auk*. **34**, 427–433.

Haridasan, M. (1992) Observations on soils, foliar nutrient concentrations, and floristic composition of cerrado and cerrado communities in central Brazil. In: *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries* (orgs. P. A. Furley, J. A. Ratter, & J. Proctor) Springer.

Haridasan, M. (2008) Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Braz. J. Plant Physiol.* **20**, 183–195.

Hutchinson, G. E. (1957) Concluding Remarks. *Cold Spring Harb. Sym.* **22**, 415–427.

Lamb, E. G., Cahill Jr., J. F. (2008) When competition does not matter: grassland diversity and community composition. *Am. Nat.* **171**, 777–787.

MacArthur, R. H. (1957) On the relative abundance of bird species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **43**, 293–295.

Magurran, A. E. (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell Science, Malden, Mass.

Mardegan, C. M. (2012) *A ocorrência de espécies de cerrado em 18 fragmentos com fisionomia florestal no noroeste do estado de São Paulo e as características do solo*. Tese (Doutorado em Ciências biológicas). Universidade Estadual Paulista, Botucatu; São Paulo.

Martinez-Yrizar, A., Sarukhan, J., Perez-Jimenez, A., Rincon, E., Maass, J. M., Solis-Magallanes, A., Cervantes, L. (1992) Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, México. *J. Trop. Ecol.* **8**, 87–96.

May, R. M. (1975) Patterns of species abundance and diversity. In: *Ecology and evolution of communities* (orgs. M. Cody & J. M. Diamond) p. 81–120 Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.

McGill, B. J., Etienne, R. S., Gray, J. S., Alonso, D., Anderson, M. J., Benecha, H. K., Dornelas, M., Enquist, B. J., Green, J. L., He, F., Hurlbert, A. H., Magurran, A. E., Marquet, P. A., Maurer, B. A., Ostling, A., Soykan, C. U., Ugland, K. I., White, E. P. (2007) Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol. Lett.* **10**, 995–1015.

Michalet, R., Brooker, R. W., Cavieres, L. A., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Pugnaire, F. I., Valiente-Banuet, A., Callaway, R. M. (2006) Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecol. Lett.* **9**, 767–773.

Motomura, I. (1932) A statistical treatment of associations. *Japan. J. Zool.* **44**, 379–383.

Necchi Júnior, O. (2012) *Fauna e flora de fragmentos florestais remanescentes da região nordeste do estado de São Paulo*. Holos Editora.

Pennings, S. C., Callaway, R. M. (1992) Salt marsh plant zonation: the relative importance of competition and physical factors. *Ecology*. **73**, 681–690.

Pielou, E. C. (1975) *Ecological diversity*. Wiley, New York.

R Development Core Team (2011) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [online]. Available from: <http://www.R-project.org/>.

Rolim, G. de S., Camargo, M. B. P. de, Lania, D. G., Moraes, J. F. L. de (2007) Classificação climática de Köppen e de Thornthwaite e sua aplicabilidade na determinação de zonas agroclimáticas para o Estado de São Paulo. *Bragantia*. **66**, 711–720.

Ruggiero, P. G. C., Batalha, M. A., Pivello, V. R., Meirelles, S. T. (2002) Soil-vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, Southeastern Brazil. *Plant Ecol.* **160**, 1–16.

- Dos Santos, K., Kinoshita, L. S., Santos, F. A. M. dos (2007) Tree species composition and similarity in semideciduous forest fragments of southeastern Brazil. *Biological Conservation*. **135**, 268–277.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J., Margules, C. R. (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservat. Biol.* **5**, 18–32.
- Simpson, E. H. (1949) Measurement of diversity. *Nature*. **163**, 688–688.
- Smith, B., Wilson, J. B. (1996) A consumer's guide to evenness indices. *Oikos*. **76**, 70–82.
- Tilman, D. (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Tilman, D., Pacala, S. (1993) The maintenance of species richness in plant communities. In: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (eds. R. E. Ricklefs & D. Schluter) p. 13–25 The University of Chicago Press, Chicago.
- Tokeshi, M. (1990) Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisited. *J. Anim. Ecol.* **59**, 1129–1146.
- Tokeshi, M. (1993) Species abundance patterns and community structure. *Adv. Ecol. Res.* **24**, 111–186.
- Tokeshi, M. (1996) Power fraction: a new explanation of relative abundance patterns in species-rich assemblages. *Oikos*. **75**, 543–550.

Tokeshi, M. (1999) *Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives*. Blackwell Science, Oxford.

Venables, W. N., Ripley, B. D. (2002) *Modern applied statistics with S*. 4^o ed. Springer, New York. [online]. Available from: <http://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4>.

Whittaker, R. H. (1965) Dominance and diversity in land plant communities: numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution. *Science*. **147**, 250.

Wiens, J. A. (1977) On competition and variable environments: populations may experience “ecological crunches” in variable climates, nullifying the assumptions of competition theory and limiting the usefulness of short-term studies of population patterns. *Am. Sci.* **65**, 590–597.

Zar, J. H. (2009) *Biostatistical analysis*. 5^o ed. Pearson.

Zobel, M., Pärtel, M. (2008) What determines the relationship between plant diversity and habitat productivity? *Global Ecol. Biogeogr.* **17**, 679–684.

FIGURAS

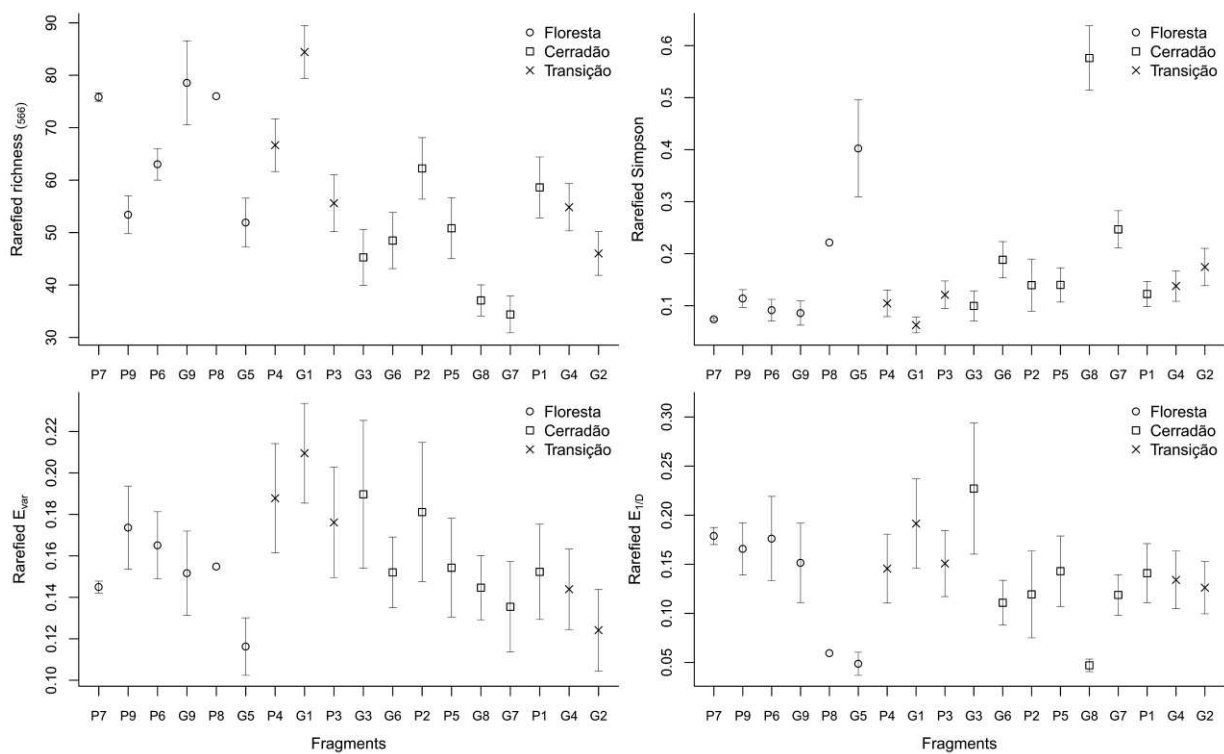


Figura 1. Riqueza, dominância e equabilidade por rarefação considerando o menor número de indivíduos entre os fragmentos (566). As barras representam os intervalos de confiança e os diferentes símbolos os tipos vegetacionais. Os fragmentos estão ordenados da menor (esquerda) para a maior (direita) concentração de alumínio trocável.

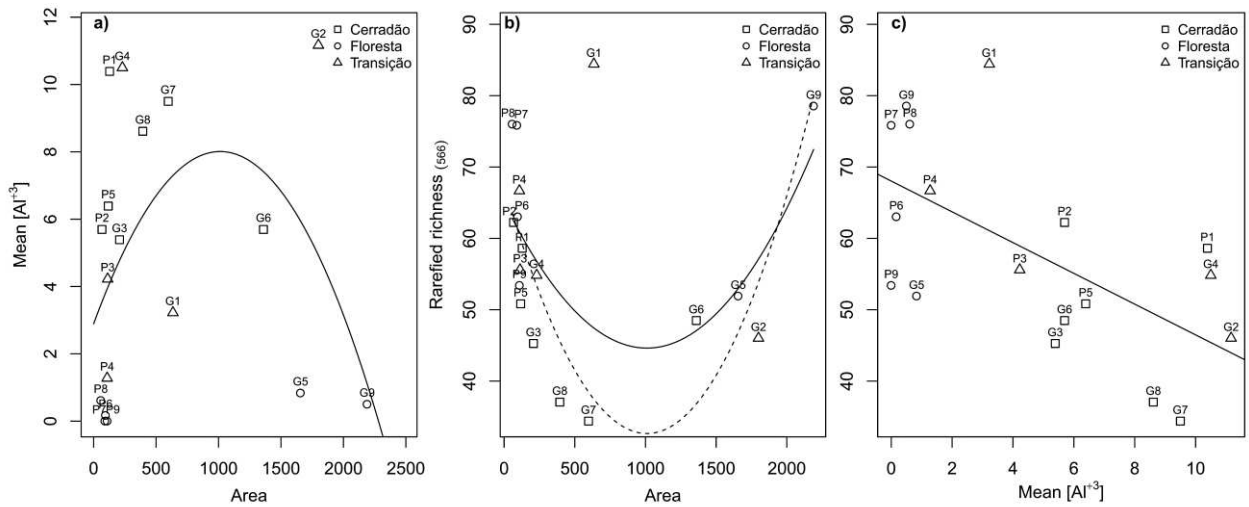


Figura 2. Relação entre riqueza por rarefação, área e alumínio trocável. a) e b) descrevem regressões lineares múltiplas para a variação do alumínio trocável e riqueza por rarefação, respectivamente, pela área mais seu termo quadrático. c) regressão linear entre riqueza e alumínio trocável. Linhas contínuas representam melhor ajuste aos modelos considerando todos os fragmentos e a descontínua o melhor ajuste desconsiderando G1. Curvas representam a melhor estimativa da função quadrática.

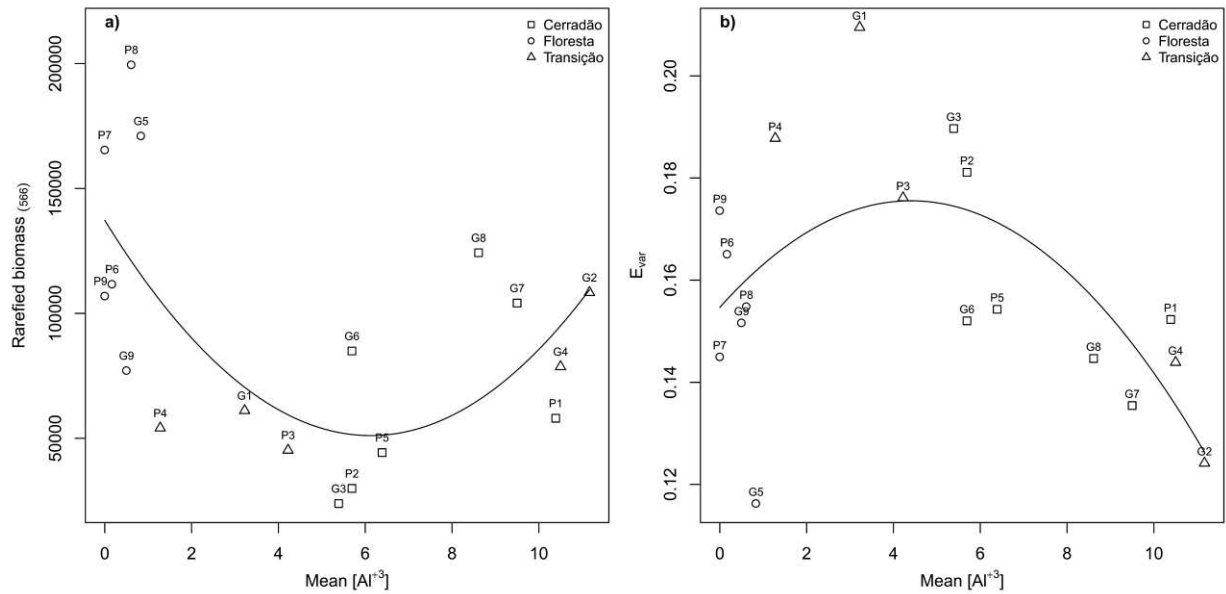


Figura 3. Variação da biomassa e equabilidade por rarefação à concentração de alumínio trocável. a) regressão linear múltipla para a variação biomassa por rarefação pelo alumínio trocável mais seu termo quadrático. b) regressão linear múltipla para a variação do índice de equabilidade E_{var} pelo alumínio trocável mais seu termo quadrático. Curvas representam a melhor estimativa da função quadrática.

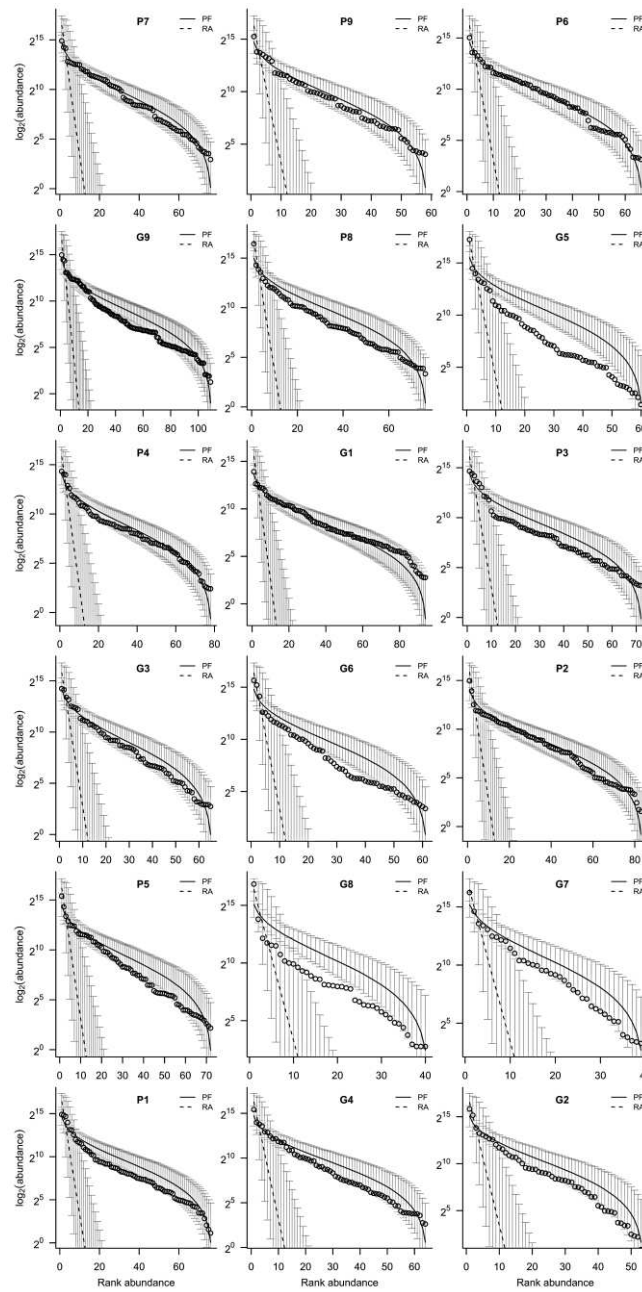


Figura 4. Ranque de abundância para os valores observações e simulados para os modelos Fração de Potência (PF) e Sortimento Aleatório (RA). Abundâncias transformadas em \log_2 e calculados intervalos de confiança a 95% (barras verticais). Os fragmentos estão ordenados da menor para a maior concentração de alumínio trocável.

APÊNDICE 1. DESCRIÇÃO DOS FRAGMENTOS E ÍNDICES DE CONCENTRÇÃO DE DOMINÂNCIA E EQUABILIDADE

Tabela 1. Características e localização dos 18 fragmentos amostrados no projeto Biota-Fapesp. Fragmentos nomeados com a letra “P” (pequenos, de 50 a 200 ha) e com a letra “G” (grandes, acima de 200 ha) de acordo com Necchi Júnior (2012). Área em hectares (ha) e biomassa em quilogramas (kg). Fitofisionomia de acordo com Mardegan (2012).

Fragmento	Cidade	Latitude (S)	Longitude (W)	Área (ha)	N	S	Biomassa (kg)	Fitofisionomia
G1	Novo Horizonte	21°31'15"	49°17'41"	635	815	94	87782,54	Transição
G2	Sales	21°21'17"	49°30'01"	1799,6	917	53	175801,5	Transição
G3	Planalto	21°00'05"	49°58'26"	207,5	2492	65	105185,4	Cerrado
G4	União Paulista	20°55'16"	49°55'34"	230,4	1059	64	147487,3	Transição
G5	Magda	20°28'25"	50°17'36"	1656,2	836	60	252301,3	Floresta
G6	Nova Granada	20°32'37"	49°14'47"	1359,7	1046	61	156810,6	Cerrado
G7	Barretos	20°29'05"	48°49'21"	597,3	919	39	169186	Cerrado
G8	Bebedouro	20°53'06"	48°32'26"	393,9	712	40	156073,1	Cerrado
G9	Matão	21°37'14"	48°32'14"	2189,6	1285	109	175654,7	Floresta
P1	Vicentinópolis	20°55'34"	50°20'55"	128,2	1568	76	160316,7	Cerrado
P2	Macaubal	20°44'34"	49°55'45"	66,8	2066	83	109494,9	Cerrado
P3	Votuporanga	20°30'52"	50°05'12"	112,6	1637	72	130097,3	Transição
P4	Turmalina	20°00'13"	50°26'02"	108,3	1118	78	106797,7	Transição
P5	Palestina	20°17'18"	49°30'01"	117,1	1766	72	138502,8	Cerrado
P6	Palestina	20°19'16"	49°30'17"	95,5	710	66	140046,8	Floresta
P7	Barretos	20°38'14"	48°45'46"	90,7	571	76	166751,6	Floresta
P8	Taquaritinga	21°24'08"	48°41'14"	57,6	566	76	199501,6	Floresta
P9	Pindorama	21°13'12"	48°55'04"	108,8	769	58	145129,2	Floresta

Tabela 2. Medidas por rarefação para 566 indivíduos da riqueza, dominância pelo índice de Simpson (I) e equabilidade pelos índices E_{var} e $E_{1/D}$. e seus respectivos desvios padrões (SD) Concentração de alumínio trocável conforme Mardegan (2012).

Fragmento	Biomassa	Biomassa SD	Riqueza	Riqueza SD	I	I SD	E_{var}	E_{var} SD	$E_{1/D}$	$E_{1/D}$ SD	Al^{+3} mmolc /dm ³
G1	61089,559	3661,169	84,425	2,557	0,063	0,008	0,210	0,012	0,191	0,023	3,222
G2	108359,551	6532,605	46,009	2,128	0,174	0,018	0,124	0,010	0,126	0,014	11,167
G3	23880,485	1960,174	45,266	2,729	0,100	0,015	0,190	0,018	0,227	0,034	5,389
G4	78679,377	6902,172	54,831	2,298	0,138	0,015	0,144	0,010	0,134	0,015	10,500
G5	171016,407	13605,401	51,909	2,375	0,402	0,048	0,116	0,007	0,049	0,006	0,833
G6	84936,962	5046,435	48,482	2,731	0,188	0,018	0,152	0,009	0,111	0,012	5,694
G7	104141,106	4468,325	34,386	1,788	0,247	0,018	0,135	0,011	0,119	0,011	9,500
G8	124268,843	8979,721	37,056	1,513	0,576	0,032	0,145	0,008	0,047	0,003	8,611
G9	77099,827	6574,366	78,545	4,092	0,086	0,012	0,152	0,010	0,151	0,021	0,500
P1	58022,976	4854,508	58,610	2,965	0,123	0,012	0,152	0,012	0,141	0,015	10,389
P2	29923,317	5225,824	62,232	2,996	0,140	0,026	0,181	0,017	0,119	0,023	5,694
P3	45232,719	3955,874	55,594	2,768	0,121	0,014	0,176	0,014	0,151	0,017	4,222
P4	54107,231	4113,504	66,670	2,567	0,105	0,013	0,188	0,013	0,146	0,018	1,278
P5	44285,666	3067,041	50,827	2,970	0,140	0,017	0,154	0,012	0,143	0,018	6,389
P6	111659,975	4985,282	63,018	1,531	0,091	0,011	0,165	0,008	0,176	0,022	0,167
P7	165401,103	1969,766	75,831	0,411	0,074	0,002	0,145	0,001	0,179	0,004	0,000
P8	199501,628	0,000	76,000	0,000	0,221	0,000	0,155	0,000	0,059	0,000	0,611
P9	106921,355	4863,998	53,400	1,844	0,114	0,009	0,174	0,010	0,166	0,014	0,000

APÊNDICE 2. SUMÁRIO DO RESULTADO DA SELEÇÃO DE MODELOS POR ETAPAS

Tabela 1. Sumário do processo de seleção de modelos por etapa. O processo inclui o cálculo do critério de informação de Akaike (AIC) e análise de variância para os modelos (F-value e Pr(F)).

Modelo	Grau de liberdade dos resíduos	Soma dos quadrados da regressão	AIC	F-value	Pr(F)
Riqueza					
Riqueza ~ Al + Área + Área ²	14	1921,8000	92,07		
Riqueza ~ Al + Área	15	2099,6000	91,67	1,2952	0,2742
Riqueza ~ Al	16	2100,1000	89,67	0,0032	0,9555
Biomassa					
Biomassa ~ Al + Al ² + área	14	2,4351E+10	386,46		
Biomassa ~ Al + Al ²	15	2,4607E+10	384,65	0,1471	0,7071
Biomassa ~ Al	16	3,7343E+10	390,15	7,7637	0,0138
Simpson					
1/Simpson ~ Al + Área	15	190,2126	48,44		
1/Simpson ~ Al	16	194,7930	46,87	0,3612	0,5568
E_{var}					
E _{var} ~ Al + Al ² + Área	14	0,0047	-140,42		
E _{var} ~ Al + Al ²	15	0,0061	-137,79	4,1097	0,0621
E _{var} ~ Al	16	0,0089	-133,00	6,8666	0,0193
E_{1/D}					
E _{1/D} ~ Al + Área	15	0,0359	-105,92		
E _{1/D} ~ Al	16	0,0381	-106,84	0,9278	0,3507
Modelo de Fração de Potência (PF)					
Arco seno (\sqrt{PF}) ~ Al + Área	15	1,8819	-34,65		
Arco seno (\sqrt{PF}) ~ Al	16	2,4629	-31,80	4,6307	0,0481
Modelo de Sortimento Aleatório (RA)					
log _e (RA) ~ Al + Área	15	1,5811	-37,78		
log _e (RA) ~ Al	16	1,5918	-39,66	0,1009	0,7552

Continua

Continuação

Modelo	Grau de liberdade dos resíduos	Soma dos quadrados da regressão	AIC	F-value	Pr(F)
Número de indivíduos ~ Al trocável					
$\log_e(N) \sim Al + Al^2$	15	1,8190	-35,26		
$\log_e(N) \sim Al$	16	2,8202	-29,36	8,2567	0,0116
Al trocável ~ Área					
$Al \sim Area + Area^2$	15	235,9100	52,32		
$Al \sim Area$	16	279,3300	53,36	2,7607	0,1174
Riqueza ~ Área					
$Riqueza \sim Área + Área^2$	15	696,4000	96,17		
$Riqueza \sim Área$	16	3395,9000	98,32	3,8915	0,0673
Sem G1					
$Riqueza \sim Área + Área^2$	14	959,19	74,56		
$Riqueza \sim Área$	15	2650,1400	89,84	24,6800	0,0002

APÊNDICE 3. SIMULAÇÕES PARA OS MODELOS DE DISTRIBUIÇÃO DE ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES PROPOSTOS POR TOKESHI.

Tabela 1. Proporção de espécies dentro do intervalo de confiança de 95% de \log_2 das simulações para os modelos Fração de Potência (PF, do inglês Power Fraction), Fração Randômica (RF, do inglês Random Fraction), Fração de MacArthur (MF, do inglês MacArthur Fraction) e Sortimento Aleatório (RA, do inglês Random Assortment).

Fragmento	PF	RF	MF	RA
G1	1,000	0,787	0,160	0,085
G2	0,717	1,000	0,094	0,170
G3	1,000	0,985	0,015	0,123
G4	0,859	1,000	0,094	0,125
G5	0,167	1,000	0,067	0,183
G6	0,410	1,000	0,049	0,148
G7	0,821	1,000	0,103	0,231
G8	0,200	0,975	0,050	0,300
G9	0,550	0,982	0,046	0,073
P1	0,539	1,000	0,039	0,105
P2	0,988	0,988	0,120	0,108
P3	0,667	0,986	0,069	0,125
P4	0,962	0,987	0,064	0,103
P5	0,694	1,000	0,069	0,125
P6	1,000	0,985	0,076	0,106
P7	1,000	0,987	0,145	0,092
P8	0,500	0,974	0,053	0,118
P9	1,000	0,983	0,034	0,138

Considerações finais

Existem várias críticas à utilização de índices sintéticos para testar padrões de diversidade em comunidades. Isso porque, diferentes estruturas de comunidades podem resultar em um mesmo valor do índice utilizado. Os índices sumarizam a estrutura de abundância e riqueza e não o funcionamento das comunidades (Heip *et al.* 1998). Diferentes estruturas de interações relacionadas à comunidade mensurada não são descritas por tais índices. Porém, tais problemas ressaltam a importância de se conhecer o funcionamento dos índices escolhidos e quais atributos das comunidades esses índices dão maior peso. Contudo, em conjunto com outras ferramentas, os índices de diversidade, dominância ou equabilidade são pontos de partida e auxiliam o direcionamento das análises de diversidade em comunidades.

Os modelos de distribuição de abundância de espécies constituem ferramentas importantes para a inferência dos processos estruturadores da comunidade. Porém, a metodologia de ajuste aos modelos é um obstáculo no avanço destes. A distribuição de abundância das espécies pode ser apresentada e analisada ora pelo ranque da abundância das espécies, ora pela organização de tal abundância em classes de abundância (Magurran 2004). Utilizar o ranque de abundância é o método mais recomendado porque apresenta os dados de maneira bruta sem perda de informações, diferentemente do que acontece quando se usam classes de abundância, que agrupam dados subjetivamente (McGill *et al.* 2007). A maneira como os dados são organizados nas classes de abundância resulta em diferentes formas de distribuição (Gray *et al.* 2006), que, conseqüentemente, afetam o ajuste aos modelos de distribuição de abundância, tornando essa organização subjetiva (Gray *et al.* 2006; McGill *et al.* 2007). Gray *et al.* (2006) resalta a

importância de se utilizar classes de abundância apenas para apresentação dos dados e não para o ajuste aos modelos, embora ainda se utilize tal metodologia para o ajuste.

Avanços importantes vêm sendo feitos para padronizar a metodologia de ajuste aos modelos de distribuição de abundância utilizando o método da máxima verossimilhança (Prado 2009). Essa metodologia utiliza o critério de informação de Akaike (Burnham e Anderson 2002) para selecionar os modelos concorrentes. O conjunto de modelos propostos por Tokeshi (1990, 1996), embora pouco utilizados, reúne ideias dos principais modelos já propostos fornecendo aspectos importantes dos padrões de montagem das comunidades. Porém, ainda não há métodos de ajustes mais robustos para tais modelos como os avanços que vem sendo feitos (Prado 2009).

Contudo, testar exatamente quais os processos que estruturam as comunidades não é tão simples mesmo com análises e delineamentos mais precisos. Um avanço que tem se mostrado útil em tais testes são as análises da diversidade filogenética. Essas análises ganharam força depois da disponibilização do conjunto de teorias e ferramentas proposta por Webb *et al.* (2002). Tendo em vista as limitações encontradas no nosso trabalho, esse tipo de análise contribuiria substancialmente para o entendimento da estrutura das comunidades analisadas.

Literatura citada

Burnham, K. P., Anderson, D. R. (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2º ed. Springer, New York.

Gray, J. S., Bjørgeaeter, A., Ugland, K. I. (2006) On plotting species abundance distributions. *J. Anim. Ecol.* 75, 752–756.

Heip, C. H. R., Herman, P. M. J., Soetaert, K. (1998) Indices of diversity and evenness. *Océanis*. 24, 61–87.

Magurran, A. E. (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell Science, Malden, Mass.

McGill, B. J., Etienne, R. S., Gray, J. S., Alonso, D., Anderson, M. J., Benecha, H. K., Dornelas, M., Enquist, B. J., Green, J. L., He, F., Hurlbert, A. H., Magurran, A. E., Marquet, P. A., Maurer, B. A., Ostling, A., Soykan, C. U., Ugland, K. I., White, E. P. (2007) Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol. Lett.* 10, 995–1015.

Prado, P. I. de K. L. de (2009) Distribuições de abundâncias de espécies: avanços analíticos para entender um padrão básico em ecologia. *Ciência & Ambiente*, 121–136.

Tokeshi, M. (1990) Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisited. *J. Anim. Ecol.* 59, 1129–1146.

Tokeshi, M. (1996) Power fraction: a new explanation of relative abundance patterns in species-rich assemblages. *Oikos*. 75, 543–550.

Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., Donoghue, M. J. (2002) Phylogenie e community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 475–505.