

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

F413e

Ferreira, Felipe Segala
Estrutura espacial de um trecho da Floresta Estacional Semidecídua no município de Iperó, Estado de São Paulo / Felipe Segala. – Campinas, SP: [s.n.], 2010.

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

1. Competição (Biologia). 2. Dinâmica de vegetação.
3. Heterogeneidade ambiental. 4. Comunidades vegetais – Iperó, SP. 5. Processo estocástico. I. Martins, Fernando Roberto. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

(rcdt/ib)

Título em inglês: Spatial structure on a slope in a Tropical Semideciduous Forest in Iperó city, São Paulo state, Brazil.

Palavras-chave em inglês: Competition (Biology); Dynamics of vegetation; Environmental heterogeneity; Plant communities – Iperó, SP, Brazil; Stochastic processes.

Área de concentração: Biologia Vegetal.

Titulação: Mestre em Biologia Vegetal.

Banca examinadora: Fernando Roberto Martins, Rafael Silva Oliveira, Osmar Cavassan.

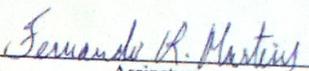
Data da defesa: 12/02/2010.

Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal.

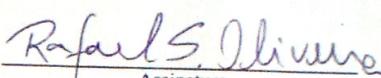
Campinas, 12 de fevereiro de 2010

BANCA EXAMINADORA

Prof(a). Dr. Fernando Roberto Martins (Orientador)


Assinatura

Profa. Dr. Rafael Silva Oliveira


Assinatura

Prof(a). Dr. Osmar Cavassan


Assinatura

Prof(a). Dra. Luíza Sumiko Kinoshita

Assinatura

Prof(a). Dra. Maria Margarida da Rocha Fiúza de Melo

Assinatura

AGRADECIMENTOS

À Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo – FAPESP, pela concessão da bolsa de estudo (06/05184-9).

Ao professor Fernando pela oportunidade do trabalho e não menos importante pelos seus valiosos ensinamentos.

Ao professor Jorge Tamashiro pela presteza na identificação maciça das plantas.

À grande amiga Eugenia pela companhia e por sua grande ajuda no árduo trabalho de campo, lá na Floresta Nacional de Ipanema.

Aos colegas do curso que por vezes auxiliaram na identificação das plantas e deram dicas preciosas.

SUMÁRIO

Abstract	7
Resumo.....	8
Introdução.....	9
Material e métodos.....	13
Resultados.....	20
Discussão.....	23
Referências.....	28
Tabelas.....	36
Anexo S1.....	41
Legenda das figuras.....	43
Figuras.....	44

ARTIGO REDIGIDO SEGUNDO AS NORMAS DA REVISTA BIOTROPICA

**Varição microtopográfica, sazonalidade climática e processos estocásticos e
determinísticos em uma comunidade arbórea tropical**

Felipe S. Ferreira¹

¹Plant Biology Graduate Course, Institute of Biology, P. O. Box 6109, University of Campinas – UNICAMP, 13083-970 Campinas, SP, Brazil.

Fernando R. Martins^{2,3}

²Department of Plant Biology, Institute of Biology, P. O. Box 6109, University of Campinas – UNICAMP, 13083-970 Campinas, SP, Brazil.

³ Correspondence author: fmartins@unicamp.br

ABSTRACT

Processes of species distribution in tropical ecosystems encompass complex and multiple interactions with the environment. Environmental heterogeneity permits the coexistence of species because it creates different niche opportunities. Through the patterns revealed in the community structure it is possible to distinguish between the most likely types of community assembly, the deterministic or stochastic. We investigated whether the community structure is related to environmental determinism in microscale. We described the community structure through species richness, Simpson's index of concentration, density and basal area; and the environmental heterogeneity through microtopography variation, soil depth and rockiness. We performed spatial and non-spatial correlations and use t-test modified by Cliff & Ord to test for average differences in autocorrelated data sets. Species richness exhibited a spatial structure that correlated negatively with microtopography. Density did not exhibit spatial structure, but was positively correlated with microtopography. There was no difference between species richness of concave and convex subcommunities. Average density was greater in concave than in convex subcommunity. Soil depth and rockiness did not influence community structure. Our results suggest that the microtopography variation associated with the climate seasonality can have determined the structure of the community.

Keywords: local dynamics; community assembly; competition; environmental heterogeneity; stochastic demographic processes.

RESUMO

A distribuição das espécies nos ecossistemas florestais tropicais envolve complexas e múltiplas interações com o ambiente. A heterogeneidade ambiental pode favorecer a coexistência das espécies por criar diferentes oportunidades de nichos. Por meio dos padrões da estrutura da comunidade é possível distinguir entre os prováveis tipos de modelos de montagem da comunidade, o determinístico e o estocástico. Investigamos se em microescala a estrutura de uma comunidade de árvores estaria condicionada ao determinismo da heterogeneidade ambiental. Descrevemos a estrutura da comunidade por meio da riqueza de espécies, do índice de concentração de Simpson, da densidade e da área basal. Representamos a heterogeneidade ambiental pelo índice de convexidade (IC), pela profundidade do solo e pela percentagem de rochas expostas na superfície (rochosidade). Analisamos os dados por meio de correlações espaciais e não espaciais. Utilizamos o teste t modificado por Cliff & Ord para testar a diferença de médias entre conjuntos de dados autocorrelacionados. A riqueza de espécies exibiu uma estrutura espacial que se correlacionou negativamente com a estrutura espacial do IC. A densidade não exibiu estrutura espacial, mas correlacionou-se negativamente com o IC. Não houve diferença entre as médias da riqueza de espécies, do índice de concentração de Simpson, da densidade e da área basal entre as subcomunidades côncava e convexa. A densidade média foi significativamente maior na subcomunidade côncava em relação à convexa. A profundidade do solo e a rochosidade não mostraram influência na estrutura da comunidade. Nossos resultados sugerem que a variação microtopográfica associada à sazonalidade do clima pode ter determinado a estrutura da comunidade.

Palavras-chaves: competição, dinâmica local, heterogeneidade ambiental, modelos de organização da comunidade, processos demográficos estocásticos

INTRODUÇÃO

Ecossistemas florestais tropicais são de especial interesse para os ecólogos não somente pela sua alta diversidade de espécies, mas também devido à sua grande complexidade e aos múltiplos fatores ambientais atuando nos padrões de distribuição dos indivíduos. Em uma comunidade vegetal, a coexistência de espécies não pode ser atribuída apenas ao acaso. Muitos fatores podem influenciar a composição de espécies de uma dada comunidade, mas nenhum fator isolado fornece uma explicação completa dos padrões observados (Schoener 1986). Parece provável, todavia, que os padrões vistos nas comunidades sejam o resultado da ação simultânea de uma complexa hierarquia de processos.

Uma comunidade biológica pode ser organizada por dois tipos de processos: a montagem por limitação de dispersão (Hubbell 2001) e a montagem por nicho (MacArthur 1965). Os modelos de montagem da comunidade por limitação de dispersão consideram que a comunidade seria resultante de eventos localizados de dispersão e da aleatoriedade da demografia local, ou seja, de processos estocásticos. Já os modelos de montagem da comunidade por nicho implicam em que a heterogeneidade ambiental, aliada às características inerentes de cada espécie, permite a coexistência de muitas delas em pequenas escalas locais, pois diferentes espécies exibiriam diferentes preferências por hábitat (Leigh 1999, Wright 2002).

A importância da heterogeneidade ambiental no controle da diversidade de espécies é reconhecida na ecologia teórica (Huston 1999; Stutzner & Moss 2004), e seus efeitos têm sido demonstrados empiricamente (Wang *et al.* 2002, Gilbert & Lechowicz 2005, Getzin *et al.* 2006). Um ambiente heterogêneo pode exercer diferentes tipos de pressão de seleção sobre as espécies, que apresentam diferentes estratégias adaptativas que lhes possibilitam invadir e ocupar os nichos disponíveis. A gama de estratégias utilizadas inclui desde os processos evolucionários, que envolvem modificações genéticas, até a dispersão a longas distâncias. Burnett *et al.* (1998)

analisaram uma floresta decídua e observaram que a riqueza, a diversidade e a dominância de espécies estavam associadas com a heterogeneidade do meio abiótico e que nos sítios com alta heterogeneidade geomorfológica a diversidade de árvores e arbustos era significativamente mais alta.

Os ecossistemas terrestres ocorrem sobre superfícies geomorfológicas que são por si mesmas heterogêneas, gerando habitats diferentes: em microescala, os ambientes diferem quanto à microtopografia e às variáveis edáficas. Os organismos também podem alterar a configuração do espaço, mediante sua ocupação ou pela alteração ativa da estrutura do meio ambiente. Fatores edáficos como pH, conteúdo de nutrientes, textura e disponibilidade de água são as principais variáveis relacionadas à composição da comunidade. Essas variáveis podem sofrer mudanças entre sítios relativamente próximos. Por exemplo, podem alterar-se ao longo de uma encosta ou gradiente de inclinação (Furley 1976, Rodrigues *et al.* 1989, Sollins 1998, van den Berg & Oliveira-Filho 1999) e são influenciadas pela posição no relevo (Oliveira Filho 1994, Oliveira-Filho *et al.* 1997, Cielo-Filho *et al.* 2007).

Algumas espécies associam-se a posições específicas no relevo (Basnet 1992), onde mostram uma significativa relação com as variáveis topográficas. Caracteres topográficos são importantes fatores abióticos que criam diversos micro-habitats (Whitmore 1984), dependendo, sobretudo, do tipo de solo, do regime hídrico, formação geológica e altitude. Variações em pequena escala – e.g. microrrelevo – implicam em diferenças na profundidade do solo, na drenagem, na disponibilidade de água e nutrientes. Troeh (1965) propôs um modelo de paisagem baseado na curvatura do terreno, no qual as pedoformas variam entre as côncavas, convexas e lineares, cada qual se associando a diferentes atributos edáficos granulométricos, de umidade e disponibilidade de nutrientes. Em sítios com microrrelevos côncavos, predominam processos de acúmulo de sedimentos, aumentando a disponibilidade de água e nutrientes. Já nos microrrelevos

convexos, mais altos, predominam processos erosivos com perda de sedimento e diminuição da umidade. Aiba *et al.* (2004) encontraram correlação entre a distribuição de espécies e as variações microtopográficas das pedoformas côncavas e convexas em uma floresta tropical. O estudo de Rochelle (2008) demonstrou que processos associados aos microrrelevos côncavos e convexos foram capazes de conduzir a dinâmica de uma comunidade de árvores dentro de um hectare na Floresta Pluvial Atlântica no Brasil, que ocorre num clima sem estação seca e com chuvas distribuídas em todos os meses do ano. Ele não encontrou a favorabilidade (Terborgh 1973) que esperava para as áreas côncavas como consequência do acúmulo de sedimentos, mas ao contrário concluiu que essas áreas mais baixas restringiam o estabelecimento de indivíduos por causa do excesso de água acumulada.

Os padrões de variações verticais das características do solo podem criar oportunidades para a diferenciação de nicho e favorecer a coexistência de espécies (Lundholm & Larson 2003). Muitas plantas crescem suas raízes em solos ricos em nutrientes, mas as espécies diferem na sua habilidade de selecionar tais solos e na velocidade com que absorvem os nutrientes disponíveis. Nos solos mais rasos a capacidade de armazenamento de água é menor, aumentando a competição pelo recurso, ao passo que nos solos mais profundos a sobreposição de nichos diminui em função da maior capacidade de armazenamento de água e da maior diferença entre os sistemas subterrâneos (Whittaker 1969). Ashton (1964) e Austin *et al.* (1972) mostraram que as variações dos caracteres do solo podiam controlar a distribuição de espécies em florestas tropicais e determinar padrões de diversidade.

Atualmente com cerca de 7,6% de sua cobertura florestal original (Morellato & Haddad 2000), a Floresta Atlântica, o bioma neotropical brasileiro mais antigo (Leitão-Filho 1987), ocorre potencialmente desde o norte, no Ceará, até a porção sul do Rio Grande do sul, ocupando desde as regiões litorâneas até os planaltos e serras do interior do país. É bem provável que

devido ao aumento da temperatura e da umidade na porção sul da Mata Atlântica há aproximadamente 11000-10000 mil anos, no início do Holoceno (Roth & Lorscheitter 1993, Neves & Lorscheitter 1995), novos habitats tenham sido criados, e espécies da porção norte puderam migrar para a porção sul (Rambo, 1951) e desfrutar das vantagens da reduzida competitividade (Terborg 1973). Para que elas pudessem ter sucesso na ocupação dos novos habitats, foi necessário que fossem adequadamente adaptadas a eles. Um ajuste na adaptação que permitiria a invasão dos novos nichos poderia ser conseguido mediante modificações genéticas (Terborgh 1973), configurando uma estratégia evolutiva. Nos dias atuais, cerca de 20 mil espécies de plantas vasculares coexistem no bioma Mata Atlântica, e cerca de oito mil delas são endêmicas (IBAMA 2006). É provável que o longo tempo de evolução ambiental tenha favorecido a especialização das espécies nos habitats nos quais sua adaptação é superior e as interações competitivas mais aliviadas, levando ao predomínio de espécies arbóreas muito especializadas na Mata Atlântica (Scudeller et al. 2001).

Se as espécies exibem diferenciação de nicho, as variações ambientais, ao longo da paisagem, acarretariam mudanças na estrutura de espécies. Portanto, estudamos uma comunidade de árvores na Floresta Atlântica (Albuquerque & Rodrigues 2000) e investigamos a hipótese de que a variação das características ambientais, representando a heterogeneidade do meio, seria capaz de determinar a estrutura da comunidade por alterar as oportunidades e disponibilidade dos nichos. Descrevemos a estrutura da comunidade por meio da riqueza de espécies, do índice de concentração de Simpson, da densidade e da área basal. Representamos a heterogeneidade ambiental por meio das variações da microtopografia, da profundidade do solo e da rochosidade (percentagem de rochas expostas na superfície). Medimos variações da microtopografia por meio do índice de convexidade (IC): valores positivos indicam microrrelevos convexos, valores negativos indicam microrrelevos côncavos (Yamakura *et al.* 1995). Admitimos que os

microrrelevos convexos ou côncavos possam determinar sítios com diferentes disponibilidade de recursos, especialmente nutrientes minerais e água, além de representarem substratos de fixação com diferentes qualidades. Aceitamos que sítios convexos impõem uma limitação crescente de recursos em função do aumento da convexidade, levando à competição por nicho e à exclusão de espécies. Nessas condições, um número menor de espécies poderia coexistir, havendo menor densidade de indivíduos com menor área basal, mas uma ou poucas espécies mais adaptadas seriam dominantes, e a distribuição de abundância relativa seria fortemente concentrada nessas espécies (Cielo-Filho *et al.* 2002). Por outro lado, aceitamos que em sítios côncavos o aumento crescente na disponibilidade de recursos seria função da diminuição do IC, favorecendo a coexistência de espécies por aumentar as oportunidades de nichos, levando a uma maior densidade de indivíduos com maior área basal e a uma distribuição de abundância relativa menos concentrada. Também investigamos se a variação da cobertura do solo por rochas expostas na superfície e a variação da profundidade do solo aumentariam as possibilidades de nichos, favorecendo a coexistência de espécies. Para isso, testamos a hipótese de que a riqueza de espécies, a densidade e a área basal são maiores e o índice de concentração de Simpson é menor em sítios com maior rochosidade, em solos mais profundos e em sítios côncavos.

MATERIAL E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO.— Realizamos o estudo na Floresta Nacional de Ipanema (5.179,93 ha), Unidade de Conservação de Uso Sustentável, localizada na região sudeste do estado de São Paulo, sudeste do Brasil. A área atualmente coberta por vegetação natural é de 3393,06 ha, entre várzea, capoeira, cerrado e floresta, ocupando a última 1388 ha sobre o Morro de Araçoiaba. O clima da região é o Cwa de Koeppen (1948): clima temperado (C) macrotérmico (a), com chuvas

no verão e seca não rigorosa no inverno (w). A pluviosidade média é de 1288.6 mm e a temperatura média anual, 21.3°C (Fig. 1).

DESENHO AMOSTRAL.— Delimitamos um gradil de 100 m x 100 m (1 ha no total) com 100 parcelas contíguas de 10 m x 10 m numa encosta do morro de Araçoiaba (23°25'-28' S e 47°33'-40' W; 550-971 m). No interior de cada parcela amostramos todas as árvores que tivessem ao menos um tronco com 5 cm ou mais de diâmetro à altura do peito (DAP \geq 5 cm, 1,30 m do solo). Indivíduos com troncos múltiplos foram amostrados se pelo menos um dos troncos tivesse DAP \geq 5 cm e, neste caso, todos os troncos foram medidos e considerados no cálculo da área basal.

Como descritores da comunidade consideramos por parcela a riqueza (número de espécies), a densidade (número de indivíduos/100m²), a área basal (m²/100m²) e o índice de concentração de Simpson (Simpson 1949), que é a probabilidade de dois indivíduos retirados ao acaso de uma comunidade pertencer a mesma espécie. Por motivo de simplicidade, daqui em diante, trataremos o índice de concentração de Simpson como concentração de Simpson. Como descritores da heterogeneidade ambiental, consideramos por parcela o índice de convexidade, a profundidade do solo e a rochosidade.

O microrrelevo foi descrito por meio do índice de convexidade IC (Yamakura *et al.* 1995). O IC é definido como a altitude da parcela central menos a altitude da área formada pelas oito parcelas que a cercam (30 m x 30 m). A altitude da parcela central é definida como a média das altitudes tomadas nos seus quatro vértices, e a altitude da área periférica é definida como a média das altitudes dos doze vértices formados pelas oito parcelas vizinhas à parcela central (excluindo os quatro vértices comuns). O IC positivo (IC > 0) representa uma parcela convexa em relação às parcelas vizinhas, ao passo que o IC negativo (IC < 0) representa uma parcela côncava em relação às vizinhas. A altitude foi medida com um altímetro barométrico de precisão.

Medimos a profundidade efetiva do solo no centro de cada parcela com uma barra de ferro com escala métrica, introduzida até, no máximo, 1 m de profundidade. Estimamos a rochosidade visualmente, considerando a proporção da área coberta por rochas expostas na superfície em relação à área da parcela (100 m²). Transformamos a profundidade do solo e a rochosidade em variáveis categóricas. Criamos duas classes de profundidade do solo (0-50 cm e >50-100 cm) e quatro classes de rochosidade (0-25%, >25-50%, >50-75% e >75-100%).

ANÁLISE MULTIVARIADA – Utilizamos a ordenação NMS (Nonmetric Multidimensional Scaling; McCune & Grace 2002) para analisar os dados da comunidade em relação ao microrrelevo, à profundidade do solo e à rochosidade. NMS é uma técnica que ordena amostras dentro de um número pré-definido de eixos e ajusta toda a variância extraída dentro dessa quantidade conhecida de k-dimensões. Iterativamente ela procura a melhor solução e, ao encontrar a mais estável ou alcançar o critério de instabilidade pré-definido, ela não continua a análise. As pressuposições da técnica, não métrica e não monotônica, isentam-na da necessidade de relação linear entre as variáveis (Gauch 1982) e da normalidade dos dados (Shepard 1962) além de permitir o uso de qualquer medida de distância. Utilizamos a distância de Sørensen, com 50 operações utilizando os dados reais e 50 com dados aleatorizados, critério de instabilidade de 0,00001, coordenadas iniciais aleatórias, 200 interações máximas e $k \leq 3$. Realizamos a análise de ordenação no programa PC-ORD 5 (McCune & Mefford, 1999). Não atribuímos um valor de probabilidade à correlação entre os eixos e as variáveis, pois a menor correlação encontrada pode ser considerada como significativa (McCune & Grace 2002).

ANÁLISE DA ESTRUTURA ESPACIAL DAS VARIÁVEIS.— Variáveis medidas de maneira contínua no espaço amostral podem exibir autocorrelação espacial. Isso significa que a

distribuição dessas variáveis não é aleatória e aponta para a existência de uma estrutura espacial. Se a distribuição espacial das espécies está restrita por uma ou mais variáveis ambientais estruturadas espacialmente, é possível que os processos de montagem dessa comunidade sejam dirigidos pelos padrões espaciais dessas variáveis (Rossi *et al.* 1992). Para investigar a presença de autocorrelação espacial nas variáveis bióticas e abióticas, utilizamos o semivariograma isotrópico, que é uma ferramenta geoestatística adequada para verificar se ocorre dependência espacial (Vieira 2000). O semivariograma é um gráfico que expressa a semivariância (metade da variância) dos dados em função da distância entre as amostras e é esperado que aquelas mais próximas exibam propriedades mais similares do que as mais distantes. Ajustamos o modelo matemático, o qual define os parâmetros do semivariograma, que apresentou a menor soma dos quadrados de resíduo (RSS). Os parâmetros do semivariograma são os seguintes: o efeito pepita (C_0) que representa o valor da semivariância quando a distância (h) é zero e pode indicar variações existentes abaixo da menor distância medida no campo (10 m) ou erro amostral. O patamar ($C+C_0$) que representa a soma do efeito pepita com a variância estrutural dos dados (C) e o alcance (A_0) que é a distância máxima da autocorrelação espacial, ou seja, é o tamanho máximo do raio alcançado pela agregação espacial da variável em análise.

CORRELAÇÃO ENTRE AS VARIÁVEIS.— A correlação entre variáveis que exibem autocorrelação espacial deve ser realizada preferencialmente pelos testes que consideram a estrutura espacial dos dados na análise de correlação ou então que sejam modificados para corrigir a presença dessa autocorrelação. Por isso, correlacionamos espacialmente a riqueza de espécies com o IC e a rochosidade por meio do semivariograma cruzado, uma vez que todas essas variáveis exibiram autocorrelação espacial. O semivariograma cruzado correlaciona as estruturas espaciais de duas variáveis e define parâmetros semelhantes ao do semivariograma. Calculamos

os semivariogramas e os semivariogramas cruzados no programa GS⁺ 7 (Gamma Design 2004). Por meio do teste de Mantel (Legendre & Fortin 1989) correlacionamos a riqueza de espécies, a concentração de Simpson, a densidade e a área basal com o IC. Para corrigir o efeito da presença de autocorrelação espacial nos dados, testamos a significância da correlação por meio do teste *t* modificado pelo procedimento CRH com a correção de Dutilleul. Utilizamos seis classes de distâncias e realizamos todos esses cálculos no programa PASSAGE 1.1 (Rosenberg 2001). Se as duas variáveis sendo comparadas não apresentassem estrutura espacial aplicávamos o teste de Mantel simples e sem qualquer tipo de correção.

Após verificarmos os efeitos do IC sobre a estrutura da comunidade, utilizamos a regressão múltipla para investigarmos a influência da variação da profundidade do solo e da rochosidade sobre a riqueza de espécies, a concentração de Simpson, a densidade e a área basal. Essas duas variáveis ambientais foram representadas por classes de profundidade do solo e de rochosidade. Entretanto, a utilização qualitativa de números para representar as classes não é conveniente, porque o modelo de regressão vai considerá-los quantitativamente e não qualitativamente. Portanto, antes de realizarmos a análise de regressão transformamos as variáveis categóricas, *i.e.* as classes de profundidade do solo e as de rochosidade, em variáveis indicadoras (Bower 2001). Criamos uma variável indicadora para cada nível da variável categórica e atribuímos valores binários (0/1) para presença/ausência de cada observação. As classes de profundidade de solo (0-50 cm e >50-100 cm) foram transformadas nas variáveis indicadoras solo'1 e solo'2, respectivamente, e as classes de rochosidade (0-25%, >25-50%, >50-75% e >75-100%) nas variáveis indicadoras rocha'1, rocha'2, rocha'3 e rocha'4, respectivamente. Por exemplo, se em uma parcela a profundidade do solo não passou de 40 cm então atribuímos o valor 1 (presente) na variável indicadora solo'1 e o valor 0 (ausente) na variável indicadora solo'2 referente àquela observação. Se considerarmos que a rochosidade em uma determinada parcela foi de 80%, então

essa observação foi assumida nas variáveis indicadoras rocha'1, rocha'2, rocha'3 com valor zero, enquanto na rocha'4, que representa a classe >75-100%, ela assumiu o valor 1. Quando uma variável contém n níveis de uma categoria, é necessário incluir no modelo apenas $n-1$ níveis (Bower 2001), pois se todos os níveis forem incluídos o último será redundante. Veja o exemplo: se sabemos que a profundidade do solo de uma determinada parcela corresponde à classe solo'2 (p.ex. 70 cm de profundidade), então não pode ser a classe solo'1. Isso significa que, invariavelmente, uma classe contém informações da outra classe e por isso apenas $n-1$ classes são necessárias no modelo de regressão. Também realizamos a correlação das variáveis bióticas entre si e das abióticas entre si para verificar a redundância entre elas.

DIFERENÇAS ENTRE SUBCOMUNIDADES E ENTRE AS CLASSES DE PROFUNDIDADE DO SOLO E DE ROCHOSIDADE.— Subdividimos a comunidade total na subcomunidade côncava e na convexa. Testamos a diferença das médias da concentração de Simpson, da densidade e da área basal entre as subcomunidades por meio do teste t convencional. Entretanto, não pudemos utilizar o mesmo teste para comparar a média da riqueza de espécies entre os tipos de microrrelevo. Quando subdividimos a riqueza total entre a subcomunidade côncava e a convexa, ajustamos novos semivariogramas e identificamos autocorrelação em ambas as subcomunidades. Empregamos um teste t corrigido, descrito na próxima seção, que permite testar a diferença entre médias de conjuntos de dados autocorrelacionados. Por meio do teste t convencional testamos a diferença das médias da riqueza, da concentração de Simpson, da densidade e da área basal entre as duas classes de profundidade do solo (0-50 cm e >50-100 cm) e mediante a análise de variância testamos a diferença entre as classes de rochosidade (0-25%, >25-50%, >50-75% e >75-100%). Por meio do teste qui-quadrado, testamos a diferença entre as frequências das classes de profundidade do solo e de rochosidade entre as subcomunidades.

TESTE *t* MODIFICADO PARA DADOS AUTOCORRELACIONADOS.— Verificar a presença de autocorrelação no conjunto de dados antes de aplicar testes estatísticos que exigem aleatoriedade não é uma tarefa tão trivial quando comparamos com a execução de testes de normalidade, por exemplo. A independência espacial entre as observações, importante pressuposto dos testes paramétricos, é freqüentemente ignorada nas estatísticas que podem apresentar observações com continuidade espácio-temporal (Crawford & Young 1998; Whalen 2004, Cagnolo *et al.* 2006, Casares *et al.* 2008). Acreditamos que existe certo desconhecimento dos testes que incorporam a autocorrelação, o que gera certo desinteresse por sua procura e conseqüentemente aumenta a incerteza dos resultados. O teste *t* convencional é uma análise estatística importante e bem difundida entre os trabalhos de ecologia que costumam testar diferença entre médias. Quando é violada a pressuposição de aleatoriedade, o teste *t* pode acusar como significativas pequenas variações casuais, porque a autocorrelação atenua a variância (Griffith 1993) e torna o valor da probabilidade menos conservativo (Cliff & Ord 1981). Um teste eficiente e que permite comparar médias de conjuntos de dados que apresentam autocorrelação espacial é o teste *t* modificado por Cliff & Ord (1981). Esse teste modificado é efetivo para diminuir as chances de erro estatístico do tipo I (Ferguson & Bester 2002), mas é muito pouco empregado nos estudos de ecologia. Ele incorpora a autocorrelação espacial numa fórmula corrigida e permite o cálculo de um valor de *t* que segue a distribuição *t* de Student com $(n_1 + n_2 - 2)$ graus de liberdade, onde *n* é o número de observações em cada grupo. Obtivemos o valor da autocorrelação por meio da relação entre o índice de Moran e o índice de Moran máximo e então comparamos as médias de riqueza entre as subcomunidades côncava e convexa por meio do teste *t* modificado (veja maiores detalhes do teste *t* modificado no Anexo S1).

RESULTADOS

Amostramos 1.404 indivíduos arbóreos com DAP ≥ 5 cm, sendo 1.293 árvores (92,10%), 8 palmeiras (0,57%) e 103 indivíduos mortos (7,34 %), pertencentes a 69 espécies, 58 gêneros e 31 famílias. As árvores mortas não foram incluídas nos cálculos dos descritores da comunidade. A amplitude do IC variou entre -3,583 e 5,583 m, da profundidade do solo entre 28 e 100 cm ou mais e a percentagem de rochas expostas variou entre 0 e 85% de cobertura da área da parcela.

ANÁLISE MULTIVARIADA.— A solução final mais estável da ordenação NMS revelou um gradiente de diversidade (riqueza e concentração de Simpson), de densidade e de área basal relacionado com as variações do IC que capturou quase toda variância nas duas primeiras dimensões, representando 67% e 30%, respectivamente nos eixos 1 e 2, de toda a informação contida nas variáveis (Fig. 2A).

O eixo 1 correlacionou-se positivamente com a riqueza de espécies (Fig. 3A), com a densidade (Fig. 3C) e com a área basal (Fig. 3D) e negativamente com a concentração de Simpson (Fig. 3B) e o IC (Fig. 2E, Tabela 1). Esse gradiente exibido pelo eixo 1 mostrou que a riqueza, a densidade e a área basal tenderam a aumentar em função na diminuição do IC, ou seja, foram maiores nos microrrelevos côncavos, ao passo que a concentração de Simpson tendeu a ser menor. As classes de profundidade do solo e da rochosidade não influenciaram a distribuição das variáveis bióticas (Fig. 2B e 2C). O eixo 2 correlacionou-se negativamente com a riqueza de espécies (Fig. 3A), com a concentração de Simpson (Fig. 3B), com a densidade (Fig. 3C), com a área basal (Fig. 3D) e positivamente com o IC (Fig. 3E, Tabela 1). Esse gradiente exibido pelo eixo 2 sugere que algumas parcelas côncavas possuem elevada riqueza mas também uma alta concentração de abundância em poucas espécies.

ESTRUTURA ESPACIAL DAS VARIÁVEIS.— A riqueza de espécies foi a única variável biótica que apresentou autocorrelação espacial (Fig. 4A), o que significa que a comunidade apresentava no espaço manchas com valores maiores e manchas com valores menores dessa variável. A concentração de Simpson (Fig. 4B), a densidade (Fig. 4C) e a área basal (Fig. 4D) não apresentaram estrutura espacial e distribuíram-se aleatoriamente no espaço da comunidade. O IC apresentou uma estrutura espacial com tamanho máximo de 18,2 m (Fig. 4E), significando que uma parcela côncava estava preponderantemente rodeada de outras parcelas côncavas. A profundidade do solo não mostrou estrutura espacial para distâncias maiores que a menor utilizada na amostragem (10 m) e apresentou distribuição espacial aleatória (Fig. 4F). O primeiro semivariograma ajustado para a rochosidade mostrou tendência nos dados (Fig. 4G). Retiramos a tendência através do ajuste de um modelo linear e calculamos um novo semivariograma, que exibiu estrutura espacial da variável (Figura 4H). Porém seu baixo valor de alcance ($A_0=10,8$ m) mostra que a autocorrelação está restrita praticamente a uma parcela, ou seja, sua distribuição foi quase aleatória (Tabela 2).

CORRELAÇÃO DA RIQUEZA, DA CONCENTRAÇÃO DE SIMPSON, DA DENSIDADE E DA ÁREA BASAL COM A MICROTOPOGRAFIA, A PROFUNDIDADE DO SOLO E A ROCHOSIDADE.— A riqueza apresentou correlação espacial negativa com o IC (Fig. 5A), mas não foi correlacionada espacialmente com a rochosidade (Fig. 5B). O teste de Mantel com a correção de Dutilleul não mostrou correlação significativa da riqueza, da concentração de Simpson e da área basal com o IC; apenas a densidade foi correlacionada negativamente com o IC (Tabela 3). A regressão múltipla não mostrou correlações significativas entre as variáveis bióticas e as classes de solo e de rochosidade (Tabela 3).

CORRELAÇÃO DAS VARIÁVEIS ENTRE SI.— O teste de Mantel mostrou que a riqueza de espécies correlacionou-se negativamente com a concentração de Simpson ($r = -0.28$, $p < 0,000$) e positivamente com a densidade ($r = 0.59$, $p < 0,000$) e com a área basal ($r = 0.51$, $p < 0,000$). O teste de Mantel simples não mostrou correlação da concentração de Simpson com a densidade ($r = 0.01$, $p = 0.806$) e nem com a área basal ($r = 0.009$, $p = 0.858$), mas exibiu correlação significativa e positiva da densidade a área basal ($r = 0.52$, $p < 0,000$).

A regressão múltipla mostrou relação negativa do IC com as classes de profundidade do solo, mas não foi correlacionado com as classes de rochosidade. As classes de profundidade do solo não se correlacionaram com as classes de rochosidade (tabela 4).

DIFERENÇAS ENTRE SUBCOMUNIDADES E ENTRE AS CLASSES DE PROFUNDIDADE DO SOLO E DE ROCHOSIDADE.— Dividimos a área amostral em duas subcomunidades: 1) a convexa (IC positivo), composta por 52 parcelas, 26 famílias, 54 espécies, 658 indivíduos (609 vivos e 49 mortos); e 2) a côncava (IC negativo), constituída por 48 parcelas, 25 famílias, 53 espécies e 746 indivíduos (692 vivos e 54 mortos). A concentração de Simpson na subcomunidade côncava (0.20 ± 0.15) não foi significativamente menor ($p = 0,863$) que na subcomunidade convexa (0.21 ± 0.12). A densidade média da subcomunidade côncava ($14.41 \pm 6.85 \text{ ind/m}^2$) foi significativamente maior ($p = 0.02$) que da subcomunidade convexa ($11.7 \pm 5.25 \text{ ind/m}^2$). A área basal média da subcomunidade côncava ($0.16 \pm 0.09 \text{ m}^2/\text{ha}$) não foi significativamente maior ($p = 0.144$) do que a da subcomunidade convexa ($0.14 \pm 0.07 \text{ m}^2/\text{ha}$). Pelo teste t modificado por Cliff & Ord (1981) comparamos a riqueza média entre as subcomunidades. A riqueza média da subcomunidade côncava ($6,06 \pm 2.04$ espécies/parcelas) não foi estatisticamente maior ($t_{98;0,05} = 0.53$) do que a da subcomunidade convexa ($5,52 \pm 2,18$

espécies/parcelas). A média da riqueza de espécies, da concentração de Simpson, da densidade e da área basal não diferiu entre as duas classes de profundidade do solo e nem entre as quatro classes de rochosidade (Tabela 5).

A classe de profundidade do solo 0-50 cm foi menos freqüente na subcomunidade côncava (2 no total) em relação à subcomunidade convexa (12 no total), enquanto a classe >50-100cm foi mais freqüente na subcomunidade côncava (46 no total) do que na subcomunidade convexa (40 no total; $df= 1$, $\chi^2 = 5.33$, $p=0.02$). A freqüência das classes de rochosidade (0-25%, >25-50%, >50-75% e >75-100%) entre as duas subcomunidades não diferiu significativamente ($df= 3$, $\chi^2 = 5.04$, $p=0.168$).

DISCUSSÃO

As variações das características do ambiente adicionam heterogeneidade ao meio abiótico, o que é capaz de gerar diferenças entre os habitats e dessa forma permitir que espécies com diferentes nichos possam coexistir em pequena escala (Wang *et al.* 2002). Essa variação ambiental pode contribuir para a diminuição da sobreposição dos nichos das espécies e dessa forma aliviar as interações competitivas entre elas (Potts *et al.* 2004). A associação entre as espécies e o habitat aparece quando há uma covariação significativa entre a variação ambiental e as mudanças na estrutura da comunidade, o que podemos considerar como uma evidência de que a montagem por especialização de nicho dirige a coexistência local (Tuomisto *et al.* 1995). Baseando-se nessa premissa, esperávamos que a riqueza de espécies, a densidade e a área basal fossem maiores e o índice de concentração de Simpson menor em sítios com maior rochosidade, em solos mais profundos e em sítios côncavos. O eixo 1 da ordenação NMS apontou para a existência de um gradiente de diversidade, de densidade e de área basal em função da variação do

IC. Esse gradiente mostra uma tendência de aumento da riqueza, da densidade e da área basal no sentido da diminuição do IC (sítios côncavos) e o aumento da dominância no sentido dos sítios convexos. Encontramos uma correlação espacial negativa entre a riqueza de espécies e o IC e uma correlação negativa entre a densidade e o IC, ao passo que a concentração de Simpson e a área basal não correlacionaram com nenhuma variável ambiental. A análise do eixo 2 da ordenação NMS sugeriu a existência de parcelas côncavas com maior riqueza e também maior dominância, ou seja, áreas com um número maior de espécies e distribuição de abundância concentrada em apenas algumas delas. Pensávamos que a variação vertical do solo e as rochas expostas na superfície criariam novas oportunidades de nichos que poderiam ser explorados pelas espécies. Entretanto, quando a heterogeneidade foi representada pela profundidade do solo e pela rochosidade não conduziu a nenhuma variação na diversidade (riqueza e concentração de Simpson), na densidade ou na área basal. Destacamos que a correlação entre a riqueza de espécies e o IC deixou de existir quando a autocorrelação dos dados foi corrigida pelo teste de Mantel modificado. Isso significa que a estrutura espacial associou-se à distribuição horizontal da riqueza de espécies. Por exemplo, os sítios côncavos espacialmente mais próximos uns dos outros apresentaram as maiores riquezas de espécies.

Segundo a Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia, proposta por Hubbell (2001), padrões observados na natureza seriam baseados principalmente na limitação de dispersão e em processos probabilísticos ligados à colonização e extinção dos indivíduos. Nos sítios convexos, que são mais altos, instabilidades ambientais, como pequenos deslizamentos provocados por fenômenos naturais como chuva e erosão, poderiam arrastar os propágulos para os sítios mais baixos (côncavos), dificultar o estabelecimento dos indivíduos e promover uma exclusão local puramente estocástica (Sousa 1984). Como a comunidade encontra-se sob um regime estacional de chuvas acreditamos que esses eventos estariam, em princípio, relacionados com a

sazonalidade do clima. Imaginamos os deslizamentos das áreas mais altas (convexas) como eventos de chance e de pequenas proporções, mas capazes de movimentar a serapilheira e a camada mais superficial do solo (Restrepo *et al.* 2006, Kimble *et al.* 2001). O microrrelevo côncavo, configurando-se como sítio mais baixo, possibilitaria o acúmulo de diásporos provenientes tanto da chuva de sementes quanto importados da superfície do microrrelevo convexo. O resultado desses processos estocásticos seria o adensando de propágulos e indivíduos nos sítios côncavos em relação aos convexos. Entretanto, acreditamos também que esse arraste de material das partes mais altas e seu acúmulo nas partes mais baixas deva acontecer de forma desigual na área. A amplitude do microrrelevo variou entre -3,583 m (côncavo extremo) a 5,583 m (convexo extremo). Dessa forma, mesmo os microrrelevos

Nossos resultados também mostraram que existiu uma tendência das áreas convexas apresentarem mais espécies dominantes, menor densidade e área basal em relação às áreas côncavas. A erosão e lixiviação das áreas convexas (mais altas) poderiam ocasionar perdas de recursos e por sua vez o empobrecimento do hábitat (Kirkby *et al.* 1997, Poulsen *et al.* 2006, Souza *et al.* 2006). Consequentemente haveria uma diminuição da sua favorabilidade o que poderia restringir a disponibilidade de nichos e aumentar a competição entre as espécies (Terborgh 1973). Além disso, a restrição de recursos poderia gerar uma condição ambiental estressante, a qual selecionaria as espécies mais bem adaptadas a essa condição (Grime 1977). Se uma espécie co-ocorre com outra nos hábitats onde há limitação de recursos, e elas possuem pouca ou nenhuma diferenciação de nicho, é muito provável que haverá exclusão de uma delas. As espécies adaptadas ao estresse ambiental seriam capazes de manter uma alta abundância local nas áreas convexas, e, ainda que fossem consideradas como más competidoras (Grime 1977), poderiam se beneficiar dessa maior densidade local em relação aos competidores mais habilidosos e menos abundantes, tornando-se dominantes (Wang *et al.* 2002). Ao contrário dos

sítios convexos, os côncavos poderiam acumular todo o material proveniente dos sítios convexos e então caracterizarem-se como ambientes mais favoráveis (Terborgh 1973), ao disponibilizar uma quantidade maior de minerais e água (Poulsen *et al.* 2006, Windingstad *et al.* 2008). O resultado da análise de regressão entre o IC e as classes de profundidade do solo e o qui-quadrado revelaram que as áreas côncavas tendem a ter o solo mais profundo, o que corrobora nossa pressuposição de que o microrrelevo côncavo recebe o material proveniente dos sítios convexos. A correlação espacial negativa entre a riqueza de espécies e o IC e a correlação negativa entre a densidade e o IC, mostrou que os sítios côncavos (IC negativo) tenderam possuir um número maior de espécies e indivíduos em relação aos convexos. Isso sugere que nas áreas côncavas, a pressão competitiva por recursos limitantes (*e.g.* água) não seria tão intensa, favorecendo a coexistência entre as espécies. Outra evidência de que os sítios côncavos poderiam ser mais favoráveis advém do resultado da correlação negativa da riqueza de espécies e da concentração de Simpson com o eixo 2 da ordenação NMS (Tabela 1). Tanto a riqueza como a concentração de Simpson aumentaram em função da diminuição do IC, e isso significa que existem parcelas côncavas (IC negativo) com elevada riqueza e alta dominância. Acreditamos que esse resultado pode refletir a distribuição das vinte e quatro (34,8% do total) espécies raras ($n = 1$ ind/ha) dentro da comunidade. Se as parcelas côncavas disponibilizam mais nichos é mais provável que a distribuição das espécies raras tenha sido privilegiada nessas áreas (Cornwell e Grubb 2003), que seriam capazes de sustentar uma quantidade maior de espécies.

O aumento da riqueza associado às variações do IC que encontramos é contrário ao padrão descrito por Rochelle (2008) para uma comunidade na Floresta Pluvial Atlântica no SE do Brasil. Ele mostrou que a favorabilidade das áreas côncavas era suplantada pelo excesso de recursos (*e.g.* água), o que ocasionava baixa diversidade dessas áreas. Concluiu que as chuvas em grande quantidade e bem distribuídas ao longo de todo o ano implicavam em um acúmulo

excessivo de água nas áreas côncavas, o que criava um ambiente anóxico e promovia a morte de diásporos e indivíduos jovens. A comunidade que estudamos também está inserida na Floresta Atlântica (Albuquerque & Rodrigues 2000), mas encontra-se sob um regime estacional de chuvas (Fig. 1), *i.e.* com uma estação seca. Assim, esperamos que nos períodos de seca os sítios côncavos sejam capazes de favorecer a diversidade por causa da sua maior capacidade de armazenamento de água (Daws *et al.* 2002). Salientamos ainda, que os pequenos deslizamentos e o transporte de material inorgânico e orgânico das áreas mais altas (convexas) para as mais baixas (côncavas) também dependeriam, em princípio, do regime de chuvas.

Os processos que distribuem as espécies dentro das comunidades geralmente estão associados à escala em que são mais prováveis de operar. Em macroescala é esperado que os processos determinísticos conduzam a dinâmica das comunidades, uma vez que o ambiente exerce forte influência na distribuição das espécies (Tuomisto 2003). Em microescala pode haver dificuldade na distinção entre a operação dos processos determinísticos e estocásticos, pois as variações ambientais são correlacionadas com a estrutura espacial (Duivenvoorden *et al.* 2002). Assim, processos como a diferenciação de nicho e a limitação de dispersão podem gerar padrões semelhantes. Mas, Gilbert & Lechowicz (2004) e Poulsen *et al.* (2006) mostraram que em microescala os processos determinísticos poderiam ser preponderantes em relação aos estocásticos. Por outro lado, tem sido postulado que a atuação conjunta dos dois tipos de processos pode controlar a dinâmica da comunidade (Tilman 2004; Gravel *et al.* 2006).

Acreditamos que a operação dos processos estocásticos e/ou determinísticos, na pequena escala que estudamos, não são mutuamente exclusivos. Nossos resultados sugerem que a comunidade poderia ser organizada tanto pelos processos estocásticos quanto pelos determinísticos ou ainda pela operação sinérgica dos dois. Destacamos que a funcionalidade da microtopografia, determinando os processos estocásticos ou os determinísticos, parece estar

associada à sazonalidade climática. Concluímos que a estrutura da comunidade que observamos poderia ser explicada pelo determinismo da heterogeneidade ambiental, representada, em microescala, pela variação espacial da microtopografia.

AGRADECIMENTOS

À Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo – FAPESP, pela concessão da bolsa de estudo ao primeiro autor (06/05184-9).

REFERÊNCIAS

- Aiba, S., Kitayama, K. e Takyu, M. (2004) Habitat associations with topography and canopy structure of tree species in a tropical montane forest on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 174: 147-161.
- Albuquerque, G. B. & Rodrigues, R. R. 2000. A vegetação do Morro de Araçoiaba, Floresta Nacional de Ipanema, Iperó (SP). *Scientia Forestalis* 58: 145-149.
- Ashton, P. S. 1964. Ecological studies in the mixed Dipterocarp forests of Brunei State. Oxford Forestry Memoirs 25. Clarendon Press, Oxford.
- Ashton, P. S. 1977. A contribution of rain forest research to evolutionary theory. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 64: 649-705.
- Austin, M. P., Ashton, P. S. & Greig-Smith, P. 1972. The application of quantitative methods to vegetation survey III. A re-examination of rain forest data from Brunei. *Journal of Ecology* 60: 305-324.
- Basnet, K. 1992. Effect of Topography on the Pattern of Trees in Tabonuco (*Dacryodes-Excelsa*) Dominated Rain-Forest of Puerto-Rico. *Biotropica* 24: 31-42.

- Bower, K. M. 2001. On the use of indicator variables in regression analysis. *International Society of Six Sigma Professionals, EXTRAOrdinary Sense 2*: 1-3.
- Burnett, M. R., August, P. V., Brown, J. H. Jr. & Killingbeck, K. T. 1998. The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity: I. A Patch-Scale Perspective. *Conservation Biology* 12: 363-370.
- Cagnolo, L., Cabido, Valladares, G. 2006. Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: Ecological traits and hábitat fragmentation effects. *Biological Conservation* 32: 510-519.
- Casares, F. A. & Creed, J. C. 2008. Do small seagrasses enhance density, richness, and diversity of macrofauna? *Journal of Coastal Research* 24: 90-797.
- Cielo-Filho, R., Gneri, M.A. & Martins, F.R. 2002. Fitting abundance distribution models in tropical arboreal communities of SE Brazil. *Community Ecology* 3:169-180.
- Cielo-Filho, R., Gneri, M. A. & Martins, F. R. 2007. Position on slope, disturbance, and the coexistence of tree species in a Seasonal Semideciduous Forest in SE Brazil. *Plant Ecology* 190: 189-203.
- Cliff, A. & Ord, J. K. 1981. *Spatial processes, models and applications*. London: Pion. 266pp.
- Cornwell, W. K. e Grubb, P. J. 2003. Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability. *Oikos* 100: 417–428
- Crawford, E. R. & Young, D. R. 1998. Spatial/temporal variations in shrub thicket soil seed banks on an Atlantic coast Barrier Island. *American Journal of Botany* 85: 1739-1744.
- Davino, A. 1964. *Mapa geológico da região da Serra de Araçoiaba, Estado de São Paulo*. São Paulo: Departamento de Geologia e Paleontologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo.

- Daws, M. I., Mullins, C. E., Burslem, D. F. R. P., Paton, S. R. Dalling, J. W. 2002. Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panamá. *Plant and Soil* 238: 79–90.
- Duivenvoorden, J. F., Svenning, J. C. & Wright, S.J. 2002. Beta-diversity in tropical forests. *Science* 295:636-637.
- Ferguson, J. W. H. & Bester, M. N. 2002. The treatment of spatial autocorrelation in biological surveys: the case of line transect surveys. *Antarctic Science* 14: 115-122.
- Furley, P.A. 1976. Soil-slope-plant relationships in the northern Maya mountains, Belize, Central America. *Journal of Biogeography* 3: 303-319.
- Gamma Design Software. 2004. *GS⁺: Geostatistics for the Environmental Sciences*. Gamma Design Software, Plainwell, Michigan USA.
- Gauch, H. G. 1982. *Multivariate analyses in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Getzin, S., Dean, C., He, F. Trofymow, J.A., Wiegand, K. & Wiegand, T. 2006. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. *Ecography* 29: 671-682.
- Gilbert, B. & Lechowicz, M. J. 2004. Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 101:7651-7656.
- Gravel, D., Canham, C. D., Beaudet, M. & Messier, C. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* 9:399-409.
- Griffith, D. A. 1993. *Spatial regression analysis on the PC: spatial statistics using SAS*. Washington, DC: Association of American Geographers, 130pp.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169-1195.

- Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Huston, M. A. 1999. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86: 393-401.
- IBAMA. 2006. <http://www.ibama.gov.br> acessado em 11/05/2006
- Kimble, J. M., Lal, R. & Mausbach, M. 2001. Erosion effects on soil organic carbon pool in soils of Iowa. *In* D. E. Stott, R. H. Mohtar & G. C. Steinhardt (Eds.). Sustaining the Global Farm. Selected papers from the 10th International Soil Conservation Organization Meeting, pp. 472-475. Purdue University and the USDA-ARS National Soil Erosion Research Laboratory.
- Kirkby C. A., Smythe L. J., Cox J. W. & Chittleborough D. J. 1997. Phosphorus movement down a toposequence from a landscape with texture contrast soils. *Australian Journal of Soil Research* 35: 399-418.
- Köppen, W. 1948. *Climatologia: con un Estudio de los Climats de la Tierra*. México : Fondo de Cultura Economica, 478 p.
- Leigh, E. G. Jr. 1999. *Tropical Forest Ecology: A View from Barro Colorado Island*. Oxford University Press, New York.
- Legendre, P. & Fortin, M. J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Leitão-Filho, H. F. 1987. Considerações sobre a florística de florestas tropicais e subtropicais do Brasil. *IPEF* 45:41-46.
- Lundholm, J. T. & Larson, D. W. 2003. Relationships between spatial environmental heterogeneity and plant species diversity on a limestone pavement. *Ecography* 26: 715-722.
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Reviews* 40:510-533.

- McCune, B. & Grace, J. B. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design, Glenden Beach, Oregon.
- Morellato, P.C. & Haddad, C.F.B. 2000. The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, 32:786- 792.
- Neves, P. C. F., Lorscheitter, M. L. 1995. Upper Quarternary paleoenvironments in the northern coastal plain of Rio Grande do Sul, Brazil. *Quarternary. South American Antarctic Peninsula* 9: 39–67.
- Oliveira-Filho, A. T. 1994. Effects of soil and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10: 483-508.
- Oliveira-Filho, A.T., Curi, N., Vilela, E. A. & Carvalho, D. A. 1997. Tree species distribution along soil catenas in a riverside semideciduous forest in southeastern Brazil. *Flora* 192: 47-64.
- Pianka, E.R. 1970. On r- and K-selection. *The American Naturalist* 104: 592-597.
- Poulsen, A.D., Tuomisto, H. & Balslev, H. 2006. Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. *Biotropica* 38: 468-478.
- Potts, M. D., Davies, S. J., Bossert, W.H., Tan, S. Supardi, M.N.N. 2004. Habitat heterogeneity and niche structure of trees in two tropical rain forests. *Oecologia* 139: 446–453.
- Rambo, B. 1951. A imigração da selva higrófila no Rio Grande do Sul. *Sellowia* 3: 55–91.
- Ranzani, G., Freire, O., Kinjo, T., França, G.U. 1965. Projeto ETA 70: Fazenda Ipanema, carta de solos da Fazenda Ipanema. Piracicaba:Departamento de solos,. 55p.
- Restrepo, C., Ramos-Scharron, C. E., Joseph-Haines, M. & Miller, M. 2006. The Role of Shallow Landslides in the Downslope Transfer of Organic Matter and its Implications on the Residence Time of Carbon in a Tropical Mountain System. *American Geophysical Union Fall Meeting Abstracts*, p.307.

- Rochelle, A. L. C. 2008. Heterogeneidade Ambiental, Diversidade e Estrutura da Comunidade Arbórea de um trecho da Floresta Ombrófila Densa Atlântica. MSc Dissertation, Campinas University, SP, Brazil.
- Rodrigues, R. R., Morellato, L. P. C., Joly, C. A. & Leitão-Filho, H. F. 1989. Estudo florístico e fitossociológico de um gradiente altitudinal de mata estacional mesófila semidecídua, na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Brazilian Journal of Botany* 12: 71-84.
- Rosenberg, M. S. 2001. PASSaGE. Pattern Analysis, Spatial Statistics, and Geographic Exegesis. Version 1.1. Department of Biology, Arizona State University, Tempe, AZ.
- Rossi, R. E., Mulla, D. J. Journel, A. G. & Franz, E. H. 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecol Monographs* 62: 277-314.
- Roth, L. & Lorscheitter, M. L. 1993. Palynology of a bog in Parque Nacional de Aparados da Serra, east plateau of Rio Grande do Sul, Brazil. *Quaternary South American Antarctic Peninsula* 8: 39-69.
- Schoener, T. W. 1986. Resource Partitioning. *In: Community Ecology: Pattern and Process*. J. Kikkawa & D. J. Anderson (eds.). Blackwell Scientific Publication, Melbourne
- Shepard, R. N. 1962. The analysis of proximities: Multidimensional scaling with an unknown distance function I. *Psychometrika* 27: 125-140.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Sollins, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology* 79: 23-30.
- Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353-391.

- Souza, Z. M. de; Júnior J. M.; Pereira, G. T. & Barbieri, D. M. 2006. Small relief shape variations influence spatial variability of soil chemical attributes. *Scientia Agricola* 63: 161-168.
- Statzner, B. & Moss, B. 2004. Linking ecological function, biodiversity and hábitat: a mini-review focusing on older ecological literature. *Basic and Applied Ecology* 5: 97-106.
- Terborgh, J. 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *American Naturalist* 107: 481-501.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 10854-10861.
- Troeh, F. R. 1965. Landform equations fitted to contour maps. *Soil Science Society American Journal* 263: 616-27.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Kalliola, R., Linna, A., Danjov, W. & Rodriguez, Z. 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. *Science* 269: 63-66.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. 2003. Dispersal, Environment, and Floristic Variation of Western Amazonian Forests. *Science* 299: 241-244.
- van den Berg, E. & Oliveira-Filho, A. T. 1999. Spatial partitioning among tree species within in area of tropical montane gallery forest in southeastern Brazil. *Flora* 194: 249-266.
- Vieira, S. R. 2000. Geoestatística aplicada à agricultura de precisão. *In*: Borem, A., Giudice, M. P., Queiroz, D. M., Mantovani, E. C., Ferreira, L. R., Valle, F. X. R., Gomide, R. L. *Agricultura de Precisão*. Viçosa: Editora UFV, p.93-108.
- Wang, Z.-L., Wang, F.-Z., Chen, S. & Zhu, M.-Y. 2002. Competition and coexistence in regional hábitats. *American Naturalist* 159: 498–508.

- Whalen, J. K. 2004. Spatial and temporal distribution of earthworm patches in corn field, hayfield and forest systems of southwestern Quebec, Canada. *Applied Soil Ecology* 27: 143-151.
- Whitmore, T.C.1984. Tropical rain forest of the fareast. 2nd edition. Oxford, Clarendon Press.
- Whittaker, R. H. 1969. Evolution of diversity in plant communities. *Brookhaven Symp. Quant. Biol.* 22: 178-195.
- Windingstad, J. D., Sherwood, S. C., Gremillion, K.J., Eash, N. S. 2008. Soil fertility and slope processes in the Western Cumberland Escarpment of Kentucky: influences on the development of horticulture in the Eastern Woodlands, *Journal of Archaeological Science* 35: 1717-1731.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.
- Yamakura, T., Kanzaki, M. Itoh, A., Ohkubo, T., Ogino, K., Chai, E.O.K., Lee, H.S. & Ashton, P.S. 1995. Topography of a large-scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. *Tropics* 5: 41-56.

TABELA 1. *Coefficientes de correlação de Pearson entre os escores dos eixos NMS 1 e 2 e as variáveis bióticas e abióticas.*

Variáveis	Eixo 1	Eixo 2
Riqueza de espécies	0.80	-0.19
Índice de concentração de Simpson	-0.15	-0.48
Densidade	0.90	-0.85
Área basal	0.70	-0.60
IC	-0.38	0.27

TABELA 2. Parâmetros dos semivariogramas isotrópicos ajustados para o IC (m), a rochosidade (%), a profundidade do solo (cm), o índice de Shannon (nats/indivíduo), a riqueza de espécies (número de espécies/100 m²) e a densidade (número de indivíduos/100 m²).

Atributo	Modelo	Efeito pepita (C ₀)	Patamar (C+C ₀)	Alcance (m)	r ²	RSS
Riqueza de espécies	Esférico	0	0.21	19.6	0.80	3.96E-04
Concentração de Simpson	Exponencial	0	0.01	5,7	0.85	1.39E-07
Densidade Área basal	Exponencial	0	0	5.9	0.53	1.66E-07
IC	Esférico	0.10	3.62	18.2	0.13	1.59
Profundidade do solo	Exponencial	45	760,70	8,7	0.83	4595
Rochosidade ^a	Gaussiano	0.54	5.21	10.8	0.95	0.07

^a Parâmetros do semivariograma ajustado aos dados sem tendência

TABELA 3. *Teste de Mantel entre variáveis bióticas e o IC. Coeficiente de correlação de Pearson (r). Regressão múltipla entre as variáveis bióticas e as classes de profundidade de solo e de rochosidade. Coeficiente de regressão (b) e variância explicada (r²). Os valores entre parênteses representam a probabilidade ao nível de 5% de probabilidade. A probabilidade do teste de Mantel foi atribuída pelo teste t modificado pelo procedimento CRH com a correção de Dutilleul. O valor em negrito destaca uma correlação significativa.*

Variáveis bióticas	TESTE DE MANTEL	REGRESSÃO MÚLTIPLA					
	IC	Variáveis ambientais					
		Categoria de profundidade do solo		Categorias de rochosidade			
		Solo'1		Rocha'1	Rocha'2	Rocha'3	
<i>r</i> (p(<i>r</i>))	b (p(b))	<i>r</i> ² (p(<i>r</i> ²))	b (p(b))	b (p(b))	b (p(b))	<i>r</i> ² (p(<i>r</i> ²))	
Riqueza	-0.28 (0.014)	0.25 (0.704)	0.001(0.930)	-0.19 (0.797)	-0.75 (0.565)	-0.60 (0.620)	0.000 (0.973)
Concentração de Simpson	0.03 (0.695)	-0.03 (0.351)	0.008 (0.650)	0.03 (0.480)	-0.06 (0.444)	-0.02 (0.694)	0.03 (0.540)
Densidade	-0.36 (<0,000)	-1.05 (0.585)	0.003 (0.860)	1.46 (0.502)	-3.5 (0.349)	-1 (0.773)	0.033 (0.512)
Área basal	-0.25 (0.013)	-0.03 (0.238)	0.014 (0.497)	0.03 (0.206)	0.01 (0.803)	0.01 (0.796)	0.022 (0.708)

TABELA 4. *Regressão múltipla das variáveis*

ambientais entre si. Coeficiente de regressão (b) e variância explicada (r^2). Nível de significância ($p < 0.05$). O valor em negrito indica correlação significativa.

Variáveis	Regressão Múltipla	
	b (p(b))	r^2 ($p(r^2)$)
Solo'1	-0.18 (0.009)	0.20 (<0.000)
IC	Rocha'1	0.07 (0.912)
	Rocha'2	0.08 (0.942)
	Rocha'3	-0.04 (0.963)
		<0.00 (0.999)
Solo'1	Rocha'1	-0.60 (0.645)
	Rocha'2	-0.13 (0.578)
	Rocha'3	-0.07 (0.688)
		0.06 (0.463)

TABELA 5. Resultados do teste t e da análise de variância para diferença entre as médias da riqueza (espécies/parcela), da concentração de Simpson, da densidade (ind/m²) e da área basal (m²/ha) entre as duas classes de profundidade do solo médias e as quatro de rochosidade, respectivamente. Nível de significância p<0.05.

Variáveis	Teste t			Análise de variância				
	Classes de solo			Classes de rochosidade				
	0-50 cm	>50-100 cm	Valor de p	0-25%	>25-50%	50-75%	75-100%	Valor de p
Riqueza (espécies/parcela)	6±2.08	5.75±2.14	0.704	5.8±2.19	5.4±1.67	5.25±0.96	6±2.29	0.917
Concentração de Simpson	0.17±0.14	0.21±0.13	0.351	0.21±0.14	0.13±0.06	0.14±0.01	0.18±0.13	0.392
Densidade (ind/m ²)	12.08±6.3	13.13±6.20	0.583	13.46±6.36	9.4±3.58	10.5±5.69	12±5.63	0.391
Área basal (m ² /ha)	0.13±0.06	0.16±0.08	0.236	0.18±0.09	0.13±0.01	0.13±0.07	0.12±0.05	0.270

ANEXO S1

TESTE T MODIFICADO POR CLIFF & ORD PARA AMOSTRAS

AUTOCORRELACIONADAS POSITIVAMENTE

O teste t é um teste de hipótese que segue a distribuição de Student quando a hipótese nula é verdadeira. Ele pressupõe que os dados possuem distribuição aleatória. Se o teste é realizado e as amostras estão positivamente autocorrelacionados, o erro padrão é subestimado e, inversamente, quando a autocorrelação é negativa, o erro é superestimado. Retirar a autocorrelação dos dados de maneira a torná-los espacialmente aleatórios e utilizar a estatística convencional é uma opção. Porém os autores recomendam que sejam utilizados os testes apropriados, modificados a fim de considerar a autocorrelação. O teste t modificado por Cliff & Ord incorpora a autocorrelação espacial numa fórmula corrigida e permite o cálculo de um valor de t que segue a distribuição t de Student com (n_1+n_2-2) graus de liberdade, onde n é o número de observações em cada grupo. Apresentamos as equações para o cálculo do teste t modificado, que poderá ser aplicado quando um ou ambos os valores das autocorrelações for positivo. Se os dois valores forem negativos consulte Cliff & Ord (1981) para os detalhes do cálculo. Seja uma população X_1 e X_2 cujas médias \bar{x}_1 e \bar{x}_2 representam as n_1 e n_2 observações, respectivamente. A estatística t que testa a existência de diferença entre as médias populacionais será dada por

$$t = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{\sigma_{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}}$$

onde x_1 e x_2 são as médias das populações X_1 e X_2 e $\sigma_{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}$ é o erro padrão estimado por

$$\sigma_{\bar{x}_1 - \bar{x}_2} = s \left(\frac{1}{n_1(1-\rho_1)^2} + \frac{1}{n_2(1-\rho_2)^2} \right)^{1/2}$$

em que n_1 e n_2 são os números de observações em cada grupo e ρ_1 e ρ_2 são os valores da autocorrelação presente nas amostras. Para que o resultado do teste seja confiável, o número mínimo de observações em cada grupo deverá ser superior a 25. A autocorrelação deve ser obtida por meio da estimativa de máxima probabilidade ou calculada mediante a relação

$$\rho_i = \frac{I}{MAX|I|}$$

em que I é o índice de Moran e $MAX|I|$ é o índice de Moran máximo. Quando um ou ambos os valores de ρ_i forem positivos, o valor de s é calculado por

$$s = \left(\frac{n_1 S_1^2 + n_2 S_2^2}{n_1 + n_2 + 2} \right)^{1/2}$$

sendo S_1^2 e S_2^2 as variâncias das amostras 1 e 2.

LEGENDA DAS FIGURAS

FIGURA 1. Diagrama climático segundo Walter para a cidade de Iperó. Dados obtidos entre 1961-1990

FIGURA 2. Ordenação NMS e camadas específicas. (A) ordenação total da riqueza, da concentração de Simpson, da densidade e da área basal em função das variáveis ambientais IC, profundidade do solo e rochosidade; (B) distribuição das classes de profundidade do solo no espaço de ordenação e (C) distribuição das classes de rochosidade no espaço de ordenação.

FIGURA 3. Camadas específicas da ordenação NMS. Através de diagramas de dispersão elas detalham a correlação linear das variáveis bióticas e abióticas com os escores dos eixos 1 e 2. (A) riqueza de espécies; (B) concentração de Simpson; (C) densidade; (D) área basal; (E) IC. O tamanho dos símbolos é proporcional ao valor da variável.

FIGURA 4. Semivariograma isotrópico exibindo a variação da semivariância em função da distância entre as amostra. (A) riqueza de espécies; (B) concentração de Simpson; (C) densidade; (D) área basal; (E) IC; (F) profundidade do solo; (G) rochosidade exibindo tendência e (H) rochosidade depois de retirada a tendência.

FIGURA 5. Semivariograma cruzado ajustado para correlação espacial da (A) riqueza de espécies vs IC e (B) riqueza de espécies vs rochosidade. Co: efeito pepita, Co+C: patamar, Ao: alcance (m), RSS: soma dos quadrados de resíduos.

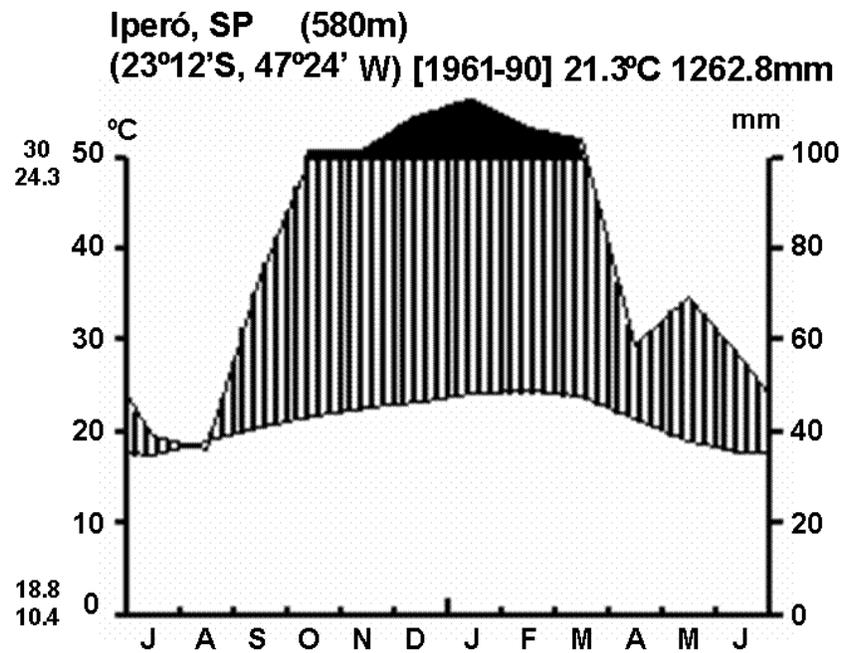


FIGURA 1. Diagrama climático segundo Walter para a cidade de Iperó.

Dados obtidos entre 1961-1990

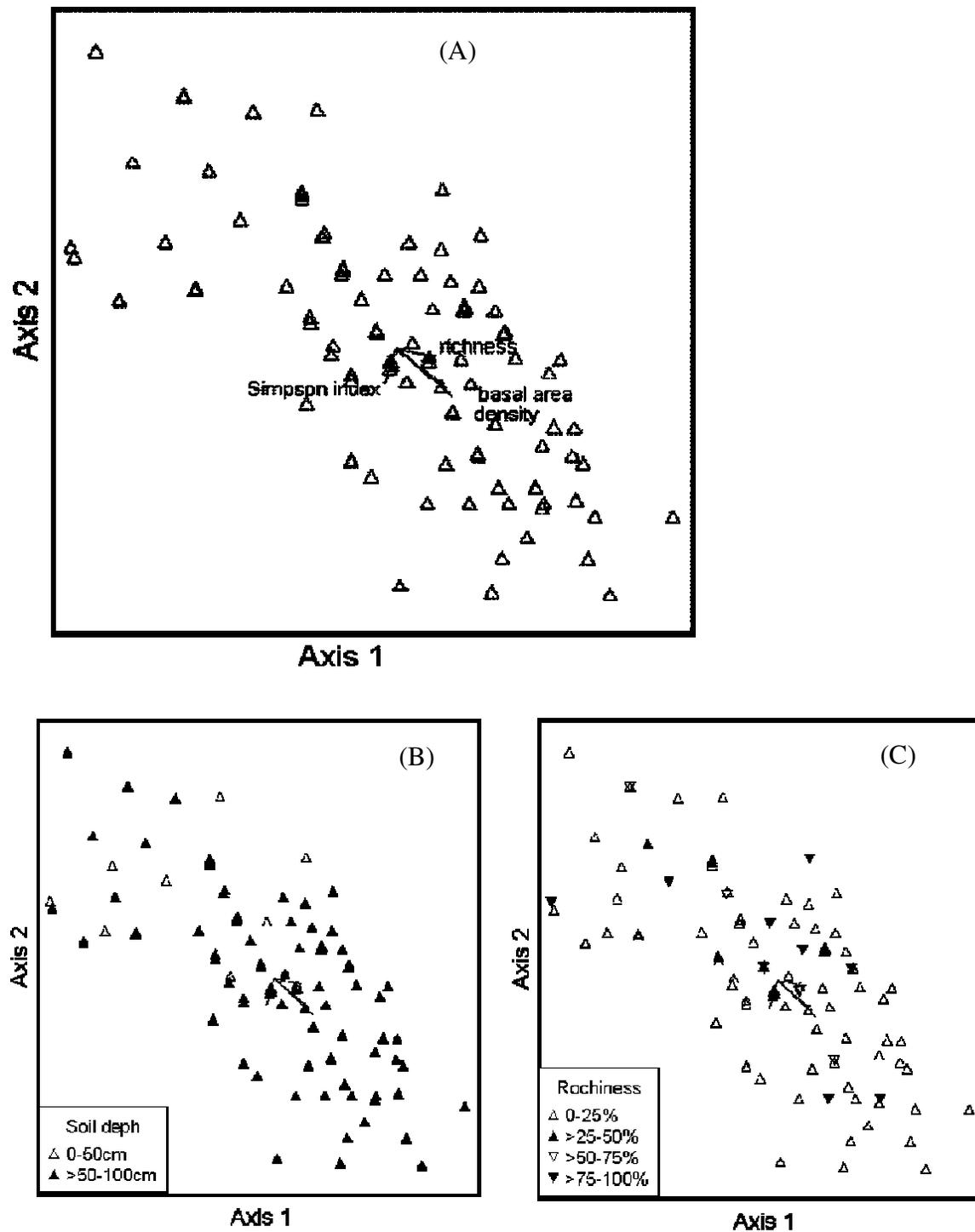
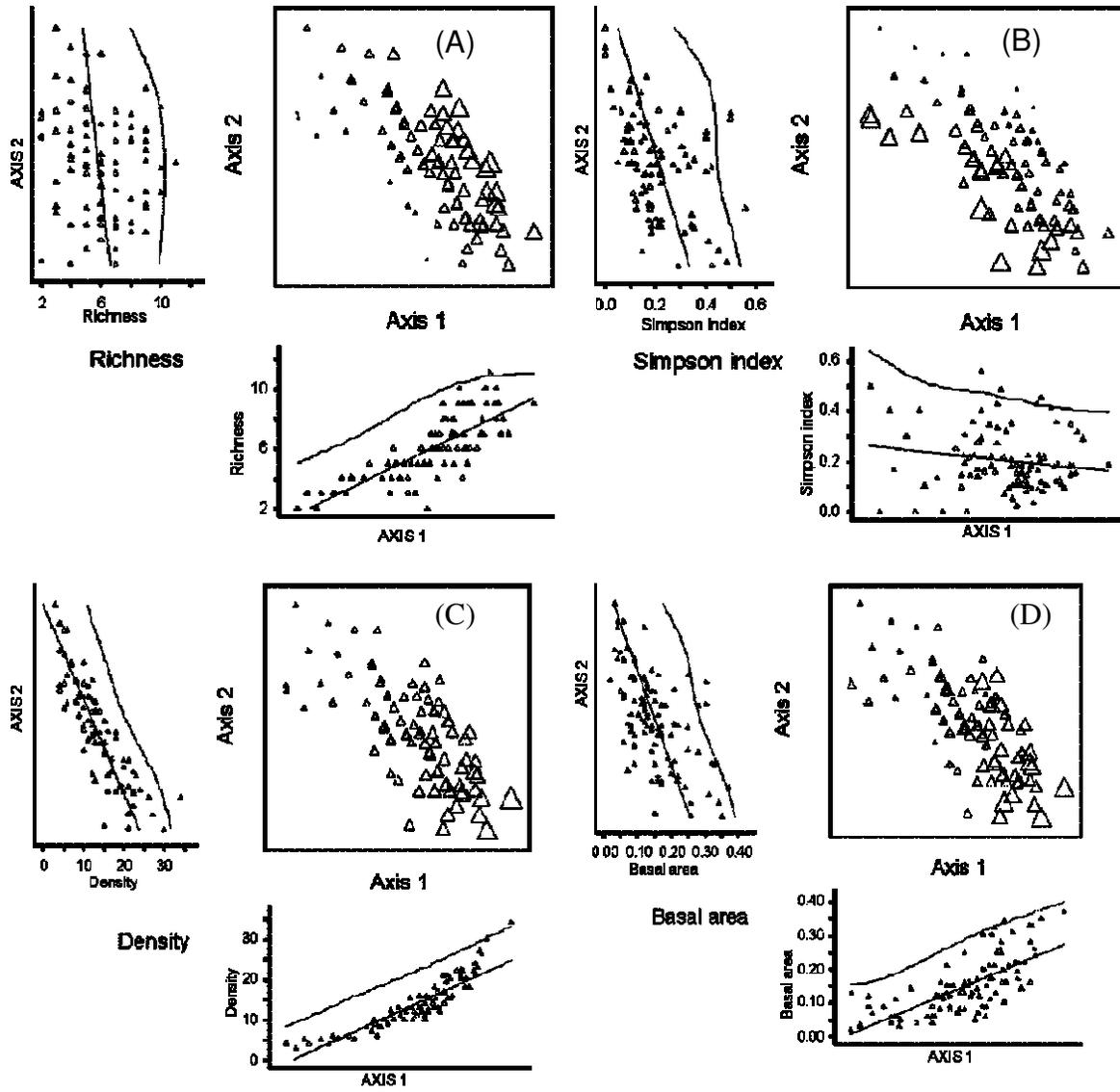


FIGURA 2. Ordenação NMS e camadas específicas. (A) ordenação total da riqueza, da concentração de Simpson, da densidade e da área basal em função das variáveis ambientais IC,

profundidade do solo e rochosidade; (B) distribuição das classes de profundidade do solo no espaço de ordenação e (C) distribuição das classes de rochosidade no espaço de ordenação.



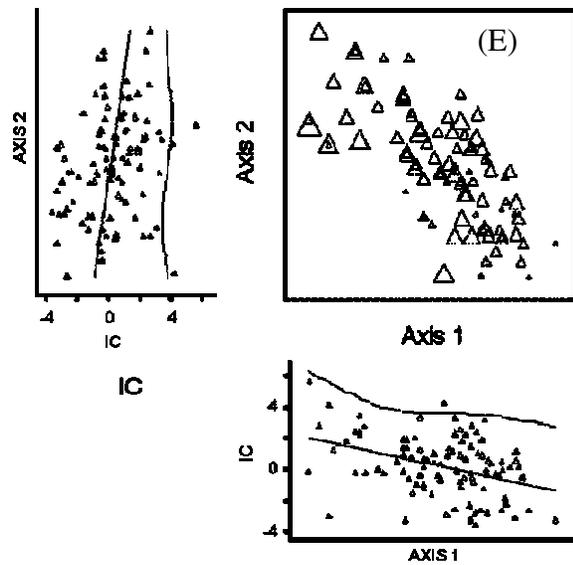


FIGURA 3. Camadas específicas da ordenação NMS. Através de diagramas de dispersão elas detalham a correlação linear das variáveis bióticas e abióticas com os escores dos eixos 1 e 2. (A) riqueza de espécies; (B) concentração de Simpson; (C) densidade; (D) área basal; (E) IC. O tamanho dos símbolos é proporcional ao valor da variável.

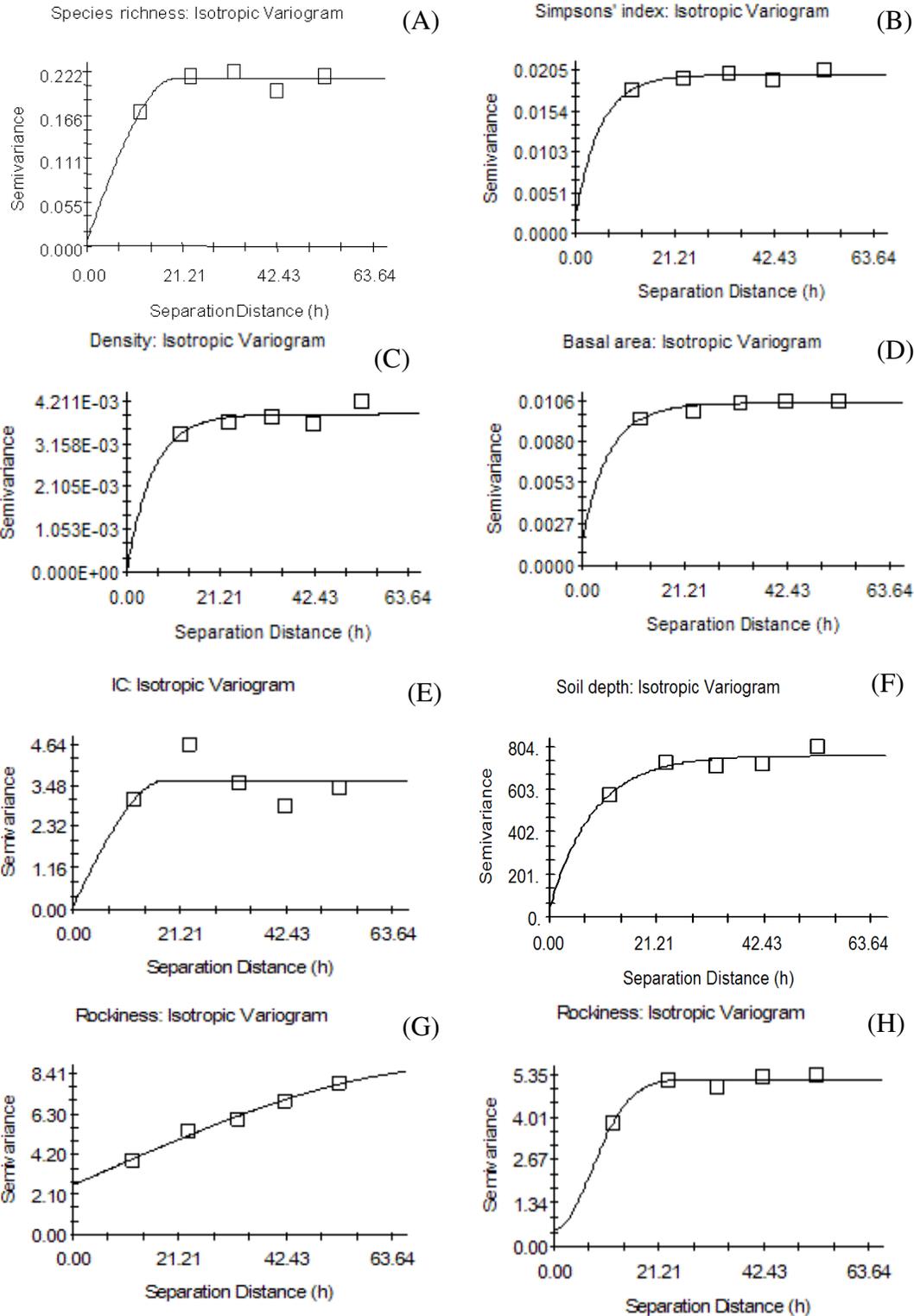
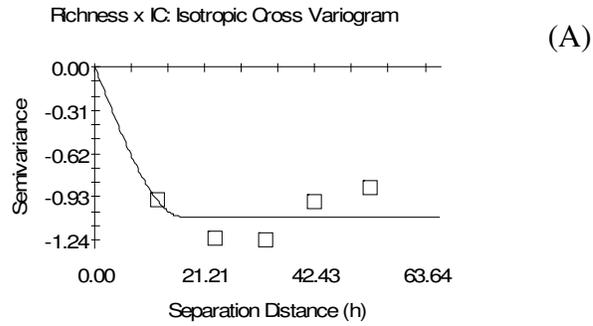
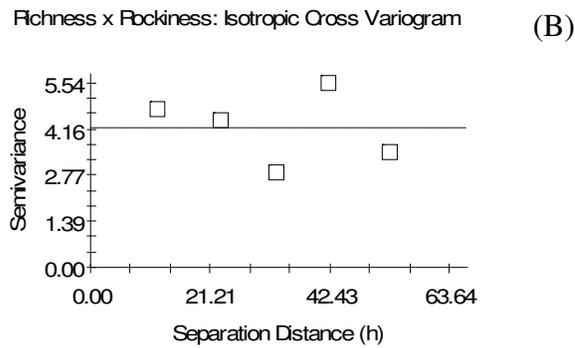


FIGURA 4. Semivariograma isotrópico exibindo a variação da semivariância em função da distância entre as amostra. (A) riqueza de espécies; (B) concentração de Simpson; (C)

densidade; (D) área basal; (E) IC; (F) profundidade do solo; (G) rochosidade exibindo tendência e (H) rochosidade depois de retirada a tendência.



Spherical model ($C_0 = -0.00100$; $C_0 + C = -1.07500$; $A_0 = 16.90$; $r^2 = 0.101$; $RSS = 0.106$)



Linear model ($C_0 = 4.22074$; $C_0 + C = 4.22074$; $A_0 = 52.96$; $r^2 = 0.058$; $RSS = 4.45$)

FIGURA 5. Semivariograma cruzado ajustado para correlação espacial da (A) riqueza de espécies vs IC e (B) riqueza de espécies vs rochoso. C_0 : efeito pepita, C_0+C : patamar, A_0 : alcance (m), RSS: soma dos quadrados de resíduos.