

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE**  
**CENTRO DE BIOCÊNCIAS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

**INFLUÊNCIAS DA ESTRUTURA ESPACIAL, DO AMBIENTE E  
DO HISTÓRICO DE USO NA ESTRUTURA DE UMA FLORESTA  
OMBRÓFILA MISTA.**

**AMARILYS DANTAS BEZERRA**

**NATAL – RN**  
**DEZEMBRO DE 2014**

**Amarilys Dantas Bezerra**

**INFLUÊNCIAS DA ESTRUTURA ESPACIAL, DO AMBIENTE E  
DO HISTÓRICO DE USO NA ESTRUTURA DE UMA FLORESTA  
OMBRÓFILA MISTA.**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte (PPGE/UFRN) como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre.

Orientador: Prof<sup>o</sup> Dr. Alexandre Fadigas de Souza

**NATAL – RN  
DEZEMBRO DE 2014**

**Amarilys Dantas Bezerra**

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte (PPGE/UFRN) como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Aprovada em:

BANCA EXAMINADORA:

---

Prof. Dr. Alexandre Fadigas de Souza  
Universidade Federal do Rio Grande do Norte (PPGE/UFRN)

---

Prof. Dr. Leonaldo Alves de Andrade  
Universidade Federal da Paraíba (Centro de Ciências Agrárias/UFPB)

---

Prof. Dra. Gislene Maria da Silva Ganade  
Universidade Federal do Rio Grande do Norte (PPGE/UFRN)

**NATAL – RN**  
**DEZEMBRO DE 2014**

*Dedico este trabalho à Cecília Teixeira*

## Sumário

Agradecimentos .....	6
Resumo .....	7
Abstract.....	9
Introdução.....	10
Métodos .....	13
Área de estudo .....	13
Coleta de dados .....	14
Análise de dados .....	16
Resultados.....	21
O ambiente.....	21
Análise Geral da Vegetação.....	22
Histórico de Extração.....	27
Grupos ecológicos.....	28
Grupos de abundância.....	28
Discussão.....	31
Referências .....	35

## **Agradecimentos**

Agradeço a UFRN, à Pós Graduação em Ecologia (PPGeco) e a CAPES pela concessão da bolsa de estudos no início do mestrado e pelas várias oportunidades de aprendizagem. Agradeço a meu orientador, Alexandre, por toda paciência, apoio e esforço e aos meus colegas de laboratório, Átila D.E. Melo, Angélica A. Souza, Augusto C. da Silva, José Luiz A. Silva e Morvan França por tudo que aprendemos juntos. Agradeço a Daniel Diniz pela ajuda em decifrar as dezenas de planilhas no início da análise. Agradeço aos professores Adriano Caliman e Gislene Ganade pelos comentários feitos na qualificação, que muito me ajudaram na confecção deste trabalho. Agradeço a Alex Rampazzo, Ivana Marson e Paula D. Tagliari por todo o apoio e por me liberar do trabalho para realizar algumas das atividades que foram essenciais para o mestrado. Agradeço, por fim, aos meus pais, Irene e Amarildo, por todo apoio e incentivo desde sempre, e ao meu companheiro, Alan, que esteve ao meu lado durante toda a confecção deste trabalho e me deu um ombro sempre que eu precisei.

# **Influências do espaço, do ambiente e do histórico de uso em uma floresta mista subtropical.**

## **Resumo**

Um dos principais objetivos da ecologia é entender os fatores que influenciam a formação e a estrutura das comunidades. Vários trabalhos têm apontado que os fatores ambientais e estocásticos são igualmente relevantes, embora suas importâncias variem entre comunidades. Diferentes mecanismos parecem atuar em grupos de espécies distintos e em escalas distintas: a importância do determinismo ecológico parece aumentar com o tamanho do organismo, com a progressão da sucessão ecológica e com o aumento da escala espacial e decrescer com o tamanho do propágulo e o tamanho do conjunto regional de espécies. Haveria também dinâmicas diferentes entre espécies raras e abundantes, sendo as espécies raras mais influenciadas pela estocasticidade que as abundantes. Neste trabalho investigamos a contribuição dos efeitos ambientais, espaciais e relacionados aos eventos históricos na estrutura de uma floresta mista subtropical e testamos as seguintes hipóteses: (1) Os fatores estocásticos, representados pela fração puramente espacial, têm maior influência nas comunidades recém impactadas (início da sucessão), enquanto que os fatores ambientais têm maior influência nas não impactadas ou a mais tempo em regeneração; (2) A importância relativa dos fatores espaciais é maior na estrutura das espécies de grupos ecológicos com melhor capacidade dispersiva; (3) Os fatores históricos e espaciais são mais impactantes para as espécies raras que para as espécies abundantes. Chegamos à conclusão que os fatores ambientais foram tão importantes quanto os demais processos analisados para a definição da estrutura da comunidade. Também que os fatores ambientais, espaciais e históricos tiveram influências diferentes em grupos de espécies com estratégias

ecológicas distintas e em áreas com históricos de perturbação diferentes. A inclusão dos fatores históricos demonstrou ser bastante relevante para o entendimento da estrutura da comunidade. Consideramos que a inclusão dos principais fatores de perturbação nas análises pode aprofundar nosso entendimento dos processos ligados à formação das comunidades ecológicas.

**Palavras-chave:** Mata atlântica, Mata de araucária, Floresta ombrófila mista, processos neutros, nicho ecológico, estrutura espacial, variáveis históricas, partição de variância.



# **Influences of the spatial structure, the environment and logging history in the structure of a subtropical mixed forest**

## **Abstract**

One of the main goals of the science of ecology is to uncover the factors that influence community assembly and structure. Recent research has pointed that both environmental and stochastic factors play an important role, although their relative importance change from one community to another. Distinct mechanisms seem to act on ecological species groups and on different spatial scales. In the present work we investigate the contribution of environmental, spatial and historical factors on the structure of a subtropical mixed forest. We tested the following hypotheses: (1) Stochastic factors, represented by the purely spatial fraction of compositional variation, are more influential in recently impacted communities, while environmental factors are more influential in mature communities. (2) Stochastic factors are more strongly related to better dispersed ecological groups. (3) Historic and spatial factors prevail among rare species but not among abundant species. We found that environmental factors were as important as stochastic spatial factors in shaping community structure. Environmental, historical, and spatial factors had different relative importances in each of 5 ecological species groups. The inclusion of historical disturbance factors in community composition analysis can deepen our understanding of community assembly and structure.

*Keywords:*, Atlantic forest, Araucaria forest, neutral processes, ecological niche, spatial structure, historical processes, variance partitioning.

## **Introdução**

Um dos principais objetivos da ecologia é entender os fatores que influenciam a formação e determinam a estrutura das comunidades. Após um período de intensa discussão sobre o papel dos fatores ambientais e estocásticos na formação das comunidades ecológicas, vários trabalhos têm apontado que os processos ligados aos eventos históricos, aos eventos estocásticos, as condições ambientais locais e às interações entre organismos parecem ser igualmente relevantes, de forma geral (Quinn & Dunham; 1983; Lortie et al. 2004; Adler et al. 2007; Brown et al. 2011). Diferentes mecanismos parecem atuar em grupos de espécies distintos e em escalas distintas (Discroll & Lindenmeyer 2009; Pandit et al. 2009). Resultados indicam que a importância do determinismo ecológico aumenta com o tamanho do organismo (Farjalla et al. 2012), com a progressão da sucessão ecológica (Vellend et al. 2007) e decresce com o tamanho do propágulo das espécies (Hájek et al. 2011; Aiba et al. 2012) e o tamanho do conjunto regional de espécies (Chase & Myers 2011). Adicionalmente, Brown et al. (2011) propuseram que a influência do determinismo ecológico deveria crescer com o aumento da escala espacial devido ao incremento na heterogeneidade ambiental e, portanto, na quantidade de nichos disponíveis (Pitman et al. 2001, Gilbert and Lechowicz 2004, Laliberté et al. 2009, Legendre et al. 2009, Baldeck et al. 2013, De Cáceres et al. 2012). Já Chave (2004) sugeriu que somente espécies raras apresentam dinâmicas governadas pela estocasticidade porque seriam ocasionais na (meta) comunidade, não sendo a presença delas, portanto, indicativo de ligação entre os requerimentos dos indivíduos e os fatores ambientais locais.

Apesar de considerados relevantes de maneira geral, a importância dos processos relacionados à interação entre as espécies, aos fatores bióticos e aos eventos estocásticos

varia entre comunidades e diversos trabalhos têm se dedicado a estimar sua importância relativa em comunidades específicas (Harms et al. 2001; Gravel et al. 2006, Legendre et al. 2009; Diniz-Filho 2012; Ng et al. 2009; Wang et al. 2008; Baldeck et al. 2013). A partição da variação da estrutura da comunidade entre os componentes ambiental e espacial tem se mostrado uma ferramenta útil para separar e testar os mecanismos determinísticos e estocásticos nestes estudos (Borcard et al. 1992, Legendre & Legendre 1998; Legendre et al. 2009; Borcard & Legendre 2002; Borcard et al. 2011; Logue et al. 2011). A partição da variância divide a variância total dos dados de abundância das espécies em frações que podem ser ligadas aos conjuntos de variáveis explicativas do modelo (Legendre & Legendre 1998). Em geral, a fração ligada aos fatores ambientais tem sido interpretada como relacionada à partição do nicho e ao determinismo ambiental, enquanto a fração relacionada às variáveis espaciais tem sido entendida como ligada a processos neutros como a deriva ecológica e dispersão (Legendre & Legendre 1998; Legendre et al. 2009; Borcard et al. 2011).

Neste trabalho investigamos a contribuição relativa dos efeitos ambientais, espaciais e relacionados aos eventos históricos na estrutura de uma floresta ombrófila mista. Este tipo de vegetação é representado por florestas pluviais ricas em biodiversidade (Fonseca et al. 2009) e dominadas pela conífera *Araucaria angustifolia* (Souza 2007). Estas florestas constituem o principal tipo de formação florestal nas latitudes entre 18° e 30° no sudeste do Brasil e em áreas adjacentes do leste do Paraguai e nordeste da Argentina nas altitudes acima de 500 m (Souza et al. 2012). Estudos empíricos nas florestas tropicais e subtropicais, como esta, têm encontrado frações comparáveis para o controle ambiental e os processos estocásticos (Svenning et al. 2004; Legendre et al. 2009; Baldeck et al. 2013) ou a prevalência dos padrões estocásticos (Lin et al. 2013; Myers et al. 2013).

Especificamente, testamos as seguintes hipóteses: (1) O histórico de perturbações tem grande influência na definição da estrutura das comunidades por afasta-las do estado sucessional mais maduro. Os fatores estocásticos, representados pela fração puramente espacial, portanto, teriam maior influência nas comunidades recém-impactadas (início da sucessão), enquanto que os fatores ambientais teriam maior influência nas não impactadas ou a mais tempo em regeneração. Para testar essa hipótese utilizamos áreas que sofreram extração seletiva de madeira em épocas diferentes, e que desde este evento têm sido mantidas em regeneração natural. Como grupo controle foram utilizadas área sem histórico de perturbação antrópica. (2) A importância relativa dos fatores espaciais é maior na estrutura das espécies pertencentes a grupos ecológicos com melhor capacidade dispersiva. Grupos ecológicos são formados por espécies com características ecológicas semelhantes, geralmente sendo utilizados caracteres importantes na morfologia ou no comportamento para fazer a classificação (Westoby 1998; Grime & Pierce 2012). Grupos ecológicos com melhor capacidade dispersiva teriam acesso a uma grande variedade de ambientes, inclusive àqueles que não correspondem ao seu ambiente ótimo do ponto de vista ambiental. Apesar de não ter viabilidade nestes ambientes, a capacidade dispersiva destas espécies seria capaz de manter populações localmente pouco viáveis, em uma dinâmica denominada de “fonte-dreno” (Mouquet & Loreau 2003). Portanto, a presença das espécies destes grupos em determinado ambiente estaria mais relacionada à permeabilidade do ambiente à dispersão (fatores espaciais) do que à qualidade ambiental do mesmo para estas espécies. (3) Os fatores históricos e os fatores espaciais são mais impactantes para as espécies raras do que para as espécies abundantes. Similarmente ao esperado para as espécies com grande capacidade dispersiva, Chave (2004) sugeriu que

as espécies raras teriam grande chance de ocupar áreas de forma transitória ou ocasional, de forma que sua distribuição não refletiria suas necessidades ambientais.

## **Métodos**

### *Área de estudo*

O estudo foi realizado na Floresta Nacional de São Francisco de Paula (FLONA; 29°25S, 50°23 W), unidade de conservação situada no município de São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul. A FLONA possui uma área de cerca de 1606 ha. A temperatura média anual na região é de 14,5° e a média pluviométrica de 2256 mm, sendo a precipitação uniformemente distribuída ao longo do ano (Fernandes & Backes 1998). A altitude na região varia de 800 a 1200 m e a topografia é irregular, apresentando alternância entre topos e vales. A vegetação é composta por um mosaico de Floresta Ombrófila Mista com diferentes graus de conservação, assim como trechos com plantios de *Araucaria angustifolia*, *Eucalyptus* sp. e *Pinus* sp.

Entre os 7913 indivíduos amostrados foram encontrados 145 espécies. Somente três espécies tiveram abundâncias maiores que 5% da abundância total de indivíduos (*Eugenia psidiiflora* [5.08%], *Blepharocalyx salicifolius* [5.37%] e *Araucaria angustifolia* [12.12%]).

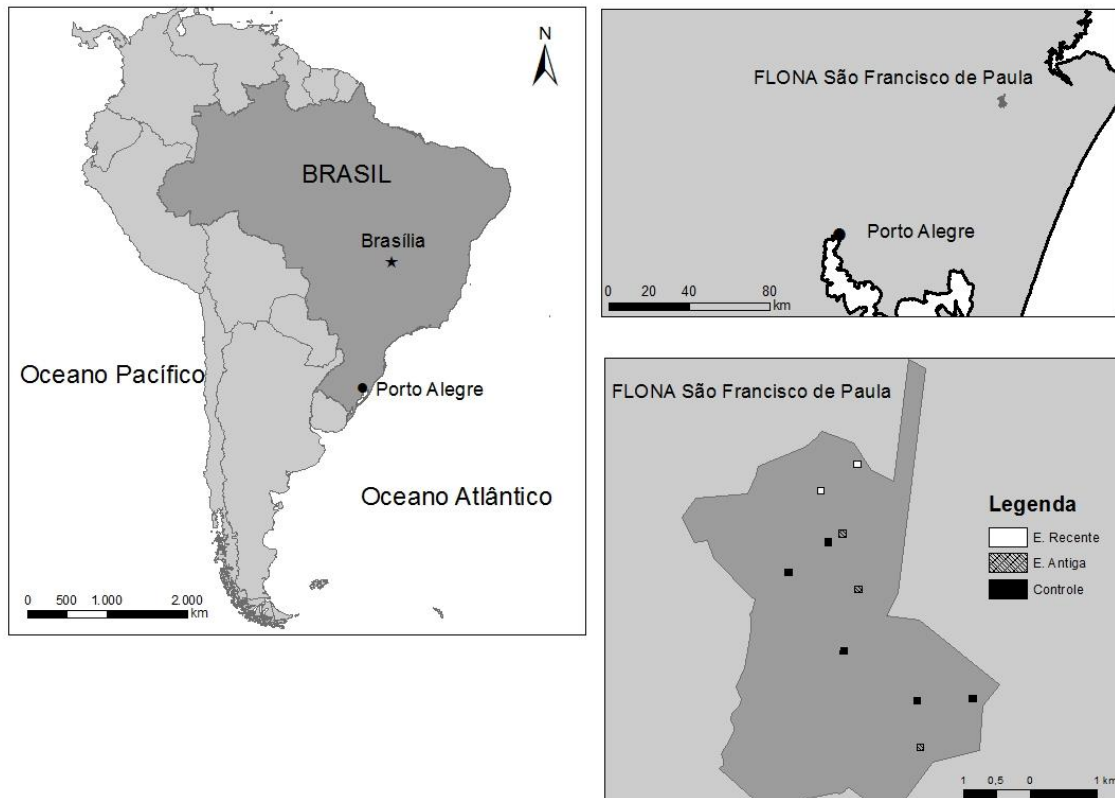


Figura 1 - Mapa de Localização da área de estudo. As parcelas foram separadas conforme seus históricos de extração de madeira.

#### *Coleta de dados*

Os dados foram coletados em dez parcelas permanentes de 1 ha com diferentes históricos de uso: três parcelas sofreram extração seletiva mais antiga de madeira (1945), duas parcelas submetidas a extração seletiva mais recentemente (1987) e cinco parcelas controle, sem histórico de corte (uma descrição mais detalhada das áreas pode ser encontrada em Souza et al. 2008 e Souza et al. 2012). Estas parcelas foram estabelecidas em 2000 como parte de um projeto maior sobre estrutura e dinâmica florestal, o Inventário Florestal do Rio Grande do Sul (<http://coralx.ufsm.br/ifcrs/>). Para a obtenção dos dados, cada parcela foi subdividida em 25 subunidades de 20 x 20 m. Em cada subunidade, todas as árvores com diâmetro à altura do peito (dap) maior ou igual a 9,5 cm foram

identificadas até o nível de espécie, tiveram seu dap e altura mensurados e suas localizações espaciais (coordenadas geográficas) anotadas.



Figura 2 - Fotos da Flona São Francisco de Paula. No sentido horário: Foto da paisagem; Encosta com presença de angiospermas e *Araucaria angustifolia*.

Quatro características topográficas foram obtidas para cada subunidade: elevação, convexidade, declividade e exposição. Elevação foi definida como a média dos valores de altitude dos quatro vértices de cada subunidade. Convexidade como a altitude do centro da subunidade, menos a média da elevação de oito subunidades vizinhas a ela (no caso das subunidades situadas nas quinas das parcelas, a convexidade foi definida como a altitude do centro menos a média da altitude dos vértices da subunidade). A declividade, uma medida da inclinação da subunidade, foi obtida através da média do desvio angular horizontal de cada um dos quatro planos triangulares formados pela conexão de três vértices da subunidade (Legendre et al, 2009). A exposição representa para que direção está voltada a subunidade amostral. Para a determinação da exposição do terreno utilizou-se a bússola tendo as direções recebido as seguintes codificações para o preenchimento da matriz de dados: 1 - Norte; 2 - Sul; 3 - Leste; 4- Oeste; 5- Nordeste; 6- Sudeste; 7- Noroeste; 8- Sudoeste.

Além das variáveis topográficas, foram coletadas três variáveis edáficas: profundidade do solo, umidade do solo e textura do substrato (proporção de substrato rochoso em relação aos demais substratos) sendo estas variáveis tratadas como variáveis categóricas.

A avaliação da profundidade do solo foi realizada através da tradagem, com o trado holandês nas subunidades em que foram avaliadas as variáveis do estudo. Essa tradagem foi feita em 10 pontos para cada subunidade amostral (2 na região central, em cada vértice e entre os vértices). Os resultados foram estratificados em três classes: 1 - Profundidade de 0 à 50 cm; 2 - Profundidade de 50 à 75 cm; 3 - Profundidade maior que 75 cm.

A umidade foi avaliada dentro de cada subunidade de 20 x 20 m, da seguinte forma: 1- Umidade baixa, quando o solo apresentava-se de forma bem drenada, ou até levemente úmido; 2- Umidade média, quando o solo atingia relativa umidade, já com a presença de pequenos alagados; 3- Umidade alta, quando o solo encontrava-se encharcado e/ou com a presença de alagados.

A variável textura do substrato avaliou a quantidade de rochas em relação aos demais substratos através da análise visual de cada subunidade amostral de 20X20 m. Os resultados desta análise foram estratificados em três classes: 1- rochas ocupando mais que 50 % da área; 2- rochas ocupando em torno de 50 % da área; 3- rochas ocupando menos que 50 % a área.

### *Análise de dados*

Para testar as hipóteses que levantamos, usamos a análise de partição de variância baseada em Análise de Redundância (RDA) (Bocard et al.1992). A partição de variância



divide a variância total dos dados em frações que podem ser ligadas aos conjuntos de variáveis explicativas do modelo (Borcard & Legendre 1992; Legendre & Legendre 1998). A proporção da variação explicada por um determinado conjunto de variáveis é dado pelo  $R^2$  ajustado deste conjunto no RDA. O  $R^2$  ajustado é um estimador não-tendencioso, corrigido pelo número de variáveis no conjunto de variáveis analisado (Peres-Neto et al. 2006).

Neste trabalho utilizamos três conjuntos de variáveis: variáveis ambientais, variáveis relacionadas ao histórico de uso e variáveis espaciais. A variação espacial na composição da comunidade foi modelada através do uso de principais coordenadas de matrizes de vizinhança (PCNM, Bocard e Legendre 2002; Bocard et al, 2011). Os PCNMs são variáveis ortogonais criadas a partir de um PCoA realizado sobre uma matriz de distâncias geográficas entre os pontos de amostragem e representam uma decomposição espectral das relações espaciais entre as unidades amostrais descrevendo todas as escalas espaciais que podem ser acomodadas no desenho amostral. No intuito de selecionar os PCNMs significativamente relacionados aos dados de composição e distribuição florística foi aplicada seleção forward sobre uma matriz contendo todos os PCNMs com valores positivos. Os PCNMs selecionados foram então utilizados como variáveis explicativas para analisar os dados composicionais. Os PCNMs foram calculados utilizando o pacote “PCNM” na linguagem de programação estatística R (v. 2.13.0, R Core Development Team, 2012).

Realizamos três partições de variância no total, uma para cada hipótese levantada. Para testar a hipótese 1, agrupamos as parcelas de acordo com o histórico de corte e uma partição foi feita sobre esses agrupamentos (Partição por histórico de uso). Utilizando a divisão das espécies da área conforme os grupos ecológicos (Tabela 1) definidos por Souza et al. (2014) em trabalho realizado na mesma área do nosso estudo, realizamos uma

partição de variância por grupo ecológico (Partição por grupo ecológico), com esta análise testamos nossa hipótese 2. Para testar a hipótese 3 realizamos uma partição de variância para cinco faixas de abundância: de 0,1 a 0,99%; de 1 a 1,99%; de 2 a 2,99%; de 3 a 4,99% e maior ou igual a 5% da abundância total das espécies (Partição por abundância). Em todas as partições foi realizada seleção *forward* das variáveis ambientais e das variáveis espaciais de modo a selecionar o modelo mais parcimonioso capaz de representar o padrão de distribuição das espécies da área.

**Tabela 1.** Descrição dos grupos ecológicos presentes estudados, com base em Souza et al. (2014).

Grupo	Nome	Características	Exemplo de espécie	Potencial dispersivo
1	Araucária	Grandes árvores, demandante de luminosidade, com grandes sementes.	<i>Araucaria angustifolia</i>	Amplo pela intensa utilização pela fauna
2	Pioneiras	Rápido crescimento, sementes pequenas, demandante de luminosidade.	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	Amplo, pelo tamanho reduzido das sementes
3	Pioneiras de grandes sementes	Rápido crescimento, sementes grandes, demandante de luminosidade.	<i>Ocotea puberula</i>	Moderado, pelo tamanho das sementes
4	Grandes árvores com dispersão anemocórica	Grandes árvores, sementes dispersas pelo vento, crescimento lento.	<i>Dasyphyllum spinescens</i>	Moderado. A altura das espécies contrabalançaria restrição da anemocoria
5	Grandes árvores tolerantes à sombra	Grandes árvores, crescimento lento, tolerantes à sombra.	<i>Myrcia oligantha</i>	Restrito
6	Pequenas árvores tolerantes à sombra	Pequenas árvores, crescimento lento, tolerantes à sombra.	<i>Calyptranthes concinna</i>	Muito restrito

As partições de variância foram realizadas através do pacote “vegan”, a seleção forward através do pacote “packfor” na linguagem de programação estatística R (v. 2.13.0, R Core Development Team, 2012).

Okland (1999) alerta que quando as técnicas de ordenação restrita são utilizadas para partição de variância o pesquisador deve estar atento que a fração não explicada da variância inclui distorções polinomiais geradas pela técnica e que os resultados obtidos em um determinado conjunto de dados dificilmente podem ser comparados aos obtidos com outro conjunto, a não ser quando no caso de desenhos amostrais aninhados (como no nosso trabalho). Por fim, ele ressalta que estas técnicas podem ser utilizadas para gerar valores relativos realísticos da variação atribuída a cada grupo de variáveis, mas não valores absolutos. Seguindo as suas recomendações, nós focamos nossa comparação nos tamanhos relativos das frações da variação explicadas por diferentes conjuntos de variáveis e relatamos os resultados preferencialmente em escalas relativas, mais facilmente comparáveis entre trabalhos diferentes.

Outro problema apontado na análise de partição de variância é que esta pode superestimar o componente puramente espacial devido à não mensuração de alguma importante variável ambiental estruturada espacialmente (Diniz-Filho et al. 2012). Para resolver este problema nós utilizamos o protocolo desenvolvido por Diniz-Filho et al. (2012) para a análise em ampla escala. O protocolo de Diniz-Filho utiliza como base a predição de que, sob dinâmicas neutras, não existe qualquer correlação entre os correlalogramas de distâncias I de Moran entre pares de espécie e as correlações entre as abundâncias dos pares de espécies. O protocolo determina a criação de uma matriz de similaridade entre os correlalogramas de distâncias I de Moran (Matriz M) e uma matriz de correlação das abundâncias preditas pela fração puramente espacial (Matriz R), sendo testada a correlação entre estas matrizes. Caso a fração puramente espacial não inclua variáveis ambientais significativas não medidas, as abundâncias preditas pela mesma estarão sob dinâmicas neutras e não haverá correlação entre os correlalogramas de distâncias I de Moran e as correlações entre as abundâncias das espécies, portanto não

haverá correlação entre M e R. Caso esteja incluso, na fração puramente espacial, algum valor associado a uma variável ambiental não mensurada, as abundância e distribuição das espécies obtidas através do uso da fração puramente espacial não estariam sob dinâmicas neutras e haverá correlação entre os correlalogramas de distâncias I de Moran e as correlações entre as abundâncias das espécies, portanto haverá correlação entre M e R.

Para obter os valores preditos pela fração puramente espacial nós subtraímos, para cada espécie, abundância predita pelo modelo contendo as variáveis ambientais e históricas da abundância predita pelo modelo cheio (todos os conjuntos de variáveis). O resultado foi a abundância predita apenas pelas variáveis espaciais. Com a matriz de abundância predita pela fração puramente espacial, foram construídos correlalogramas de distâncias de Moran's I com setes classes usando o pacote "pgirmes" no R. Nós obtivemos, então, uma matriz de similaridade entre os correlalogramas usando distâncias de Manhattan (Matriz M). Adicionalmente, geramos uma matriz de correlação entre as abundâncias preditas pela fração puramente espacial (Matriz R). Para avaliar a relação entre as matrizes M e R usamos um teste de Mantel realizado no pacote "vegan" do R.

## **Resultados**

### *O ambiente*

A variação das variáveis convexidade (mínimo = -5,25; máximo = 6,5; média = -0,044; desvio padrão = 64.13) e declividade (min. = 0,035; max. = 0,49; med. = 0,18; desv.pad = 0.10) retratou o caráter acidentado da topografia local, apesar da relativamente estreita faixa de variação da elevação (min. = 818,5; max. = 916,2; med. = 859,1; desv.pad = 30.97). As subunidades tiveram inclinações variadas chegando a inclinações bastante

acentuadas (de 2° a 26°, aproximadamente, med. = 10,1° e desv.pad = 5,61). Em geral as subunidades e parcelas foram inclinadas, pouco convexas, úmidas e com solo profundo. Quanto à correlação entre as variáveis contínuas, apenas convexidade e declividade apresentaram uma fraca correlação (0,12;  $p = 0,05$ ).

### *Análise Geral da Vegetação*

As variáveis ambientais, espaciais e históricas juntas explicaram 29% do total da variação composicional na ampla escala (tabela 2 - síntese dos resultados). Nesta escala a seleção *forward* reteve 4 dos 14 PCNMs positivos gerados. Três dos PCNMs retidos (1, 2 e 4) estão entre os 4 primeiros dos 14 PCNMs gerados e representam variação espacial de larga escala, o último PCNM retido (9) representa variação espacial de média escala. As variáveis ambientais retidas nesta escala, em ordem de significância, foram: Elevação, profundidade<sub>3</sub>, umidade<sub>3</sub>, declividade, umidade<sub>2</sub>, exposição<sub>3</sub>, exposição<sub>2</sub>, exposição<sub>4</sub> e textura<sub>3</sub> (Tabela 3 – variáveis ambientais retidas).

As variáveis ambientais sozinhas (fração ambiental pura [a]) foram responsáveis por 24% do total de variação composicional explicada (Tabela 2 - síntese dos resultados). Os efeitos explicados pelas variáveis ambientais associadas a mais um conjunto de variáveis (fração ambiental espacialmente estruturada [d], fração ambiental relacionada ao histórico de uso[f] e fração ambiental espacialmente estruturada relacionada ao histórico de uso[g]) foram responsáveis por cerca de 25% da variação composicional. A proporção de variação explicada apenas pelas variáveis espaciais (fração puramente espacial [b]) foi de 23%. Esta fração não inclui variáveis ambientais importantes e não mensuradas: a média da distância de Manhattan entre os correlalogramas foi 1,502, a média da correlação entre as abundâncias foi 4,427 e a correlação entre as matrizes **M** e

**R** ( $r = -0,0497$ ) não foi significativa ( $p = 0,994$ ). A proporção de variação explicada apenas pelas variáveis históricas (fração puramente histórica [c]) foi de 29%.

Tabela 2 - Resultados das partições da variância composicional total e também em relação aos grupos ecológicos, de manejo e de abundância estudados.

	<i>Ambiente Puro</i>	<i>Espaço Puro</i>	<i>Histórico Puro</i>	<i>Amb/Espac</i>	<i>Espac/Hist</i>	<i>Amb/Hist</i>	<i>Amb/Espac/Hist</i>	<i>Total ambiental</i>	<i>Total espacial</i>	<i>Total explicado</i>
<i>Toda a Metacomunidade</i>	<b>0,24</b>	<b>0,23</b>	<b>0,29</b>	0,04	0	0,18	0,03	0,49	0,23	0,29
<i>Grupos Ecológicos</i>										
Araucária	<b>0,13</b>	0	<b>0,6</b>	0,04	0,12	0	0,12	0,29	0,12	0,47
Pioneiras	<b>0,32</b>	<b>0,33</b>	<b>0,25</b>	0,02	0	0,09	0	0,43	0,33	0,16
Pioneiras com grandes sementes	<b>0,26</b>	<b>0,14</b>	<b>0,14</b>	0,02	0,11	0,24	0,08	0,6	0,25	0,18
Grandes árvores com dispersão anemocórica	<b>0,25</b>	<b>0,34</b>	<b>0,29</b>	0,02	0	0,07	0,03	0,37	0,34	0,23
Grandes árvores tolerantes à sombra	<b>0,21</b>	<b>0,24</b>	<b>0,38</b>	0,03	0	0,14	0	0,38	0,24	0,27
Pequenas árvores tolerantes à sombra	<b>0,31</b>	<b>0,29</b>	<b>0,18</b>	0,05	0	0,17	0	0,53	0,29	0,33
<i>Classes de Abundância</i>								0	0	
0,1 e 1%	<b>0,24</b>	<b>0,32</b>	<b>0,17</b>	0,08	0,02	0,07	0,11	0,5	0,34	0,14
1 e 2%	<b>0,13</b>	<b>0,35</b>	<b>0,14</b>	0,11	0,14	0,08	0,06	0,38	0,49	0,23
2 e 3%	<b>0,13</b>	<b>0,57</b>	0	0,15	0,07	0	0,07	0,35	0,64	0,26
3 e 5%	<b>0,27</b>	<b>0,22</b>	<b>0,09</b>	0,17	0,05	0,06	0,15	0,65	0,27	0,29



>5 %	<b>0,15</b>	<b>0,2</b>	<b>0,23</b>	0	0,22	0,1	0,1	0,35	0,42	0,58
<i>Histórico de uso</i>										
Extração Recente	<b>0,34</b>	<b>0,24</b>	-	0,42	-	-	-	0,76	0,24	0,32
Extração Antiga	<b>0,37</b>	<b>0,12</b>	-	0,51	-	-	-	0,88	0,12	0,27
Controle	<b>0,5</b>	<b>0,37</b>	-	0,14	-	-	-	0,64	0,37	0,18

---

Números em negrito são significativos a  $p = 0,001$

A RDA realizada utilizando as variáveis ambientais selecionadas pelo forward nesta escala (todas as parcelas, 10 ha) resultou em 9 eixos constritos que explicaram de 47% a 12% do total de variação constrita, tendo os três primeiros eixos explicado juntos aproximadamente 78% da variação constrita. O primeiro eixo foi positivamente relacionado à elevação e à profundidade3 e negativamente relacionado às variáveis exposição4, declividade e textura3 (Figura 3). O segundo eixo esteve positivamente relacionado às variáveis umidade3, profundidade3, exposição2, exposição3 e textura3. O terceiro eixo foi positivamente relacionado às variáveis umidade2, profundidade3 e negativamente relacionado às variáveis declividade e textura3.

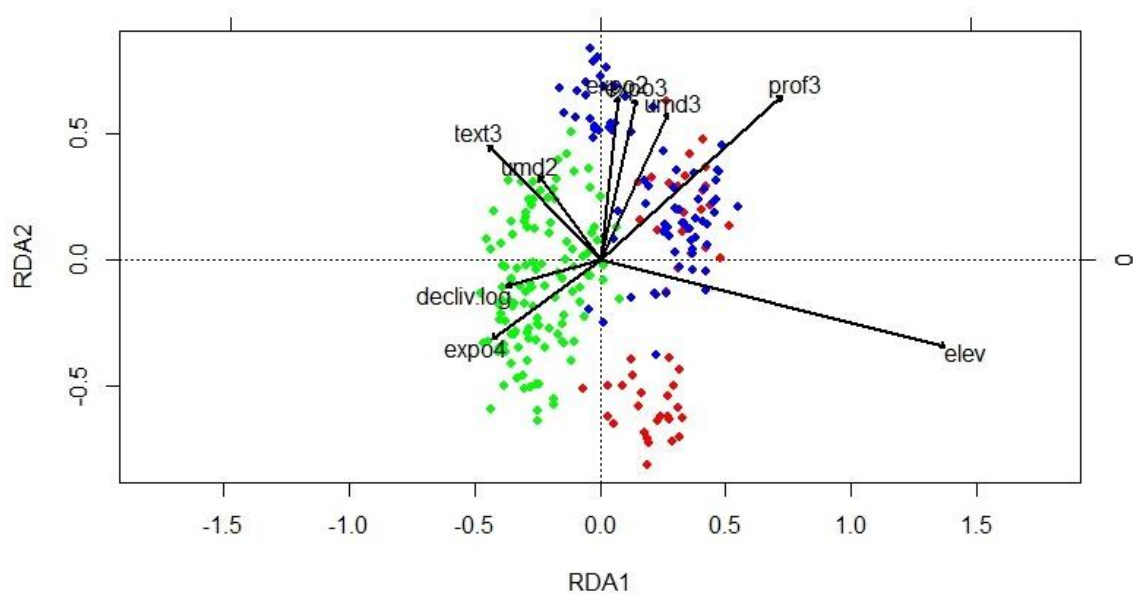


Figura 3 - Resultados do RDA com as variáveis ambientais significativas. Os pontos equivalem às parcelas amostradas. Os pontos vermelhos são as parcelas que sofreram extração recente de madeira, os pontos azuis as parcelas que sofreram extração de madeira mais antiga e os pontos verdes representam as parcelas Controle.

## Histórico de Uso

Nas áreas de extração recente as variáveis ambientais (Tabela 3), espaciais e históricas juntas explicaram 32% do total da variação composicional nas parcelas que sofreram extração recente, 27% nas de extração antiga e 18% nas parcelas Controle (Tabela 2, Figura 4). As variáveis ambientais (fração puramente ambiental [a]) foram responsáveis por 34% do total da variação explicada nas parcelas de extração recente, 37% nas parcelas de extração antiga e por 50% nas parcelas Controle. As variáveis ambientais espacialmente estruturadas (fração [b]) foram responsáveis por 42% do total da variação composicional explicada nas parcelas de extração recente, 51% nas parcelas de extração antiga e 14% nas parcelas Controle. A proporção de variação explicada apenas pelas variáveis espaciais (fração puramente espacial [c]) foi de 24% nas parcelas de extração recente, 12% nas de extração antiga e 37% nas parcelas Controle.

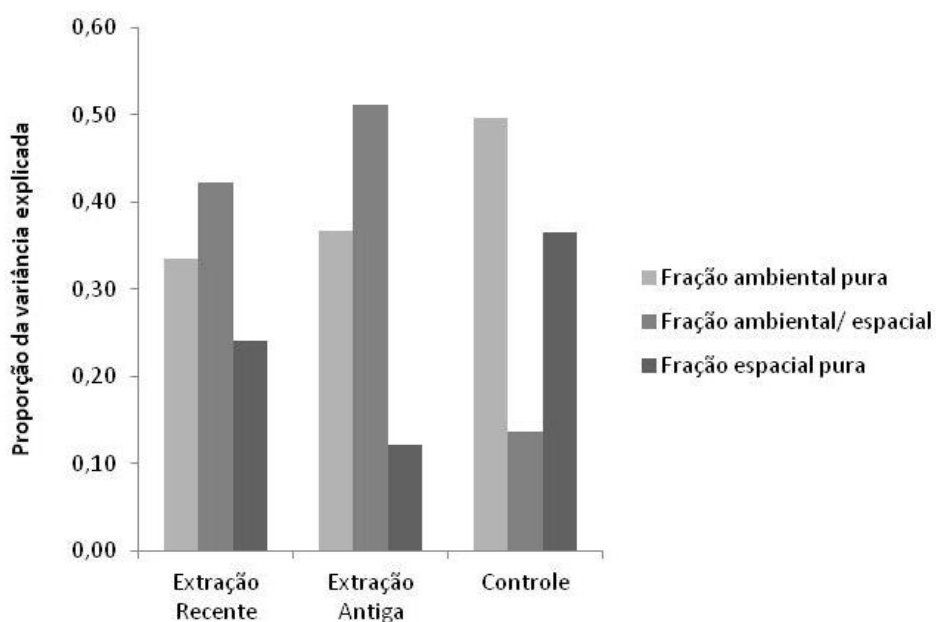


Figura 4 - Proporção da variância explicada pela fração ambiental pura [a], ambiental/espacial [b] e espacial pura [c] de acordo com o histórico de uso.

### *Grupos ecológicos*

As variáveis ambientais (Tabela 3), espaciais e históricas juntas explicaram entre 47% (grupo Araucária) e 16% (Pioneiras) do total da variação composicional das espécies (Tabela 2, Figura 5). As variáveis ambientais (fração puramente ambiental [a]) explicaram de 13% (Araucárias) a 32% (Pioneiras) do total da variação explicada. Os efeitos explicados pelas variáveis ambientais associadas a mais um conjunto de variáveis (fração ambiental espacialmente estruturada [d], fração ambiental relacionada ao histórico de uso [f] e fração ambiental espacialmente estruturada relacionada ao histórico de uso [g]) variou de 11% para Pioneiras a 34% para Pioneiras com grandes sementes. A proporção de variação explicada pelo efeito compartilhado das variáveis espaciais e históricas (fração espacial e histórica [e]) foi de 12% no grupo Araucária e de 11% no grupo Pioneiras com grandes sementes. Não houve proporção de variância explicada por esta fração nos demais grupos. A proporção de variação explicada relacionada apenas às variáveis espaciais (fração puramente espacial [b]) variou de 14% no grupo Pioneiras de grandes sementes a 34% no grupo Grandes árvores com dispersão anemocórica. Não houve proporção de variação explicada apenas pelas variáveis espaciais (fração puramente espacial [b]) no grupo Araucária.

A proporção de variação explicada apenas pelas variáveis históricas (fração puramente histórica [c]) foi de 60% no grupo Araucária a 14% nas Pioneiras de grandes sementes.

### *Grupos de abundância*

As variáveis ambientais (Tabela 3), espaciais e históricas juntas explicaram entre 58% (grupo de espécies que representam mais de 5% da abundância total) e 14% (grupos de 0,1 a 1%) do total da variação composicional das espécies (Tabela 2). As variáveis

ambientais (fração puramente ambiental [a]) explicaram de 13% (grupos de 1 a 2% e de 2 a 3%) a 27% (de 3 a 5%) do total da variação explicada. Os efeitos explicados pelas variáveis ambientais associadas a mais um conjunto de variáveis (fração ambiental espacialmente estruturada [d], fração ambiental relacionada ao histórico de uso [f] e fração ambiental espacialmente estruturada relacionada ao histórico de uso [g]) variou de 2% para espécies que representam mais de 5 % da abundância total a 38% para espécies que representam de 3 a 5 % da abundância. A proporção de variação explicada pelo efeito compartilhado das variáveis espaciais e históricas (fração espacial e histórica [e]) foi de 0,2% no grupo de 0,1 a 1% da abundância e de 22% no grupo de mais que 5 % da abundância. A proporção de variação explicada relacionada apenas às variáveis espaciais (fração puramente espacial [b]) variou de 57% no grupo de 2 a 3% da abundância a 0,2% no grupo de mais de 5% da abundância.

A proporção de variação explicada apenas pelas variáveis históricas (fração puramente histórica [c]) foi de 23% no grupo de mais de 5 % da abundância a 0,9% no grupo de 3 a 5 % da abundância e não houve proporção de variação explicada apenas pelas variáveis históricas no grupo de espécies que representam de 2 a 3% da abundância total.

Tabela 3 – Variáveis ambientais selecionadas como significativas em cada uma das análises de partição de variância realizadas.

Grupo	Variáveis ambientais significativas
<i>Toda a metacomunidade</i>	Elevação, profundidade do solo, umidade do solo, declividade, exposição, textura do solo
<i>Histórico de uso</i>	
Extração recente	Elevação, umidade do solo, umidade do solo, exposição
Extração Antiga	Elevação, umidade do solo, declividade
Controle	Elevação, umidade do solo, declividade, exposição, profundidade do solo

### *Grupos Ecológicos*

Araucária	Elevação, umidade do solo, exposição, profundidade do solo
Pioneiras	Elevação, declividade, exposição
Pioneiras de grandes sementes	Elevação, exposição, exposição, umidade do solo, exposição
Grandes árvores com dispersão anemocórica	Elevação, exposição, profundidade do solo, umidade do solo, declividade,
Grandes árvores tolerantes à sombra	Elevação, profundidade do solo, declividade, umidade do solo, exposição
Grandes árvores tolerantes à sombra	Elevação, declividade, profundidade do solo, umidade do solo, exposição

### *Grupos de Abundância*

Espécies que representam de 0,1 a 0,99% da abundância total	Elevação, profundidade do solo, umidade do solo, declividade, exposição
Espécies que representam de 1 a 1,99% da abundância total	Elevação, profundidade do solo, declividade, umidade do solo
Espécies que representam de 2 a 2,99% da abundância total	Elevação, declividade
Espécies que representam de 3 a 4,99% da abundância total	Elevação, declividade, profundidade do solo, exposição, umidade do solo, textura do solo
Espécies que representam mais que 5% da abundância total	Profundidade do solo, exposição, elevação, umidade do solo

---

## Discussão

Em nosso estudo o total de variação explicada pelas variáveis ambientais em ampla escala foi de c.a 49% tendo a fração ambiental pura e a fração ambiental relacionada a outras variáveis (ambiental/histórico, ambiental/espacial e ambiental/espacial/histórico) aproximadamente a mesma contribuição (ca. 24 e 25%, respectivamente). Os outros 51% da variância nos dados foi dividido entre a fração puramente espacial (23%) e a fração relacionada apenas ao efeito do histórico de uso (fração puramente histórica, 29%). A fração espacial pura pode representar, na partição de variância, além de processos espaciais, variáveis ambientais importantes que não foram incluídas no modelo. Seguindo o protocolo baseado nos padrões espaciais no componente [c] (Diniz-Filho et al 2012), nós encontramos que o valor explicado pela fração espacial pura em nosso estudo pode ser atribuído a dinâmicas neutras e não à ausência no nosso modelo de variáveis ambientais ambientalmente estruturadas.

Analisando os valores de variância explicada por cada um dos três conjuntos de variáveis utilizados, os fatores mais importantes para estrutura desta comunidade foram as variáveis ambientais, históricas e espaciais, nesta ordem. Este resultado corrobora com o que outros estudos nas florestas tropicais e subtropicais têm encontrado: frações comparáveis para o controle ambiental e os demais processos analisados. Contudo, ao incluir o conjunto de variáveis históricas, o valor da fração espacial no nosso trabalho diminuiu em relevância em relação ao apresentado nestes estudos. (Svenning et al. 2004, Legendre et al. 2009, Baldeck et al. 2013).

Estudos que realizaram partição de variância em regiões tropicais e subtropicais têm exposto a importância da topografia na estrutura de comunidades vegetais arbóreas. (Legendre et al. 2009, Baldeck et al. 2013, De Cáceres et al. 2012, Lin et al. 2013). Em

nosso estudo tanto as variáveis topográficas, quanto as relacionadas ao solo se mostraram importantes como já havia ocorrido no trabalho de Baldeck et al (2013) e Lin et al (2013).

Os valores das frações atribuídas a cada conjunto de variáveis variaram significativamente entre parcelas de diferentes históricos de extração. Confirmando nossa hipótese 1 a fração ambiental pura foi maior nas parcelas Controle (50% da variância) que nas parcelas de Extração recente (34%) e Extração antiga (37%). Contudo a fração ambiental espacialmente estruturada e a fração ambiental total (fração ambiental pura + fração ambiental espacialmente estruturada) seguiu outro padrão, sendo maior nas parcelas de Extração antiga (51 e 88%, respectivamente) e decrescendo nas parcelas de Extração recente (42 e 76%) e nas parcelas Controle (14 e 64%). Em todos os grupos de parcelas separados por histórico as variáveis ambientais foram mais relevantes que as variáveis espaciais.

Quanto a importância relativa das variáveis ambientais, espaciais e históricas nos grupos ecológicos, a relação encontrada entre as variáveis e a capacidade dispersiva não foi tão clara quanto o esperado pela nossa hipótese 2. O grupo Araucária, considerado de alta capacidade dispersiva, teve apenas 12% da variação de sua distribuição dependente do espaço (espaço puro + espaço/histórico), enquanto 29% e 60% foram dependentes das características ambientais (ambiental total) e das variáveis históricas, respectivamente. Já o grupo Pioneiras, também de grande capacidade dispersiva, teve 33% de sua variância explicada pelo espaço, menos que o grupo Grandes árvores com dispersão anemocórica (34%), considerado de moderada capacidade dispersiva, e muito próximo do valor obtido para o grupo Pequenas árvores tolerantes à sombra (29%), de capacidade dispersiva bastante restrita.

Em um estudo com uma comunidade herbácea, Flinn et al (2010), encontraram evidências de que os fatores espaciais são mais relevantes para as espécies com habilidade



de dispersão mais limitada do que para o grupo de espécies com maior habilidade dispersiva, relação exatamente oposta ao predito pela nossa hipótese. Outros estudos investigando essa mesma questão, entretanto, têm indicado a existência de diferenças na relevância dos fatores espaciais entre as diferentes formas e estratégias de vida, mas sem demonstrar a existência de uma relação evidente entre a relevância dos fatores espaciais e o modo de dispersão, ou mesmo um determinado conjunto de caracteres (*traits*), das espécies analisadas (Aiba et al 2012, Lin et al 2013). Da mesma forma, nossos resultados indicam que os processos ambientais, espaciais e históricos atuam de forma diferente sobre grupos de espécies com diferentes características e estratégias ecológicas, contudo não foi possível neste estudo indicar o fator ou fatores que levam a esta resposta diferente entre grupos ecológicos distintos.

Quanto a nossa terceira hipótese, referente a diferentes respostas entre espécies de abundâncias distintas, ela foi confirmada e espécies mais raras apresentaram, em geral, uma dinâmica determinada principalmente pelos fatores espaciais enquanto as variáveis ambientais foram mais predominantes na distribuição das espécies mais comuns no ambiente. Chave (2004) argumentou que este resultado poderia emergir se as espécies raras fossem ocasionais na metacomunidade, com sua presença não sendo indicativa de correlação entre os requerimentos do indivíduo e os fatores ambientais.

Uma exceção interessante a esse padrão entre grupos de abundância foi o grupo das espécies mais abundantes (>5% da abundância total; 35% fração ambiental total e 42% fração espacial total) que ao contrário do grupo de abundância imediatamente anterior (de 3 a 5% da abundância total, 65% fração ambiental total e 27% fração espacial total) apresentou maior importância dos fatores espaciais em relação aos ambientais. Um dos fatores que poderiam explicar esta inversão é a identidade das espécies que compõe o grupo de > 5% da abundância.

As espécies que compuseram o grupo > 5% da abundância foram *Eugenia psidiiflora* (5.08%), *Blepharocalyx salicifolius* (5.37%) e *Araucaria angustifolia* (12.12%). A espécie mais abundante, *Araucaria angustifolia*, é uma gimnosperma que pode ser descrita como uma pioneira de vida longa (*long-lived pioneer*), árvores que se estabelecem no início da sucessão ou logo após eventos de perturbação e que se mantêm por grande tempo na comunidade sendo competidoras bastante efetivas (Hartshorn 1978, Enright e Ogden 1995, Easdale et al 2007). Nossos resultados sugerem que os fatores espaciais e históricos predominam sobre os ambientais para este grupo. Isto está de acordo com a dependência da espécie *Araucaria angustifolia* em relação às perturbações ambientais e com a assinatura espacial que esta dependência gera (distribuição agrupada em áreas perturbadas no passado porém aleatória dentro de cada uma destas áreas [Souza et al. 2008]). Assim, o peso das características da espécie *Araucaria angustifolia* pode ter desviado os valores do grupo de maior abundância, alterando o padrão sugerido pelos demais grupos de abundância.

Podemos concluir que os fatores ambientais foram tão importantes quanto os demais processos analisados para a definição da estrutura da comunidade. Também que os fatores ambientais espaciais e históricos tiveram influências diferentes em grupos de espécies com estratégias ecológicas ou padrão de abundância distintos, assim como em áreas com históricos de perturbação diferentes. A inclusão dos fatores históricos, mesmo este histórico restringindo-se a extração de madeira, demonstrou ser de grande relevância para o entendimento da estrutura da comunidade, sendo o principal fator para algumas espécies e grupos de abundância. Sem a inclusão do histórico de perturbação é possível que este fator acabasse por se misturar nas frações atribuídas ao espaço ou ao ambiente confundindo análises e previsões. Consideramos que a busca dos principais fatores de perturbação nas comunidades a serem estudadas e a inclusão destes nas análises podem

aprofundar nosso entendimento dos processos ligados à formação e manutenção das comunidades ecológicas.

### **Referências**

- ADLER, P.B.; HILLERISLAMBERS, J.; LEVINE, J.M. A Niche for Neutrality. **Ecology Letters**, n. 10, p. 95-104, 2007.
- AIBA, M.; TAKAFUMI, H.; HIURA, T. Interspecific differences in determinants of plant species distribution and relationships with functional traits. **Journal of Ecology**, n. 100, p. 950-957, 2012.
- BALDECK, C.A.; HARMS, K.E.; YAVITT, J.B.; JOHN, R.; TURNER, B.L.; VALENCIA, R.; NAVARRETE, H.; DAVIES, S.J.; CHUYONG, G.B.; KENFACK, D.; THOMAS, D.W.; MADAWALA, S.; GUNATILLEKE, N.; GUNATILLEKE, S.; BUNYAVEJCHEWIN, S.; KIRATIPRAYOON, S.; YAACOB, A.; SUPARDI, M.N.N.; DALLING, J.W. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. **Proc R Soc B**, v. 280, n. 1753, p. 20122532, 2013.
- BORCARD, D.; LEGENDRE, P.; DRAPEAU, P.; Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. **Ecology**, n. 73, p. 1045-1055, 1992.
- BORCARD, D. & LEGENDRE, P. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. **Ecol. Modell.**, n. 153, p. 51-68, 2002.
- BORCARD, D.; GILLET, F.; LEGENDRE, P. **Numerical ecology with R**. Springer. New York, USA, 2011.
- BROWN, C.; LAW, R.; ILLIAN, J.B.; BURSLEM, D.F.R.P. Linking ecological processes with spatial and non-spatial patterns in plant communities. **Journal of Ecology**, n. 99, p. 1402–1414, 2011.

- CHAVE, J. Neutral theory and community ecology. **Ecology Letters**, n. 7, p. 241–253, 2004.
- CHASE J. M. & MYERS J. A. Ecological niches across scales. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)**, n. 366, p. 2351–2363, 2011.
- DE CÁCERES, M.; LEGENDRE, P.; VALENCIA, R.; CAO, M.; CHANG, L-W.; CHUYONG, G.; CONDIT, R.; HAO, Z.; HSIESH, C-F.; HUBBELL, S.; KENFACK, D.; MA, K.; MI, X.; NOOR, M.N.S.; KASSIM, A.R.; REN, H.; SU, S-H.; SUN, I-F.; THOMAS, D.; YE, W.; HE, F. The variation of tree beta diversity across a global network of forest plots. **Glob. Ecol. Biogeogr**, n. 21, p. 1191-1202, 2012.
- DINIZ-FILHO, J.A.F.; SIQUEIRA, T.; PADIAL, A.A.; RANGEL, T.F.; LANDEIRO, V.L.; BINI, L.M. Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. **Oikos** n. 121, p. 201–210, 2012.
- DISCROLL, D.A.; LINDENMAYER, D.B. Empirical tests of metacommunity theory using an isolation gradient. **Ecological Modelling**, n. 79, p. 485–501, 2009.
- EASDALE, T.A.; HEALEY, J.R.; GRAU, H.R.; MALIZIA, A. Tree life histories in a montane subtropical forest: species differ independently by shade tolerance, turnover, rate and substrate preference. **Journal of Ecology** n. 95, p. 1234–1249, 2007.
- ENRIGTH, N.J. & OGDEN, J. The southern conifers, a synthesis. In: Enrigh, N., Hill, R. (Eds.), **Ecology of the southern conifers**. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 271-287, 1995.
- FARJALLA, V.F.; SRIVASTAVA, D.S.; MARINO, N.A.C.; AZEVEDO, F.D.; DIB, V.; LOPES, P.M.; ROSADO, A.S.; BOZELLI R.L.; ESTEVES, F.A. Ecological

determinism increases with organism size. **Ecology**, v. 93, n. 7, p. 1752–1759, 2012.

FERNANDES, A.V. & BACKES, A. Produtividade primária em floresta com *Araucaria angustifolia* no Rio Grande do Sul. **Iheringia, Série Botânica** v. 51, n. 1, p. 63-78, 1998.

FLINN, K.M.; GOUHIER, T.C.; LECHOWICZ, M.J.; WATERWAY, M.J. The role of dispersal in shaping plant community composition of wetlands within an old-growth forest. **Journal of Ecology**, n. 98, p. 1292–1299, 2010.

FONSECA, C.R.; GANADE, G.; BALDISSERA, R.; BECKER, C.; BOELTER, C.R.; BRESCOVIT, A.D.; CAMPOS, L.M.; FLECK, T.; FONSECA, V.S.; HARTZ, S.M.; JONER, F.; KÄFFER M.; LEAL-ZANCHET, A.M.; MARCELLI, M.P.; MESQUITA, A.S.; MONDIN, C.A.; PAZ, C.P.; PETRY M.V.; PIOVENSAN, F.N.; PUTZKE, J.; STRANZ, A.; VERGARA, M.; VIEIRA, E.M. Towards an ecologically-sustainable forestry in the Atlantic Forest. **Biological Conservation**, n. 142, p. 1209–1219, 2009.

GILBERT, B. & LECHOWICZ, M.J. Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. **PNAS**, v. 101, n. 20, p. 7651–7656, 2004

GRAVEL, D.; CANHAM, C.D.; BEAUDET, M.; MESSIER, C. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. **Ecology Letter**, n. 9, p. 399-409, 2006.

GRIME, J.P. & PIERCE, S. **The evolutionary strategies that shape ecosystems**. Wiley-Blackwell, Hoboken, 2012.

HÁJEK, M.; ROLECEK, J.; COTTENIE, K.; KINTROVÁ, K.; HORSÁK, M.; POULICKOVÁ, A. HÁJKOVÁ, P.; FRÁNKOVÁ, M.; DÍTE, D. Environmental and spatial controls of biotic assemblages in a discrete semi-terrestrial habitat:

- comparison of organisms with different dispersal abilities sampled in the same plots. **Journal of Biogeography**, n. 38 p. 1683–1693, 2011.
- HARMS, K. E.; CONDIT, R.; HUBBEL, S. P.; FOSTER, R.B. Habitats associations of trees and shrubs in a 50-h neotropical forest plot. **Journal of Ecology**, n. 89, p. 947-959, 2001.
- HARTSHORN, G.S. Tree falls and tropical forest dynamics. In: TOMLINSON, P.B., ZIMMERMANN, M.H. (Eds.), **Tropical trees as living systems**. Cambridge University Press, p. 617-638, 1978.
- LALIBERTÉ, E.; PAQUETTE, A.; LEGENDRE, P.; BOUCHARD, A. Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: a case study from a temperate forest. **Oecologia**, v. 159, n. 2, p. 377–388, 2009.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. **Numerical Ecology** (Second Eng.). Amsterdam: B.V., Elsevier Science, 1998.
- LEGENDRE, P.; MI, X.; REN, H.; MA, K.; YU, M.; SUN, I.-F.; HE, F. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. **Ecology**, v. 90 n. 3, p. 663-674, 2009.
- LIN, G.; STRALBERG, D.; GONG, G.; HUANG, Z.; YE, W.; WU, L. Separating the Effects of Environment and Space on Tree Species Distribution: From Population to Community. **PLoS ONE**, v. 8, n. 2, p. e56171, 2013.
- LOGUE, J.B.; MOUQUET, N.; PETER, H.; HILLEBRAND, H. The Metacommunity Working Group. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26, n. 9, p. 482–491, 2011.

- LORTIE, C. J.; BROOKER, R. W.; CHOLER, P.; KIK, Z.; MICHALET, R.; PUGNAIRE, F.I. Rethinking plant community theory. **Oikos**, v. 107, n. 2, p. 433–438, 2004.
- MOUQUET, N. & LOREAU, M. Community patterns in source-sink metacommunities. **The American naturalist**, n. 162, p. 544–557, 2003.
- MYERS, J.A.; CHASE, J.M.; JIMÉNEZ, I.; JØRGENSEN, P.M.; ARAUJO-MURAKAMI, A.; PANIAGUA-ZAMBRANA, N.; SEIDEL, R. Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. **Ecology Letters**, v. 16, n. 2, p.151–157, 2013.
- NG, I.S.Y.; CARR, C.M.; COTTENIE, K. Hierarchical zooplankton metacommunities: distinguishing between high and limiting dispersal mechanisms. **Hydrobiologia**, n. 619, p. 133–143, 2009.
- ØKLAND, R. H. On the variation explained by ordination and constrained ordination axes. **Journal of Vegetation Science**, v. 10, n. 1, p. 131–136, 1999.
- PANDIT, S.N.; KOLASA, J.; COTTENIE, K. Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. **Ecology**, v. 90, n. 8, p. 2253-2262, 2009.
- PERES-NETO, P.R.; LEGENDRE, P.; DRAY, S.; BORCARD, D. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. **Ecology**, v. 87, n. 10, p. 2614–2625, 2006.
- PITMAN, N.C.A.; TERBORGH, J. W.; SILMAN, M. R.; NÚÑEZ, V. P.; NEILL, D.A.; CERÓN, C. E.; PALACIOS, W.A.; AULESTIA, M. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. **Ecology**, v. 82, n. 8, p. 2101–2117, 2001.

- QUIN, J.F. & DUNHAM, A.E. in Hypothesis testing in ecology and evolution. **American Naturalist**, n. 122, p. 602-617, 1983.
- SOUZA, A.F. Ecological interpretation of multiple population size structures in trees: The case of *Araucaria angustifolia* in South America. **Austral Ecology**, n. 32, p. 524–533, 2007.
- SOUZA, A.F.; FORGIARINI, C.; LONGHI, S.J.; BRENA, D.A. Regeneration patterns of a long-lived dominant conifer and the effects of logging in southern South America. **Acta Oecologica**, n. 34, p. 221–232, 2008.
- SOUZA, A.F.; CORTEZ, L.S.R.; LONGHI, S.J. Native forest management in subtropical South America: long-term effects of logging and multiple-use on forest structure and diversity. **Biodiversity and Conservation**, n. 21, p. 1953–1969, 2012.
- SOUZA, A.F.; FORGIARINI, C.; LONGHI, S.J.; OLIVEIRA, J.M. Detecting ecological groups from traits: a classification of subtropical tree species based on ecological strategies. **Brazilian Journal of Botany**, v. 37, n. 4, p. 441-452, 2014.
- SVENNING, J.C.; KINNER, D.A.; STALLARD, R.F.; ENGELBRECHT, B.M.J.; WRIGHT, S.J. Ecological determinism in plant community structure across a tropical forest landscape. **Ecology**, v. 85, n. 9, p. 2526-2538, 2004.
- WANG, X. HAO, Z.; YE, J.; ZHANG, J.; LI, B.; YAO, X. Spatial pattern of diversity in an old-growth temperate forest in Northeastern China. **Acta Oecologica**, v. 33, n. 3, p. 345–354, 2008.
- WESTOBY, M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. **Plant Soil**, n. 199, p. 213–227, 1998.
- VELLEND, M.; VERHEYEN, K.; FLINN, K.M.; JACQUEMYN, H.; KOLB, A.; CALSTER, H.V.; PETERKEN, G.; GRAAE, B.J.; BELLEMARE, J.; HONNAY, O.; BRUNET, J.; WULF, M.; GERHARDT, F.; HERMY, M. Homogenization of



forest plant communities and weakening of species - environment relationships via agricultural land use. **Journal of Ecology**, n. 95, p. 565–573, 2007.