

# Padrões pontuais de distribuição de árvores determinados pela heterogeneidade do habitat e limitação de dispersão<sup>1</sup>

Yi-Ching Lin<sup>1\*</sup>, Li-Wan Chang<sup>2</sup>, Kuoh-Cheng Yang<sup>3</sup>, Hsiang-Hua Wang<sup>2</sup>, I-Fang Sun<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Department of Life Science, Tunghai University, Taichung 40704, Taiwan, ROC

<sup>2</sup>Taiwan Forestry Research Institute, Taipei 10066, Taiwan, ROC

<sup>3</sup>Department of Ecology, Providence University, Taichung 43301, Taiwan, ROC

Autora para correspondência; e-mail: [linyc127@thu.edu.tw](mailto:linyc127@thu.edu.tw)

## RESUMO

Compreender os processos subjacentes à distribuição espacial das espécies de árvores é fundamental para estudar a coexistência e a diversidade das espécies. Este estudo modelou padrões pontuais de distribuição de árvores, expressados por meio de coordenadas cartesianas de árvores individuais dentro de uma área de floresta mapeada, com o objetivo de identificar processos que podem gerar os padrões espaciais em comunidades de árvores. Nós usamos quatro processos primários de distribuição de pontos (processo de Poisson homogêneo, processo de Poisson não homogêneo, processo de Thomas homogêneo e processo de Thomas não homogêneo) para modelar a distribuição de árvores em duas florestas cujas árvores foram mapeadas, em Taiwan, República da China. Esses quatro modelos simulam processos espaciais de associação ao habitat e dispersão de sementes, permitindo-nos avaliar a contribuição potencial da heterogeneidade de habitat e da limitação de dispersão para a formação de padrões espaciais de espécies arbóreas. Os resultados mostraram que o processo de Thomas não homogêneo foi o modelo de melhor ajuste e que descreveu a maioria das espécies estudadas, sugerindo que padrões espaciais de espécies de árvores podem ser formados pelos efeitos conjuntos de associação ao habitat e de limitação de dispersão. O processo de Thomas homogêneo, que modela o efeito da limitação de dispersão, foi o segundo melhor modelo. Também descobrimos que os modelos de melhor ajuste podem ser previstos pelos atributos das espécies, incluindo a abundância das espécies e o modo de

---

<sup>1</sup> Artigo original publicado em inglês em *Oecologia*, 165, 2011, pp. 175–184. Tradução para o português para uso como material didático para a disciplina BIE0320 - Ecologia de Populações e Comunidades Vegetais, da Graduação em Ciências Biológicas do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Tradução por Isabel Gianotti Mirlisenna, revisada por Thaís P. Faria, Jhonny C. Massante e Adriana M. Z. Martini Contato: [prado@ib.usp.br](mailto:prado@ib.usp.br)

dispersão. Os atributos significativos, no entanto, diferiram entre as duas áreas estudadas e demonstraram padrões específicos de cada local. Este estudo indicou que a interação entre processos de nicho (heterogeneidade de habitat) e processos neutros (limitação de dispersão) pode ser importante na geração de padrões espaciais de espécies arbóreas em comunidades florestais.

**Palavras-chave:** Limitação de dispersão, Parcelas de dinâmica florestal, Associação ao habitat, Análise de padrão de ponto, Coexistência de espécies.

## INTRODUÇÃO

Amplas evidências demonstram que a maioria das espécies arbóreas em florestas ao redor do mundo, particularmente em florestas tropicais, são espacialmente agregadas (Condit et al. 2000; Getzin et al. 2008; Li et al. 2009; Seidler and Plotkin 2006). Mas como a agregação é formada?

Embora tenha sido amplamente demonstrado que a competição dependente de densidade levaria à distribuição regular de árvores (He et al. 1997; Kenkel 1988), a agregação espacial geralmente resulta de dois processos principais: associação ao habitat e limitação de dispersão (Condit et al. 2000; Harms et al. 2001; Hubbell et al. 1999; Plotkin et al. 2002). A associação espécie-habitat é um processo baseado em nicho que pode dar origem a agregações espaciais de espécies de árvores ao longo de gradientes ambientais (Comita et al. 2007; Gunatilleke et al. 2006; Harms et al. 2001; Wiegand et al. 2007a). Essa associação, no entanto, não é o único processo ecológico que gera agregação espacial. A limitação de dispersão, discutivelmente um processo neutro, prevê que a agregação espacial pode surgir do fato de que os propágulos não são capazes de chegar a todos os locais adequados em uma paisagem, independentemente das condições de habitat subjacentes ou especificidades das espécies (Dalling et al. 2002; Harms et al. 2000; Hubbell et al. 1999; Plotkin et al. 2002; Seidler e Plotkin 2006). Uma questão desafiadora, no entanto, é como podemos separar as contribuições desses dois mecanismos para a agregação espacial de espécies de árvores.

Essa questão é fundamental para o estudo da biodiversidade porque a compreensão dos mecanismos geradores de agregações de espécies arbóreas pode produzir assinaturas espaciais que são fundamentais para decodificar os mecanismos de coexistência de espécies (Condit et al. 2000; Law et al. 2009). Tem havido muito debate sobre a importância dos paradigmas de comunidades estruturadas por nicho e comunidades estruturadas por dispersão para a coexistência de espécies. (Harms et al. 2001; Wiegand et al. 2007a). Os testes

empíricos para essas duas hipóteses concorrentes levaram até agora a resultados inconsistentes. Por exemplo, as espécies não foram significativamente associadas aos tipos de habitat definidos topograficamente no estudo de Harms et al. (2001), mas muitas foram associadas a características topográficas em uma floresta do Sri Lanka (Gunatilleke et al. 2006) ou a propriedades químicas do solo subjacentes em três florestas neotropicais (John et al. 2007). A separação desses dois mecanismos pode contribuir potencialmente para reconciliar o debate nicho versus neutro, aumentando assim nossa capacidade de entender os mecanismos de coexistência de espécies.

Outra questão importante sobre a distribuição espacial das espécies é até que ponto associação aos habitats ou a limitação de dispersão refletem as características biológicas das espécies. Ou seja, como a abundância relativa das espécies e suas características de história de vida, como modo de dispersão e tolerância à sombra, poderiam mediar a intensidade da associação das espécies com o habitat e o grau de limitação da dispersão. Foi demonstrado que os padrões espaciais diferem entre espécies comuns e raras (Condit et al. 2000). De forma geral, as espécies raras mostraram um maior grau de agregação do que as espécies comuns (Condit et al. 2000). Isso implica que a abundância relativa de espécies em uma comunidade pode, até certo ponto, refletir as consequências das interações bióticas e abióticas na distribuição espacial das espécies, talvez por meio de processos dependentes da densidade, como o processo de espaçamento de Janzen-Connell (Janzen 1970; Connell 1971). Da mesma forma, o modo de dispersão e a tolerância à sombra das espécies de árvores podem afetar a regeneração e o estabelecimento, e podem ter efeitos duradouros nas distribuições subsequentes de adultos (Oliver e Larson 1996; Seidler e Plotkin 2006). Portanto, é importante investigar a conexão entre as características da história de vida e a intensidade da agregação espacial.

Avanços recentes em estatística espacial produziram modelos de distribuição de pontos úteis para quantificar os mecanismos subjacentes que geram padrões espaciais de espécies de árvores (Baddeley e Turner 2005; Diggle 2003; Illian et al. 2008). Como os processos de geração desses modelos são teoricamente conhecidos, ao comparar o ajuste desses modelos aos dados empíricos, a contribuição relativa de associações ao habitat e limitação de dispersão pode ser modelada e separada. Neste estudo, quatro principais modelos de distribuição de pontos foram usados para modelar a distribuição de árvores de duas grandes áreas de florestas em Taiwan, cujas árvores foram mapeadas (Diggle 2003; Illian et al. 2008). Os quatro modelos são o processo homogêneo de Poisson (para modelagem de aleatoriedade espacial completa), o processo de Poisson não homogêneo (para

modelar heterogeneidade de habitat ou gradiente espacial), o processo de Thomas homogêneo (para modelar limitação de dispersão) e o processo de Thomas não homogêneo (para modelar a interação entre dispersão e heterogeneidade de habitat). Ao comparar o desempenho relativo dos quatro modelos, a importância da associação ao habitat e da limitação de dispersão pode ser quantificada e distinguida (Diggle 2003; Wiegand et al. 2007b).

Este estudo teve como objetivo investigar as contribuições potenciais da heterogeneidade de habitat e limitação de dispersão para a formação da distribuição espacial de espécies em comunidades de árvores por meio da modelagem de padrões de pontos de árvores em duas parcelas mapeadas. A contribuição potencial foi avaliada selecionando o modelo de melhor ajuste entre quatro modelos espaciais diferentes que simulam padrões espaciais gerados por processos aleatórios, associação ao habitat, limitação de dispersão e a combinação de associação ao habitat e limitação de dispersão. Abordamos três questões específicas. Em primeiro lugar, qual é a importância relativa da heterogeneidade do habitat e da limitação da dispersão na formação da distribuição das árvores, e o habitat e a limitação da dispersão interagem para afetar os padrões espaciais? Em segundo lugar, os atributos das espécies, como abundância das espécies, modo de dispersão e tolerância à sombra influenciam a distribuição espacial das árvores? Previmos que espécies raras, dispersas pelo vento e pioneiras poderiam ser melhor previstas pelos dois tipos de processos de Thomas do que pelos processos de Poisson devido à sua natureza agregada. E, terceiro, o modelo de distribuição de pontos com o melhor ajuste varia com a escala espacial?

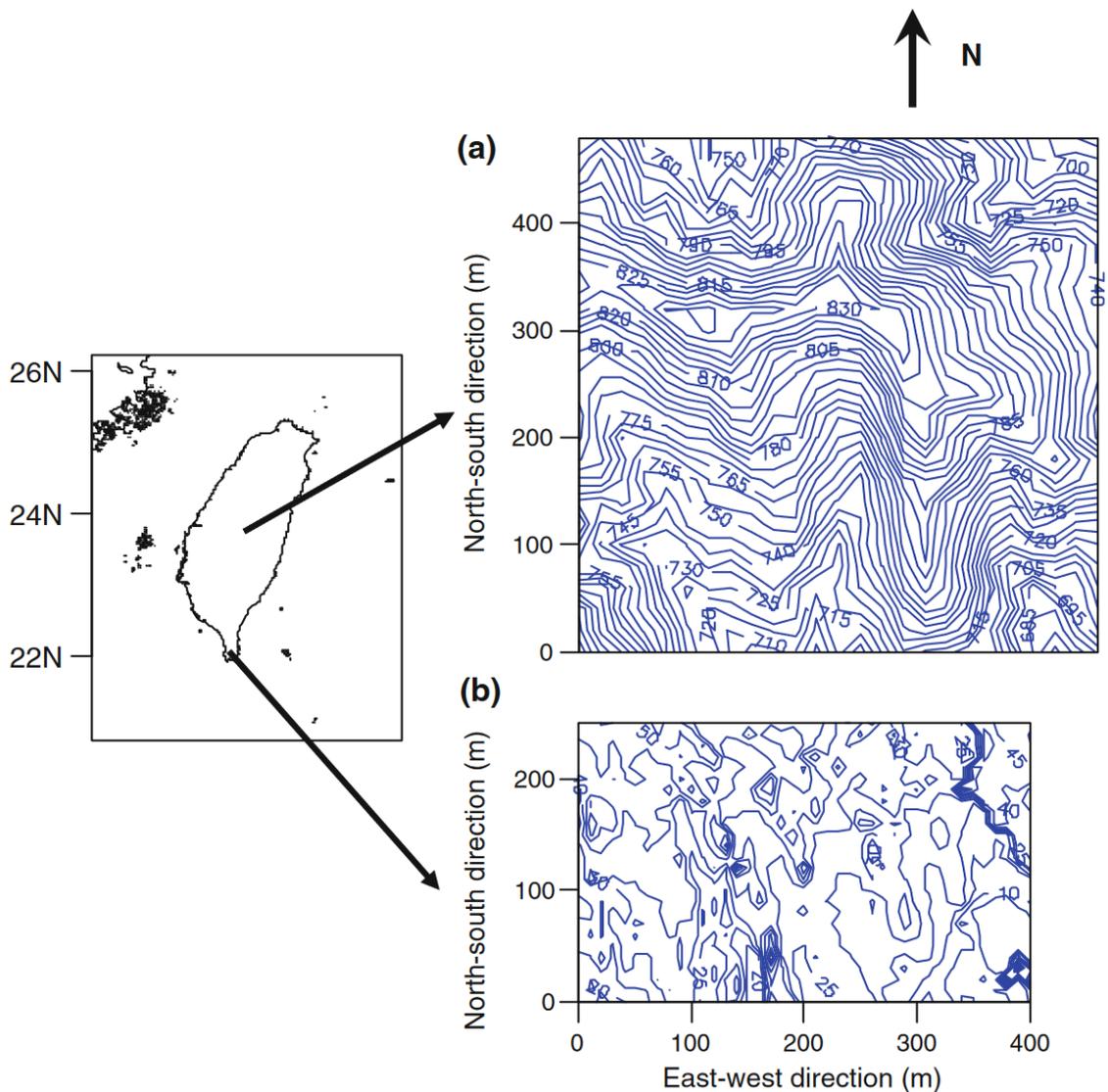
## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Áreas de Estudo**

Este estudo foi realizado em duas parcelas permanentes, a Parcela Permanente de Lianhuachih (Fig. 1a) e a Parcela Permanente de Kenting (Fig. 1b), em Taiwan, República da China. A parcela de Lianhuachih (parcela LHC, daqui para frente) está localizada dentro da Floresta Experimental de Lianhuachih, na região central de Taiwan (23°54'N, 120°52'E), que é gerenciada pelo Instituto de Pesquisa Florestal de Taiwan. Topograficamente, a parcela LHC cobre uma faixa de altitude entre 667 e 841 m acima do nível do mar e é caracterizada por declives íngremes. De acordo com os registros meteorológicos da estação de pesquisa, a média de precipitação anual foi de 2211 mm entre 1961 e 1998. A estação chuvosa ocorre entre março e setembro e o mês mais seco é novembro. A parcela de Lianhuachih tem uma

área de 25 ha (500 x 500 m; Fig. 1a) e foi estabelecida em 2007. De acordo com o censo de 2007-2008, há 144 espécies e 153.484 caules dentro da parcela, que é dominada por espécies de Lauraceae e Fagaceae. Espécies importantes de dossel incluem *Pasania nantoensis* (Hayata) Schottky, *Engelhardtia roxburghiana* Wall., *Schefflera arboricola* (Hayata) Kanehira, *Schima superba* Gard. & Champ., and *Cyclobalanopsis pachyloma* (O. Seem.) Schottky (Chang et al. 2010).

A parcela de Kenting está estabelecida dentro da Reserva Natural de Recifes de Coral Elevados de Kenting (21°58'N, 120°48'E), localizada próxima do extremo sul de Taiwan (Fig. 1b). Essa reserva ocorre sobre rochas do mioceno e apresenta recifes de coral elevados (Liao et al. 2006; Wang et al. 2004). A formação geológica subjacente é a Hengchun Limestone, que é um recife orgânico composto pelos restos de vários organismos, como corais, foraminíferos, moluscos e algas calcáreas (Liao et al. 2006). A média de temperatura e precipitação anuais são de 25°C e 1964 mm entre 1997 e 2002, de acordo com a base de dados da Estação Meteorológica Hengchun, próxima do local. O clima local é caracterizado por monções prevalentes entre outubro e março. Uma parcela permanente de 10 ha (400 x 250 m) foi estabelecida em 1996 (Wang et al. 2004). A parcela é dominada por espécies de Ebenaceae, Euphorbiaceae e Moraceae. Cento e dez espécies foram encontradas dentro da parcela (Wang et al. 2004). A espécie mais dominante, *Diospyros maritima* Blume, compõe quase 50% das árvores da parcela. Outras espécies comuns incluem *Ficus benjamina* L., *Melanolepis multiglandulosa* (Reinw.) Reich. f. & Zoll., *Bischofia javanica* Bl., *Palaquium formosanum* Hayata, *Aglaia formosana* Hayata, and *Pouteria obovata* (R. Brown) Baehni.



**Figura 1:** Mapas topográficos das parcelas Lianhuachih (25-ha; a) e Kenting (10-ha; b). As linhas de contorno representam intervalos de 5m.

### Métodos de Campo

Segundo Condit (1998), todos os caules lenhosos com diâmetro na altura do peito (DAP)  $\geq 1$  cm foram medidos, marcados, mapeados e identificados ao nível de espécie (Condit 1998). O censo da parcela de LHC foi feito em 2008 (Chang et al. 2010) e o censo da parcela de Kenting foi feito em 1997-2002 (Wang et al. 2004). A parcela de LHC, de 25 ha, foi sistematicamente dividida em 625 quadrantes de 20 m de lado, mas a parcela de Kenting, de 10 ha, foi dividida em 1000 quadrantes de 10 m de lado, devido a existência dos recifes de coral elevados. Para cada quadrante, três variáveis topográficas (altitude média, convexidade e inclinação) foram derivadas seguindo Harms et al. (2001) e Valencia et al. (2004). A altitude média de cada quadrante foi obtida calculando a média das medidas de altitude dos

quatro cantos do quadrante. A convexidade foi definida como a diferença entre a altitude média do quadrante focal e dos seus 8 quadrantes vizinhos, com exceção dos quadrantes na borda da parcela (Harms et al. 2001; Valencia et al. 2004). A inclinação foi medida pelo desvio angular médio do plano horizontal de cada um dos quatro planos triangulares, que são formados pela conexão de três dos quatro cantos de cada quadrante.

### **Modelos Estatísticos**

Seguindo a apresentação de Shen et al (2009), quatro processos de distribuição de pontos foram usados para modelar as distribuições espaciais das árvores nas duas parcelas. Esses modelos simulam a distribuição das árvores gerada por processos aleatórios, associação ao habitat, limitação de dispersão e a combinação de associação ao habitat e limitação de dispersão. O modelo com o melhor ajuste entre os quatro foi selecionado para cada espécie de cada uma das duas parcelas (Diggle 2003; Illian et al. 2008).

#### Processo de Poisson homogêneo

Esse é o processo de distribuição de pontos mais simples e não representa qualquer processo biológico subjacente, resultando em completa aleatoriedade na distribuição das espécies. A função  $K$  do processo de Poisson homogêneo é definida como:

$$K(r) = \frac{1}{A} \sum_{i=1}^n \sum_{j \neq i} \frac{w_{ij}}{\lambda^2} I(d_{ij} < r)$$

Nessa função,  $A$  denota a área da parcela,  $\lambda$  é a densidade de árvores,  $w_{ij}$  é um termo de correção para bordas,  $d_{ij}$  representa a distância entre dois pontos, e  $I$  é uma função índice onde  $I = 1$  se  $d_{ij} \geq r$ , e  $I = 0$  em qualquer outro caso (Ripley 1976). A densidade de árvores,  $\lambda$ , é o parâmetro a ser estimado nesse modelo.

#### Processo de Poisson não homogêneo (N.T. = inomogêneo)

Esse processo pode ser usado para modelar a associação das espécies a habitats heterogêneos. Neste modelo, relações entre a densidade de árvores e a heterogeneidade de habitats são incluídas por meio de uma função de intensidade espacialmente heterogênea,  $\lambda(s)$

(Diggle 2003; Illian et al. 2008). A função  $K$  do processo de Poisson inhomogêneo é definida como:

$$K(r) = \frac{1}{A} \sum_{i=1} \sum_{j \neq i} \frac{w_{ij} I(d_{ij} \leq r)}{\lambda(s_i) \lambda(s_j)}$$

Onde  $A$ ,  $\lambda$ ,  $w_{ij}$ ,  $d_{ij}$  e  $I$  são iguais aos do processo de Poisson homogêneo, enquanto  $\lambda(s_i)$  e  $\lambda(s_j)$  são os valores da função de intensidade nos pontos  $s_i$  e  $s_j$ , respectivamente. Especificamente, a função de intensidade,  $\lambda(s)$ , é modelada como uma regressão logarítmica polinomial:

$$\lambda(s) = \exp(\beta^T X(s))$$

Onde  $X(s)$  é um vetor de variáveis ambientais e  $\beta^T$  é um vetor de parâmetros da regressão. Quatro tipos diferentes de regressões logarítmicas polinomiais foram usadas neste estudo: regressões logarítmicas lineares com 2 ou 3 variáveis ambientais e regressões logarítmicas quadráticas com 2 ou 3 variáveis. As variáveis ambientais usadas neste estudo foram elevação média, convexidade e inclinação do quadrante. Apenas a elevação média e a convexidade foram selecionadas para as regressões com 2 variáveis. Essas duas variáveis foram selecionadas com base em um estudo preliminar em que a inclinação não foi significativa em muitos casos.

#### *Processo de Thomas homogêneo*

Essa é uma variação do processo de agregação de Poisson e pode ser usada para modelar uma variedade de padrões de agregação (Diggle 2003; Illian et al. 2008). Esse modelo descreve processos de dispersão em que os descendentes estão limitados a se agregar em torno de suas árvores parentais. Dessa forma, ele modela o efeito de limitação de dispersão (Diggle 2003; Illian et al. 2008).

O processo homogêneo de Thomas é modelado em duas etapas (Diggle 2003; Illian et al. 2008). Primeiro, as localizações das árvores parentais são geradas por um processo de Poisson com uma densidade,  $\kappa$ . Segundo, um grupo de descendentes é gerado ao redor de cada parental. Assume-se que suas localizações são independentes entre si e distribuídas isotropicamente ao redor da árvore parental com um kernel com distribuição Gaussiana,  $N(0,$

$\sigma^2$ ). O número de descendentes é determinado por uma distribuição de Poisson com média  $\mu$  (Baddeley e Turner 2005; Møller e Waagepetersen 2004). A função  $K$  do processo de Thomas homogêneo é dada por:

$$K(r) = \pi r^2 + \frac{1 - e^{(-r^2/4\sigma^2)}}{\kappa}$$

Onde  $r$  é a distância,  $\kappa$  representa a intensidade de árvores parentais em uma distribuição de Poisson e  $\sigma$  é o desvio padrão da distância dos descendentes em relação aos parentais. O número médio de descendentes por parental em uma distribuição de Poisson,  $\mu$ , pode ser inferida pela intensidade estimada,  $\lambda$ , e por  $\kappa$ .

#### *Processo de Thomas não homogêneo*

O processo de Thomas não homogêneo é o modelo mais complicado dos quatro, em que a associação ao habitat e a limitação de dispersão são incluídas simultaneamente. Esse modelo é usado para avaliar os efeitos conjuntos de associação ao habitat e de limitação de dispersão (Diggle 2003; Illian et al. 2008). Esse modelo é o mesmo que o processo de Thomas homogêneo, exceto pelo número de descendentes por parental,  $\mu$ , que deixa de ser uma constante e deve ser estimado por uma função de intensidade espacialmente heterogênea. Da mesma forma que para o processo de Poisson não homogêneo acima, as funções de intensidade foram modeladas por meio de regressões logarítmicas polinomiais.

#### Procedimento de modelagem

Os dados de campo das duas parcelas foram usados para ajustar os quatro modelos. O procedimento de modelagem consistiu em duas etapas: ajuste do modelo e avaliação da qualidade do ajuste. Os parâmetros foram estimados por meio da máxima pseudo-verossimilhança para os processos de Poisson homogêneo e inhomogêneo (Huang e Ogata 1999) e pelo método de contraste mínimo para os processos de Thomas homogêneo e inhomogêneo. A adequação dos modelos foi avaliada pelo critério de informação de Akaike (AIC) e por simulações de Monte Carlo. O AIC foi usado para selecionar o modelo mais adequado para cada espécie nas florestas. O AIC foi calculado pela seguinte fórmula:

$$AIC = n \ln(R) + 2\kappa$$

Onde  $n$  é o número de observações,  $R$  é a soma dos quadrados dos resíduos, e  $k$  é o número de parâmetros (Møller e Waagepetersen 2004; Shen et al. 2009). O número de parâmetros variou de 1 a 12 entre os vários modelos (material eletrônico suplementar, ESM, S1, S2). Esse AIC foi usado porque neste estudo os parâmetros não foram estimados pelo método padrão de máxima verossimilhança. A qualidade do ajuste foi adicionalmente avaliado por simulações de Monte Carlo, que foram usadas para gerar intervalos de confiança de 95% para os  $K(r)$  dos diferentes modelos. O processo de modelagem foi realizado no pacote Spatstat do R (Baddeley and Turner 2005).

#### Previsibilidade do modelo de melhor ajuste pelos atributos das espécies

Três atributos das espécies, abundância, modo de dispersão e tolerância à sombra, foram usados para examinar a associação entre os atributos das espécies e os modelos de melhor ajuste. Regressões logísticas multinomiais foram aplicadas para avaliar a previsibilidade. A variável dependente na regressão logística multinomial é o tipo do modelo de melhor ajuste de uma determinada espécie. Abundância da espécie, modo de dispersão e tolerância à sombra foram considerados como variáveis independentes. A abundância de uma espécie é o número de indivíduos dela dentro da parcela. As espécies foram classificadas em dois modos de dispersão: dispersa pelo vento e dispersa por animais. Espécies dispersadas pelo vento referem-se a espécies com sementes aladas. Espécies com frutos carnosos e suculentos foram classificadas como dispersadas por animais. A classificação do modo de dispersão é baseado na morfologia da semente e em observações de campo (Huang et al. 1994). Espécies que já foram registradas como alimento de espécies de mamíferos e aves foram reconhecidas como espécies dispersadas por animais (Lin 2000; Su 1991; Sung 2005). Nenhuma espécie foi dispersada somente por gravidade nas duas florestas. A tolerância à sombra de uma espécie foi classificada por um índice binário e baseada em descrições e observações de campo (Huang et al. 1994). Regressões logísticas multinomiais foram realizadas por *Proc Logistic* no software SAS (SAS 2000).

#### O melhor modelo em diferentes escalas espaciais

Para avaliar a robustez dos modelos a mudanças nas escalas espaciais, dividimos a faixa de distância dos modelos espaciais em seis classes de distância: < 2, 2-5, 5-10, 10-20, 20-40 e 40-60 m. Os valores de AIC dos quatro modelos em cada classe de distância foram estimado de acordo com a fórmula de AIC acima. Ao invés de somar os quadrados dos resíduos da faixa de distância inteira, os quadrados dos resíduos foram somados dentro de

cada faixa definida, para que os AICs sejam específicos de cada escala. Os melhores modelos em cada escala foram selecionados.

## Resultados

### Melhores modelos espaciais

Noventa e três e cinquenta e sete espécies foram analisadas para as parcelas LHC e Kenting, respectivamente. Cada uma das espécies incluídas no estudo tinha pelo menos 25 indivíduos na parcela.

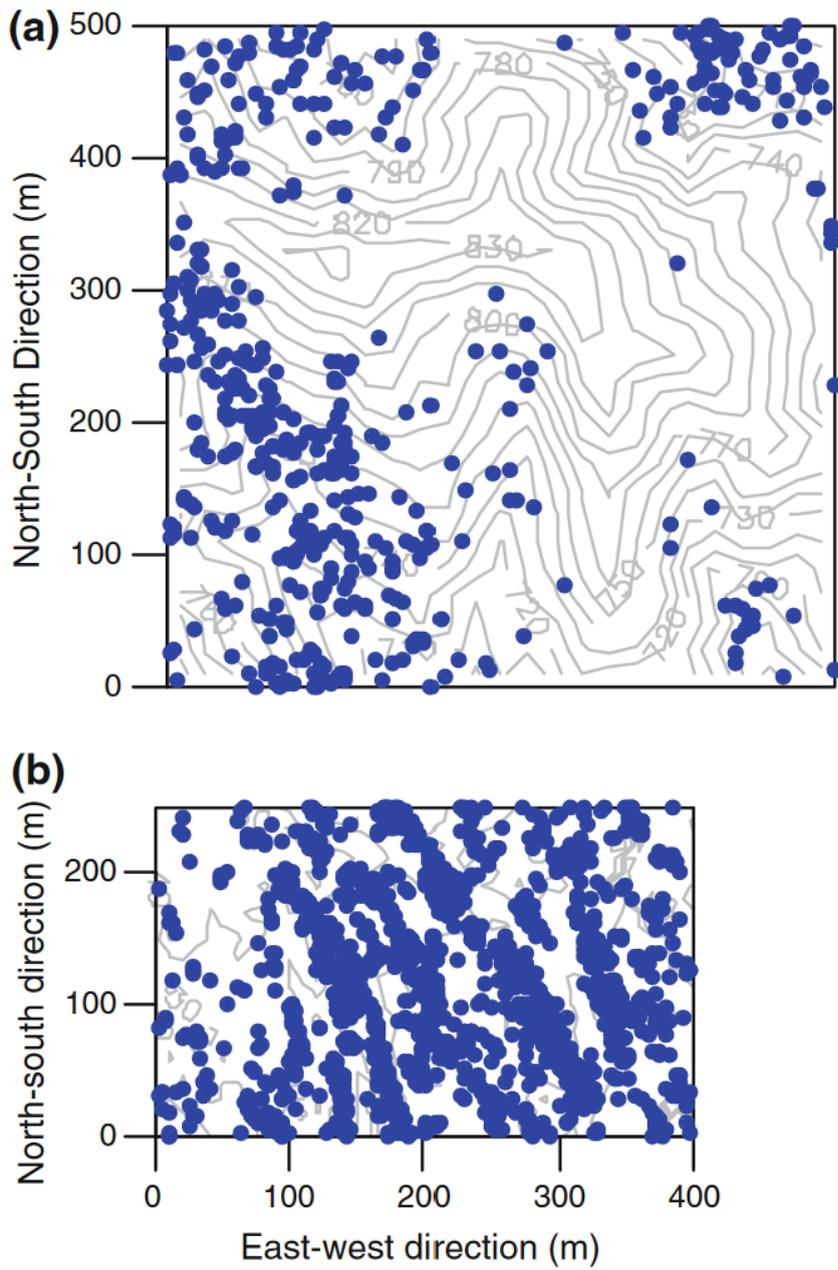
Nossos resultados indicaram que o processo de Thomas inhomogêneo, que simula os efeitos conjuntos de limitação de dispersão e de preferência de habitat, teve o melhor desempenho entre os quatro modelos em ambas as florestas. Os valores de AIC do processo Thomas inhomogêneo foram os mais baixos entre os quatro modelos para 49% e 61% das espécies estudadas nas parcelas LHC e Kenting, respectivamente (Tabela 1; ESM S1, S2). O processo de Thomas homogêneo, que representa principalmente a limitação de dispersão, foi classificado como o segundo melhor modelo (Tabela 1; ESM S1, S2). Esse modelo foi selecionado como o melhor para 33% das espécies na parcela LHC (Tabela 1; ESM S1) e 30% para a parcela Kenting (Tabela 1; ESM S2). Os processos de Poisson inhomogêneo e homogêneo, que refletem a associação aleatória e ao habitat, foram os melhores modelos para uma pequena porção de espécies nessas duas florestas (Tabela 1; ESM S1, S2). Dentre as várias regressões polinomiais logarítmicas alternativas para os processos inhomogêneos de Poisson e Thomas, as regressões logarítmicas com duas variáveis tiveram o melhor desempenho para os quatro modelos.

**Tabela 1:** Proporção dos melhores modelos para as espécies de árvores nas parcelas LHC e Kenting em Taiwan, conforme avaliado pelo AIC (ESM S1, S2).

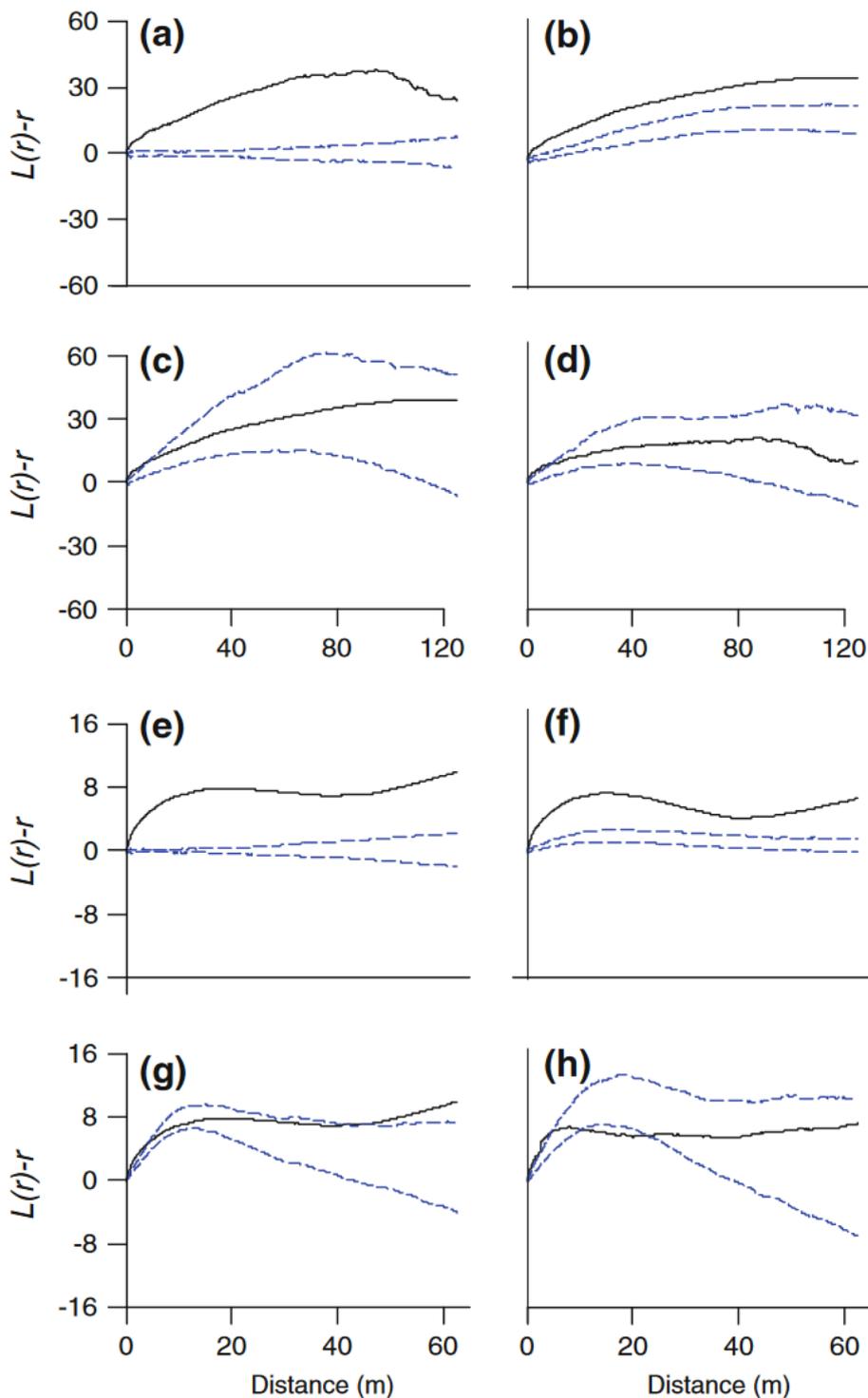
Model	LHC	Kenting
Homogeneous Poisson process	3% (3)	4% (2)
Inhomegenous Poisson process	13% (13)	5% (3)
Homogeneous Thomas process	33% (31)	30% (17)
Inhomogeneous Thomas process	49% (46)	61% (35)

*Noventa e três e cinquenta e sete espécies, que possuem abundância  $\geq 25$  nas parcelas LHC e Kenting, respectivamente, foram incluídas na análise. Os números entre parênteses representam o número de espécies que são melhor descritas pelos modelos correspondentes.*

Os resultados de qualidade de ajuste obtidos com as simulações de Monte Carlo foram similares aos resultados com AIC. Usando como exemplos *Ardisia sieboldii* na parcela LHC (Fig. 2a) e *Aglaia formosana* na parcela Kenting (Fig. 2b), na maioria das distâncias as funções  $L$  de Ripley observadas estavam dentro dos intervalos de confiança de 95% do processo Thomas inomogêneo, indicando uma qualidade razoável do ajuste para esses modelos (Fig. 3d, h). O processo Thomas homogêneo teve o segundo melhor ajuste (Fig. 3c, f). As funções  $L$  observadas foram maiores do que os limites superiores dos intervalos de confiança de 95% dos processos de Poisson homogêneos e inomogêneos em todas as distâncias (Fig. 3a, b, e, f). Esses resultados sugeriram uma falta de adequação desses dois modelos.



**Figura 2:** Mapas de indivíduos de *Ardisia sieboldii* na parcela LHC (a) e *Aglaia formosana* na parcela de Kenting (b). Cada ponto representa um indivíduo.



**Figura 3:** Função univariada  $L(r)$  de Ripley de *Ardisia sieboldii* na parcela LHC (a–d) e *Aglaia formosana* na parcela de Kenting (e–h) em relação a quatro modelos espaciais alternativos. Os valores observados de  $L(r) - r$  são mostrados como linhas sólidas, e as linhas tracejadas representam os limites superiores e inferiores do intervalo de confiança a 95% para  $L(r) - r$ , gerado pelas simulações de Monte Carlo, onde  $r$  representa a distância examinada. Os quatro modelos espaciais são o processo de Poisson homogêneo (a, e), processo de Poisson inhomogêneo (b, f), processo de Thomas homogêneo (c, g) e processo de Thomas inhomogêneo (d, h).

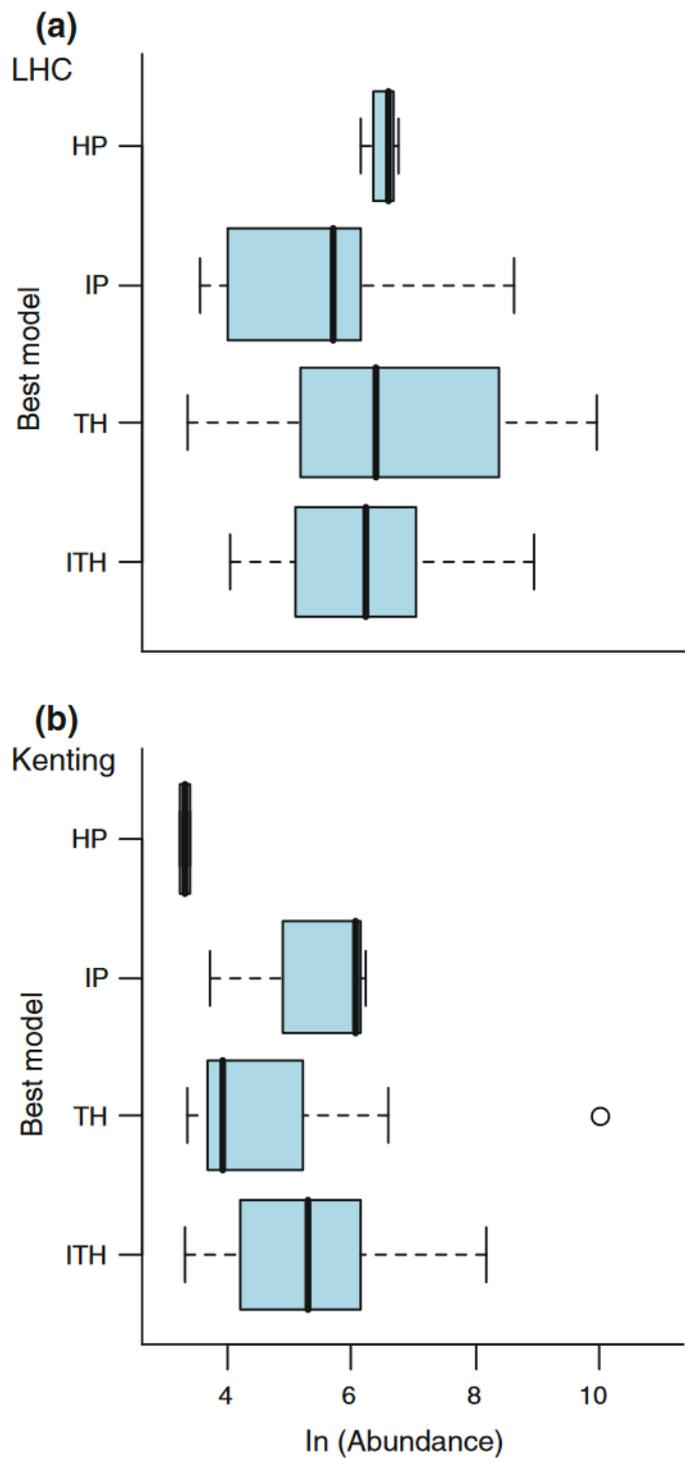
## Previsibilidade do modelo por atributos de espécie

A previsibilidade dos melhores modelos por atributos de espécie foi específica do local porque a previsibilidade do modelo esteve associada a diferentes características nas parcelas de LHC e Kenting. Os resultados da regressão logística multinomial indicaram que o modelo de melhor ajuste em LHC foi previsto pela abundância das espécies (Tabela 2, Figs. 4a e 5a), mas em Kenting foi pelo modo de dispersão (Tabela 2; Figs. 4b e 5b). A tolerância à sombra foi independente dos modelos que melhor descreveram as espécies (Tabela 2).

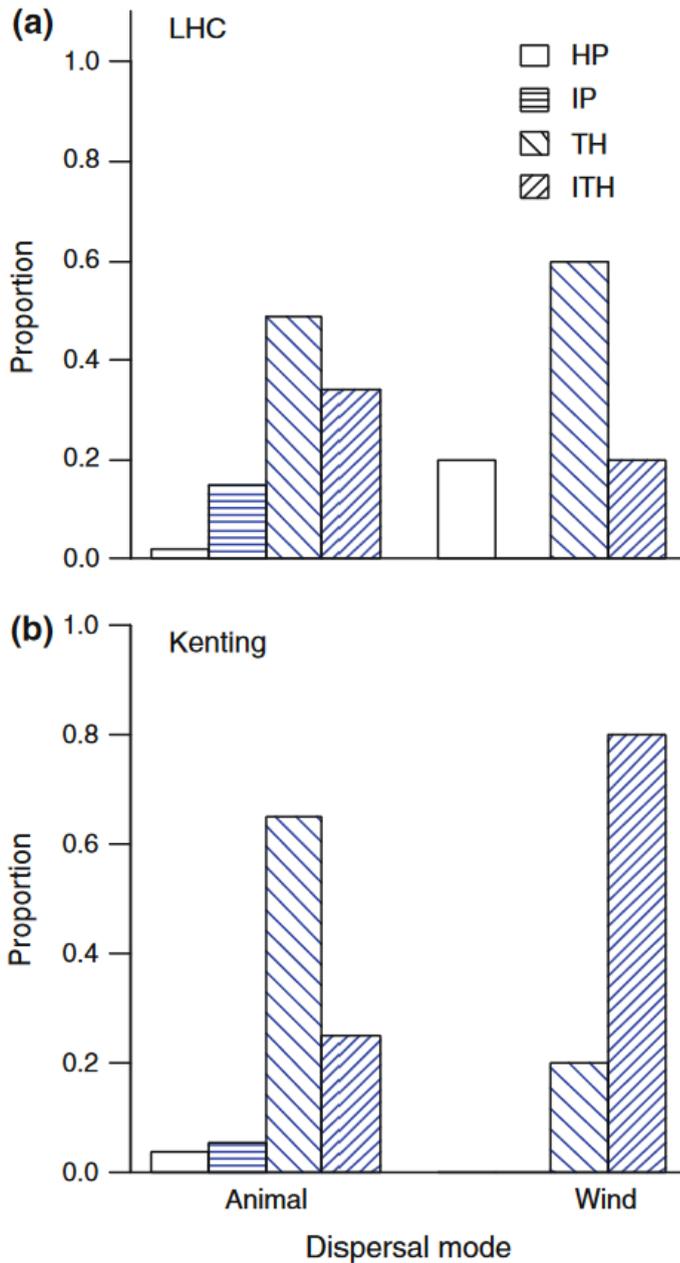
**Tabela 2:** Resultados das regressões logísticas multinomiais avaliando a previsibilidade do modelo por abundância da espécie, modo de dispersão e tolerância à sombra nas parcelas de Kenting e LHC.

Factor	<i>df</i>	$\chi^2$	<i>P</i>
<b>LHC</b>			
Abundance	1	4.601	0.032*
Dispersal mode	1	0.640	0.424
Shade tolerance	1	0.510	0.475
<b>Kenting</b>			
Abundance	1	0.142	0.706
Dispersal mode	1	4.413	0.036*
Shade tolerance	1	0.129	0.719

*As espécies foram categorizadas como espécies dispersas por animais e pelo vento, bem como espécies tolerantes e intolerantes à sombra (consulte 'Materiais e métodos' para detalhes). \* $P < 0,05$ .*



**Figura 4:** Boxplots da abundância das espécies classificadas de acordo com o modelo de melhor ajuste de cada espécie nas parcelas LHC (a) e Kenting (b). *HP* = Processo de Poisson homogêneo, *IP* = Processo de Poisson inhomogêneo, *TH* = Processo de Thomas homogêneo, *ITH* = Processo de Thomas inhomogêneo. A abundância das espécies foi expressa como o número de indivíduos dentro da parcela.



**Figura 5:** Proporção dos melhores modelos dentro de cada um dos dois tipos de dispersão nas parcelas LHC (a) e Kenting (b). *HP* = Processo de Poisson homogêneo, *IP* = Processo de Poisson inhomogêneo, *TH* = Processo de Thomas homogêneo, *ITH* = Processo de Thomas inhomogêneo.

#### O melhor modelo em diferentes escalas espaciais

Os modelos com o melhor ajuste diferiram entre as escalas espaciais. Os dois processos de Poisson se ajustaram relativamente melhor em escalas espaciais menores (Tabela 3). A importância relativa do processo de Thomas inhomogêneo aumentou com a distância e foi maior nas escalas espaciais intermediárias em ambas as florestas (Tabela 3).

Os testes exatos de Fisher com 10.000 iterações indicaram que os modelos com melhor ajuste diferiram significativamente entre as escalas espaciais (LHC  $P < 0,001$ , Kenting  $P < 0,001$ ).

**Tabela 3:** Importância relativa dos modelos com melhor ajuste nas parcelas LHC e Kenting em diferentes escalas espaciais.

Best model	<2 m	2–5 m	5–10 m	10–20 m	20–40 m	40–60 m
<b>LHC plot</b>						
Homogeneous Poisson	3% (2)	1% (1)	0% (0)	0% (0)	0% (0)	2% (2)
Inhomogeneous Poisson	24% (22)	14% (13)	8% (7)	1% (1)	3% (3)	9% (8)
Homogeneous Thomas	28% (21)	23% (21)	16% (15)	16% (15)	32% (30)	37% (34)
Inhomogeneous Thomas	45% (58)	62% (58)	76% (71)	83% (77)	65% (60)	53% (49)
<b>Kenting plot</b>						
Homogeneous Poisson	9% (5)	0% (0)	2% (1)	0% (0)	2% (1)	2% (1)
Inhomogeneous Poisson	44% (25)	25% (14)	7% (4)	5% (3)	4% (2)	22% (13)
Homogeneous Thomas	14% (8)	16% (9)	18% (10)	39% (33)	49% (28)	20% (12)
Inhomogeneous Thomas	33% (19)	60% (34)	74% (42)	56% (32)	46% (26)	56% (33)

*O modelo com melhor ajuste foi selecionado pelo AIC específico para cada escala (consulte 'Materiais e métodos' para detalhes). A seleção foi realizada para 93 espécies na parcela LHC e 57 na parcela de Kenting. Os números entre parênteses representam o número de espécies.*

## Discussão

Aplicando modelos avançados de distribuição espacial de pontos, fomos capazes de avaliar os efeitos potenciais de habitat e de limitação de dispersão na determinação do padrão espacial de espécies de árvores nas duas florestas. O fato do processo de Thomas inhomogêneo ser o modelo que melhor descreve a maioria das espécies nas duas parcelas (Tabela 1) sugere que habitat e dispersão atuam conjuntamente para determinar a agregação espacial das espécies nas parcelas. O processo homogêneo de Thomas foi considerado o segundo melhor modelo. Esse processo junto com o processo de Thomas inhomogêneo indica que a limitação da dispersão provavelmente desempenha um papel importante na determinação do padrão espacial das espécies nas duas parcelas. O tipo de processo ecológico dominante expresso por meio dos modelos com melhores ajustes é previsível por atributos da espécie, mas os atributos importantes diferem entre as florestas do LHC e Kenning.

O resultado de que houve um forte efeito conjunto de habitat e de limitação de dispersão na distribuição de espécies, até certo ponto, reconcilia as inconsistências encontradas na literatura sobre os efeitos relativos da heterogeneidade de habitat e limitação de dispersão sobre os padrões espaciais das espécies (Dalling et al. 2002; Harms et al. 2001; Wiegand et al. 2007a, b). Nesses estudos, associação ao habitat e limitação de dispersão são tratadas como hipóteses mutuamente exclusivas e testadas separadamente (Dalling et al.

2002; Harms et al. 2001; Wiegand et al. 2007a, b). A incapacidade de modelar a heterogeneidade do habitat e limitação de dispersão em um único processo, como nos estudos anteriores, pode levar a conclusões incompletas. Por exemplo, fraca limitação de dispersão é sugerida para uma floresta do Sri Lanka, porque foram detectadas fortes associações ao habitat (Gunatilleke et al. 2006). Em contraste, nosso estudo evidenciou que tanto a heterogeneidade do habitat quanto a limitação da dispersão atuaram conjuntamente para afetar a distribuição das espécies. Portanto, é importante levar em consideração os dois processos simultaneamente ao estudar distribuição espacial.

Os efeitos conjuntos da associação ao habitat e da limitação de dispersão podem ser comuns em muitas florestas. Um recente estudo em uma floresta subtropical na China continental destacou a importância dos efeitos conjuntos da associação ao habitat e limitação de dispersão sobre a curva espécie-área (Shen et al. 2009). Da mesma forma, evidências de limitação de dispersão e associação ao habitat foram detectadas em uma floresta do Panamá (Comita et al. 2007). Tais resultados indicam a operação interativa de processos baseados em nicho (heterogeneidade de habitat) e processos neutros (limitação de dispersão) na geração de padrões espaciais de espécies de árvores em comunidades florestais.

Como surgem os efeitos conjuntos da associação ao habitat e limitação de dispersão? As interações entre o habitat e a limitação da dispersão podem ocorrer durante múltiplos estágios de vida. A limitação de dispersão pode gerar a agregação espacial inicial das sementes. Após a germinação das sementes, a preferência de habitats das mudas pode levar a diferentes taxas de mortalidade entre os tipos de habitat, e resultar em uma forte associação. Como resultado, os padrões espaciais de mudas podem apresentar assinaturas espaciais de limitação de dispersão e associação ao habitat. Pesquisas anteriores indicaram a importância da heterogeneidade do habitat no estabelecimento e na sobrevivência de mudas em muitas florestas (Augsburger 1984; Clark et al. 1999) e em Kenting (Shao 2007).

Além disso, a força dos efeitos conjuntos pode variar de acordo com as escalas espaciais, uma vez que o modelo de melhor ajuste difere entre escalas espaciais. Esses resultados são semelhantes a um estudo de *Shorea congestiflora* em uma floresta do Sri Lanka (Wiegand et al. 2007b). Os padrões espaciais podem ser divididos em vários padrões distintos em diferentes escalas espaciais.

É importante notar que o processo homogêneo de Thomas pode ser responsável pelos padrões espaciais de um terço das espécies nas duas florestas estudadas aqui. Este resultado reforça a importância da limitação de dispersão na explicação de distribuições espaciais e

sugere que processos neutros podem ser, talvez, um mecanismo chave subjacente à organização das espécies das duas florestas.

No entanto, gostaríamos de advertir sobre a interpretação de nossos resultados, dadas as limitações amplamente reconhecidas de inferir processos a partir de padrões (por exemplo, um padrão pode ser gerado por vários processos). Entendemos que conclusões exclusivas não podem ser obtidas por meio de evidências diretas de experimentos manipulativos, que infelizmente é impossível de conduzir para a análise que fizemos. Nós gostaríamos também de mencionar que a falta de ajuste de certos modelos pode não sugerir falta de significância dos processos, mas sim a violação de pressupostos do modelo. Por exemplo, a falta de adequação do modelo homogêneo de Thomas pode ser uma consequência da assimetria na distribuição de sementes, o que não satisfaz a premissa de distribuição simétrica do modelo Thomas homogêneo.

Alguns atributos de espécies, abundância e modo de dispersão, podem ser usados para prever padrões espaciais de espécies de árvores. Nossos resultados são consistentes com pesquisas anteriores (Condit et al. 2000; Li et al. 2009; Seidler e Plotkin 2006) nos quais padrões espaciais diferem entre as classes de abundância e modos de dispersão. Diferenças na abundância das espécies podem surgir por causa de diferenças na fecundidade e mortalidade associadas à dependência de densidade, seleção de habitat e interações interespecíficas (Beckage e Clark 2005; Clark et al. 1999; Harms et al. 2000). Os mecanismos subjacentes que contribuem para diferentes abundâncias de espécies também podem refletir na formação de padrões espaciais.

A previsibilidade dos atributos das espécies, no entanto, difere entre as duas florestas de estudo. Este padrão específico para cada local pode ser atribuído à topografia única e à história dos locais de estudo. Por exemplo, recifes de coral elevados na parcela de Kenting podem servir como barreiras de dispersão que bloqueiam a dispersão de sementes pelo vento, formando manchas de sementes no local de estudo (Lin et al., em revisão). Como resultado, as espécies dispersas pelo vento nessa parcela só podem ser descritas por processos de agregação como, por exemplo, os processos homogêneo e não homogêneo de Thomas.

Em conclusão, observamos que padrões espaciais de espécies de árvores podem ter sido gerados predominantemente pelos efeitos conjuntos de associação ao habitat e limitação de dispersão. Tais resultados podem levar à reconciliação do debate sobre a importância de processos de nicho e processos neutros em comunidades de árvores. A distribuição espacial das espécies não é independente das características da história de vida, e pode ser influenciada pela abundância de espécies e pelo modo de dispersão. No entanto, atributos

importantes são específicos de cada local, refletindo a história e topografia única de um local de estudo.

## **AGRADECIMENTOS**

Este trabalho foi inspirado por muitas discussões com Fangliang He enquanto Y.L. visitava o Laboratório He na Universidade de Alberta no verão de 2009. Os autores agradecem aos Drs. Fangliang He, Katherine Gross, Andy Hector, James Dalling e Joshua Plotkin por seus feedbacks construtivos nas versões anteriores do manuscrito. Os autores também gostariam de agradecer à Dra. Yu-Yun Chen por seus esforços na gestão dos dados, ao Sr. Guochun Shen por sua assistência na programação de computadores, à Sra. Rene Wilson por sua assistência editorial, e a muitos assistentes de pesquisa/estudantes do Instituto de Pesquisa Florestal de Taiwan, Universidade Providence, Universidade Tunghai e outras universidades em Taiwan por sua assistência no trabalho de campo para as parcelas LHC e Kenting. Este estudo foi apoiado por bolsas do Instituto de Pesquisa Florestal de Taiwan (97 AS-7.1.1.F1-G1) e da Agência Florestal de Taiwan (No. TFBM-960226). O estudo está em conformidade com as leis e regulamentos atuais de Taiwan.

## **BIBLIOGRAFIA CITADA**

Ver no artigo original em inglês.