

# Dados ambientais melhores podem reverter conclusões sobre processos baseados em nichos e dispersão nas comunidades

Versão em português do artigo de Chang e colaboradores, [Ecology, 2013](#).

Tradução pela equipe didática da Disciplina BIE-0320 Ecologia de Populações e Comunidades Vegetais, para uso nas aulas.

## RESUMO

A partição de variação da composição das espécies em componentes explicadas por variáveis ambientais e espaciais é frequentemente usada para identificar uma assinatura de processos baseados em nicho e dispersão na montagem da comunidade. Essa interpretação, entretanto, depende fortemente da qualidade dos dados ambientais disponíveis. Em estudos recentes conduzidos em parcelas de dinâmica florestal, o ambiente era representado apenas por variáveis topográficas prontamente disponíveis. Usando dados de um gráfico de dinâmica subtropical de folhas largas em Taiwan, focamos na questão de como a conclusão sobre a importância dos processos baseados em nichos e dispersão seria concluída se as variáveis do solo também fossem incluídas na análise. Para obter mais informações, introduzimos a decomposição multiescala de um componente espacial puro [c] no partição de variação. Nossos resultados indicam que se apenas a topografia for incluída, os processos baseados na dispersão prevalecem, enquanto incluindo as variáveis do solo reverte a conclusão em favor dos processos baseados em nicho. A decomposição multiescala de [c] mostra que se apenas a topografia foi incluída, a variação espacial em larga escala prevalece em [c], indicando que outras variáveis ambientais ainda não medidas podem ser importantes. No entanto, depois de incluir também as variáveis do solo, esse padrão desaparece, aumentando a importância dos padrões espaciais indicativos de escala meso e fina dos processos de dispersão.

## Introdução

Processos baseados em nicho e dispersão têm sido reconhecidos como os principais atores responsáveis pela montagem de comunidades (Cottenie 2005). O desenvolvimento de métodos analíticos que são capazes de distinguir a importância relativa desses processos na estruturação das comunidades ecológicas segue sendo um desafio. Uma das abordagens mais promissoras é a partição de variação na composição da comunidade em um componente ambiental e componentes espaciais (Gilbert e Lechowicz 2004). A justificativa teórica por trás disso é o pressuposto de que o controle ambiental sobre a distribuição de espécies de acordo com a teoria do nicho resultará em a variação da composição das espécies explicada por variáveis ambientais, enquanto a limitação de dispersão irá gerar assinaturas espaciais na estrutura da comunidade que são detectáveis por variáveis espaciais (filtros espaciais). O uso de preditores ambientais e espaciais na partição de variação resulta na distinção de quatro componentes; ou seja, um componente ambiental puro [a], um componente ambiental espacialmente estruturado [b], a componente espacial puro [c] e variação não explicada [d] (Borcard et al. 1992). Nessa abordagem, a variação explicada pelo ambiente (componentes [a + b]) representa o controle ambiental imposto à distribuição das espécies (Chase e Leibold 2003), enquanto a variação explicada puramente por variáveis espaciais (componente [c]) representa parcialmente variáveis

ambientais não medidas com estrutura espacial e, em parte, o resultado da limitação de dispersão (Legendre et al. 2009). Se os preditores ambientais disponíveis representam os fatores ambientais mais importantes da composição das espécies, então a proporção entre os componentes [a + b] e [c] pode ser interpretado como a proporção entre processos baseados em nicho e baseados em dispersão na montagem da comunidade (veja por exemplo Gilbert e Lechowicz 2004). No entanto, estudos recentes com dados simulados (Gilbert e Bennett 2010, Smith e Lundholm 2010) indicam que a capacidade da partição de variação para separar essas duas classes de processos de montagem tem sido superestimada, e a dicotomia sugerida acima é uma simplificação excessiva. Por exemplo, o componente [b], que é muitas vezes muito grande, também pode captar uma parte dos processos de dispersão, no caso em que a dispersão espacialmente coincide com algumas das variáveis ambientais (como topografia; Smith e Lundholm 2010). Ainda assim, a partição da variação em componentes ambientais e espaciais é vista como um passo importante em direção a distinguir os vários processos responsáveis pela estrutura das comunidades no espaço (Dray et al. 2012).

Recentemente, a abordagem de partição de variação foi aplicada em dados de parcelas permanentes de dinâmica florestal estabelecidos pelo Smithsonian Institution Center para Tropical Forest Science (CTFS) e a da Rede Chinesa de Monitoramento da Biodiversidade Florestal. Parcelas de dinâmica florestal são representadas por grandes áreas divididas em quadrículas espacialmente contíguas, formando subparcelas com indivíduos marcados e georreferenciados de todas as espécies lenhosas (Losos e Leigh 2004). Legendre et al. (2009) aplicou a partição da variância da diversidade beta em componentes ambientais e espaciais, usando dados de parcela permanente de dinâmica da floresta de Gutianshan (China). Sua abordagem, com base em análise de redundância (RDA) de dados de abundância, foi aplicada por De Cáceres et al. (2012), com uma pequena modificação, em um conjunto de 10 parcelas de dinâmica florestal, distribuída em três continentes e variando de zonas tropicais a temperadas. Além de introduzir a estrutura analítica para análise de dados de parcelas permanentes usando o método de partição de variação, o objetivo principal de Legendre et al. (2009) foi “testar hipóteses sobre os processos (controle ambiental e neutro) que podem ser responsáveis pela beta-diversidade observada na parcela, dividindo os efeitos da topografia e espaço na distribuição das espécies em diferentes escalas espaciais ...”. Da mesma forma, um dos objetivos do estudo de De Cáceres et al. (2012) foi descobrir “qual é a contribuição dos processos relacionadas à variação do meio ambiente vs. variação estocástica local e espacial pura para a diversidade beta de árvores ...”. Os resultados de tais análises, no entanto, serão fortemente dependentes da qualidade das variáveis ambientais usadas para a partição de variação (Jones et al. 2008). A premissa de que o componente [c] representa o papel da limitação de dispersão é válida apenas em casos em que todas as variáveis ambientais relevantes foram consideradas. Caso contrário, uma proporção desconhecida de [c] representa variáveis ambientais não medidas (Laliberte´ et al. 2009, Diniz-Filho et al. 2012). Tanto Legendre et al. (2009) como De Cáceres et al. (2012) usaram apenas variáveis topográficas (elevação, convexidade, aspecto e inclinação) derivadas da elevação medida dos cantos de cada quadrícula, que são medidas padrão em parcelas permanentes de floresta. Ambos estudos reconheceram a falta de outros descritores, principalmente variáveis que descrevem a química do solo, que não estavam disponíveis no momento do estudo (ou não para todas as parcelas). No estudo de Gutianshan, Legendre et al. (2009) assumiram que, por causa do terreno muito acidentado, variáveis topográficas devem desempenhar um papel importante, e que uma grande proporção de variação explicada por variáveis espaciais e não explicadas

pelo ambiente podem indicar a ação de outros fatores, como processos neutros. De Cáceres et al. (2012) foram mais cuidadosos em suas interpretações, argumentando que a variação explicada pela topografia contém pelo menos alguma variação derivada do controle ambiental, porque, quando comparado entre parcelas, aumenta com o aumento da rugosidade topográfica dentro da parcela.

No presente estudo, focamos na questão de como a qualidade dos dados ambientais muda as conclusões extraídas dos resultados da partição de variação entre variáveis ambientais e espaciais. No contexto de estudos anteriores de parcelas de dinâmica florestal, com base apenas em variáveis topográficas, perguntamos se é razoável usar a topografia como substituta de outras variáveis ambientais, e como a variação explicada pelo ambiente seria melhor expressa medindo também as variáveis do solo. As propriedades do solo são importantes (por exemplo, Jones et al. 2008, Baldeck et al. 2013), mas nem sempre disponíveis, embora a topografia seja fácil para medir no campo. Solo e topografia são parcialmente correlacionados, mas cada um pode oferecer informações adicionais relevantes para o crescimento das plantas. Nosso objetivo é avaliar quão importante é a informação ambiental nas variáveis do solo e se a inclusão dessas variáveis de solo pode mudar ou até reverter conclusões extraídas de estudos baseados apenas em topografia.

Um maior entendimento pode ser obtido a partir de informações mais detalhadas da análise da componente [c], especialmente a sua estrutura de escala. Esta análise é baseada no pressuposto de que estruturas espaciais em larga escala em dados de abundância de espécies em uma área representam marcas de variáveis ambientais, enquanto a autocorrelação em escala pequena é mais provavelmente gerada pela dinâmica da comunidade, incluindo dispersão (Dray et al. 2012). Diniz-Filho et al. (2012) analisaram a variação representada pela componente [c] avaliando a forma dos correlogramas I de Moran e argumentam que este método pode distinguir se [c] é representado por aspectos do ambiente não medido em variáveis de larga escala ou processos de dispersão em escala fina. Aqui nós introduzimos um método alternativo para analisar a dependência de escala do componente [c], com base em sua decomposição multiescala usando uma abordagem de escalograma (Legendre e Legendre 2012). Usando os dados de composição da vegetação e dados ambientais, tentamos avaliar se, depois de incluir variáveis topográficas como preditores ambientais, a informação espacial no componente [c] é dominada por autocorrelação espacial de escala ampla ou fina. Além disso, testamos como o padrão muda depois de incluir também as variáveis do solo, para revelar se o solo e topografia capturaram os aspectos ecológicos mais importantes para determinar a composição das espécies.

Nosso estudo é baseado em informações detalhadas sobre topografia, química do solo e estrutura do solo, coletadas em uma parcela de dinâmica florestal de 25 ha em Lienhuachih (Taiwan), que é topograficamente muito heterogênea (a amplitude altitudinal dentro do sítio de estudo é 164 m). Aplicamos o mesmo método de partição de variação em frações explicadas por variáveis ambientais e espaciais, conforme usadas por Legendre et al. (2009) e De Cáceres et al. (2012). Usando esses dados, os objetivos principais foram (1) mostrar em que medida a variação na composição das espécies é explicada pelo ambiente se também incluirmos as variáveis do solo na análise e como isso muda a conclusão sobre a importância dos processos baseados em nicho e dispersão e (2) para demonstrar o uso da decomposição multi-escala do componente [c] para detectar se variáveis ambientais importantes foram incluídas no estudo.

## Métodos

### **Local de estudo**

O estudo foi conduzido na Floresta Experimental de Lienhuachih (ver Prancha 1) no centro Taiwan (238540 N, 1208520 E), que faz parte de rede internacional de parcelas de dinâmica florestal coordenada pelo CTFS. A temperatura média anual é 20,88 C e a precipitação média anual é de 2285,0 mm com sazonalidade acentuada (89,6% do total de chuvas caem entre maio e setembro) e tufões frequentes (Chang et al. 2010). A parcela permanente de 25 ha de floresta (500 x 500 m) foi implantada em 2008, com metodologia seguindo o manual do censo de 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. A elevação do terreno varia de 667 - 845 m acima do nível do mar, com declive médio de 35,38 graus. Ao todo 153.268 indivíduos e 203.316 caules foram registrados dentro da parcela (6131 indivíduos / ha e 8133 caules / ha, respectivamente). A vegetação é de floresta subtropical ombrófila perenifólia, tendo como espécies importantes *Cyclobalanopsis pachyloma*, *Engelhardia roxburghiana*, *Pasania nantoensis*, *Schefflera arboricola* e *Schima superba* (Chang et al. 2010).

### **Descritores topográficos, de solo e espaciais**

Como descritores topográficos, usamos exatamente o mesmo tipo de variáveis usadas por Legendre et al. (2009) e De Cáceres et al. (2012), ou seja, elevação média, convexidade, declive e orientação da vertente, todos derivados da elevação medida de quatro cantos de cada quadrícula de 20x20 m (para detalhes de cálculos, consulte o Apêndice S2 em De Cáceres et al. 2012 e apêndice A neste artigo). A orientação da vertente foi posteriormente segmentado em direções leste-oeste e norte-sul, representadas pelo seno e cosseno da orientação, respectivamente. Os valores médios de elevação, convexidade e declive foram usados para construir equações polinomiais de terceiro grau, criando um total de nove monômios (ver Legendre et al. 2009). No total 11 variáveis topográficas (nove monômios e duas classes de orientação de vertente) foram usadas para partição de variação. Variáveis calculadas aqui diferiram ligeiramente daqueles usados (e relatados) por De Cáceres et al. (2012), provavelmente porque usamos a versão mais recente do conjunto de dados atualizado e corrigido, enquanto De Cáceres et al. (2012) usaram uma versão mais antiga (ver Apêndice A para comparação).

As propriedades do solo foram descritas por 16 variáveis, incluindo a química do solo (C e N total, razão C / N, pH em 1 mol / L KCl, K extraível, Ca, Mg, Fe, Mn, Cu, Zn e P), conteúdo de água e textura (proporção de areia, silte e argila). Consulte o Apêndice B para obter detalhes. Equações polinomiais de terceiro grau foram construídas para cada variável de solo, resultando em 48 monômios usados em análises posteriores.

Como descritores espaciais, mapas de autovetores de Moran baseados em distância (dbMEM, anteriormente conhecido como PCNM) derivados da decomposição espectral das relações espaciais entre as células da parcela foram usados (Borcard e Legendre 2002, Dray et al. 2006). Este método produz variáveis espaciais linearmente independentes cobrindo uma ampla gama de escalas espaciais e permite modelagem de qualquer tipo de estrutura espacial (Borcard e Legendre 2002). A distância de truncamento [distância máxima considerada entre quadrículas] foi selecionada para manter os links entre as células

vizinhas na direção horizontal, vertical e diagonal. Todos autovetores associados aos coeficientes I de Moran maiores do que os valores esperados de I foram mantidos na análise (ao todo 208 autovetores).

### **Análises estatísticas**

Para decompor a variação de diversidade beta de árvores em frações explicadas por preditores topográficos, de solo e espaciais, usamos a abordagem da partição de variação com base na análise de redundância (RDA; Rao 1964). Quatro análises de partição de variação foram conduzidas: (1) variáveis topográficas vs. espaciais, (2) variáveis do solo vs. espaciais, (3) variáveis do solo e topográficas vs. espaciais e (4) variáveis topográficas vs. solo vs. espaciais. O conjunto das três primeiras análises de partição de variação foi aplicada à matriz de composição de espécies original (isto é, não transformada) e na matriz padronizada pelo método de Hellinger (Legendre e Gallagher 2001). Isso foi feito para tornar nossos resultados comparáveis aos de Legendre et al. (2009), que não utilizou nenhuma padronização, e De Cáceres et al. (2012), que usou a padronização de Hellinger. Além disso, De Cáceres et al. (2012) comparou diferentes gráficos de dinâmica florestal em termos da quantidade de diversidade beta atribuível a componentes específicos de partição de variação. Como uma medida da diversidade beta para um determinado sítio de floresta, eles usaram a variância total na matriz de dados de espécies padronizadas de Hellinger (Legendre et al. 2005), que foi conseqüentemente dividido em partes de acordo com os componentes derivados da partição de variação. Para tornar nossos resultados comparáveis, apresentamos os resultados de partição de variação de dados de espécies com a padronização de Hellinger por ambos os valores relativos de variação usando R<sup>2</sup> ajustado (R<sup>2</sup> adj, Peres-Neto et al. 2006) e os valores absolutos da diversidade beta atribuíveis a componentes individuais. Realizamos partições de variação entre as variáveis topográficas, de solo e espaciais separadas apenas para a matriz padronizada de Hellinger.

A decomposição multiescala do componente [c] foi realizada com um conjunto de RDAs parciais. Avaliamos variação na composição das espécies explicada separadamente por cada variável [de estrutura espacial] dbMEM em três cenários diferentes: (1) sem quaisquer covariáveis (ou seja, variação marginal explicada por variáveis dbMEM individuais), (2) com variáveis topográficas como covariáveis (ou seja, variação explicada por dbMEM após contabilizar a topografia), e (3) com variáveis topográficas e de solo como covariáveis (ou seja, variação explicada por dbMEM após contabilizando todas as variáveis ambientais disponíveis). A significância de cada uma das 208 variáveis dbMEM em cada um dos três cenários foi testado por permutação de Monte Carlo (modelo nulo com 9999 permutações). A correção de Holm (Holm 1979) foi aplicada para corrigir a significância dos múltiplos testes. Os cenários 1–3 diferem aumentando gradualmente o número de variáveis ambientais que entram na análise como covariáveis, de nenhuma variável, apenas topográfica e ambas topográficas e variáveis do solo. O foco desta análise foi identificar mudanças relativas na distribuição da variação explicada por variáveis dbMEM individuais após incluir apenas variáveis topográficas e ambas as variáveis topográficas e de solo, ou seja, se a variação explicada por variáveis dbMEM em larga escala diminuirá após incluir os efeitos das variáveis ambientais. Se os dbMEM de escala ampla explicarem muito da variação nesta análise, nem todas as variáveis ambientais importantes foram incluídas, enquanto a variação significativa explicada por variáveis dbMEM em escala fina pode indicar efeito de processos populacionais, como dispersão. Teoricamente, a distribuição das variações explicadas mudará de uma dominância de variação explicada por variáveis

espaciais de larga escala que substituem variáveis ambientais não medidas, para uma prevalência de variação explicada por variáveis espaciais de escala fina, indicando dominância de processos de dispersão.

## Resultados

Adicionando variáveis de solo junto com variáveis topográficas aumenta a variação explicada pelo ambiente dos 20,7% explicados apenas pela topografia para 47,7% explicados conjuntamente pela topografia e solo (Fig. 1 e Apêndice C: Tabela C1, considerando dados de espécies padronizados de Hellinger). As variáveis de solo sozinhas explicam 43,5%, o que é o dobro da variação explicada apenas por variáveis topográficas. Com uma matriz de espécies não padronizada, a variação é um pouco maior: 24,5% para topografia apenas variáveis, 43,6% apenas para solo e 49,0% para ambos (Tabela C1); daqui em diante, apenas os resultados dos dados de espécies padronizados de Hellinger serão relatados. Quase toda a variação explicada por variáveis ambientais (topográficas ou de solo) é espacialmente estruturada, o que significa que um aumento na variação explicada por fatores ambientais após a inclusão de variáveis de solo diminui a variação explicada puramente por variáveis espaciais (componente [c]). O componente [c] diminuiu de 37,5% (quando apenas a topografia foi incluída) para 11,3% quando a topografia e o solo foram incluídos, enquanto a variação inexplicada [d] permanece não afetada pelas variáveis do ambiente usadas. Se examinamos as variáveis topográficas e de solo separadamente, torna-se óbvio que a maior parte da variação explicado pela topografia é explicado também pelas variáveis do solo (dos 20,7% explicados pela topografia, 16,6% é compartilhado com o solo; Fig. C1 no Apêndice C), enquanto o solo explica uma quantidade considerável de variação por si mesmo (26,9% da variação não é compartilhado com topografia, de um total de 43,5%). A partir disso, podemos concluir que se variáveis de solo apropriadas são medidas, variáveis topográficas tornam-se altamente redundantes, porque, a partir do variação total de 47,7% explicada pelo ambiente (topografia e solo), apenas 4,2% é explicada puramente pela topografia.

Se adotarmos a abordagem de De Cáceres et al. (2012), os valores absolutos da diversidade beta explicada pela topografia em Gutianshan e em Lienhuachih são comparáveis (0,096 e 0,092, respectivamente, ver Tabela S3 em De Cáceres (2012) para o primeiro número e Tabela C1 no Apêndice C de nosso papel para o segundo), enquanto a parte da diversidade beta explicada pelo espaço puro em Gutianshan é menor do que em Lienhuachih (0,105 e 0,166, respectivamente). Adicionar solo entre as variáveis ambientais no caso de Lienhuachih aumenta a diversidade beta explicada pelo ambiente para 0,212 e diminui aquela explicada pelo espaço puro para 0,050.

A distribuição da variação explicada por variáveis dbMEM individuais (ordenadas pela escala espacial decrescente de variáveis de escala ampla até fina) mudou consideravelmente entre os três cenários propostos. Quando nenhuma covariável é incluída, as variáveis significativas acumulam-se à direita (Fig. 2a), com variáveis dbMEM em larga escala sendo as mais importantes (com dbMEM 1 explicando 6,8% da variação). Descontando o efeito de variáveis topográficas como covariáveis tem um efeito pequeno na forma dessa distribuição (Fig. 2b), com variáveis dbMEM em larga escala ainda prevalecendo. Já ao adicionar variáveis de solo junto com as topográficas às covariáveis muda a distribuição dramaticamente, diminuindo a importância de dbMEMs em larga escala em favor de dbMEMs de meso escala e parcialmente também em escala fina (Fig. 2c).

## Discussão

Se seguirmos o raciocínio de Legendre et al. (2009), que atribuiu os componentes [a + b] da partição de variação a processos de nicho e o componente [c] a processos baseados em dispersão, e aplicá-lo aos dados do gráfico de Lienhuachih, a conclusão será muito diferente se incluirmos apenas topográficas ou variáveis topográficas e de solo na análise. Quando o ambiente for representado apenas pelas variáveis topográficas, processos baseados na dispersão prevaleceriam, pois a fração [a + b] representou 24,5% e a fração [c] representou 40,8% da variação explicada (dados de espécies não padronizados na Tabela C1). Incluir variáveis de solo junto com variáveis topográficas reverte completamente a interpretação em favor de processos baseados em nicho, que passam a responder por 49,0% da variação, se tornando muito mais importante do que processos baseados em dispersão, que passam a 17,0%. Em comparação, na parcela de Gutianshan na mesma escala, variáveis topográficas (componentes [a + b]) explicam 30,7%, enquanto o espaço puro (componente [c]) explica 34,8% (Tabela 1 em Legendre et al. 2009, variação na composição da comunidade na escala 20 3 20 m). A variação mais alta explicada pela topografia em comparação com a variação explicada puramente pelo espaço no caso de Gutianshan pode talvez ser explicada pelo terreno mais acidentado em Gutianshan quando comparado a Lienhuachih e, portanto, o maior efeito de variáveis topográficas (De Cáceres et al. 2012). Hipotetizamos que adicionar solo entre as variáveis ambientais aumentaria consideravelmente a variação explicada pelo ambiente também no caso de Gutianshan, resultando no domínio de processos baseados em nichos sobre dispersão. Embora nós não possamos prever o quão significativo esse aumento seria, nosso estudo indica que pode ser bastante dramático.

Por outro lado, a fração de variação relativamente alta explicada pela variação do solo pode ser parcialmente um artefato. A abordagem de partição de variação assume que as variáveis ambientais têm um efeito causal na composição de espécies. Embora isso seja definitivamente verdade no caso de topografia, que talvez mal possa ser modificada por vegetação, no caso de variáveis de solo, a direção da relação causal não é tão direta. As amostras de solo são geralmente coletadas na parte superior do solo, que é mais fortemente influenciado pela serapilheira que cai da própria vegetação no chão. Nesse sentido, não só a química do solo influencia a vegetação, mas a vegetação também influencia a química do solo. A proporção relativa desse feedback muda de espécie para espécie (por exemplo, Finzi et al. 1998) e possivelmente tem um contexto evolutivo (Binkley e Giardina 1998). Portanto, a inclusão de variáveis de solo entre variáveis ambientais no efeito de partição de variação pode superestimar o efeito real do controle ambiental em relação aos processos de dispersão. A possível superestimação pode ser avaliada com a análise detalhada da importância de cada propriedades do solo para as plantas, e investigando cuidadosamente se essas propriedades importantes são derivadas da matriz do solo ou do efeito da vegetação acima do solo. Portanto, a magnitude desta superestimação é desconhecida, e sua quantificação requer uma abordagem experimental.

A análise multiescala da variação espacial residual do componente [c] mostra que a topografia em si não é um descritor suficiente de controle ambiental na vegetação do nosso local de estudo. A distribuição da variação explicada por variáveis dbMEM individuais classificadas de escala ampla a escala fina não mudaram muito entre a análise sem

quaisquer variáveis ambientais (Fig. 2a) e aquela incluindo topografia como covariáveis (Fig. 2b). Ambos mostram que ainda existe uma quantidade considerável de variação espacial em larga escala, indicando que importantes fatores ambientais não foram considerados. Depois de incluir as variáveis do solo, a variação explicada por variáveis espaciais em larga escala é não muito maior do que o explicado por variáveis de escala média ou fina. Algumas das variáveis dbMEM em larga escala, no entanto, permanecem significativas, o que significa que ainda há algum espaço para outras variáveis ambientais desempenharem um papel, embora talvez estas sejam não tão importantes quanto o solo.

A dicotomia de variáveis espaciais de escala ampla que representam variáveis ambientais e variáveis espaciais de escala fina que representam processos de dispersão é de fato simplificada e, embora possa estar próxima da realidade em certas escalas, não pode ser aplicada universalmente. Ecólogos tendem a medir variáveis ambientais em larga escala e ignorar (ou são incapazes de medir) as de escala fina (Dray et al. 2012), embora estas também possam existir. Da mesma forma, a dispersão a longa distância pode teoricamente resultar em padrões de comunidade espacial de escala mais ampla. As informações sobre a estrutura espacial do componente [c] oferecem uma visão adicional dos dados, mas não oferecem uma resposta definitiva sobre o papel relativo dos processos alternativos que causam o padrão espacial. Novos estudos podem se concentrar na comparação de nosso método com a abordagem de análise de autocorrelação espacial proposta por Diniz Filho et al. (2012) para avaliar se os resultados são comparáveis e para verificar sua sensibilidade e confiabilidade usando dados da comunidade de propriedades conhecidas.

## **Conclusões**

No estudo de caso da parcela permanente de dinâmica da floresta Lienhuachih, mostramos que a inclusão de variáveis de solo junto com variáveis topográficas na partição de variação resulta no aumento em mais de duas vezes da variação explicada pelo ambiente, e inverte a conclusão original sobre a predominância de processos baseados na dispersão na montagem da comunidade para uma prevalência de processos baseados em nicho. A decomposição multiescala detalhada do componente [c] indica que as variáveis topográficas, quando incluídas como variáveis preditoras, não explicam muito o padrão espacial de escala ampla na composição de espécies, enquanto a inclusão de variáveis de solo o faça, deixando os padrões espaciais de escala meso e fina inexplicados. No entanto, também apontamos que a variação explicada pelas variáveis do solo pode ser superestimada, porque não só o solo influencia a vegetação, mas a vegetação também influencia parcialmente as propriedades do solo.

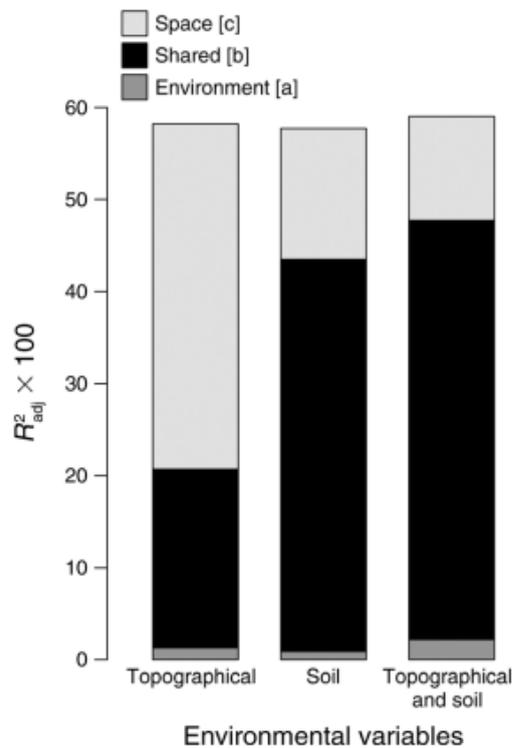


FIG. 1. Results of variation partitioning of species composition into fractions explained by environmental and spatial variables (see *Introduction* for explanation of variables), reported as adjusted  $R^2$  on percentage scale ( $R^2_{adj} \times 100$ ). Environmental variables are represented either by only topographical, only soil, or both topographical and soil variables together.

Figura 1 - Resultados da partição de variação da composição de espécies nas frações explicadas pelas variáveis ambientais e espaciais (ver *Introdução* para explicação das variáveis). A variação está reportada como coeficiente de determinação  $R^2$  ajustado como percentual ( $R^2 \times 100$ ). Variáveis ambientais estão representadas apenas por variáveis de topografia, de solo ou de topografia e solo juntas.

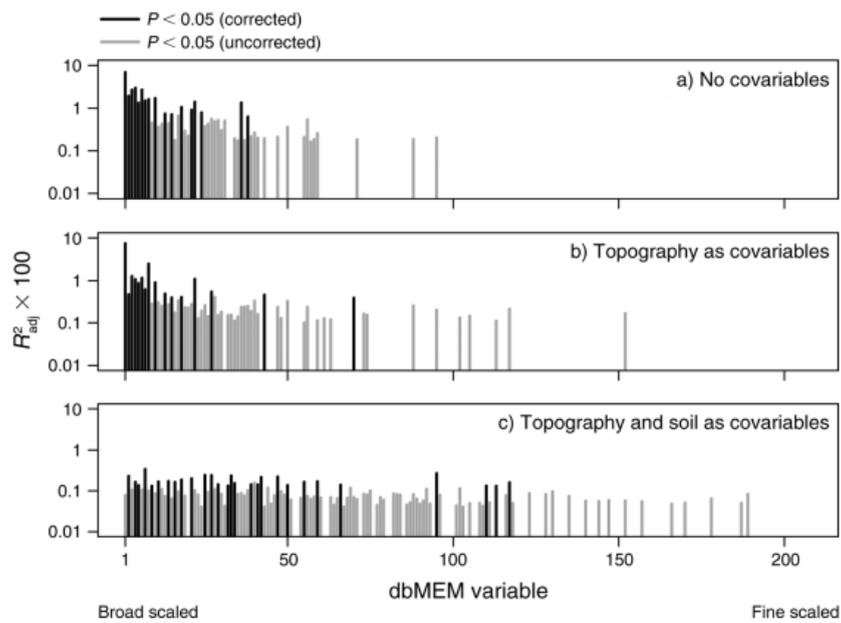


FIG. 2. Variation in species composition explained in redundancy analysis ( $R^2_{adj} \times 100$ ) by individual distance-based Moran's eigenvector maps (dbMEM) variables with (a) no covariables, (b) topographical variables as covariables, and (c) topographical and soil variables as covariables. The dbMEM variables are sorted from broad scaled to fine scaled (from left to right), and only dbMEM variables with positive  $R^2_{adj}$  are presented. Significant variables ( $P < 0.05$ , 9999 permutations) with Holm's correction for multiple testing are black lines, while variables significant at  $P < 0.05$  without correction are dark gray lines; nonsignificant variables are not displayed. Note that to facilitate readability, values of  $R^2_{adj}$  on the y-axis are multiplied by 100, and this axis is log-scaled.

Figura 2 - Variação da composição de espécies explicada em uma RDA ( $R^2 \times 100$ ) pelos variáveis espaciais dbMEM (Mapas de autovetores espaciais de Moran) (a) sem covariáveis; (b) junto com variáveis topográficas, (c) com variáveis topográficas e de solo. Os dbMEM estão ordenados da escala mais ampla para a mais fina, da direita para a esquerda, e apenas os dbMEM com valor positivo de  $R^2$  estão representados. As variáveis espaciais (dbMEM) com efeito significativo ( $P < 0.05$  em 9999 permutações com correção de Holm) estão representados em linhas pretas, e as variáveis significativas sem correção de Holm e linhas cinzas. Note que para facilitar a leitura os valores de  $R^2$  estão multiplicados por 100 e o eixo está em escala logarítmica.



PLATE 1. View of the Lienhuachih Experimental Forest, Taiwan, from the meteorological tower, taken on 22 August 2011.  
Photo credit: D. Zelený.

Prancha 1 - Vista da floresta experimental de Lienhuachih, Taiwan, a partir da torre meteorológica, em 22 de agosto de 2011. Foto por D. Zelený.