

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

Bruno Almozara Aranha



**“Determinismo ambiental e estocasticidade em uma comunidade do
sobosque da Floresta Atlântica”**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Bruno Almozara Aranha
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do Título de
Mestre em Biologia Vegetal.

Fernando R. Martins
Orientador: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins
22/02/2008

Campinas, 2008

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

Ar14d

Aranha, Bruno Almozara

Determinismo ambiental e estocasticidade em uma comunidade do sobosque da Floresta Atlântica / Bruno Almozara Aranha. – Campinas, SP: [s.n.], 2008.

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

1. Mata Atlântica. 2. Ecologia Vegetal. 3. Topografia.
4. Diversidade. I. Martins, Fernando Roberto. II.
Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.
III. Título.

Título em inglês: Environmental determinism and stochasticity in an understory community of the Atlantic Forest.

Palavras-chave em inglês: Mata Atlântica (Brazil); Plant Ecology; Topography; Diversity.

Área de concentração: Biologia Vegetal.

Titulação: Mestre em Biologia Vegetal.

Banca examinadora: Fernando Roberto Martins, Adriana Maria Zanforlin Martini, Marco Antônio Portugal Luttembarck Batalha.

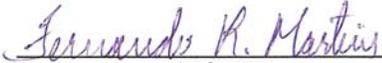
Data da defesa: 22/02/2008.

Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal.

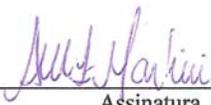
Campinas, 22 de Fevereiro de 2008

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Fernando Roberto Martins (Orientador)


Assinatura

Profa. Dra. Adriana Maria Zanforlin Martini


Assinatura

Prof. Dr. Marco Antônio Portugal Luttembarck Batalha


Assinatura

Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos

Assinatura

Dr. Roque Cielo Filho

Assinatura

*“Se pude enxergar mais longe é por que estava
sobre os ombros de gigantes”*

(Frase atribuída a Sir Isaac Newton, 1643-1727)

AGRADECIMENTOS

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, pela bolsa de estudo concedida (processo 06/02075-4).

À Fundação de Desenvolvimento da UNICAMP (Funcamp), pelo auxílio pesquisa concedido (processo 1478/06).

Ao projeto Biota Gradiente Funcional, pela infra-estrutura.

Ao PROFESSOR Fernando R. Martins, por tudo o que me ensinou nesses dois anos, pela relação de trabalho que estimula a criatividade em seus alunos, pela compreensão e paciência em corrigir os meus erros diversas vezes, pelos ótimos conselhos sobre a carreira e a vida e pela amizade.

Ao Roque Cielo Filho, grande profissional e um grande cara. Muito obrigado pelos excelentes conselhos.

Aos professores Marco Batalha, Kikyo Yamamoto e Rafael Oliveira pelos comentários na pré-banca.

Aos meus parceiros de campo e pós-graduação André e Juliano (Pqno). Foi muito divertido trabalhar com vocês. Mas ainda temos muito trabalho pela frente! A parcela “J” precisa ganhar o mundo!!!

Ao seu Osvaldo (Nenê) e seu Salvador, pela amizade, confiança e ajuda fundamental no campo.

Aos companheiros de campo e projeto Ataliba, Carol e Cris. Ir pro campo sem vocês nem tem graça.

Às “chefes” da equipe de medição, Lú e Simone. Foram excursões fantásticas nem parecia que nós estávamos trabalhando.

À toda a galera do projeto: Mari, Yvone, Eliane, Rafa, Bernacci, Roseli, o pessoal do CENA, Marco Assis, e galera nova que eu não convivi muito. Aos coordenadores do projeto Biota Gradiente Funcional, professor Joly e professor Martinelli (Zebu).

Aos especialistas que ajudaram nas identificações, em especial ao Marco Sobral, pelo conhecimento e disposição para ensinar.

Aos professores do departamento de Botânica, pelo ótimo ambiente de trabalho e disposição. Agradeço especialmente ao Tama e João Semir (grandes mestres na arte de identificar plantas sem flores). Aos funcionários do departamento de Botânica e da secretaria da pós, especialmente à Maria Roseli pela competência e atenção.

Aos meus companheiros de laboratório: Arildo, Rafael, Vivi, Leandro (valeu pelas figuras!!), Roberta, Alessandra, Sandro, Ligia, Guilherme, Mari Cruz, André, Pqno, Larissa, Leo Meireles, Kátia, Érico, Priscila, Antônio, etc. A galera do laboratório de taxonomia: João Aranha, André Gil, Gastão, Marcelinho, Marcos, Rodrigo, Lidiane, Karina, Carla, Luciana, Rubão, etc. (Desculpem se eu esqueci de alguém!)

Ao Sandro e a Dani que me acolheram quando eu cheguei em Campinas. Os cafés da manhã filosóficos eram muito bons!!

À família Aguirre Braun: Gui, Ma, Caio e Ivan. Eu sou muito fã de vocês!!!

À minha família: André, Badão, Pedro e Sandra, por tudo que me ensinaram e pela confiança.

À Dona Glória pelo suporte incondicional.

À Rose e ao Tiago pela companhia (na cerveja!!)

À Beatriz, só por ela existir e sempre estar com aquele rostinho lindo e bochechudo!!!!

À Silvana, pelo companheirismo, amizade e amor. Por já ter trilhado todo esse caminho eu dedico essa tese a você.

RESUMO

Processos determinísticos e estocásticos são importantes na organização da composição da comunidade, e há a hipótese de que o determinismo ambiental aumenta quanto mais extremo for o ambiente. Nosso objetivo foi testar essa hipótese em uma comunidade do estrato herbáceo-arbustivo de um trecho da Floresta Ombrófila Densa Submontana, em Ubatuba, São Paulo, Brasil. Amostramos plantas a partir de 30 cm de altura até 15 cm de perímetro do tronco à altura do peito em 25 parcelas de 3 x 3 m instaladas em locais côncavos e 25 instaladas em locais convexos. Medimos variáveis do microrrelevo (elevação, declividade e índice de convexidade) e da luminosidade (abertura do dossel). Classificamos as espécies em dois componentes: residentes (completam o ciclo vital no estrato herbáceo-arbustivo) e transientes (jovens de espécies dos estratos superiores). Por meio de testes de Mantel simples e parcial e regressão parcial múltipla confrontamos as matrizes de distância desses componentes e da comunidade total com matrizes de distância das variáveis do microrrelevo, da luminosidade e do espaço (distância geográfica). Também construímos curvas de riqueza para cada componente e para a comunidade completa em diferentes situações ambientais. Para testar se o determinismo ambiental aumenta quando aumenta a severidade do ambiente, dividimos a amplitude de cada variável ambiental em três matrizes com 20% dos menores valores, 60% com valores intermediários e 20% com os maiores valores e fizemos as análises. Repetimos as análises para a declividade, que foi dividida em três matrizes com 40% dos menores valores, 20% com valores intermediários e 40% com os maiores valores. Elevação e declividade exerceram maior influência na composição da comunidade do que a abertura do dossel, mas a maior parte da variação na composição da comunidade permaneceu sem explicação. Encontramos maior determinismo ambiental somente nas áreas com as maiores declividades. Nos sítios mais íngremes, a riqueza da comunidade total e do componente transiente foi menor, mas o componente residente apresentou maior riqueza. Nossos

resultados indicaram que as espécies residentes têm mais sucesso nos locais mais íngremes, ao passo que as espécies transientes o têm nos locais com declividades mais suaves. Sugerimos que o sucesso das espécies residentes na ocupação das áreas mais íngremes decorra de altas taxas de reprodução vegetativa. Corroboramos a hipótese de que o determinismo ambiental aumenta quando aumenta a severidade do ambiente. Dessa forma o determinismo tem seu papel na organização da comunidade atuando conjuntamente com os processos estocásticos.

Palavras-chave: abertura do dossel, composição de espécies, declividade, determinismo ambiental, estrato herbáceo-arbustivo, floresta tropical atlântica, microrrelevo, regressão parcial múltipla, teste de Mantel.

ABSTRACT

Both determinism and stochastic process are important to community organization and composition, although environmental determinism increasing in harsh habitat has been recently hypothesized. We aim to test this hypothesis in an understory community of the Atlantic rain forest in Ubatuba, São Paulo State, SE Brazil. We sample plants taller than 30 cm, with perimeter at breast height up to 15 cm, in 25 plots of 3 x 3 m placed in concave site and 25 plots placed in convex site. We measured variables related with micro-relief (elevation, slope, and index of convexity) and luminosity (canopy openness). We classified species into two components: residents (those completing life cycle in the understory) and transients (young individuals of species of upper strata). Through simple and partial Mantel tests and partial multiple regression, we confront the distance matrices of these two components and the total community with the distance matrices of the micro-relief variables, luminosity, and space (geographic distance). We

also generated richness curve for both components and total community in different environmental situations. To evaluate whether environmental determinism increases in harsher sites, we split up the range of each environmental variable into three matrices, with 20% of the low values, 60% of the middle values, and 20% of the extreme values. Also, we split up the range of slope into 40% of the low values, 20% of the middle values and 40% of the extreme value and we rerun the analysis. Elevation and slope showed a higher explanation power of community composition than canopy openness. However, most of community variation remained unexplained. We found higher environmental determinism only on steeper sites. In these sites, the richness of the total community and transient component was smaller, whereas the richness of the resident component was higher. Our results pointed out that resident species had more success on steeper sites, whereas transient species were better colonizer of the flatters sites. We suggest that the ability of resident species to occupy steeper sites could be afforded by higher ratios of vegetative reproduction. We corroborated the hypothesis that environmental determinism increase in harsher sites and concluded that environmental determinism has a role in the community assembly coupled with stochastic processes.

Key-words: Atlantic tropical rain forest, canopy openness, environmental determinism, Mantel test, micro-relief, partial multiple regression, slope, species composition, understory.

SUMÁRIO

Determinismo ambiental e estocasticidade em uma comunidade do sobosque da Floresta

Atlântica	1
Resumo	1
Introdução	3
Material e métodos	8
Resultados	15
Discussão	20
Conclusões	26
Referências bibliográficas	27
Anexo 1	48
Anexo 2	52
Anexo 3	54

Artigo redigido no formato do *Journal of Ecology*.

Determinismo ambiental e estocasticidade em uma comunidade do sobosque da Floresta Atlântica

(Environmental determinism and stochasticity in an understory community of the Atlantic Forest)

BRUNO A. ARANHA[†], ROQUE CIELO-FILHO[‡] e FERNANDO R. MARTINS^{*†}

[†]*Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 6109, Campinas, SP, Brasil* e [‡]*Seção de Madeira e Produtos Florestais, Instituto Florestal, 1322, São Paulo, SP, Brasil.*

Resumo

1 Processos determinísticos e estocásticos são importantes na organização da comunidade, e há a hipótese de que o determinismo ambiental aumenta quanto mais extremo for o ambiente. Nosso objetivo foi testar essa hipótese em uma comunidade do estrato herbáceo-arbustivo de um trecho da Floresta Ombrófila Densa Submontana, em Ubatuba, São Paulo, Brasil.

2 Amostramos plantas a partir de 30 cm de altura até 15 cm de perímetro do tronco à altura do peito em 25 parcelas de 3 x 3 m instaladas em locais côncavos e 25 instaladas em locais convexos. Medimos variáveis do microrrelevo (elevação, declividade e índice de convexidade) e da luminosidade (abertura do dossel). Classificamos as espécies em residentes (completam o ciclo vital no estrato herbáceo-arbustivo) e transientes (jovens de espécies dos estratos

superiores). Por meio de testes de Mantel simples e parcial e regressão parcial múltipla confrontamos as matrizes de distância desses componentes e da comunidade total com matrizes de distância das variáveis do microrrelevo, da luminosidade e do espaço (distância geográfica). Também construímos curvas de riqueza para cada componente em diferentes situações ambientais.

3 Para testar se o determinismo ambiental aumenta quando aumenta a severidade do ambiente, dividimos a amplitude de cada variável ambiental em três matrizes com 20% dos menores valores, 60% com valores intermediários e 20% com os maiores valores e fizemos as análises. Repetimos as análises para a declividade, que foi dividida em três matrizes com 40% dos menores valores, 20% com valores intermediários e 40% com os maiores valores.

4 Elevação e declividade exerceram maior influência na composição da comunidade do que a abertura do dossel, mas a maior parte da variação na composição da comunidade permaneceu sem explicação.

5 Encontramos maior determinismo ambiental somente nas áreas com as maiores declividades. Nos sítios mais íngremes, a riqueza da comunidade total e do componente transiente foi menor, mas o componente residente apresentou maior riqueza.

6 Nossos resultados indicaram que as espécies residentes têm mais sucesso nos locais mais íngremes, ao passo que as espécies transientes o têm nos locais com declividades mais suaves. Sugerimos que o sucesso das espécies residentes na ocupação das áreas mais íngremes decorra de altas taxas de reprodução vegetativa.

7 Corroboramos a hipótese de que o determinismo ambiental aumenta quando aumenta a severidade do ambiente. Dessa forma o determinismo tem seu papel na organização da comunidade atuando conjuntamente com os processos estocásticos.

Palavras-chave: abertura do dossel, composição de espécies, declividade, determinismo ambiental, estrato herbáceo-arbustivo, floresta tropical atlântica, microrrelevo, regressão parcial múltipla, teste de Mantel.

Introdução

As idéias lançadas por Hubbell (1997; 2001) abalaram um dos pilares fundamentais da ecologia, que é a crença de que a organização da comunidade seria determinada por diferenciação de nicho entre as espécies (Chave 2004; Alonso *et al.* 2006). Por décadas, ecólogos focaram fatores determinísticos para explicar a organização da comunidade (Chase & Leibold 2003), mas o princípio da exclusão por competição (Hardin 1960) tornava difícil explicar a grande diversidade das florestas tropicais. Hutchinson (1957; 1959) lançou as bases para explicar a coexistência das espécies em comunidades, nas quais cada espécie ocuparia seu nicho no hipervolume de recursos. Posteriormente, formalizou-se a idéia da demanda conflitante (“trade-off”), na qual as espécies não estariam restritas a um conjunto de recursos, mas utilizariam melhor um recurso em detrimento de outros (Tilman 1982; 1988). Esse mecanismo possibilitaria, em teoria, a coexistência de um número indefinido de espécies (Tilman 1994). Pouco depois, Hurtt & Pacala (1995) mostraram que essa suposição seria afrouxada em decorrência da incapacidade de as espécies se dispersarem por todos os ambientes, limitando o número de espécies existentes em certa comunidade.

No entanto, ao longo dos anos acumularam-se questões que não podiam ser explicadas pelas teorias ecológicas correntes (Hubbell 2001) como, por exemplo, a incapacidade de se prever a composição das espécies em áreas de clareiras (Hubbell *et al.* 1999). A resposta de S. P. Hubbell a esse problema foi investigar o quanto a semelhança e não a diferença entre as espécies

poderia responder tais questões (Hubbell 2001; 2005). Considerar as espécies como sendo equivalentes é o ponto fundamental do modelo de Hubbell para explicar a coexistência das espécies. A equivalência entre as espécies significa que não existiria espécie competitivamente superior ou inferior, mas as diferentes características de cada espécie seriam ecologicamente neutras; daí o nome de teoria neutra. Dessa maneira, a comunidade não seria organizada pela diferença de desempenho de cada espécie em determinado ambiente, mas por eventos demográficos estocásticos resultando em deriva ecológica no tempo e no espaço. Os principais mecanismos da deriva ecológica seriam a dispersão e a especiação aleatórias e, conseqüentemente, uma comunidade local seria organizada pela limitação de dispersão das espécies presentes na metacomunidade (Hubbell 2001).

A teoria neutra criou uma dicotomia no estudo de comunidades: ou as comunidades são organizadas por processos determinísticos ou por processos estocásticos. Porém, é inegável que as diferenças entre as espécies contribuem de alguma forma para a montagem da comunidade. Leibold & McPeck (2006) apontaram que ambos os processos atuam na organização da comunidade, mas a importância relativa do determinismo e da estocasticidade é desconhecida (Brokaw & Busing 2000; Hubbell 2001; Aiba *et al.* 2004; Chase 2007). Diversos estudos têm encontrado relação entre variáveis ambientais e a composição da comunidade ou alguns grupos de espécies (Vormisto *et al.* 2000; Duque *et al.* 2002; Phillips *et al.* 2003; Tuomisto *et al.* 2003a; b; Vormisto *et al.* 2004; Costa *et al.* 2005; Poulsen *et al.* 2006; Cielo-Filho *et al.* 2007; Jirka *et al.* 2007; Norden *et al.* 2007). Outros estudos relataram a associação entre espécies arbóreas e determinados habitats (Hubbell & Foster 1986; Webb & Peart 2000; Harms *et al.* 2001; Aiba *et al.* 2004; Comita *et al.* 2007). Entretanto, nenhum desses estudos refutou a hipótese da organização da comunidade pela limitação por dispersão, mesmo em pequena escala (Cielo-Filho *et al.* 2007).

Considerando o conceito do nicho de regeneração (Grubb 1977) e dada a facilidade de coleta, recentemente maior atenção tem sido dada às plantas que compõem o estrato herbáceo-arbustivo das florestas (Poulsen 1996; Vormisto *et al.* 2000; Duque *et al.* 2002; Tuomisto *et al.* 2003a; b; Vormisto *et al.* 2004; Costa *et al.* 2005; Poulsen *et al.* 2006) e aos regenerantes de espécies arbóreas (Webb & Peart 2000; Comita *et al.* 2007; Norden *et al.* 2007). Embora o conceito de estrato herbáceo-arbustivo seja amplamente difundido, há problemas quanto à sua definição. Consideramos neste estudo o conceito de Richards (1996): o estrato herbáceo-arbustivo é constituído pelo sub-bosque (estrato D) e a camada rasteira (estrato E), nos quais estão presentes plantas variando de poucos centímetros a um metro ou mais de altura, representadas por ervas monocotiledôneas e dicotiledôneas, pteridófitas e indivíduos jovens de árvores, arbustos e trepadeiras. Assim, aqui consideramos sub-bosque ou sobosque e estrato herbáceo-arbustivo como sinônimos.

Os estudos a respeito do estrato herbáceo-arbustivo ou de alguns grupos de espécies desse estrato encontraram uma forte relação entre a distribuição das espécies e variáveis edáficas e topográficas (Vormisto *et al.* 2000; Tuomisto *et al.* 2003a; Vormisto *et al.* 2004; Costa *et al.* 2005; Poulsen *et al.* 2006) No entanto, poucos buscaram investigar como variáveis edáficas, do relevo e da luminosidade influenciariam na composição da vegetação (Souza & Martins 2005). Além da competição entre eles, os indivíduos presentes no estrato herbáceo-arbustivo sofrem a competição imposta pelos indivíduos dos estratos superiores (Wright 2002), pois o dossel da floresta reflete ou intercepta quase 99,5% da radiação fotossintética ativa (Chazdon & Pearcy 1991). As espécies presentes no estrato herbáceo-arbustivo podem ser divididas em dois componentes que competem pelos mesmos recursos nas fases iniciais do desenvolvimento: as residentes e as transientes (Gilliam *et al.* 1994). As espécies residentes passam toda a sua existência subordinadas às condições do dossel; as espécies transientes, incluindo as que não se

tornarão emergentes, só estão provisoriamente enquanto jovens no estrato herbáceo-arbustivo (Gilliam *et al.* 1995). Dessa forma, quando há um aumento na luminosidade as espécies residentes, já estabelecidas, são prejudicadas no seu desenvolvimento (ou substituídas por espécies transientes intolerante à sombra) e as espécies transientes, por outro lado, são beneficiadas.

Como a luminosidade e o microrrelevo estão correlacionados com uma miríade de processos físico-químicos do ambiente (Sollins 1998; Trichon *et al.* 1998; van der Berg & Oliveira-Filho 1999; Poulsen *et al.* 2006), seria esperado que, com o esclarecimento da influência dessas variáveis sobre o estrato herbáceo-arbustivo, restasse pouca variação na composição da comunidade sem explicação. Contudo, Chase (2007) propôs e testou uma hipótese para explicar a permanência de estocasticidade em comunidades ricas em espécies. Segundo essa teoria, o determinismo seria mais forte quanto mais extremo fosse o ambiente e, por conseqüência, o filtro ambiental seria menos “poroso”. Apenas uma pequena parte das espécies da metacomunidade teria as características necessárias para se estabelecer em habitats restritivos e, com isso, o determinismo ambiental relativo seria maior nas comunidades locais ocupando ambientes mais extremos (Chase 2007). Por outro lado, em ambientes métricos o determinismo ambiental seria menor, o filtro ambiental mais “poroso”, o que possibilitaria que um número maior de espécies se estabelecesse, aumentando a riqueza e as chances de ocorrência de processos estocásticos nesses sítios.

Nosso objetivo foi testar a hipótese de que o determinismo ambiental aumenta em locais com condições ambientais mais extremas, considerando uma pequena escala. Para isso, adotamos os seguintes procedimentos: a) medimos as condições ambientais por meio de variáveis do microrrelevo (elevação, declividade e índice de convexidade) e de luminosidade (abertura do dossel); b) consideramos os locais com maiores e menores convexidades, elevação, declividade e

abertura de dossel como tendo maior severidade ambiental; e c) avaliamos a importância relativa do determinismo ambiental na composição da comunidade herbáceo-arbustiva e seus dois componentes (espécies residentes e espécies transientes). Para guiar nosso objetivo, colocamos as seguintes questões:

1) O quanto a heterogeneidade ambiental mensurada determina a composição da comunidade do estrato herbáceo-arbustivo? Esperamos que, as variáveis ambientais mensuradas expliquem parte da variação da composição da comunidade. A variação não explicada, esperamos poder atribuir em parte a processos estocásticos. Dessa maneira, poderemos investigar o quanto os valores extremos das variáveis ambientais mensuradas determinam a composição da comunidade a mais, em relação à influência dessas variáveis quando analisadas integralmente. Assim, poderemos testar a hipótese proposta por Chase (2007).

2) Qual das variáveis ambientais mensuradas mais determina a composição da comunidade quando analisado seus valores extremos? Acreditamos que as variáveis declividade e índice de convexidade, por estarem associadas ao microrrelevo, que por sua vez se relaciona com fatores edáficos e o regime hídrico, exercerão maior influência sobre o componente das espécies transientes. Enquanto que, a luminosidade nos seus valores extremos terá maior influência sobre o componente das espécies residentes. Não esperamos encontrar maior determinismo associado a valores extremos de elevação relativamente ao encontrado quando essa variável foi analisada integralmente, pois os ambientes extremos determinados pela elevação estão além da escala utilizada nesse estudo.

3) Como varia a riqueza da comunidade e dos componentes residente e transiente, nos locais com valores extremos e médios das variáveis ambientais mensuradas que se destacam por seu maior determinismo em ambientes extremos? Segundo a hipótese proposta por Chase (2007),

nos locais onde as variáveis ambientais são mais extremas a riqueza é menor e nos locais mésicos a riqueza é maior.

Material e métodos

LOCAL DE ESTUDO

Trabalhamos em um trecho da Floresta Ombrófila Densa Submontana, nas coordenadas 23°22'0,4" a 23°21'55" S e 45°05'0,24" 45°05'3.7" W, entre 348,6 e 395,1 m acima do nível do mar, na Fazenda Capricórnio, núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, município de Ubatuba, estado de São Paulo (Fig. 1). A área de estudo está localizada na Serra do Mar, relevo caracterizado por mares de morros com encostas íngremes, que se estende ao longo de todo o litoral do estado de São Paulo, com altitudes que variam do nível do mar até 1.340 m. O clima é tropical úmido sem estação seca (Setzer 1966), com precipitação média anual superior a 2.200 mm, com médias mensais nunca inferiores a 80 mm.

COLETA DOS DADOS

Delimitamos uma área de 100 x 100 m, quadriculada de 10 em 10 m, na qual uma equipe de topógrafos fez o levantamento planialtimétrico, por meio de um teodolito de precisão. Para quantificar o microrrelevo, calculamos o índice de convexidade (IC; Yamakura *et al.* 1995) nos cem quadros de 10 x 10 m. O IC é definido como a altitude do quadro a ser descrito (focal) menos a altitude da área formada pelos oito quadros que o cercam. A altitude do quadro focal é calculada pela média das altitudes dos seus quatro vértices, e a altitude periférica é calculada a partir da média das altitudes dos 12 vértices restantes, excluídos os quatro vértices compartilhados com o quadro focal. Para o cálculo do IC nos quadros da borda da área de 100 x

100 m, foram medidas as altitudes de pontos periféricos necessários para a execução dos cálculos. Quando o IC é positivo, o quadro focal é convexo em relação aos vizinhos; quando é negativo, o quadro focal é côncavo em relação aos vizinhos. Portanto, descrevemos o microrrelevo tanto de maneira quantitativa (o valor do IC) quanto de maneira qualitativa, classificando-o em côncavo ou convexo.

Instalamos 50 parcelas de 3 x 3 m (450 m² de área amostral total) no centro de 50 dos 100 quadros (Fig. 2). Escolhemos os quadros de modo a alocar 25 parcelas em cada classe de microrrelevo, abrangendo toda a amplitude de variação do índice de convexidade. Medimos a elevação em metros de cada parcela por meio do mapa planialtimétrico. No centro de cada parcela, tomamos fotografias hemisféricas, em branco e preto, a 1,3 m do solo com uma lente olho-de-peixe 8 mm, acoplada em uma câmara Cannon E05D. Medimos a declividade em graus com um clinômetro apoiado em uma superfície plana no centro de cada parcela e direcionado para a maior inclinação. Para o cálculo da porcentagem de abertura do dossel, analisamos as fotografias hemisféricas com o aplicativo GLA (Frazer *et al.* 1999).

Nas parcelas, amostramos todas as angiospermas com altura a partir de 30 cm até perímetro à altura do peito (PAP) < 15 cm. O limite superior de inclusão foi definido de acordo com os métodos usados no projeto Biot Gradient Funcional, no qual foram amostrados todos os indivíduos arbóreos com PAP ≥ 15 cm. Consideramos como indivíduo um eixo aéreo sem qualquer conexão com outro eixo aéreo no nível do solo. Identificamos cada indivíduo amostrado com uma etiqueta de plástico, que foi amarrada com arame, e medimos sua altura (Ht) e diâmetro no nível do solo (DAS). Coletamos material botânico para a identificação taxonômica de cada indivíduo e fotografamos ou coletamos fora das parcelas os indivíduos cuja coleta era impossível sem causar uma grande injúria, em decorrência de seu pequeno tamanho.

Na identificação das espécies, adotamos o sistema do APG-II (Angiosperm Phylogeny Group 2003; Souza & Lorenzi 2005). Depositamos as exsicatas no Herbário UEC do Departamento de Botânica do Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas. Classificamos como transientes as espécies cujos indivíduos atingissem $PAP \geq 15$ cm, considerando o inventário dos indivíduos arbóreos na área de 100 x 100 m. No caso das espécies amostradas no estrato herbáceo-arbustivo que não estavam presentes no inventário dos indivíduos arbóreos, consultamos a literatura especializada e os herbários UEC, IAC e IF.

ANÁLISES

Correlação entre as variáveis ambientais

Para verificarmos se não existe redundância entre as variáveis ambientais mensuradas, correlacionamos cada variável às demais e, para controlar o efeito da autocorrelação espacial, verificamos a significância da correlação por meio do teste t , modificado pelo procedimento CRH com a correção de Dutilleul. Esses cálculos foram realizados no aplicativo PASSAGE 1.1 (Rosenberg 2001).

Tratamento da autocorrelação espacial

Analisamos a estrutura espacial das variáveis ambientais e da vegetação para detectar sua autocorrelação no espaço (Legendre & Fortin 1989). Para isso, descrevemos as estruturas espaciais da elevação, do IC, da declividade, da abertura do dossel, da composição da vegetação e de seus componentes residente e transiente por meio de modelos isotrópicos ajustados a semivariogramas. Aplicamos a transformação logarítmica ($\log i + 1$) aos valores do número de indivíduos das espécies nas parcelas para a comunidade total e seus componentes residente e

transiente, e analisamos os dados por meio de Análise de Correspondência Destendenciada (ACD) usando o aplicativo PC-Ord 4 (McCune & Mefford 1999), cujo eixo 1 resumiu o principal gradiente estrutural da comunidade. Os escores desse eixo representaram a variável composição da vegetação. Na escolha dos modelos isotrópicos ajustados aos semivariogramas, buscamos para cada variável o maior r^2 e a menor soma dos quadrados do resíduo (não mostrado nos resultados), variando a distância máxima permitida para os pares de dados (distância de defasagem). Somente para a elevação utilizamos uma distância de defasagem de 80%; para as demais variáveis a distância de defasagem foi de 50% da maior distância entre as parcelas. Usamos esses modelos para construir mapas de superfície das variáveis por meio de crigagem (kriging; Isaaks & Srivastava 1989) e avaliamos a qualidade dessa interpolação pela validação cruzada (Legendre & Legendre 1998). Consideramos todos os mapas representações acuradas. Realizamos todas as análises geoestatísticas com o aplicativo GS + 7.0 (Gamma Design Software 2004).

ABORDAGEM ANALÍTICA 1: INFLUÊNCIA DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS NA COMPOSIÇÃO DA COMUNIDADE TOTAL, RESIDENTE E TRANSIENTE

Para testarmos se a proporção no número de indivíduos e de riqueza dos componentes residente e transiente é dependente da classe de microrrelevo, executamos o teste de χ^2 com a correção de Yates (Vieira 1980). A riqueza foi calculada por meio da reamostragem de 250 indivíduos de cada componente em cada classe de microrrelevo, com 10.000 iterações. Fizemos os cálculos de reamostragem no aplicativo EcoSim 7.0 (Gotelli & Entsminger 2001).

Para os três componentes da vegetação (comunidade total, residente e transiente) em cada classe de microrrelevo (côncavo e convexo), construímos curvas de riqueza considerando a média e seus intervalos de confiança ($p = 0,95$). Essas curvas foram construídas por meio de

reamostragem sem reposição em níveis de abundância progressivamente maiores (eixo X – número de indivíduos; eixo Y – número de espécies), com 10.000 iterações. Utilizamos um intervalo de duas em duas parcelas como variação da área amostral, para obtenção dos diferentes níveis de abundância, começando com duas parcelas e terminando com 22. Construímos as curvas por meio do aplicativo EcoSim 7.0 (Gotelli & Entsminger 2001).

Para investigar a correlação entre as variáveis ambientais e a composição das espécies para a comunidade total e seus componentes residente e transiente, aplicamos testes de Mantel simples e parcial (Legendre & Fortin 1989). Transformamos as matrizes-vetor das variáveis ambientais e a matriz das coordenadas geográficas das parcelas em matrizes de distância euclidiana, enquanto as matrizes de abundância da vegetação e de seus componentes residente e transiente sofreram transformação logarítmica ($\log i + 1$) e depois foram transformadas em matrizes de distância Bray-Curtis. Para o cálculo da significância ($p \leq 0,01$) da correlação dos testes de Mantel, foi utilizado o teste de Monte Carlo com 9.999 permutações. Obtivemos as matrizes de distância com o aplicativo Fitopac (Shepherd 1996), e fizemos os testes de Mantel e de Monte Carlo no aplicativo PASSAGE 1.1 (Rosenberg 2001).

Usamos as mesmas matrizes dos testes de Mantel para a análise de regressão parcial múltipla entre variáveis ambientais e a comunidade total e seus componentes residente e transiente. A significância foi verificada pelo teste de Monte Carlo com 999 permutações, considerando significativos os valores com $p \leq 0,01$ (Legendre *et al.* 1994). Primeiramente, executamos uma regressão parcial múltipla pelo procedimento reverso para a vegetação e cada um de seus componentes residente e transiente. Calculamos o total de variação da composição da vegetação explicada pelas variáveis ambientais e pela distância geográfica (R_t), o total de variação explicado pela distância geográfica (R_s) e o total de variação explicado pelas variáveis ambientais (R_e). Com isso, calculamos a variação explicada puramente pelo ambiente (R_{pe}), a

variação explicada puramente pela distância geográfica (R_{ps}) e a variação compartilhada, explicada pela variação ambiental espacialmente estruturada (R_{mx}), por meio das seguintes fórmulas (Boccard *et al.* 1992; Lichstein 2007):

$$R_{pe} = R_t - R_s;$$

$$R_{ps} = R_t - R_e;$$

$$R_{mx} = R_e + R_s - R_t.$$

Em seguida, usamos o procedimento direto seguido do procedimento reverso para a eliminação das variáveis não significativas ($p > 0,01$) no modelo (Legendre *et al.* 1994), considerando os coeficientes negativos da regressão como não significativos (Phillips *et al.* 2003). Dessa forma, avaliamos a proporção explicada da variação da estrutura da comunidade total e de seus componentes residente e transiente, considerando cada variável ambiental isoladamente. Fizemos todos os cálculos da regressão parcial múltipla no aplicativo Permut! 3.4 (Legendre *et al.* 1994).

ABORDAGEM ANALÍTICA 2: IMPORTÂNCIA RELATIVA DO DETERMINISMO AMBIENTAL

Para testar se as parcelas com os maiores valores das variáveis ambientais (ambientes mais extremos) tiveram maior determinismo ambiental, distribuimos os valores de cada variável ambiental em 20% das parcelas com os menores valores, 60% das parcelas com os valores intermediários e 20% das parcelas com os maiores valores. Posteriormente, apenas para a variável declividade, dividimos as parcelas em outra configuração: 40% com os menores valores, 20% com valores intermediários e 40% com os maiores valores.

Transformamos as matrizes resultantes da aplicação desses procedimentos e as respectivas matrizes de distância geográfica em matrizes de distância euclidiana. As matrizes respectivas, para cada variável ambiental, da comunidade total e de seus componentes residente e transiente sofreram transformação logarítmica ($\log i + 1$) e na seqüência foram transformadas em matrizes de distância Bray-Curtis. Para cada divisão de cada variável, aplicamos o teste de Mantel simples e parcial para investigar a correlação com a vegetação. O efeito direto de cada divisão de cada variável na composição da vegetação e seus componentes residente e transiente foi acessado pela regressão parcial múltipla utilizando o procedimento direto seguido do procedimento reverso para a eliminação das variáveis não significativas ($p > 0,01$) no modelo (Legendre *et al.* 1994). Os procedimentos para o cálculo da significância das análises de correlação e regressão foram os mesmos descritos para a primeira abordagem analítica. Obtivemos as matrizes de distância com o aplicativo Fitopac (Shepherd 1996), fizemos os testes de Mantel e de Monte Carlo no software PASSAGE 1.1 (Rosenberg 2001), e as regressões parciais múltiplas e o teste de Monte Carlo pelo aplicativo Permut! 3.4 (Legendre *et al.* 1994).

Para as matrizes da comunidade total e de seus componentes residente e transiente, ligadas às matrizes da variável declividade nas duas configurações de divisão, construímos curvas de riqueza considerando a média e seus intervalos de confiança ($p = 0,95$) por meio de reamostragem sem reposição em níveis de abundância progressivamente maiores (eixo X – número de indivíduos; eixo Y – número de espécies), com 10.000 iterações. Utilizamos um intervalo de duas em duas parcelas como variação da área amostral, para obtenção dos diferentes níveis de abundância, começando com duas parcelas e terminando com 10. As curvas foram construídas por meio do aplicativo EcoSim 7.0 (Gotelli & Entsminger 2001).

Resultados

VISÃO GERAL

Vegetação e variáveis ambientais

Amostramos 1.336 indivíduos de 179 espécies, 104 gêneros e 45 famílias. Dentre os indivíduos, classificamos 49% (30 espécies) como residentes do estrato herbáceo-arbustivo e 51% (149 espécies) como transientes (Anexo 1). Dentre as espécies residentes, a espécie com maior abundância foi *Psychotria leitana*, que correspondeu a 22,8% dos indivíduos nesse componente. Já para as espécies transientes, a espécie de maior abundância foi *Eriotheca pentaphylla*, que correspondeu a 7,8% dos indivíduos nesse componente. Essas duas espécies correspondem a 11,2% e 3,9%, respectivamente, do número de indivíduos da comunidade total (Anexo 1). Quanto à proporção de espécies raras, o componente residente apresentou 30% de espécies com um indivíduo; o componente transiente apresentou 39,6%; e a comunidade total 38% das espécies com um indivíduo. As variáveis ambientais indicaram que, mesmo em pequena escala, o ambiente é heterogêneo. Os dados apresentaram grande amplitude e os maiores coeficientes de variação foram do IC, seguido da declividade (Tabela 1). Não houve correlação significativa entre as variáveis, mesmo após a correção do efeito da autocorrelação espacial ($p > 0,05$).

Autocorrelação espacial

A autocorrelação das variáveis ambientais e dos eixos-1 da ACD, que representaram a vegetação e seus componentes, foi explicitada por modelos isotrópicos e mapas de superfície (Tabela 2 e Figs. 3 e 4). Os ajustes dos modelos isotrópicos aos semivariogramas foram acurados, apenas para as variáveis IC e declividade o ajuste foi menor (Tabela 2). A elevação foi a variável com o maior alcance na dependência espacial e toda a variação da elevação esteve espacialmente

estruturada, ou seja, o efeito pepita foi quase nulo (Tabela 2). Os eixos-1 da ACD, que representaram a vegetação e seus componentes residente e transiente, tiveram um maior alcance da dependência espacial do que as demais variáveis ambientais, com exceção do eixo-1 da ACD das espécies residentes, que teve um menor alcance do que a abertura do dossel. Entretanto, a variação espacialmente estruturada da abertura do dossel foi relativamente pequena. A maior proporção de variação espacialmente estruturada, depois da elevação, foi a da declividade e a menor, a do eixo-1 da ACD das espécies transientes. No geral, as variáveis ambientais tiveram uma maior proporção da variação espacialmente estruturada e um menor alcance da dependência espacial do que a vegetação e seus componentes (Tabela 2 e Figs. 3 e 4).

ABORDAGEM ANALÍTICA 1: INFLUÊNCIA DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS NA COMPOSIÇÃO DA COMUNIDADE TOTAL, RESIDENTE E TRANSIENTE

Na comunidade total, o microrrelevo convexo apresentou maior número de espécies e indivíduos do que o microrrelevo côncavo (Tabela 3). O componente transiente seguiu a tendência geral e apresentou maior número de espécies e indivíduos no microrrelevo convexo. No componente residente o maior número de espécies e indivíduos foi encontrado no microrrelevo côncavo (Tabela 3). Os componentes residente e transiente não apresentaram diferença significativa na proporção de espécies nas duas classes de microrrelevo, mas a proporção de indivíduos diferiu significativamente ($\chi^2 = 0,42$ para as espécies e $\chi^2 = 24,45$ para os indivíduos; g.l. = 1; $\alpha = 0,01$). As curvas de riqueza geradas por rarefação não apoiaram a idéia de que as duas classes de microrrelevo sustentariam níveis de riqueza distintos (Fig. 5). Houve uma grande sobreposição dos intervalos de confiança ao longo de toda a curva. Apenas as espécies residentes pareceram ser influenciadas pelas classes de relevo, mas a separação das curvas só ocorreu próximo ao

limite máximo de indivíduos reamostrados, o que enfraquece a significância desse resultado (Pillar 1998).

Os testes de Mantel simples e parciais, controlando-se o efeito da distância geográfica entre as parcelas, mostraram que a estrutura espacial das variáveis ambientais mensuradas em cada parcela foi correlacionada com a estrutura espacial da comunidade total e houve correlação entre a vegetação e as variáveis ambientais (Tabela 4). Para as espécies residentes, os resultados foram similares aos da comunidade total, mas a correlação foi menor. Nas espécies transientes encontramos a menor correlação e, quando filtramos o efeito da autocorrelação espacial, a correlação da estrutura da vegetação com a estrutura do ambiente não foi considerada significativa ($p > 0,01$). As maiores correlações entre o ambiente e a vegetação foram devidas à elevação e à declividade, porém a distância geográfica teve um papel ainda mais importante do que as variáveis ambientais individualmente (Fig. 6). Entretanto, nenhuma correlação parcial foi superior a 0,31.

O padrão encontrado pelo teste de Mantel se manteve quando usamos a regressão parcial múltipla, porém a influência do ambiente nas espécies transientes, apesar de pequena, foi significativa (Fig. 7). A influência exclusiva do ambiente na vegetação foi maior para as espécies residentes, mas a maior proporção da variação foi explicada para a comunidade total. A comunidade total foi influenciada mais fortemente pela elevação, seguida da declividade e distância geográfica (Tabela 5). Para as espécies residentes a influência da declividade foi praticamente igual à da elevação, e a abertura do dossel não teve efeito significativo. Para as espécies transientes, apenas a elevação e a distância geográfica tiveram algum efeito (Tabela 5).

Apesar de não encontrarmos significância nas correlações entre a vegetação e o IC, variáveis associadas ao microrrelevo, como a elevação e declividade, tiveram um papel importante na organização da comunidade, ao passo que a influência da abertura do dossel foi

pequena e significativa apenas quando consideramos a comunidade total. Contudo, a maior parte da variação na estrutura espacial não foi explicada pela distância geográfica e variáveis ambientais mensuradas, sobretudo nas espécies transientes.

ABORDAGEM ANALÍTICA 2: IMPORTÂNCIA RELATIVA DO DETERMINISMO AMBIENTAL

Somente a variável declividade, quando dividida entre os 20% com os maiores valores, 60% com valores intermediários e 20% com os menores valores, apresentou influência na composição da comunidade. As menores declividades não apresentaram correlação significativa com a composição da vegetação (Anexo 2). Após filtrar o efeito da distância geográfica, a correlação da declividade com a estrutura da comunidade total considerando as dez parcelas (20%) de maiores declives foi de 0,473 ($p = 0,0072$). Embora para os componentes residente e transiente da vegetação a significância tenha sido marginal, a correlação com a declividade, filtrando-se o efeito da distância geográfica, foi alta: 0,368 ($p = 0,058$) para as espécies residentes e 0,344 ($p = 0,042$) para as espécies transientes. Para os níveis intermediários de declividade (60% das parcelas), a influência também foi significativa, tanto para a comunidade total como para as espécies residentes ($p < 0,01$). Apenas para as espécies transientes a significância foi marginal ($p = 0,0105$), mas em comparação com as maiores declividades a correlação, filtrando-se o efeito da distância geográfica, foi menor: 0,226 para a comunidade total, 0,246 para as espécies residentes e 0,137 para as espécies transientes (Anexo 2).

A influência direta do declive mais íngreme na vegetação foi alta (Anexo 3). As maiores declividades explicaram 21,9% ($p = 0,003$) da composição da comunidade total, um valor maior do que toda a variação explicada pelas variáveis ambientais e o espaço para a comunidade total

(Fig. 7 e Tabela 5). Novamente, a regressão encontrou um padrão semelhante ao encontrado pela correlação. Para as espécies residentes, as maiores declividades tiveram uma influência de 10,9% ($p = 0,001$), embora nesse caso a explicação da distância geográfica tivesse sido de 19,3% ($p = 0,005$). Para as espécies transientes, 12,8% da variação foi explicada pelas maiores declividades, mas a significância foi marginal ($p = 0,012$). Não houve relação entre as declividades mais suaves com a vegetação. As declividades intermediárias exerceram influência significativa ($p < 0,01$) na comunidade total e seus componentes, porém a explicação foi pequena: 5,1% para a comunidade total, 5,9% para as espécies residentes e 1,9% para as espécies transientes.

Investigamos, então, se os resultados obtidos para as parcelas com declividades intermediárias estariam ligados aos maiores ou menores valores encontrados nessa classe. De maneira semelhante ao descrito acima, analisamos as parcelas divididas em 40% com declividades mais extremas, 20% com as declividades intermediárias e 40% com as declividades mais suaves. A correlação não foi significativa para nenhuma das alternativas analisadas ($p > 0,05$), e apenas as espécies residentes apresentaram significância marginal ($p = 0,013$) com 0,273 de correlação, filtrando-se o efeito da distância geográfica, com as declividades mais suaves. Esse valor foi menor do que o valor encontrado anteriormente para esse componente em 20% das parcelas com as menores declividades (Anexo 2). A regressão parcial múltipla forneceu um resultado similar. As espécies residentes foram significativamente relacionadas com as declividades mais suaves, que explicaram 7,56% ($p = 0,001$) de sua variação (Anexo 3).

As curvas de riqueza geradas para a comunidade total considerando as parcelas divididas pela declividade nas configurações apresentadas acima mostraram que para a configuração 20-60-20 as áreas com declividades mais suaves apresentaram riqueza significativamente superior (Fig. 8a). Já para as espécies residentes na configuração 20-60-20, essa separação não foi tão clara. Mas, a tendência se manteve com uma exceção: as áreas com declividades intermediárias

foram significativamente menos ricas (Fig. 8c). Para as espécies transientes, a tendência e a ordem se mantiveram as mesmas obtidas para a comunidade total, embora não tenha sido possível distinguir qual dos ambientes foi mais rico (Fig. 8e). Na configuração 40-20-40, para a comunidade total e espécies transientes, não houve diferença significativa de riqueza entre os ambientes, porém a tendência e a ordem mantiveram-se de acordo com a configuração anterior (Figs. 8b e 8f). Na configuração 40-20-40, apenas as espécies residentes apresentaram maior riqueza nos locais mais declivosos (Fig. 8d).

Discussão

As variáveis ambientais mensuradas apresentaram valores semelhantes ou mais altos do que os encontrados em estudos que as avaliaram em áreas maiores (Trichon *et al.* 1998; Nicotra *et al.* 1999; Webb & Peart 2000; Harms *et al.* 2001; Enoki & Abe 2004; Aiba *et al.* 2004; Poulsen *et al.* 2006). Ao contrário dos estudos de Aiba *et al.* (2004) e Enoki & Abe (2004), não encontramos correlação significativa entre o IC, a elevação e a declividade, sendo cada variável um componente independente da heterogeneidade ambiental da área que estudamos. Como em estudos anteriores (Vormisto *et al.* 2000; Poulsen *et al.* 2006), a escala fina que usamos foi capaz de captar uma alta heterogeneidade ambiental que tem o potencial de influenciar na composição da vegetação.

Encontramos autocorrelação espacial nas variáveis, com valores de dependência espacial do IC, da declividade e da abertura do dossel dentro da amplitude esperada para florestas tropicais (Condit *et al.* 2000; Nicotra *et al.* 1999). A elevada amplitude de dependência espacial da elevação refletiu o gradiente altitudinal da encosta onde se localiza a área de estudo. A dependência espacial dos eixos-1 da ACD, que representavam a vegetação, foi influenciada pela

estrutura espacial da elevação, porém a amplitude da dependência espacial da vegetação só não foi igual à da elevação porque a vegetação é limitada pela menor escala da dependência espacial das demais variáveis ambientais. Assim, a escala utilizada neste estudo foi compatível com a estrutura espacial das variáveis ambientais, com exceção da elevação, reforçando a expectativa de sua influência sobre a composição da vegetação.

PROCESSOS DETERMINÍSTICOS VS. ESTOCÁSTICOS

Em uma primeira análise, não encontramos uma forte determinação na organização da comunidade herbáceo-arbustiva pelas variáveis ambientais mensuradas. Valores de correlação comumente encontrados, tanto em pequenas como maiores escalas, para variáveis ambientais que influenciam a composição da vegetação estão acima de 40% (Phillips *et al.* 2003; Tuomisto *et al.* 2003b; Poulsen *et al.* 2006), ao passo que a explicação puramente ambiental da variação da composição da vegetação gira em torno de 13% a 60% (Phillips *et al.* 2003; Tuomisto *et al.* 2003a; b; Vormisto *et al.* 2004; Poulsen *et al.* 2006). Dentre os componentes residente e transiente, a menor resposta às variáveis ambientais foi das espécies transientes. Isso pode ser devida ao fato de que esse componente é constituído por indivíduos jovens de espécies dos estratos superiores. Esses indivíduos podem ter se estabelecido em áreas que não representem seu ótimo ambiental e nessa fase de desenvolvimento não teriam ainda sido filtrados pelo ambiente. A maioria das espécies cujos adultos estão associados a um hábitat não apresenta essa associação nas fases iniciais de desenvolvimento (Webb & Peart 2000; Comita *et al.* 2007). Por outro lado, amostramos jovens e adultos das espécies residentes que já passaram pelo filtro ambiental e, conseqüentemente, respondem mais fortemente à influência do ambiente sobre a sua composição.

Como variáveis associadas à topografia, a declividade, a elevação e o IC correlacionam-se com a fertilidade e o regime hídrico do solo (Sollins 1998; Vásquez & Givnish 1998; Poulsen *et al.* 2006). Esperávamos que o microrrelevo convexo apresentasse menor riqueza de espécies que o microrrelevo côncavo, por ser mais lixiviado e, conseqüentemente, mais pobre em nutrientes (Poulsen 1996; Aiba *et al.* 2004). De fato, estudos anteriores encontraram maior riqueza em sítios mais baixos, onde o acúmulo de água e nutrientes são maiores (Tuomisto *et al.* 1995; Poulsen 1996; Tuomisto & Poulsen 2000; Poulsen *et al.* 2006). É possível que a classificação qualitativa do microrrelevo em locais côncavos e convexos não seja conveniente para representar o gradiente de recursos. Encontramos que a estrutura da vegetação, também, não foi significativamente influenciada pelo IC quantitativo, mas o conjunto de variáveis representando microrrelevo exerceu maior influência do que a luminosidade. Nossos resultados concordaram com estudos anteriores, que encontraram um maior número de espécies associadas a feições topográficas do que a condições luminosas (Webb & Peart 2000; Aiba *et al.* 2004). Entretanto, Hubbell & Foster (1986) encontraram um maior número de espécies associadas a condições luminosas do que à topografia. Webb & Peart (2000) afirmaram que é necessária cautela na análise desses resultados. Eles alegaram que em áreas onde não existem grandes clareiras, o número de espécies significativamente associadas à luminosidade é baixo. Não encontramos nenhuma grande clareira, em parte devido às condições topográficas da região. Por outro lado, Hubbell & Foster (1986) afirmaram que, em uma área relativamente plana, o número de grandes clareiras é maior e assim possibilitaria a existência de espécies com alta demanda de luz nas fases iniciais do desenvolvimento.

A nossa escala de estudo não foi suficientemente grande para captarmos os efeitos ambientais comumente associados com a elevação da altitude, como a diminuição da temperatura (Rahbek 1995), e outros processos físico-químicos associados à queda na temperatura (Vásquez

& Givnish 1998; Givnish 1999). Consideramos que a influência da elevação está ligada à substituição contínua das espécies ao longo do gradiente altitudinal (Lieberman *et al.* 1996), e apesar da variação na elevação se revelar em uma escala mais grossa, a substituição de espécies ocorreu de maneira tão evidente que foi possível detectá-la mesmo numa escala muito fina.

No entanto, a maior proporção da variação na comunidade não foi explicada nem pelas variáveis ambientais mensuradas e nem pela distância geográfica. Essa proporção não explicada está associada tanto a processos determinísticos; como processos bióticos e abióticos não mensurados, que não estão diretamente correlacionados com as variáveis ambientais mensuradas, como a processos naturais de perturbação e a processos de perturbação antrópica; e associada, também, a processos estocásticos (Clark *et al.* 1999). Dado a grande proporção de espécies raras amostradas e a limitação de dispersão das espécies tropicais (Hurt & Pacala 1995; Hubbell *et al.* 1999), entre os processos estocásticos que ocorreriam está o confisco do hábitat por espécies competitivamente inferiores. Esse processo atrasa a dinâmica da comunidade e reduz a assimetria competitiva entre as espécies (Hurt & Pacala 1995), o que reduz o determinismo ambiental e promove a estocasticidade. Embora tenhamos obtido uma baixa explicação para a variação na composição da comunidade do estrato herbáceo-arbustivo, podemos afirmar que os processos determinísticos, associados ao microrrelevo, predominam na organização da comunidade sobre os processos estocásticos, como a deriva ecológica.

O PAPEL DO DETERMINISMO AMBIENTAL

Nossa expectativa de que a importância relativa do determinismo ambiental aumentaria quanto mais extremo fosse o hábitat (Chase 2007) foi corroborada. Devido à escala fina em que trabalhamos, não esperávamos encontrar grande determinismo decorrente da elevação. O IC não

se mostrou eficiente em representar variações ambientais nas análises iniciais, e não encontramos um aumento no determinismo ambiental nas áreas onde seus valores eram mais extremos. Como não amostramos grandes clareiras, a influência da abertura do dossel decorreu de valores intermediários (Montgomery & Chazdon 2001). Por outro lado, os maiores valores de declividade encontrado no local de estudo representam áreas muito íngremes, que contribuíram para o aumento relativo do determinismo ambiental.

Apesar de a explicação da variação da vegetação pela declividade ter sido pequena em relação à variação total na composição da vegetação, essa explicação foi maior do que a explicação de todas as variáveis em conjunto na composição da comunidade total. Chase (2007) encontrou uma maior similaridade e uma redução de 45% na riqueza regional das espécies devido aos ambientes mais extremos. Nossos resultados mostraram a atuação relativa do determinismo ambiental. Nos locais onde o ambiente é menos extremo o banco de espécies capazes de colonizá-los é maior e, assim, processos estocásticos operariam com maior influência. Em condições métricas há mais margem para o que poderíamos chamar de erro na montagem padrão (assembly error by default). Por outro lado, em ambientes extremos o banco de espécies potencialmente colonizadoras é menor e apenas espécies com determinadas características conseguem se estabelecer, levando a uma maior similaridade florística entre esses locais, como consequência da seleção por nicho (Chase 2007). Como causa desse determinismo ambiental, espera-se menor riqueza nas áreas mais extremas (Chase 2007). Confirmamos essa expectativa tanto para a comunidade total quanto para o componente transiente. O resultado que encontramos para a comunidade total decorreu predominantemente da influência das espécies transientes. No componente residente, a menor riqueza foi encontrada nos locais com declividades mais suaves e as maiores riquezas, nos locais mais íngremes.

A ocorrência de menor riqueza do componente residente nas áreas de declividade mais suaves é respaldada pela influência pequena, mas significativa, das áreas de declividades mais suaves na organização do componente residente. Esses resultados podem ser explicados pela hipótese de que as espécies residentes sofrem forte competição com as espécies transientes pelo estabelecimento nas áreas menos inóspitas (Wright 2002). Dessa forma, as espécies residentes são mais bem sucedidas ao se estabelecerem nas áreas onde as espécies transientes não conseguem ser competidoras eficientes.

As áreas com forte declividade estão relacionadas à pouca profundidade dos solos e à maior incidência de deslizamentos (Gale & Barfod 1999), dificultando a fixação de sementes e de indivíduos maiores, mas favorecendo a fixação de indivíduos menores e com reprodução vegetativa. Observamos que a maioria das espécies residentes apresenta alta taxa de reprodução vegetativa, principalmente as espécies de *Arecaceae*, *Begoniaceae* e *Rubiaceae*, as famílias mais importantes do componente residente. Nas espécies transientes, prevalece a reprodução por sementes (Crawley 1997). Nos nossos resultados, essa diferença se expressou no alcance da dependência espacial encontrada para os dois componentes. A dependência espacial apresentou menor alcance nas espécies residentes do que nas transientes, ou seja, as espécies residentes se apresentaram mais agregadas espacialmente como consequência tanto da maior limitação de sua dispersão quanto do predomínio da reprodução vegetativa. Em ambientes mais extremos, o custo da reprodução sexuada é ainda mais alto e a reprodução vegetativa torna-se vantajosa, principalmente para as plantas herbáceas (Crawley 1997).

Sugerimos que as espécies residentes sejam as melhores colonizadoras nas áreas mais íngremes, devido ao seu menor porte e maior taxa de reprodução vegetativa e que as espécies transientes levem vantagem na colonização dos ambientes menos íngremes. Como a reprodução

vegetativa seria necessária para as espécies residentes se estabelecerem, o componente residente teria menor diversidade que o componente transiente.

Conclusões

Mesmo variáveis ambientais correlacionadas com importantes fatores ambientais para a vegetação, como luminosidade, fertilidade e regime hídrico, não são suficientes para prever como é a maior parte da composição da comunidade. Por outro lado, a variação da composição também não está associada integralmente ao espaço, ou seja, a processos estocásticos. A vegetação responde a múltiplos fatores tanto bióticos quanto abióticos não relacionados entre si e que atuam em diferentes escalas de tempo e espaço, o que torna difícil a quantificação de todos os processos que influenciam a organização da comunidade. Entretanto, pudemos observar a influência relativa de processos determinísticos e estocásticos e onde cada processo atua com maior influência para organizar a comunidade. A observação da importância de locais extremos foi crucial para evidenciar a relação existente entre os dois componentes florísticos e estruturais que formam o estrato herbáceo-arbustivo. Corroboramos a hipótese de que o determinismo ambiental aumenta no local onde o ambiente é mais extremo, mas para entendermos melhor o quanto essa constatação é importante para a montagem da comunidade temos que testar o determinismo de mais variáveis com valores extremos e em diferentes escalas. Contudo, em parte esclarecemos como, em uma mesma comunidade os processos determinísticos e estocásticos atuam em conjunto.

Referências bibliográficas

- Aiba, S., Kitayama, K. & Takyu, M. (2004) Habitat associations with topography and canopy structure of tree species in a tropical montane forest on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology*, **174**, 147-161.
- Alonso, D., Etienne, R.S. & McKane, A.J. (2006) The merits of neutral theory. *Trends In Ecology & Evolution*, **21**, 451-457.
- Angiosperm Phylogeny Group (2003) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of The Linnean Society*, **141**, 399-436.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, **73**, 1045-1055.
- Brokaw, N & Busing, R.T. (2000) Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 183-188.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003) *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chase, J.M. (2007) Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, **104**, 17430-17434.
- Chave, J. (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 241-253.
- Chazdon, R.L. & Pearcy, R.W. (1991) The importance of sunflecks for forest understory plants - Photosynthetic machinery appears adapted to brief, unpredictable periods of radiation. *BioScience*, **41**, 760-766.
- Cielo, R., Gneri, M.A. & Martins, F.R. (2007) Position on slope, disturbance, and tree species coexistence in a Seasonal Semideciduous Forest in SE Brazil. *Plant Ecology*, **190**, 189-203.

- Clark, D.B., Palmer, M.W. & Clark, D.A. (1999) Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, **80**, 2662-2675.
- Comita, L.S., Condit, R. & Hubbell, S.P. (2007) Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology*, **95**, 482-492.
- Condit, R., Ashton, P.S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S.P., Foster, R.B., Itoh, A., LaFrankie, J.V., Lee, H.S., Losos, E., Manokaran, N., Sukumar, R. & Yamakura, T. (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, **288**, 1414-1418.
- Costa, F.R.C., Magnusson, W.E. & Luizao, R.C. (2005) Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, **93**, 863-878.
- Crawley, M.J. (1997) Life history and environment. *Plant Ecology* (ed M.J. Crawley), pp. 73-131. Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- Duque, A., Sanchez, M., Cavelier, J. & Duivenvoorden, J.F. (2002) Different floristic patterns of woody understorey and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, **18**, 499-525.
- Enoki, T. & Abe, A. (2004) Saplings distribution in relation to topography and canopy openness in an evergreen broad-leaved Forest. *Plant Ecology*, **173**, 283-291.
- Frazer, G., Canham, C. & Lertzman, K. (1999) *Gap Light Analyzer Version 2: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs*. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Gale, N. & Barfod, A.S. (1999) Canopy tree mode of death in a western Ecuadorian rain forest.

- Journal of Tropical Ecology*, **15**, 415-436.
- Gamma Design Software (2004) *GS+: Geostatistics for the Environmental Sciences*. Gamma Design Software, Plainwell, Michigan.
- Gilliam, F.S., Turrill, N.L. & Adams, M.B. (1995) Herbaceous-layer and overstory species in clear-cut and mature central Appalachian hardwood forests. *Ecological Applications*, **5**, 947-55.
- Gilliam, F.S., Turrill, N.L., Aulick, S.D., Evans, D.K. & Adams, M.B. (1994) Herbaceous layer and soil response to experimental acidification in a central appalachian hardwood forest. *Journal of Environmental Quality*, **23**, 835-844.
- Givnish, T.J. (1999) On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology*, **87**, 193-210.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2001) *EcoSim: Null models software for ecology*. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesity-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- Grubb, P.J. (1977) Maintenance of species-richness in plant communities - importance of regeneration niche. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **52**, 107-145.
- Hardin, G. (1960) Competitive exclusion principle. *Science* **131**, 1292-1297.
- Harms, K.E., Condit, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, **89**, 947-959.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (1986) Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity* (ed. M. Soule), pp. 205-231. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Hubbell, S.P. (1997) A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs*, **16**, S9-S21.

- Hubbell, S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hubbell, S.P. (2005) Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, **19**, 166-172.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S.J. & de Lao, S.L. (1999) Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, **283**, 554-557.
- Hurtt, G.C. & Pacala, S.W. (1995) The consequences of recruitment limitation - reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology*, **176**, 1-12.
- Hutchinson, G.E. (1957) Population studies - animal ecology and demography - concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **22**, 415-427.
- Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa-Rosalia or why are there so many kinds of animals *American Naturalist*, **93**, 145-159.
- Isaaks, A.H. & Srivastava, R.M. (1989) *An introduction to applied geostatistics*. Oxford University Press, New York.
- Jirka, S., McDonald, A.J., Johnson, M.S., Feldpausch, T.R., Couto, E.G. & Riha, S.J. (2007) Relationships between soils hydrology and forest structure and composition in the southern Brazilian Amazon. *Journal of Vegetation Science*, **18**, 183-194.
- Legendre, P. & Fortin, M.J. (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, **80**, 107-138.
- Legendre, P., Lapointe, F.J. & Casgrain, P. (1994) Modeling brain evolution from behavior - A permutational regression approach. *Evolution*, **48**, 1487-1499.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical ecology*. Elsevier Science B.V., New York.

- Leibold, M.A. & McPeck, M.A. (2006) Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, **87**, 1399-1410.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. & Hartshorn, G.S. (1996) Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, **84**, 137-152.
- Lichstein, J.W. (2007) Multiple regressions on distance matrices: a multivariate spacial analysis tool. *Plant Ecology*, **188**, 117-131.
- McCune, B. & Mefford, M.J. (1999) *Multivariate analysis of ecological data*. Version 4. MjM software. Gleneden Beach, Oregon.
- Montgomery, R.A. & Chazdon, R.L. (2002) Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*, **131**, 165-174.
- Nicotra, A.B., Chazdon, R.L. & Iriarte, S.V.B. (1999) Spatial heterogeneity of light and woody seedling in regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, **80**, 1908-1926.
- Norden, N., Chave, J., Caubere, A., Chatelet, P., Ferroni, N., Forget, P.M. & Thebaud, C. (2007) Is temporal variation of seedling communities determined by environment or by seed arrival? A test in a neotropical Forest. *Journal of Ecology*, **95**, 507-516.
- Phillips, O.L., Vargas, P.N., Monteagudo, A.L., Cruz, A.P., Zans, M.E.C., Sanchez, W.G., Yli-Halla, M. & Rose, S. (2003) Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology*, **91**, 757-775.
- Pillar, V.D.P. (1998) Sampling sufficiency in ecological surveys. *Abstracta Botanica*, **22**, 37-48.
- Poulsen, A.D. (1996) Species richness and density of ground herbs within a plot of lowland rainforest in north-west Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, **12**, 177-190.
- Poulsen, A.D., Tuomisto, H. & Balslev, H. (2006) Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. *Biotropica*, **38**, 468-478.

- Rahbek, C. (1995) The elevational gradient of species richness - a uniform pattern. *Ecography*, **18**, 200-205.
- Richards, P.W. (1996) *The tropical rain forest: an ecological study*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Rosenberg, M.S. (2001) *PASSAGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics, and Geographic Exegesis*. Version 1.1. Department of Biology, Arizona State University, Tempe.
- Setzer, J. (1966) *Atlas climatológico do estado de São Paulo*. Comissão Interestadual da Bacia do Paraná-Paraguai, CESP, São Paulo.
- Shepherd, G.J. (1996) *Fitopac : manual do usuário*. Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas, Campinas
- Sollins, P. (1998) Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: Does soil matter? *Ecology*, **79**, 23-30.
- Souza, A.F. & Martins, F.R. (2005) Spatial variation and dynamics of flooding, canopy openness, and structure in a Neotropical swamp forest. *Plant Ecology*, **180**, 161-173.
- Souza, V.C. & Lorenzi, H. (2005) *Botânica sistemática: Guia ilustrado para a identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II*. Instituto Plantarum. Nova Odessa, São Paulo.
- Tilman, D. (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Tilman, D. (1988) *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Tilman, D. (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats *Ecology*, **75**, 2-16.
- Trichon, V., Walter, J.M.N. & Laumonier, Y. (1998) Identifying spatial patterns in the tropical rain forest structure using hemispherical photographs. *Plant Ecology*, **137**, 227-244.

- Tuomisto, H. & Poulsen, A.D. (2000) Pteridophyte diversity and species composition in four Amazonian rain forests. *Journal of Vegetation Science* **11**, 383-396.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. (2003a) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, **299**, 241-244.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Aguilar, M. & Sarmiento, A. (2003b) Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology*. **91**, 743-756.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Kalliola, R., Linna, A., Danjoy, W. & Rodriguez, Z. (1995) Dissecting Amazonian Biodiversity. *Science*, **269**, 63-66.
- van den Berg, E. & Oliveira-Filho, A.T. (1999) Spatial partitioning among tree species within an area of tropical montane gallery forest in south-eastern Brazil. *Flora*, **194**, 246-266.
- Vázquez, J.A. & Givnish, T.J. (1998) Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlan. *Journal of Ecology*, **86**, 999-1020.
- Vieira, S. (1980) Introdução à bioestatística. 3ed. Editora Campus, Rio de Janeiro.
- Vormisto, J., Phillips, O.L., Ruokolainen, K., Tuomisto, H. & Vasquez, R. (2000) A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in an Amazonian rainforest. *Ecography* **23**, 349-359.
- Vormisto, J., Svenning, J.C., Hall, P. & Balslev, H. (2004) Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology* **92**, 577-588.
- Webb, C.O. & Peart, D.R. (2000) Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*, **88**, 464-478.
- Wright, S.J. (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, **130**, 1-14.

Yamakura, T, Kanzaki, M., Itoh, A., Ohkubo, T., Ogino, K., Chai, E.O.K., Lee, H.S., Ashton, P.S. (1995) Topography of a large scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. *Tropics*, **5**, 41-56.

Tabela 1 Descritores estatísticos das variáveis ambientais, abertura do dossel (Abert. do dossel), declividade, elevação e índice de convexidade (IC), mensuradas na Fazenda Capricórnio, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP, Brasil. Valor máximo (máx.), valor mínimo (min.), amplitude (ampl.) e média com coeficiente de variação (média (CV%)).

Variável ambiental	máx.	min.	ampl.	média (CV%)
Abert. do dossel (%)	16,47	5,61	10,86	9,212 (25,6)
Declividade (°)	49,5	5	44,5	25,05 (36,6)
Elevação (m)	389,95	351,61	38,34	374,7 (2,8)
IC	4,656	-3,742	8,398	0,353 (45,4*)

*Para o cálculo do coeficiente de variação os valores do IC foram padronizados.

Tabela 2 Parâmetros dos modelos isotrópicos ajustados aos semivariogramas das variáveis ambientais, abertura do dossel (Abert. do dossel), declividade, elevação e índice de convexidade (IC), e para os eixos-1 das ACDs da comunidade total, vegetação residente (veg. resd.) e vegetação transiente (veg. trans.), mensurados na Fazenda Capricórnio, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP, Brasil. Tipo do modelo (Modelo), alcance da dependência espacial (Range), valor no qual o modelo cruza o eixo y (Nugget), valor no eixo y da assíntota do modelo (Sill), variância espacialmente estruturada (VEE), valor do ajuste do modelo aos dados (r^2).

Variável	Modelo	Range (m)	Nugget	Sill	VEE	r^2
eixo-1 da ACD	Gaussiano	50,58	0,365	1,12	0,673	1
eixo-1 da ACD veg. resd.	Esférico	46,30	0,270	1,58	0,829	0,965
eixo-1 da ACD veg. trans.	Gaussiano	77,08	0,106	0,22	0,507	0,956
Elevação (m)	Gaussiano	125,75	0,100	278,30	1	0,967
IC	Esférico	29,40	0,343	2,90	0,882	0,686
Abert. do dossel (%)	Gaussiano	48,32	3,110	6,83	0,545	0,845
Declividade (°)	Gaussiano	20,61	11,300	90,40	0,942	0,655

Tabela 3 Número de espécies (Riqueza) e número de indivíduos (n. ind.) para a comunidade total e cada componente do estrato herbáceo-arbustivo (espécies residentes e transientes) em cada uma das duas classes do índice de convexidade quantitativo (microrrelevo côncavo e convexo), mensurados na Fazenda Capricórnio, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP, Brasil.

Componentes da vegetação	Classe de microrrelevo			
	Côncavo		Convexo	
	Riqueza	n. ind.	Riqueza	n. ind.
Comunidade total	116	618	143	718
Espécies residentes	24	349	19	307
Espécies transientes	92	269	124	411

Tabela 4 Resultado do teste de Mantel simples e parcial (controlando-se o efeito da distância geográfica) entre a comunidade do estrato herbáceo-arbustivo e de seus componentes (vegetação residente e transiente) e a matriz de distância ambiental, que reuniu a elevação, declividade, abertura de dossel e índice de convexidade. Na Fazenda Capricórnio, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP, Brasil. Os valores de $p < 0,01$ foram considerados significativos

Comunidade do estrato herbáceo-arbustivo	Mantel simples		Mantel parcial	
	rM	p	rM	p
Comunidade total	0,3034	0,0001	0,2353	0,0001
Espécies residentes	0,2411	0,0002	0,1787	0,0064
Espécies transientes	0,1934	0,0002	0,1447	0,0119

Tabela 5 Resultados dos modelos das regressões parciais múltiplas para a vegetação do estrato herbáceo-arbustivo e seus componentes (residente e transiente), calculados por meio do procedimento direto seguido do procedimento reverso, e a variação na composição explicada por cada variável ambiental, calculado pelo procedimento reverso para os dados coletados na Fazenda Capricórnio, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP, Brasil. Coeficiente de regressão “b” (coef. b) e porcentagem da variância explicada ($\% \Delta r^2$), os valores considerados significativos foram $p \leq 0,01$.

Variável Ambiental	Comunidade total		Espécies residentes		Espécies transientes	
	coef. b	valor p	coef. b	valor p	coef. b	valor p
Elevação (m)	0.2917	0.001	0.2658	0.001	0.1847	0.001
Distância geográfica (m)	0.1275	0.001	0.1032	0.001	0.0877	0.005
Declividade (°)	0.117	0.001	0.1732	0.001	-	-
Abertura do dossel (%)	-	-	-	-	-	-
Índice de convexidade	-	-	-	-	-	-

Variável Ambiental	Comunidade total		Espécies residentes		Espécies transientes	
	$\% \Delta r^2$	valor p	$\% \Delta r^2$	valor p	$\% \Delta r^2$	valor p
Elevação (m)	3.630	0.001	3.114	0.001	1.466	0.001
Distância geográfica (m)	1.208	0.001	0.792	0.002	0.572	0.004
Declividade (°)	1.464	0.001	3.106	0.001	-	-
Abertura do dossel (%)	-	-	-	-	-	-
Índice de convexidade	-	-	-	-	-	-

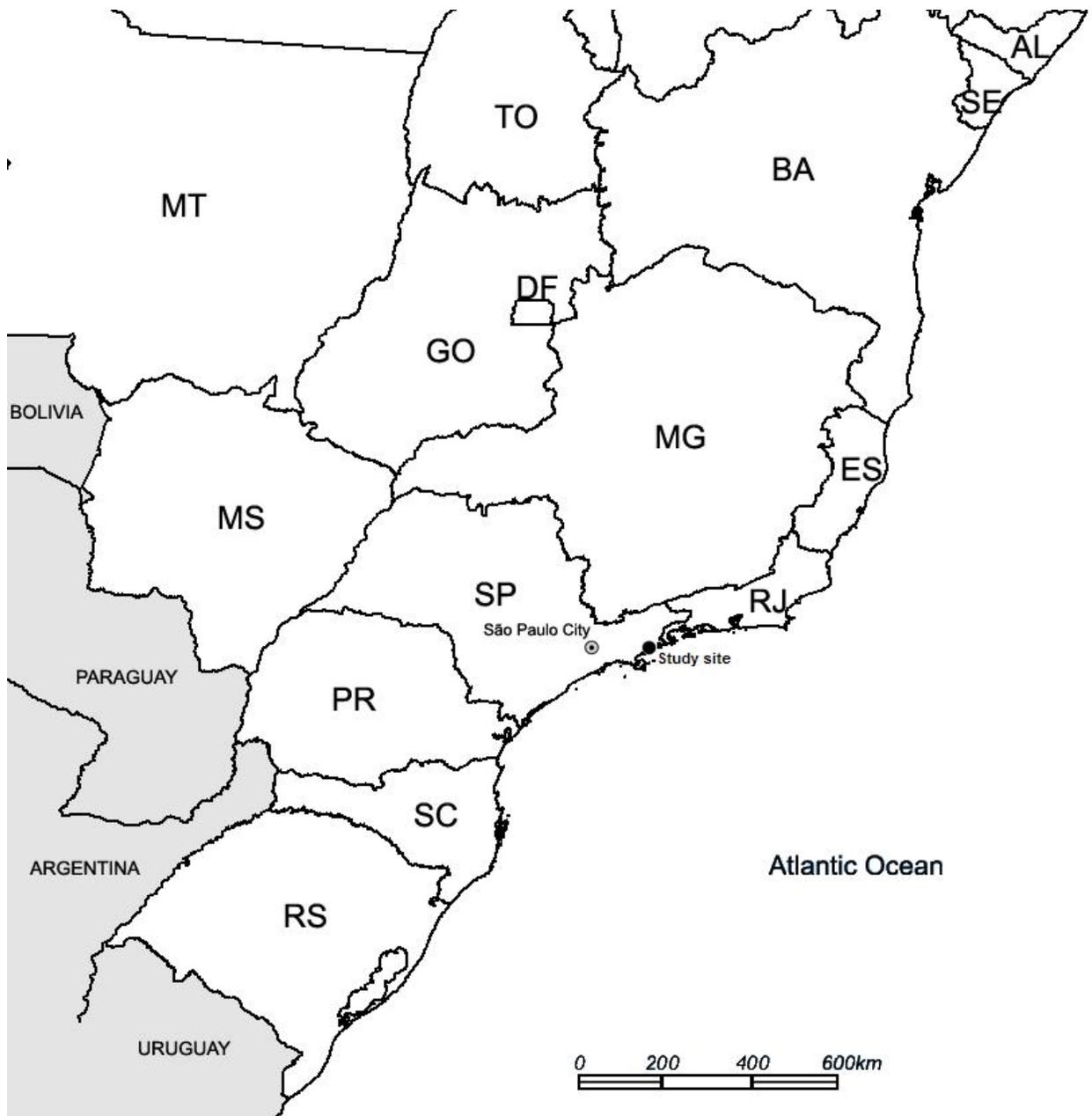


Figura 1 Localização da área de estudo. Na figura está localizada a capital do estado de São Paulo e o local de estudo está representado por um ponto.

a9	b9	c9	d9	e9	f9	g9	h9	i9	j9
a8	b8	c8	d8	e8	f8	g8	h8	i8	j8
a7	b7	c7	d7	e7	f7	g7	h7	i7	j7
a6	b6	c6	d6	e6	f6	g6	h6	i6	j6
a5	b5	c5	d5	e5	f5	g5	h5	i5	j5
a4	b4	c4	d4	e4	f4	g4	h4	i4	j4
a3	b3	c3	d3	e3	f3	g3	h3	i3	j3
a2	b2	c2	d2	e2	f2	g2	h2	i2	j2
a1	b1	c1	d1	e1	f1	g1	h1	i1	j1
a0	b0	c0	d0	e0	f0	g0	h0	i0	j0

Figura 2 Desenho esquemático da área amostral de 1-ha e os quadros de 10 x 10 m selecionados onde foram instaladas as parcelas de 3 x 3 m para a amostragem do estrato herbáceo-arbustivo. Os quadros com preenchimento mais claro representam o índice de convexidade positivo (microrrelevo convexo) e as com preenchimento mais escuro representam o índice de convexidade negativo (microrrelevo côncavo). Parcelas instaladas na Fazenda Capricórnio, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP, Brasil.

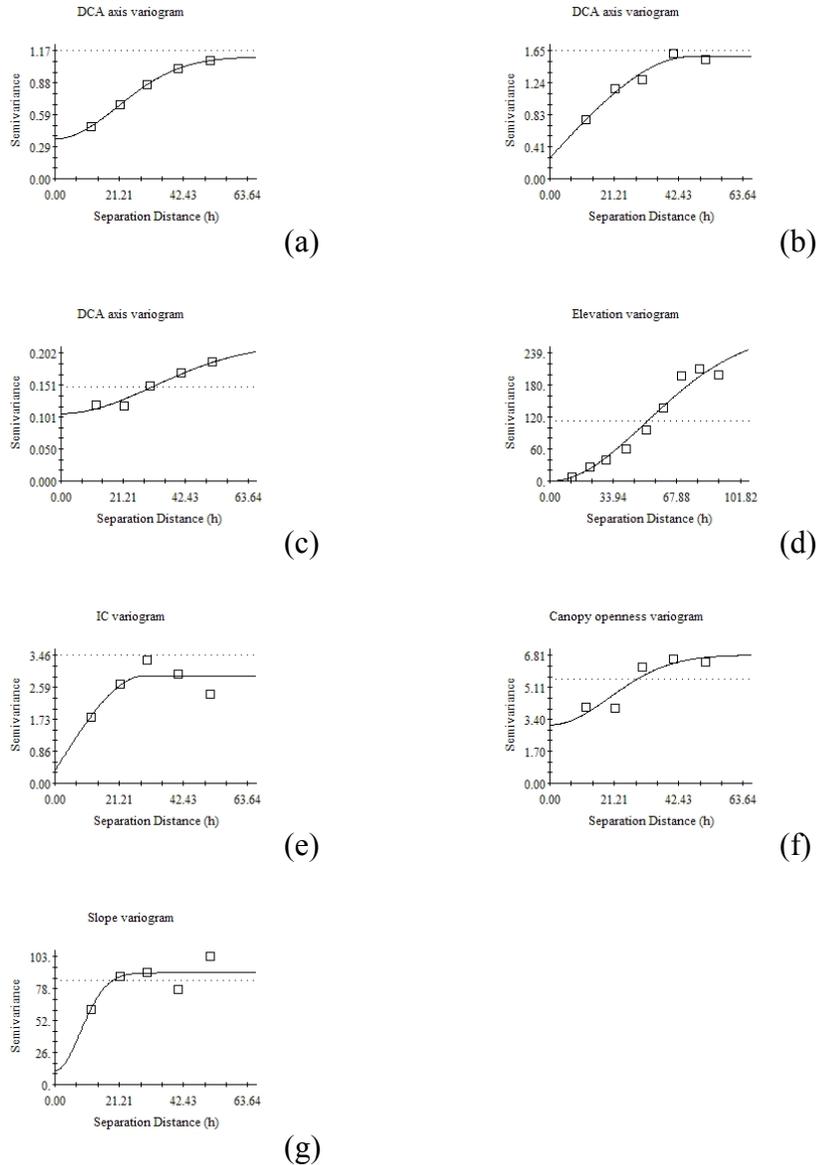


Figura 3 Gráficos dos modelos isotrópicos ajustados à semivariogramas dos dados da vegetação do estrato herbáceo-arbustivo e variáveis ambientais, coletados na Fazenda Capricórnio, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP, Brasil. (a) eixo-1 da ACD da comunidade total; (b) eixo-1 da ACD das espécies residentes; (c) eixo-1 da ACD das espécies transientes; (d) elevação; (e) índice de convexidade; (f) abertura do dossel; (g) declividade.

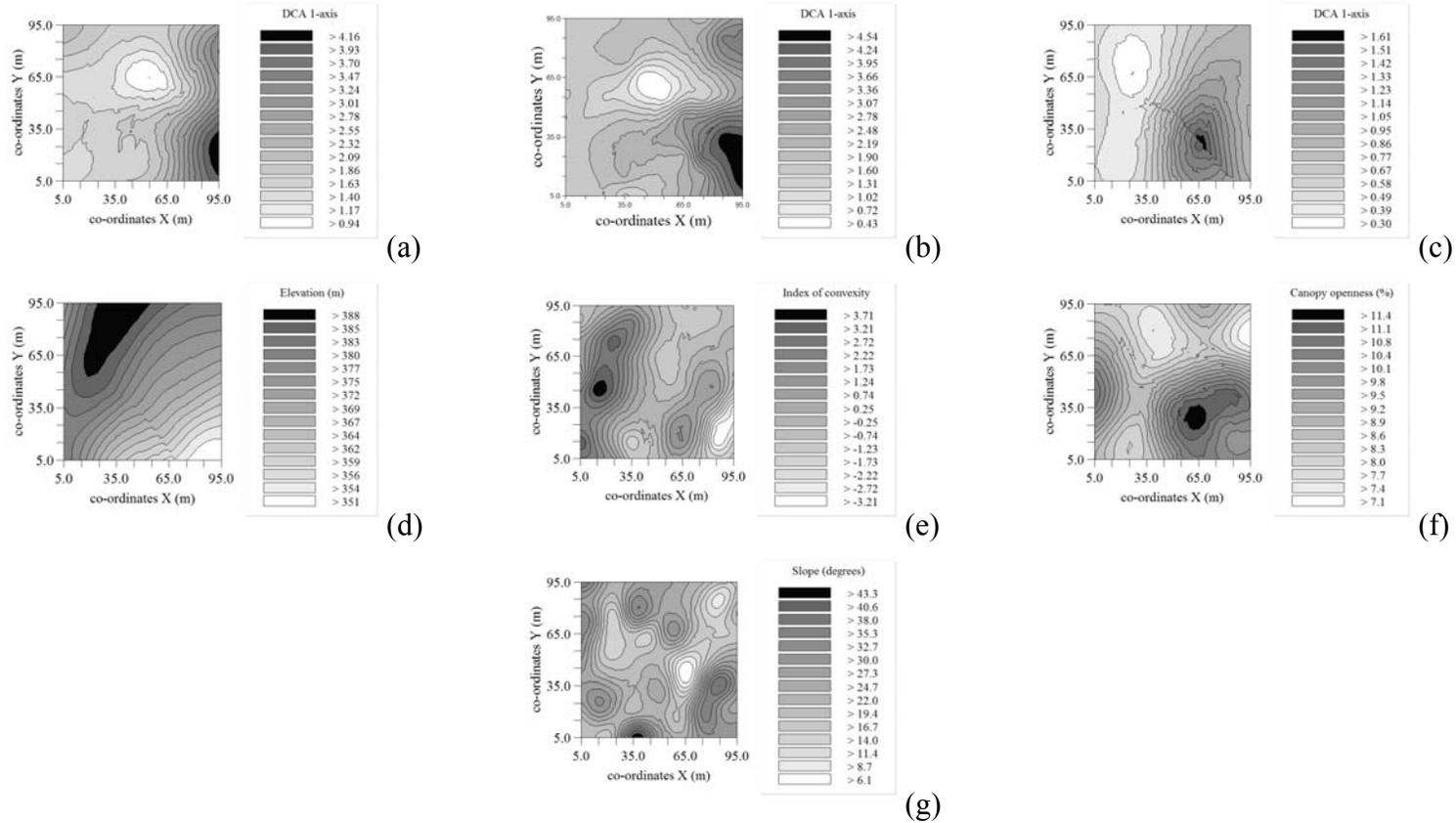
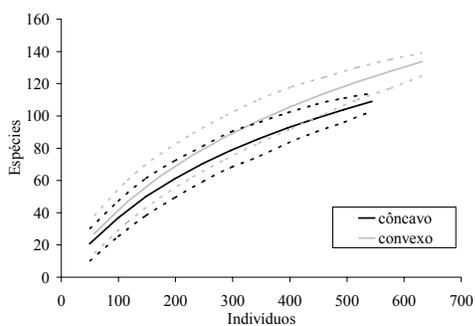
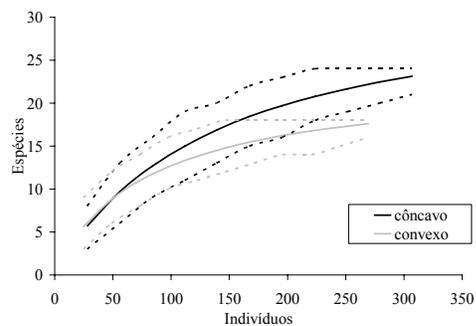


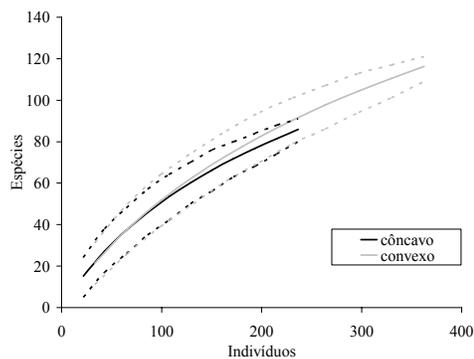
Figura 4 Mapas de superfície, construídos por crigagem, dos modelos isotrópicos ajustados aos semivariogramas da vegetação do estrato herbáceo-arbustivo e seus componentes residente e transiente, e das variáveis ambientais coletadas na Fazenda Capricórnio, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP, Brasil. (a) eixo-1 da ACD da comunidade total; (b) eixo-1 da ACD das espécies residentes; (c) eixo-1 da ACD das espécies transientes; (d) elevação; (e) índice de convexidade; (f) abertura do dossel; (g) declividade.



(a)



(b)



(c)

Figura 5 Curvas de riqueza, geradas por rarefação, da vegetação do estrato herbáceo-arbustivo e seus componentes residentes e transientes, nas duas classes de microrrelevo (côncavo e convexo) da Fazenda Capricórnio, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP, Brasil. As linhas pontilhadas no entorno das curvas representam 95% de intervalo de confiança. (a) comunidade total; (b) espécies residentes e (c) espécies transientes.

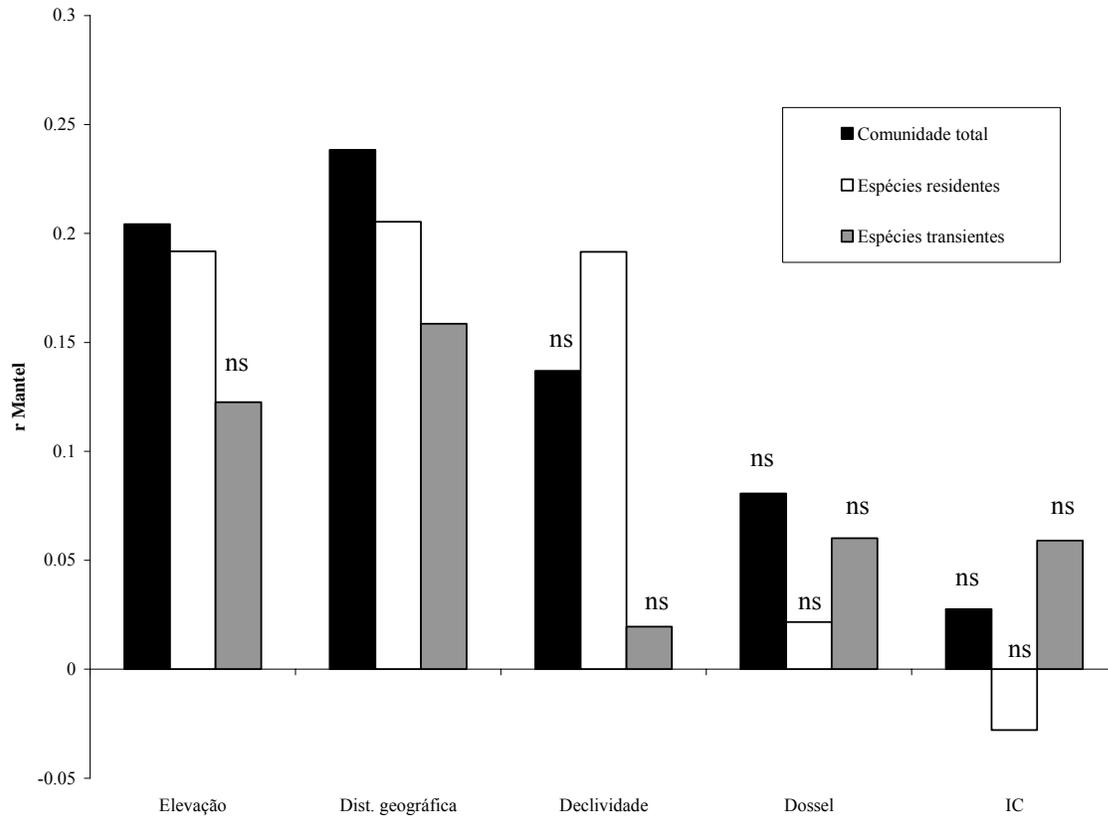


Figura 6 Resultados das correlações de Mantel parcial (controlando-se o efeito da distância geográfica), e da correlação de Mantel simples (distância geográfica), entre as variáveis ambientais, elevação, distância geográfica, declividade, abertura do dossel e índice de convexidade e a vegetação do estrato herbáceo-arbustivo e seus componentes residente e transiente, da Fazenda Capricórnio, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP, Brasil. Resultados não significativos (ns) $p > 0,01$.

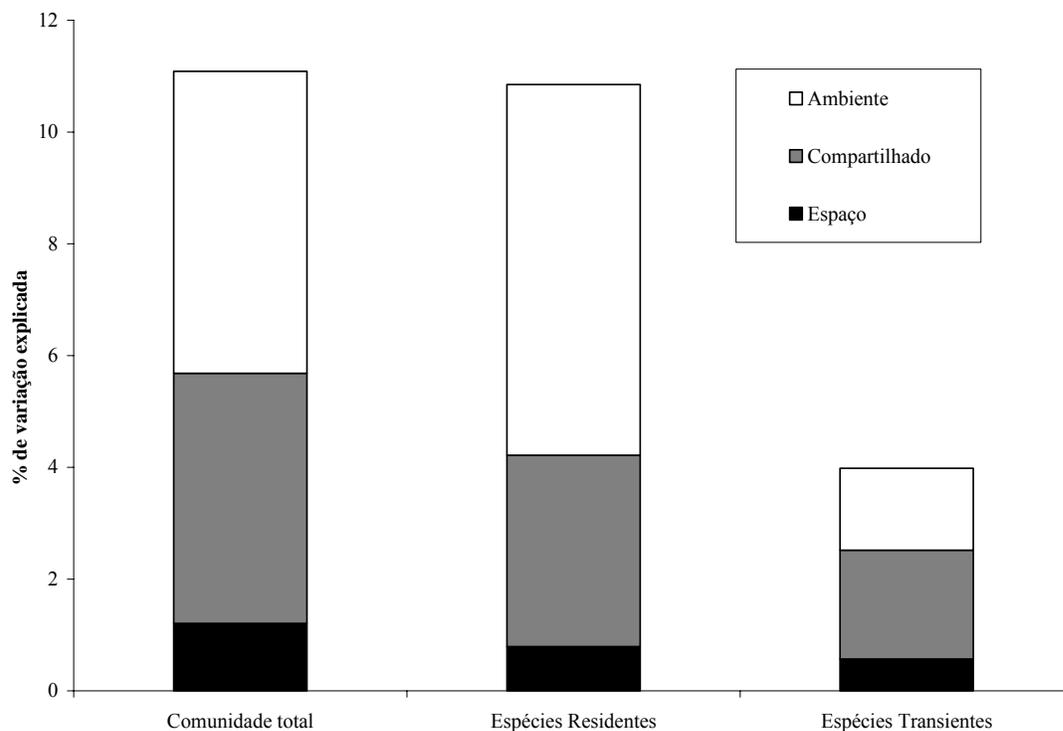


Figura 7 Resultado da regressão parcial múltipla, calculado pelo procedimento reverso entre as variáveis ambientais e a vegetação do estrato herbáceo-arbustivo, e seus componentes residente e transiente, da Fazenda Capricórnio, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP, Brasil. A variação explicada está dividida nas porções explicadas somente pelo ambiente, somente pelo espaço e a porção da variação explicada pela coincidência de estrutura espacial das variáveis ambientais e da vegetação (compartilhada).

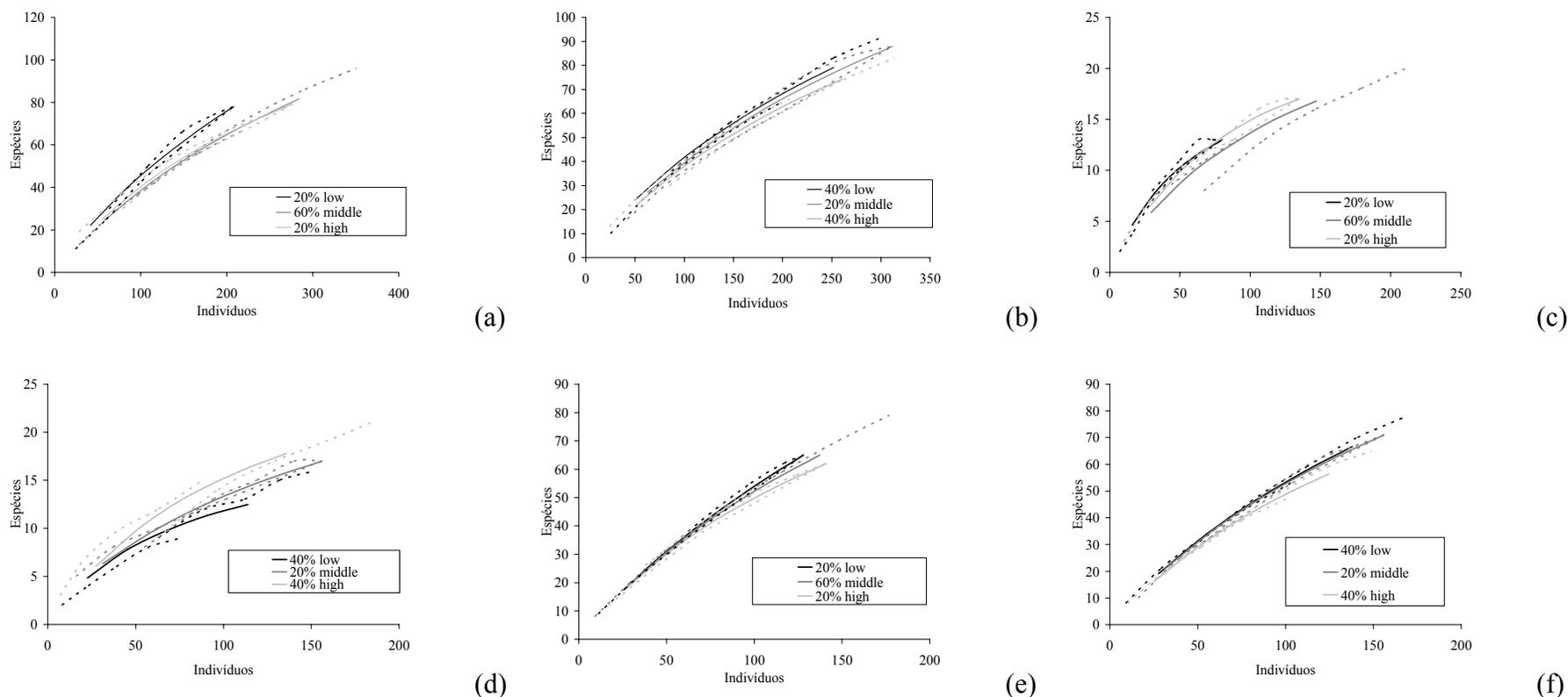


Figura 8 Curvas de riqueza, geradas por rarefação, da vegetação do estrato herbáceo-arbustivo e seus componentes residente e transiente, nas duas configurações analisadas: divididas em 20% mais declivosas, 60% intermediárias e 20% com declives mais suaves e divididas em 40% mais declivosas, 20% intermediárias e 40% com os declives mais suaves. Para a comunidade total, na configuração 20-60-20 (a) e na configuração 40-20-40 (b); vegetação residente, na configuração 20-60-20 (c) e na configuração 40-20-40 (d); e vegetação transiente, na configuração 20-60-20 (e) e na configuração 40-20-40 (f).

Anexo 1 Lista florística, com as famílias, hábitat (residente ou transiente do estrato herbáceo-arbustivo) e número de indivíduos (n. ind.) das espécies amostradas no estrato herbáceo-arbustivo de um trecho do Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, Ubatuba, SP.

Família	Espécie	Hábitat	n. ind.
Acanthaceae	<i>Aphelandra colorata</i> (Vell.) Wash.	residente	1
	<i>Justicia meyeniana</i> Lindau	residente	6
Amaranthaceae	<i>Celosia corymbifera</i> Didr.	transiente	1
Annonaceae	<i>Guatteria australis</i> St.Hill.	transiente	1
	<i>Guatteria nigrescens</i> Mart.	transiente	1
Apocynaceae	Asclepiadoidea sp1	transiente	3
	Asclepiadoidea sp2	transiente	5
	<i>Condylocarpon isthmicum</i> (Vell.) A. DC.	transiente	1
	<i>Forsteronia pilosa</i> Müll. Arg.	transiente	2
	<i>Malouetia arborea</i> Miers.	transiente	3
	<i>Tabernaemontana hystrix</i> Steud.	transiente	1
	<i>Temnadenia cf. odorifera</i> (Vell.) J. F. Morales	residente	1
Aquifoliaceae	<i>Ilex theezans</i> Mart.	transiente	3
Araliaceae	<i>Dendropanax cuneatus</i> Decne. & Planch.	transiente	1
	<i>Schefflera calva</i> (Cham.) Frodin & Fiaschi	transiente	1
Arecaceae	<i>Attalea dubia</i> (Mart.) Burret	transiente	1
	<i>Bactris hatschbachii</i> Noblick ex A. J. Hend.	residente	52
	<i>Bactris setosa</i> Mart.	transiente	1
	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	transiente	22
	<i>Geonoma elegans</i> Mart.	residente	132
	<i>Geonoma gamiova</i> Barb. Rodr.	residente	11
	<i>Geonoma pohliana</i> Mart.	residente	5
	<i>Syagrus pseudococos</i> (Raddi) Glassman	transiente	1
Asteraceae	<i>Mikania aff. sericea</i> Hook. & Arn.	transiente	7
	<i>Mikania lundiana</i> DC.	transiente	1
	<i>Piptocarpha axillares</i> Baker	transiente	2
Begoniaceae	<i>Begonia hookeriana</i> Gilg ex Engl.	residente	79
	<i>Begonia itupavensis</i> Brade	residente	43
	<i>Begonia parilis</i> Irmsch.	residente	6
Bignoniaceae	<i>Adenocalymma comosum</i> DC.	transiente	16
	<i>Tabebuia serratifolia</i> Nichols.	transiente	1
Boraginaceae	<i>Cordia</i> sp.	transiente	1
	<i>Cordia taguahyensis</i> Vell.	transiente	1
Burseraceae	<i>Protium heptaphyllum</i> March.	transiente	1
Cardiopteridaceae	<i>Citronella megaphylla</i> (Miers) R. A. Howard	transiente	1
Celastraceae	<i>Cheiloclinium serratum</i> (Cambess.) A. C. Sm.	transiente	1
	<i>Elachyptera micrantha</i> (Cambess.) A. C. Sm.	transiente	4
	<i>Maytenus evonymoides</i> Reissek	transiente	1
	<i>Pristimera celastroides</i> (Kunth.) A. C. Sm.	transiente	4
	<i>Tontelea martiana</i> (Miers) A. C. Sm.	transiente	2
	<i>Tontelea miersii</i> (Peyr.) A. C. Sm.	transiente	9

Familia	Espécie	Hábitat	n. ind.
Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i> Prance	transiente	3
	<i>Hirtella hebeclada</i> Moric.	transiente	1
	<i>Licania hoenhei</i> Pilg.	transiente	24
	<i>Licania kunthiana</i> Hook. f.	transiente	2
	<i>Licania octandra</i> subsp. <i>pallida</i> (Hook. f.) Prance	transiente	1
Clusiaceae	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch & Triana) Zappi	transiente	29
Combretaceae	<i>Terminalia januarensis</i> DC.	transiente	1
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i> Benth.	transiente	8
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	transiente	1
	<i>Hyeronima alchorneoides</i> Allem	transiente	2
	<i>Mabea piriri</i> Aubl.	transiente	2
	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp. & Endl.	transiente	2
Fabaceae	<i>Bauhinia angulosa</i> Vog.	transiente	4
	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	transiente	1
	<i>Copaifera trapezifolia</i> Hayne	transiente	2
	<i>Dahlstedtia pinnata</i> Malme	transiente	1
	Fabaceae sp1	residente	3
	<i>Inga capitata</i> Desv.	transiente	1
	<i>Inga marginata</i> Willd.	transiente	10
	<i>Inga striata</i> Benth.	transiente	1
	<i>Macherium</i> sp.	transiente	2
	<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J. F. Macbr.	transiente	1
	<i>Sclerolobium denudatum</i> Vog.	transiente	1
	<i>Senna</i> sp.	transiente	1
<i>Zollernia ilicifolia</i> Vog.	transiente	4	
Indeterminada	indeterminada j6-7	residente	1
Lauraceae	<i>Aniba viridis</i> Mez	transiente	2
	<i>Cryptocarya moschata</i> Nees & Mart.	transiente	2
	<i>Cryptocarya saligna</i> Mez	transiente	2
	<i>Ocotea dispersa</i> (Nees. & Mart.) Mez.	transiente	2
	<i>Ocotea teleiandra</i> (Meisn.) Mez.	transiente	5
	<i>Ocotea venulosa</i> (Nees.) Baitello	transiente	5
Lecythidaceae	<i>Cariniana estrellensis</i> Kuntze	transiente	3
Malpighiaceae	<i>Heteropterys nitida</i> DC.	transiente	7
	<i>Hiraea</i> sp.	transiente	1
Malvaceae	<i>Eriotheca pentaphylla</i> (Vell.) A. Robyns	transiente	53
	<i>Quararibea turbinata</i> Poir.	residente	5
Melastomataceae	<i>Leandra acutiflora</i> Cogn.	transiente	7
	<i>Leandra dasytricha</i> Cogn.	transiente	4
	<i>Meriania calyptrata</i> Triana	transiente	38
	<i>Miconia</i> aff. <i>dodecandra</i> Cogn.	transiente	5
	<i>Miconia cinnamomifolia</i> Naudin	transiente	1
	<i>Miconia rigidiuscula</i> Cogn.	transiente	1
<i>Ossaea sanguinea</i> Cogn.	transiente	2	
Meliaceae	<i>Cabrarea canjerana</i> (Vell.) Mart.	transiente	1
	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	transiente	1
	<i>Trichilia pallida</i> Sw.	transiente	1
	<i>Trichilia silvatica</i> C. DC.	transiente	1
Monimiaceae	<i>Mollinedia gilgiana</i> Perkins	transiente	4

Família	Espécie	Hábitat	n. ind.
Monimiaceae	<i>Mollinedia engleriana</i> Perkins	transiente	1
	<i>Mollinedia lamprophylla</i> Perkins	transiente	2
	<i>Mollinedia oligantha</i> Perkins	transiente	4
	<i>Mollinedia schottiana</i> Perkins	transiente	10
Moraceae	<i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C. C. Berg	transiente	1
	<i>Sorocea hilarii</i> Gaudich.	transiente	14
Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i> Warb.	transiente	16
Myrsinaceae	<i>Ardisia martiana</i> Miq	transiente	5
	<i>Cybianthus densicomus</i> Mart.	residente	1
	<i>Rapanea hermogenesii</i> Jung-Mend. & Bernacci	transiente	1
Myrtaceae	<i>Calyptranthes fusiformis</i> M. L. Kawasaki	transiente	6
	<i>Calyptranthes grandifolia</i> O. Berg.	transiente	4
	<i>Calyptranthes lucida</i> Mart. ex DC.	transiente	6
	<i>Calyptranthes strigipes</i> O. Berg.	transiente	4
	<i>Calyptranthes ubatubana</i> Sobral & A. L. Rochelle	transiente	8
	<i>Campomanesia guaviroba</i> Benth. & Hook. f.	transiente	2
	<i>Campomanesia phaea</i> (O. Berg.) Landrum	transiente	1
	<i>Eugenia acutata</i> Miq.	transiente	1
	<i>Eugenia batingabranca</i> Sobral	transiente	5
	<i>Eugenia cuprea</i> (O. Berg.) Mattos	transiente	12
	<i>Eugenia melanogyna</i> (D. Legrand) Sobral	transiente	5
	<i>Eugenia multicostata</i> D. Legrand	transiente	6
	<i>Eugenia neoaustralis</i> Sobral	transiente	6
	<i>Eugenia oblongata</i> O. Berg.	transiente	6
	<i>Eugenia prasina</i> O. Berg.	transiente	5
	<i>Eugenia schuechiana</i> O. Berg.	transiente	8
	<i>Eugenia</i> sp1	transiente	11
	<i>Eugenia</i> sp2	transiente	1
	<i>Eugenia</i> sp3	transiente	1
	<i>Eugenia</i> sp4	transiente	1
	<i>Eugenia</i> sp5	transiente	1
	<i>Eugenia</i> sp6	transiente	5
	<i>Marlierea</i> aff. <i>silvatica</i> Kiaersk.	transiente	2
	<i>Marlierea</i> aff. <i>tomentosa</i> Cambess.	transiente	1
	<i>Marlierea excoriata</i> Mart.	transiente	1
	<i>Marlierea glazioviana</i> Kiaersk.	transiente	3
	<i>Marlierea suaveolens</i> Cambess.	transiente	3
	<i>Marlierea tomentosa</i> Cambess.	transiente	3
	<i>Myrceugenia myrcioides</i> O. Berg.	transiente	1
	<i>Myrcia pubipetala</i> Miq.	transiente	1
	<i>Myrcia richardiana</i> Kiaersk.	transiente	2
	<i>Myrcia</i> sp.	residente	18
	<i>Myrcia spectabilis</i> DC.	transiente	1
<i>Myrciaria floribunda</i> O. Berg.	transiente	1	
<i>Plinia edulis</i> (Vell.) Sobral	transiente	3	
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	transiente	12
Ochnaceae	<i>Ouratea multiflora</i> Engl.	residente	3
Olacaceae	<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke	transiente	2
	<i>Tetrastylidium grandifolium</i> Sleumer	transiente	4

Família	Espécie	Hábitat	n. ind.
Opiliaceae	<i>Agonandra</i> sp.	transiente	1
Piperaceae	<i>Piper scutifolium</i> Yunck.	residente	15
	<i>Piper setebarraense</i> var. <i>pilosum</i> E. F. Guim. & L. H. P. Costa	residente	7
	<i>Piper</i> sp.	residente	1
	<i>Piper xylostoides</i> Steud.	transiente	22
Proteaceae	<i>Roupala brasiliensis</i> Klotzsch	transiente	5
Rubiaceae	<i>Bathysa mendoncae</i> K. Schum.	transiente	10
	<i>Bathysa meridionalis</i> L. B. Sm. & Downs	transiente	1
	<i>Chomelia catharinae</i> (L. B. Sm. & Downs) Steyerm.	residente	3
	<i>Coussarea accedens</i> Müll. Arg.	transiente	3
	<i>Coussarea meridionalis</i> var. <i>porophylla</i> (Vell.) M. Gomes	transiente	19
	<i>Faramea pachyantha</i> Müll. Arg.	transiente	3
	<i>Faramea picinguabea</i> M. Gomes	transiente	11
	<i>Posoqueria latifolia</i> Roem. & Schult.	transiente	9
	<i>Psychotria birotula</i> L. B. Sm. & Downs	residente	13
	<i>Psychotria hastisepala</i> Müll. Arg.	residente	48
	<i>Psychotria leitana</i> C. M. Taylor	residente	150
	<i>Psychotria nuda</i> Wawra	residente	27
	<i>Psychotria patentinervia</i> Müll. Arg.	residente	17
	<i>Rudgea coriacea</i> K. Schum.	transiente	1
	<i>Rudgea coronata</i> subsp. <i>leiocarpoides</i> (Müll. Arg.) Zappi	transiente	5
	<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll. Arg.	transiente	1
Salicaceae	<i>Casearia decandra</i> Jacq.	transiente	1
Sapindaceae	<i>Cupania oblongifolia</i> Mart.	transiente	3
	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	transiente	1
	<i>Matayba intermedia</i> Radlk	transiente	2
	<i>Paullinia carpopoda</i> Cambess.	transiente	2
	<i>Paullinia seminuda</i> Radlk	transiente	1
	<i>Paullinia trigonia</i> Vell.	transiente	1
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum viride</i> Mart. & Eichl. ex Miq.	transiente	4
	<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.	transiente	4
	<i>Pouteria psammophila</i> (Mart.) Radlk.	transiente	10
Siparunaceae	<i>Siparuna brasiliensis</i> A. DC.	transiente	1
Solanaceae	<i>Brunfelsia pauciflora</i> Benth.	transiente	1
	<i>Solanum</i> cf. <i>hoehnei</i> Morton.	residente	1
	<i>Solanum</i> sp.	residente	1
	<i>Solanum stipulatum</i> Vell.	residente	4
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis martii</i> Miesn.	residente	3
	<i>Daphnopsis schwackeana</i> Taub.	transiente	2
Trigoniaceae	<i>Trigonia nivea</i> Cambess.	transiente	3

Anexo 2 Resultados dos testes de Mantel para o teste da hipótese de que as áreas com os valores mais extremos das variáveis ambientais teriam maior determinismo ambiental.

teste	severidade	variável	20% - 60% - 20%						40% - 20% - 40%					
			vegetação		veg_residente		veg_transiente		vegetação		veg_residente		veg_transiente	
			r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
mantel parcial	low	alt	-0.2264	0.1158	-0.3418	0.025	0.0373	0.8111	0.0334	0.7693	0.273	0.013	-0.1731	0.179
		decliv	-0.0457	0.8178	0.3672	0.0138	-0.2904	0.1655						
		dossel	0.1734	0.3476	0.1365	0.5096	0.3075	0.1066						
		IC	0.0766	0.6943	0.0618	0.7692	0.0415	0.8009						
	middle	alt	-0.0322	0.5762	-0.0594	0.3525	0.0646	0.3293	0.2991	0.1505	0.0411	0.8684	0.3121	0.1006
		decliv	0.2262	0.0004	0.2459	0.0004	0.1373	0.0105						
		dossel	0.0406	0.6048	-0.002	0.9805	0.1077	0.1263						
		IC	-0.0541	0.3394	-0.0658	0.2577	0.0303	0.6269						
	high	alt	-0.4418	0.0082	-0.2639	0.1713	-0.2639	0.1648	0.1313	0.2666	0.1193	0.2958	0.0639	0.5555
		decliv	0.4731	0.0072	0.3679	0.0577	0.344	0.0417						
		dossel	0.1021	0.4969	0.0041	0.978	0.1145	0.5193						
		IC	0.2508	0.1327	0.1774	0.2751	0.2157	0.1932						
mantel simples	low	alt	-0.0583	0.6109	-0.1988	0.9471	0.1286	0.1756	0.0429	0.3413	0.2749	0.0144	-0.1615	0.9214
		decliv	-0.0441	0.5997	0.3671	0.0142	-0.2781	0.9348						
		dossel	0.1421	0.2095	0.1246	0.2422	0.2977	0.0393						
		IC	0.0748	0.3394	0.0595	0.3664	0.04	0.3904						
	middle	alt	-0.0096	0.547	-0.049	0.7773	0.0789	0.1154	0.3044	0.0267	0.0551	0.3956	0.321	0.0361
		decliv	0.2249	0.0005	0.244	0.0005	0.1384	0.01						
		dossel	0.0464	0.2908	0.0038	0.4907	0.1092	0.0731						
		IC	-0.029	0.6956	-0.0548	0.8302	0.0491	0.1956						
	high	alt	-0.5053	0.9973	-0.2722	0.9221	-0.2722	0.919	0.1463	0.0684	0.136	0.063	0.0688	0.2462
		decliv	0.4676	0.0215	0.3768	0.0437	0.3584	0.0304						
		dossel	0.0928	0.2538	0.0094	0.4281	0.0987	0.3083						
		IC	0.2527	0.0717	0.1781	0.1553	0.2151	0.1235						
veg x space	low	s_alt	0.6073	0.0016	0.4853	0.0093	0.498	0.0043	0.2997	0.0014	0.1912	0.0363	0.2074	0.038
		s_decliv	0.2754	0.0403	-0.0279	0.5558	0.29	0.0336						
		s_dossel	0.0811	0.3612	0.0212	0.4847	-0.0113	0.5451						
		s_IC	0.1783	0.1385	0.2235	0.1015	0.1969	0.109						

teste	severidade	variável	20% - 60% - 20%						40% - 20% - 40%						
			vegetação		veg_residente		veg_transiente		vegetação		veg_residente		veg_transiente		
			r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	
var_amb x space	middle	s_alt	0.126	0.02	0.0547	0.2022	0.0895	0.0909	0.0596	0.3299	0.0802	0.2501	0.0828	0.2696	
		s_decliv	0.2107	0.0014	0.2162	0.0012	0.092	0.0736							
		s_dossel	0.3586	0.0001	0.2428	0.0003	0.3512	0.0001							
		s_IC	0.1869	0.0021	0.0807	0.1159	0.1532	0.0141							
	high	s_alt	0.593	0.0003	0.0695	0.3475	0.0695	0.3557	0.3954	0.0002	0.4875	0.0001	0.08	0.1421	
		s_decliv	0.4634	0.0044	0.4393	0.0054	0.2445	0.0563							
		s_dossel	-0.0205	0.558	0.0206	0.4564	-0.0431	0.5695							
		s_IC	0.1598	0.2561	0.337	0.1337	-0.0133	0.4215							
	var_amb x space	low	alt	0.1944	0.0919					0.037	0.3657				
			decliv	-0.0004	0.4525										
			dossel	-0.2886	0.9353										
			IC	-0.0033	0.4189										
middle		alt	0.1732	0.0076					0.1848	0.0889					
		decliv	0.0183	0.3317											
		dossel	0.0238	0.339											
		IC	0.1267	0.0352											
high		alt	-0.2755	0.9285					0.0657	0.2045					
		decliv	0.1099	0.1769											
		dossel	0.2684	0.1089											
		IC	0.0331	0.3115											

Anexo 3 Resultado da regressão parcial múltipla para o teste da hipótese de que as áreas com os valores mais extremos das variáveis ambientais teriam maior determinismo ambiental.

Severidade	Variável	vegetação				veg residente				veg transiente			
		b	p(b)	Δr^2	p(r ²)	b	p(b)	Δr^2	p(r ²)	b	p(b)	Δr^2	p(r ²)
20% low	alt	-0.0583	0.354	0.0034	0.718	-0.1988	0.109	0.0395	0.205	0.1286	0.219	0.0165	0.396
	space	0.6073	0.001	0.3688	0.001	0.4853	0.001	0.2356	0.002	0.498	0.001	0.248	0.001
	decliv	-0.0441	0.373	0.0019	0.792	0.3671	0.005	0.1348	0.014	-0.2781	0.027	0.0773	0.062
	space	0.2754	0.027	0.0758	0.062	-0.0279	0.438	0.0008	0.865	0.29	0.024	0.0841	0.045
	dossel	0.1421	0.175	0.0202	0.347	0.1246	0.212	0.0155	0.427	0.2977	0.023	0.0886	0.048
	space	0.0811	0.287	0.0066	0.585	0.0212	0.434	0.0005	0.896	-0.0113	0.486	0.0001	0.947
	IC	0.0748	0.319	0.0056	0.647	0.0595	0.37	0.0035	0.728	0.04	0.386	0.0016	0.789
	space	0.1783	0.119	0.0318	0.227	0.2235	0.069	0.05	0.134	0.1969	0.09	0.0388	0.182
60% middle	alt	-0.0096	0.425	0.0001	0.858	-0.049	0.165	0.0024	0.305	0.0789	0.052	0.0062	0.101
	space	0.126	0.006	0.0159	0.012	0.0547	0.134	0.003	0.266	0.0895	0.035	0.008	0.066
	decliv	0.2249	0.001	0.0506	0.001	0.244	0.001	0.0596	0.001	0.1384	0.001	0.0192	0.004
	space	0.2067	0.001	0.0427	0.001	0.2118	0.001	0.0449	0.001	0.0895	0.029	0.008	0.003
	dossel	0.0464	0.155	0.0022	0.324	0.0038	0.473	0	0.937	0.1092	0.013	0.0119	0.025
	space	0.3586	0.001	0.1286	0.001	0.2428	0.001	0.0589	0.001	0.3512	0.001	0.1234	0.001
	IC	-0.029	0.263	0.0008	0.538	-0.0548	0.114	0.003	0.248	0.0491	0.142	0.0024	0.313
	space	0.1869	0.001	0.0349	0.001	0.0807	0.054	0.0065	0.11	0.1532	0.003	0.0235	0.005
20% high	alt	-0.5053	0.001	0.2553	0.001	-0.2722	0.035	0.0741	0.075	-0.3832	0.003	0.1468	0.004
	space	0.593	0.001	0.3516	0.001	0.0695	0.339	0.0048	0.675	0.5997	0.001	0.3597	0.001
	decliv	0.4676	0.001	0.2187	0.003	0.3768	0.007	0.1420	0.018	0.3584	0.006	0.1285	0.012
	space	0.4171	0.001	0.1718	0.001	0.4393	0.004	0.193	0.005	0.2445	0.049	0.0598	0.11
	dossel	0.0928	0.249	0.0086	0.515	0.0094	0.49	0.0001	0.948	0.0987	0.249	0.0097	0.503
	space	-0.0205	0.438	0.0004	0.897	0.0206	0.458	0.0004	0.894	-0.0431	0.356	0.0019	0.78
	IC	0.2527	0.053	0.0639	0.098	0.1781	0.135	0.0317	0.249	0.2151	0.083	0.0463	0.163
	space	0.1598	0.167	0.0255	0.316	0.337	0.013	0.1135	0.018	-0.0133	0.447	0.0002	0.923
Declividade	40% low	0.0319	0.327	0.001	0.001	0.2749	0.001	0.0756	0.001	-0.1694	0.014	0.0287	0.002
	space	0.2997	0.001	0.0898	0.001	0.1813	0.007	0.0328	0.001	0.2074	0.001	0.043	0.004
	20% middle	0.3044	0.023	0.0927	0.045	0.0551	0.374	0.003	0.723	0.321	0.018	0.103	0.037
	space	0.0596	0.331	0.0036	0.698	0.0802	0.282	0.0064	0.597	0.0828	0.292	0.0069	0.599
	40% high	0.1209	0.034	0.0145	0.001	0.1044	0.047	0.0109	0.001	0.0688	0.175	0.0047	0.346
	space	0.3954	0.001	0.1563	0.001	0.4875	0.001	0.2377	0.001	0.08	0.14	0.0064	0.282