

FERNANDO ELIAS DA SILVA



**PADRÕES ESPACIAIS INTRA E INTERESPECÍFICOS DE POPULAÇÕES ARBÓREAS EM
FLORESTAS DA TRANSIÇÃO AMAZÔNIA-CERRADO**

**Nova Xavantina
Mato Grosso – Brasil
2016**

FERNANDO ELIAS DA SILVA

**PADRÕES ESPACIAIS INTRA E INTERESPECÍFICOS DE POPULAÇÕES ARBÓREAS EM
FLORESTAS DA TRANSIÇÃO AMAZÔNIA-CERRADO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso como requisito parcial para a obtenção do título de “Mestre”.

Orientadora: Prof. Dra. Beatriz Schwantes Marimon

**Nova Xavantina
Mato Grosso - Brasil
2016**

Ficha catalográfica

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

S586p Silva, Fernando Elias da Silva.

Padrões espaciais intra e interespecíficos de populações arbóreas em

Florestas da transição Amazônia-Cerrado / Fernando Elias da Silva.

Nova Xavantina, 2017.

vi, 72 fls. ; il.

Dissertação (Mestrado) - Universidade do Estado de Mato Grosso.

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

Orientadora: Beatriz Schwantes Marimon

Elaborada por: Geraldo Carlos da Silva – CRB1/2678

**PADRÕES ESPACIAIS INTRA E INTERESPECÍFICOS DE POPULAÇÕES ARBÓREAS EM
FLORESTAS DA TRANSIÇÃO AMAZÔNIA-CERRADO**

FERNANDO ELIAS DA SILVA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso como requisito parcial à obtenção do título de “Mestre”.

Aprovada em 01 de abril de 2016, pela BANCA EXAMINADORA:

Profa. Dra. Beatriz Schwantes Marimon
Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT
Departamento de Ciências Biológicas
Orientadora

Prof. Dr. Jean Carlos Budke
Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões - URI
Departamento de Ciências Biológicas
Membro Titular

Dr. Denis Silva Nogueira
Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação
Membro Titular

Prof. Dr. Estevão Alves da Silva
Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação
Membro Suplente

*À minha esposa Nayara e ao meu
filho Lucas, dedico.*

AGRADECIMENTOS

À Deus por ter me dado forças durante toda essa jornada.

À minha esposa Nayara e ao meu filho Lucas pelo apoio e companheirismo. Obrigado pelos momentos de felicidades que me proporcionaram durante o mestrado.

À minha mãe Rosa que sempre me apoiou dentro de suas possibilidades. Obrigado pelos conselhos e por ser um exemplo de humildade e retidão em minha vida.

Aos professores Beatriz e Ben Hur pelas oportunidades, amizade, parceria e credibilidade. Muito obrigado pela confiança que tiveram para comigo nesses últimos seis anos, e pelas oportunidades que me proporcionaram nos projetos que desenvolvemos juntos.

À Universidade do Estado de Mato Grosso, que por meio do Programa de Ecologia e Conservação permitiu o desenvolvimento deste trabalho.

À CAPES pela concessão de bolsa de estudo.

Aos projetos PELD-CNPq (Transição Cerrado-Floresta Amazônica: bases ecológicas e socioambientais para a conservação) e RAINFOR (Rede Amazônica de Inventários Florestais) pelo apoio logístico.

Ao professor Jean Carlos Budke pelo apoio e companheirismo durante a minha estadia em Erechim-RS e no desenvolvimento da dissertação.

À todos do Laboratório de Ecologia Vegetal, Eder, Paulo Morandi, Eduardo, Simone, Josenilton, Edmar, Henrique, Bianca, Denis, Camila, Maélly, Kelen, Poliana, Renata, Izabel, Luciana, Raiane, Érica, Karla, Halina, Juan, Karine e Adriane (Leeds), com os quais compartilhei muitos momentos de alegria, aprendizado, trabalho e amizade, que levarei por toda a vida.

Aos mestrandos da turma de 2014/1, pela amizade, companheirismo e pela troca de experiências que tivemos nos últimos dois anos.

Agradeço especialmente a todos os brasileiros que financiaram por dois anos os meus estudos por meio deste Programa de Pós-Graduação.

SUMÁRIO

Formatação.....	vi
Introdução geral.....	7
Referências.....	10
CAPÍTULO 1 - PADRÕES ESPACIAIS INTRA E INTERESPECÍFICOS DE ESPÉCIES ARBÓREAS SÃO DETERMINADOS PELA VARIAÇÃO CLIMÁTICA NA TRANSIÇÃO AMAZÔNIA-CERRADO.....	14
Resumo.....	15
Introdução.....	16
Material e métodos.....	18
Área de estudo.....	18
Coleta de dados.....	21
Análise de dados.....	22
Resultados.....	24
Discussão.....	27
Conclusão.....	34
Agradecimentos.....	35
Referências.....	35
Material suplementar.....	46
CAPÍTULO 2 - PADRÕES ESPACIAIS INTRA E INTERESPECÍFICOS DE POPULAÇÕES ARBÓREAS AO LONGO DE 17 ANOS EM UMA FLORESTA MONODOMINANTE NA TRANSIÇÃO AMAZÔNIA-CERRADO.....	52
Resumo.....	53
Introdução.....	54
Material e métodos.....	56
Área de estudo.....	56
Coleta de dados.....	56
Análise de dados.....	57
Resultados.....	58
Discussão.....	63
Conclusão.....	67
Agradecimentos.....	67
Referências bibliográficas.....	68
Conclusão geral.....	75
Apêndice 1.....	76

FORMATAÇÃO

A presente dissertação está dividida em dois capítulos. No primeiro capítulo avaliamos a influência do clima sobre os padrões espaciais intra e interespecíficos de populações arbóreas em 15 diferentes formações florestais (Floresta Ombrófila Aberta; Floresta Estacional Semidecidual; Floresta Estacional Perenifólia) na transição Amazônia-Cerrado.

No segundo capítulo descrevemos a distribuição espacial e associações espaciais interespecíficas das cinco espécies arbóreas mais abundantes, bem como suas relações espaciais com as propriedades edáficas, em um período de 17 anos (1996, 2001, 2004, 2008 e 2013) em uma floresta monodominante na transição Amazônia-Cerrado.

1 INTRODUÇÃO GERAL

2 O ecótono Cerrado-Amazônia possui uma extensão de aproximadamente 4.500 km ao
3 longo do território nacional e constitui uma zona típica de transição interdigitada,
4 representada por mosaicos savânicos-florestais com composição florística similar às
5 formações das áreas centrais do Cerrado e da Amazônia (Ratter *et al.* 1973, 1978; Eiten 1975;
6 Marimon *et al.* 2006). Nessa região de transição ocorrem grandes tensões ecológicas
7 caracterizadas pela forte influência de ambos os ecossistemas na biota da região (Ackerly *et*
8 *al.* 1989; Valadão 2012). Um bom exemplo disso é o caráter estacional e hiperdinâmico da
9 vegetação arbórea, que exibe elevadas taxas anuais de rotatividade e de diversidade beta ao
10 longo do ecótono (Marimon *et al.* 2014). Este fato pode estar relacionado às mudanças
11 climáticas e ambientais que vêm ocorrendo nos últimos 5.000 anos nesta área as quais
12 condicionaram eventos de expansão e retração da Amazônia sobre o Cerrado (Desjardins
13 1996; Gloor *et al.* 2013). Desse modo, investigações nesta região de ecótono são
14 fundamentais para compreendermos a dinâmica deste ecossistema e subsidiarmos
15 informações para a elaboração de planos de manejo e criação de unidades de conservação.

16 Uma das formas de conduzir esse tipo de investigação é avaliando os padrões
17 espaciais intra e interespecíficos de populações arbóreas, uma vez que estas fornecem
18 informações relevantes sobre a ecologia de comunidades vegetais (Dale 2004). Padrões
19 intraespecíficos aleatórios de populações arbóreas podem ser explicados por efeitos denso-
20 dependentes atuantes entre os estágios de vida previstos pela hipótese de Janzen-Connell (J-
21 C) (Janzen 1970; Connell 1971). Sob essa perspectiva, exceções à aleatoriedade espacial
22 intraespecífica ocorreriam somente na fase juvenil (agregação) devido a limitação de
23 dispersão das espécies, porém, o desbaste provocado pela predação e patógenos ao longo do
24 tempo conduz à distribuição aleatória dos indivíduos na fase adulta. Embora essa hipótese
25 seja aceita e corroborada para diferentes espécies, outros processos podem gerar padrões
26 distintos aos aqui descritos. Um dos principais motivos é que populações vegetais são
27 altamente isotrópicas, ou seja, vários fatores podem provocar alterações na densidade e
28 distribuição populacional (Dale 2004). Entre estes se destacam: fatores morfológicos -
29 dependente do tamanho e padrão de crescimento (Getzin *et al.* 2011), ambientais -
30 espacialmente heterogêneo (Harms *et al.* 2001a; Getzin *et al.* 2008) e o fitossociológico -
31 competição intra e interespecífica (Chapin, McGraw & Shaver 1989; Stoll & Prati 2001; Stoll
32 & Bergius 2005; Wassmuth *et al.* 2009).

33 Fatores ambientais são expressivos na determinação dos padrões espaciais intra e
34 interespecíficos devido a estreita relação com a produção e disponibilização de energia nos

35 ecossistemas (Barbour, Burk & Pitts 1980). O clima é um importante preditor da distribuição
36 de espécies arbóreas (Condit *et al.* 2002; Miriti 2007; Condés & del Río 2015; Irl *et al.* 2015),
37 uma vez que eventos intensos de seca podem provocar alterações nos padrões espaciais ao
38 longo do tempo (Miriti 2007; Flugge, Olhede & Murrell 2012). Neste caso, as alterações
39 demográficas provocadas por estes distúrbios alteram a dinâmica espacial das populações e
40 potencializam a mortalidade dependente da densidade (Miriti 2007; De Toledo *et al.* 2011;
41 Condés & del Río 2015; Luo & Chen 2015). Desse modo, diferentes distribuições
42 intraespecíficas podem surgir conforme a intensidade das variações demográficas.

43 Por outro lado, a presença de associações espaciais interespecíficas confirma os
44 pressupostos da teoria do nicho e refutam os pressupostos de neutralidade (Barot & Gignoux
45 2004). Neste caso, o compartilhamento de habitats é uma evidência da diferenciação de
46 nichos e responde pelas associações espaciais positivas (e.g. coexistência) entre espécies em
47 comunidades vegetais (Amarasekare 2003). Este tipo de interação é potencializada pelo
48 estresse ambiental (e.g. eventos intensos de seca) devido ao processo de facilitação que
49 promove a expansão do nicho realizado das espécies facilitadas, criando condições
50 microambientais favoráveis ao estabelecimento (Condés & del Río 2015; Bulleri *et al.* 2016).
51 Por essa razão, associações espaciais positivas são relacionadas com a elevada diversidade
52 alfa em florestas nos trópicos (Wright 2002).

53 Contudo, baseando-se em expectativas neutras e de equivalência ecológica (Hubbel
54 2001), a coexistência ou associações espaciais entre espécies de nichos semelhantes não
55 poderia ocorrer devido ao processo de exclusão competitiva entre as mesmas (Hardin 1960).
56 A semelhança de nichos (e.g. congêneres) intensifica os níveis de competição interespecífica
57 e, conseqüentemente, reforça as interações negativas entre as espécies (Zhang *et al.* 2010;
58 Sühs & Budke 2011). Naturalmente, as espécies vegetais competem entre si por recursos
59 essenciais ao seu estabelecimento e desenvolvimento, i.e., água, luz, nutrientes e espaço
60 (Barot & Gignoux 2004). Por essa razão, os padrões espaciais interespecíficos (positivos e
61 negativos) de populações arbóreas são reflexos da sobreposição dos eixos específicos do
62 nicho sobre os eixos comuns, como por exemplo, o tipo de dispersão (Russo & Augspurger
63 2004; Seidler & Plotkin 2006), a preferência por substrato (Harms *et al.* 2001b; Getzin *et al.*
64 2008), a estratificação (Getzin *et al.* 2011; Negrini *et al.* 2012), a habilidade competitiva
65 (Pacala & Levin 1997; Stoll & Prati 2001) e o tamanho dos frutos (Datta & Rawat 2008).
66 Estes eixos são variáveis, refletem a não-equivalência ecológica das populações e permitem as
67 associações espaciais interespecíficas.

68 As características edáficas compõem um dos eixos mais variáveis do nicho em
69 diferentes escalas e, portanto, estão entre os principais preditores dos padrões espaciais
70 interespecíficos de populações arbóreas em comunidades vegetais (Harms *et al.* 2001b;
71 Phillips *et al.* 2003; Getzin *et al.* 2008; Arieira *et al.* 2016). Neste caso, a especialização de
72 habitats e os limites de tolerância das espécies restringem sua distribuição ao longo do habitat
73 (Metz 2012; Arellano *et al.* 2014). Isto pode ocorrer devido às características nutricionais ou
74 vantagens competitivas que as propriedades edáficas podem proporcionar para as espécies
75 arbóreas. Por exemplo, o acúmulo de elementos tóxicos, como o alumínio e o manganês nas
76 folhas, pode garantir uma vantagem competitiva para algumas espécies nos locais de maior
77 abundância desses elementos (Malavolta, Vitti & Oliveira 1997; Haridasan 2000). Desse
78 modo, é de se esperar que espécies intolerantes a estes elementos evitem as áreas de maior
79 concentração dos mesmos, promovendo interações negativas entre suas distribuições no
80 espaço.

81 No capítulo 1, investigamos a influência de variáveis climáticas sobre os padrões
82 espaciais intra e interespecíficos de populações arbóreas em diferentes florestas (Florestas
83 Ombrófilas Abertas, Florestas Estacionais Perenifólias e Semidecíduais) da transição
84 Amazônia-Cerrado. No Capítulo 2, avaliamos a dinâmica espacial das principais populações
85 de uma floresta monodominante de *Brosimum rubescens* Taub. ao longo de 17 anos, bem
86 como a relação dos padrões espaciais intra e interespecíficos dessas populações com as
87 características edáficas.

88

89 **REFERÊNCIAS**

- 90 Ackerly, D.D., Thomas, W.W., Ferreira, C. a. C. & Pirani, J.R. (1989) The Forest-Cerrado
91 Transition Zone in Southern Amazonia: Results of the 1985 Projeto Flora Amazonica
92 Expedition to Mato Grosso. *Brittonia*, **41**, 113.
- 93 Amarasekare, P. (2003) Competitive coexistence in spatially structured environments: A
94 synthesis. *Ecology Letters*, **6**, 1109–1122.
- 95 Arellano, G., Cala, V. & Macía, M.J. (2014) Niche breadth of oligarchic species in
96 Amazonian and Andean rain forests. *Journal of Vegetation Science*, **25**, 1355–1366.
- 97 Arieira, J., Penha, J., Nunes da Cunha, C. & Couto, E.G. (2016) Ontogenetic shifts in habitat-
98 association of tree species in a neotropical wetland. *Plant and Soil*.
- 99 Barbour, M.G., Burk, J.H. & Pitts, W.D. (1980) *Terrestrial Plant Ecology*, The Benjam. San
100 Francisco.
- 101 Barot, S. & Gignoux, J. (2004) Mechanisms promoting plant coexistence: Can all the
102 proposed processes be reconciled? *Oikos*, **106**, 185–192.
- 103 Bulleri, F., Bruno, J.F., Silliman, B.R. & Stachowicz, J.J. (2016) Facilitation and the niche:
104 Implications for coexistence, range shifts and ecosystem functioning. *Functional Ecology*,
105 **30**, 70–78.
- 106 Chapin, F.S., McGraw, J.B. & Shaver, G.R. (1989) Competition causes regular spacing of
107 alder in Alaskan shrub tundra. *Oecologia*, **79**, 412–416.
- 108 Condés, S. & del Río, M. (2015) Climate modifies tree interactions in terms of basal area
109 growth and mortality in monospecific and mixed *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris*
110 forests. *European Journal of Forest Research*, **134**, 1095–1108.
- 111 Condit, R., Pitman, N., Leigh Jr, E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B., Vargas, P.N.,
112 Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-landau, H.C., Losos, E. & Hubbell, S.P. (2002)
113 Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *Science*, **295**, 666–669.
- 114 Connell, J. (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some
115 marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations*, pp. 298–312.
- 116 Dale, M.R.T. (2004) *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology*, Cambridge. Cambridge.
- 117 Datta, A. & Rawat, G.S. (2008) Dispersal modes and spatial patterns of tree species in a
118 tropical forest in Arunachal Pradesh, northeast India. *Science*, **1**, 163–185.
- 119 Desjardins, T. (1996) Changes of the forest-savanna boundary in Brazilian Amazonia during.
120 *Holocene*, 749–756.
- 121 Eiten, G. (1975) The vegetation of the Serra do Roncador. *Biotropica*, **7**, 112–135.

- 122 Flugge, A.J., Olhede, S.C. & Murrell, D.J. (2012) The memory of spatial patterns: changes in
123 local abundance and aggregation in a tropical forest. *Ecology*, **93**, 1540–1549.
- 124 Getzin, S., Wiegand, T., Wiegand, K. & He, F. (2008) Heterogeneity influences spatial
125 patterns and demographics in forest stands. *Journal of Ecology*, **96**, 807–820.
- 126 Getzin, S., Worbes, M., Wiegand, T. & Wiegand, K. (2011) Size dominance regulates tree
127 spacing more than competition within height classes in tropical Cameroon. *Journal of*
128 *Tropical Ecology*, **27**, 93–102.
- 129 Gloor, M., Brienen, R.J.W., Galbraith, D., Feldpausch, T.R., Schöngart, J., Guyot, J.L.,
130 Espinoza, J.C., Lloyd, J. & Phillips, O.L. (2013) Intensification of the Amazon
131 hydrological cycle over the last two decades. *Geophysical Research Letters*, **40**, 1729–
132 1733.
- 133 Hardin, G. (1960) The Competitive Exclusion Principle. *Science*, **131**, 1292–1297.
- 134 Haridasan, M. (2000) Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. *Revista Brasileira de*
135 *Fisiologia Vegetal*, **12**, 54–64.
- 136 Harms, K.E., Condit, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (2001a) Habitat associations of trees
137 and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, **89**, 947–959.
- 138 Harms, K.E., Condit, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (2001b) Habitat association of trees
139 and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, **89**, 947–959.
- 140 Hubbell, S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*.
- 141 Irl, S.D.H., Harter, D.E. V, Steinbauer, M.J., Gallego Puyol, D., Fernández-Palacios, J.M.,
142 Jentsch, A. & Beierkuhnlein, C. (2015) Climate vs. topography - spatial patterns of plant
143 species diversity and endemism on a high-elevation island. *Journal of Ecology*, **103**, 1621–
144 1633.
- 145 Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in Tropical Forests. *The*
146 *American Naturalist*, **104**, 501–528.
- 147 Luo, Y. & Chen, H.Y.H. (2015) Climate change-associated tree mortality increases without
148 decreasing water availability. *Ecology Letters*, **18**, 1207–1215.
- 149 Malavolta, E., Vitti, G.C. & Oliveira, S.A. de. (1997) *Avaliação Do Estado Nutricional Das*
150 *Plantas: Princípios E Aplicações*, Potafos. Piracicaba.
- 151 Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Feldpausch, T.R., Oliveira-Santos, C., Mews, H. a.,
152 Lopez-Gonzalez, G., Lloyd, J., Franczak, D.D., de Oliveira, E. a., Maracahipes, L., Miguel,
153 A., Lenza, E. & Phillips, O.L. (2014) Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at
154 the forest–cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecology & Diversity*, **7**,
155 281–292.

- 156 Marimon, B.S., De S. Lima, E., Duarte, T.G., Chieregatto, L.C. & Ratter, J. a. (2006)
157 Observations on the Vegetation of Northeastern Mato Grosso, Brazil. Iv. an Analysis of the
158 Cerrado–Amazonian Forest Ecotone. *Edinburgh Journal of Botany*, **63**, 323.
- 159 Metz, M.R. (2012) Does habitat specialization by seedlings contribute to the high diversity of
160 a lowland rain forest? *Journal of Ecology*, **100**, 969–979.
- 161 Miriti, M. (2007) Twenty Years of Changes in Spatial Association and Community Structure
162 among Desert Perennials. *Ecology*, **88**, 1177–1190.
- 163 Negrini, M., Aguiar, M.D. De, Vieira, C.T., Silva, A.C. da & Higuchi, P. (2012) Dispersion,
164 Spatial Distribution And Vertical Stratification Of The Tree Community In A Forest
165 Fragment In “Planalto Catarinense” Region. *Revista Árvore*, **36**, 919–929.
- 166 Pacala, S.W. & Levin, S.A. (1997) Biologically Generated Spatial Pattern and the
167 Coexistence of Competing Species. *Spatial ecology: the role of space in population*
168 *dynamics and interspecific interactions*, pp. 204–2330.
- 169 Phillips, O.L., Núñez Vargas, P., Monteagudo, A.L., Cruz, A.P., Zans, M.E.C., Sánchez,
170 W.G., Yli-Halla, M. & Rose, S. (2003) Habitat association among Amazonian tree species:
171 A landscape-scale approach. *Journal of Ecology*, **91**, 757–775.
- 172 Ratter, J. a., Askew, G.P., Montgomery, R.F. & Gifford, D.R. (1978) Observations on the
173 Vegetation of Northeastern Mato Grosso. II. Forests and Soils of the Rio Suia-Missu Area.
174 *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **203**, 191–208.
- 175 Ratter, J.A., Richards, P.W., Argent, G. & Gifford, D.R. (1973) Observations on the
176 Vegetation of Northeastern Mato Grosso: I. The Woody Vegetation Types of the
177 Xavantina-Cachimbo Expedition Area. *Philosophical Transactions of the Royal Society B:*
178 *Biological Sciences*, **266**, 449–492.
- 179 Russo, S.E. & Augspurger, C.K. (2004) Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits
180 recruitments to clumped patterns *Virola calophylla*. *Ecology Letters*, **7**, 1058–1067.
- 181 Seidler, T.G. & Plotkin, J.B. (2006) Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS*
182 *Biology*, **4**, 2132–2137.
- 183 Stoll, P. & Bergius, E. (2005) Pattern and process: Competition causes regular spacing of
184 individuals within plant populations. *Journal of Ecology*, **93**, 395–403.
- 185 Stoll, P. & Prati, D. (2001) Intraspecific aggregation alters competitive interactions in
186 experimental plant communities. *Ecology*, **82**, 319–327.
- 187 Sühs, R.B. & Budke, J.C. (2011) Spatial distribution, association patterns and richness of tree
188 species in a seasonal forest from the Serra Geral formation, southern Brazil. *Acta Botanica*
189 *Brasilica*, **25**, 605–617.

- 190 De Toledo, J.J., Magnusson, W.E., Castilho, C. V., Nascimento, H.E.M., Toledo, J.J. de,
191 Magnusson, W.E., Castilho, C. V. & Nascimento, H.E.M. (2011) How much variation in
192 tree mortality is predicted by soil and topography in Central Amazonia? *Forest Ecology*
193 *and Management*, **262**, 331–338.
- 194 Valadão, R.M. (2012) As aves da Estação Ecológica Serra das Araras, Mato Grosso, Brasil.
195 *Biota Neotropica*, **12**, 263–281.
- 196 Wassmuth, B.E., Stoll, P., Tschardtke, T. & Thies, C. (2009) Spatial aggregation facilitates
197 coexistence and diversity of wild plant species in field margins. *Perspectives in Plant*
198 *Ecology, Evolution and Systematics*, **11**, 127–135.
- 199 Wright, S.J. (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species
200 coexistence. *Oecologia*, **130**, 1–14.
- 201 Zhang, J., Song, B., Li, B.H., Ye, J., Wang, X.G. & Hao, Z.Q. (2010) Spatial patterns and
202 associations of six congeneric species in an old-growth temperate forest. *Acta Oecologica*,
203 **36**, 29–38.
- 204

205
206
207
208
209
210
211
212
213
214
215
216
217
218
219
220
221
222
223
224
225
226
227
228
229
230
231
232
233
234
235
236
237
238

**CAPÍTULO 1: PADRÕES ESPACIAIS INTRA E INTERESPECÍFICOS DE ESPÉCIES
ARBÓREAS SÃO DETERMINADOS PELA VARIAÇÃO CLIMÁTICA NA TRANSIÇÃO
AMAZÔNIA-CERRADO**

Será submetido para a Journal of Ecology (Apêndice 1)

239 **Resumo**

240 1. Padrões espaciais intra e interespecíficos de populações arbóreas fornecem informações
241 críticas sobre diversos processos da ecologia de comunidades. Sob a expectativa do modelo
242 Janzen-Connell, a aleatoriedade intraespecífica é induzida por efeitos denso-dependentes,
243 enquanto que exceções (agregação e regularidade) relacionam-se com variações ambientais e
244 interações coespecíficas. 2. Relacionamos os padrões espaciais intra e interespecíficos de 43
245 espécies arbóreas com o clima em 15 florestas da transição Amazônia-Cerrado. 3. Os padrões
246 espaciais foram descritos por índices baseados em distância e suas relações com o clima
247 foram avaliadas por Análise de Redundância Parcial e teste de Mantel. 4. As populações
248 arbóreas exibiram diferentes padrões espaciais intraespecíficos, sendo que das 43 espécies
249 avaliadas, 20 exibiram distribuição espacial variável e 23 mantiveram o mesmo padrão entre
250 as florestas, sendo que o mais comum foi o aleatório. 5. O clima, representado por variáveis
251 térmicas e de precipitação, explicou 48% das variações nos padrões espaciais intraespecíficos
252 e 45% das associações espaciais positivas. 6. Os padrões espaciais intraespecíficos
253 apresentaram maior correlação com as associações positivas ($r = 0.77$; $p < 0.001$) do que com
254 as negativas ($r = 0.24$; $p = 0.01$). 7. *Síntese*. Padrões espaciais intra e interespecíficos de
255 populações arbóreas da transição Amazônia-Cerrado são variáveis e preditos pelas variações
256 climáticas entre as florestas, o que evidencia a importância relativa dos efeitos Janzen-
257 Connell. Variações na distribuição espacial intraespecífica favorecem as associações positivas
258 e evidenciam a menor habilidade competitiva das espécies avaliadas, conforme a hipótese de
259 segregação espacial.

260

261 **Palavras-chave:** Associações espaciais interespecíficas; Ecótono; Janzen-Connell;
262 Segregação espacial; Sazonalidade climática.

263

264

265 **Abstract**

266 1. Intra- and interspecific spatial patterns of tree populations provide critical information on
267 various processes of community ecology. Under the expectation of the Janzen-Connell model,
268 intraspecific randomness is induced by dense-dependent effects, while exceptions
269 (aggregation and regularity) are related to environmental variations and co-specific
270 interactions. 2. We correlate intra and interspecific spatial patterns of 43 tree species with the
271 climate in 15 Amazonian-Cerrado transition forests. 3. Spatial patterns were described by
272 distance-based indices and their relationships with the climate were evaluated by Partial
273 Redundancy Analysis and Mantel test. 4. Tree populations exhibited different intraspecific
274 spatial patterns. Of the 43 species evaluated, 20 exhibited variable spatial distribution and 23
275 maintained the same pattern among the forests, the most common of which was the random
276 one. 5. Climate, represented by thermal and precipitation variables, explained 48% of the
277 variations in intraspecific spatial patterns and 45% of positive spatial associations.
278 Intraspecific spatial patterns had a higher correlation with positive associations ($r = 0.77$, p
279 <0.001) than with negative ones ($r = 0.24$, $p = 0.01$). 7. *Synthesis*. Intra- and interspecies
280 spatial patterns of arboreal populations of the Amazon-Cerrado transition are variable and
281 predicted by climatic variations among forests, which highlights the relative importance of
282 Janzen-Connell effects. Variations in the intraspecific spatial distribution favor the positive
283 associations and evidenced the less competitive ability of the evaluated species, according to
284 the hypothesis of spatial segregation.

285

286 **Keywords:** Interspecific spatial associations; Ecotone; Janzen-Connell; Spatial segregation;
287 Climatic seasonality.

288

289

290

291 **Introdução**

292 Os padrões espaciais intra e interespecíficos de populações arbóreas são reflexos de
293 diferentes processos, bióticos e abióticos, e fornecem informações críticas sobre a ecologia de
294 comunidades vegetais (Miriti 2007; Getzin *et al.* 2008; Alameda, Villar & Iriando 2012; Hai,
295 Wiegand & Getzin 2014). Padrões intraespecíficos aleatórios de populações arbóreas podem
296 ser explicados por efeitos denso-dependentes atuantes entre os estágios de vida previstos pela
297 hipótese de Janzen-Connell (J-C) (Janzen 1970; Connell 1971). Sob essa perspectiva,
298 exceções à aleatoriedade espacial intraespecífica ocorreria somente na fase juvenil
299 (agregação) devido a limitação de dispersão das espécies, entretanto, o desbaste provocado
300 pela predação e patógenos ao longo do tempo conduz à distribuição aleatória dos indivíduos
301 na fase adulta.

302 A agregação espacial intraespecífica relaciona-se com as características do hábitat
303 devido a estruturação espacial dos recursos e heterogeneidade ambiental (Hardy & Sonké
304 2004; Getzin *et al.* 2008; Zhu *et al.* 2013). Estas características mascaram os efeitos J-C, o
305 que demonstra a sua importância relativa em determinar os padrões espaciais intraespecíficos
306 (Zhu *et al.* 2013). Um bom exemplo disso, é a associação de espécies arbóreas com variáveis
307 ambientais nas escalas locais e regionais (Webb & Peart 2000; Harms *et al.* 2001; Phillips *et*
308 *al.* 2003; Gunatilleke *et al.* 2006), até mesmo as hiperdominantes e oligárquicas (ter Steege *et*
309 *al.* 2013; Arellano, Cala & Macía 2014). Por outro lado, casos de regularidade espacial
310 intraespecífica são raros e geralmente ocorrem nos estágios de vida mais avançados (Gray &
311 He 2009; Lan *et al.* 2009; Souza, Franco & Callaway 2013). Este tipo de distribuição é
312 induzido pelo aumento da competição intraespecífica e geralmente relacionado com a
313 limitação de recursos (e.g. espaço, água, luz) no hábitat (Chapin, McGraw & Shaver 1989;
314 Stoll & Bergius 2005).

315 Os padrões espaciais interespecíficos (associações espaciais positivas e negativas) de
316 populações arbóreas relacionam-se aos padrões espaciais intraespecíficos (aleatório, agregado

317 e regular). Por exemplo, a agregação espacial intraespecífica aumenta as chances de
318 associações espaciais positivas e responde pela ocorrência múltipla de espécies em escala
319 local (Cavieres & Badano 2009; Wassmuth *et al.* 2009). Conforme a hipótese de segregação
320 espacial, o aumento da competição interespecífica pode causar a agregação de espécies de
321 menor habilidade competitiva (Pacala 1997; Pacala & Levin 1997) e retardar a exclusão
322 competitiva (Stoll & Prati 2001). Por essa razão, associações espaciais positivas (facilitação)
323 são mais comuns em comunidades florestais e evidencia a semelhança de nichos entre
324 espécies arbóreas (Hardy & Sonké 2004; Silvertown 2004; Brown *et al.* 2013). Em ambientes
325 extremos como desertos este processo é variável e depende da capacidade de suporte das
326 espécies (Bertness & Callaway 1994), visto que a limitação de recursos poder condicionar
327 maiores níveis de associações espaciais negativas (Maestre & Cortina 2004; Bowker,
328 Soliveres & Maestre 2010). Desse modo, informações a respeito do tipo de estresse e
329 intensidade, bem como das populações são cruciais para um melhor entendimento dos
330 padrões espaciais interespecíficos (Maestre *et al.* 2009).

331 Em se tratando disso, o clima é um importante preditor da distribuição de espécies
332 arbóreas (Condit *et al.* 2002; Irl *et al.* 2015), uma vez que eventos intensos de seca podem
333 provocar alterações nos padrões espaciais e nas relações interespecíficas ao longo do tempo
334 (Flugge, Olhede & Murrell 2012; Elias *et al.* 2013; Elias *et al.* (capítulo 2)). Neste caso, as
335 alterações demográficas provocadas por estes distúrbios alteram a dinâmica espacial das
336 populações e potencializam o processo de mortalidade dependente da densidade (Miriti 2007;
337 Toledo *et al.* 2011; Condés & del Río 2015; Luo & Chen 2015). Desse modo, diferentes
338 distribuições intraespecíficas podem surgir conforme a intensidade das variações
339 demográficas (Flugge *et al.* 2012). Entretanto, a compreensão dos impactos diretos do clima
340 sobre os padrões espaciais intra e interespecíficos de populações arbóreas em ecossistemas
341 diversos, como a Amazônia, é ainda insuficiente.

342 Nosso objetivo foi avaliar os padrões espaciais intra e interespecíficos de populações
343 arbóreas de florestas da transição Amazônia-Cerrado e relacioná-los com o clima, e responder
344 às questões: i) Qual é o padrão espacial intra e interespecífico predominante entre as espécies
345 arbóreas avaliadas? ii) Os padrões espaciais intraespecíficos das espécies são variáveis entre
346 as florestas estudadas? iii) Qual é a influência do clima sobre os padrões espaciais intra e
347 interespecíficos de populações arbóreas?

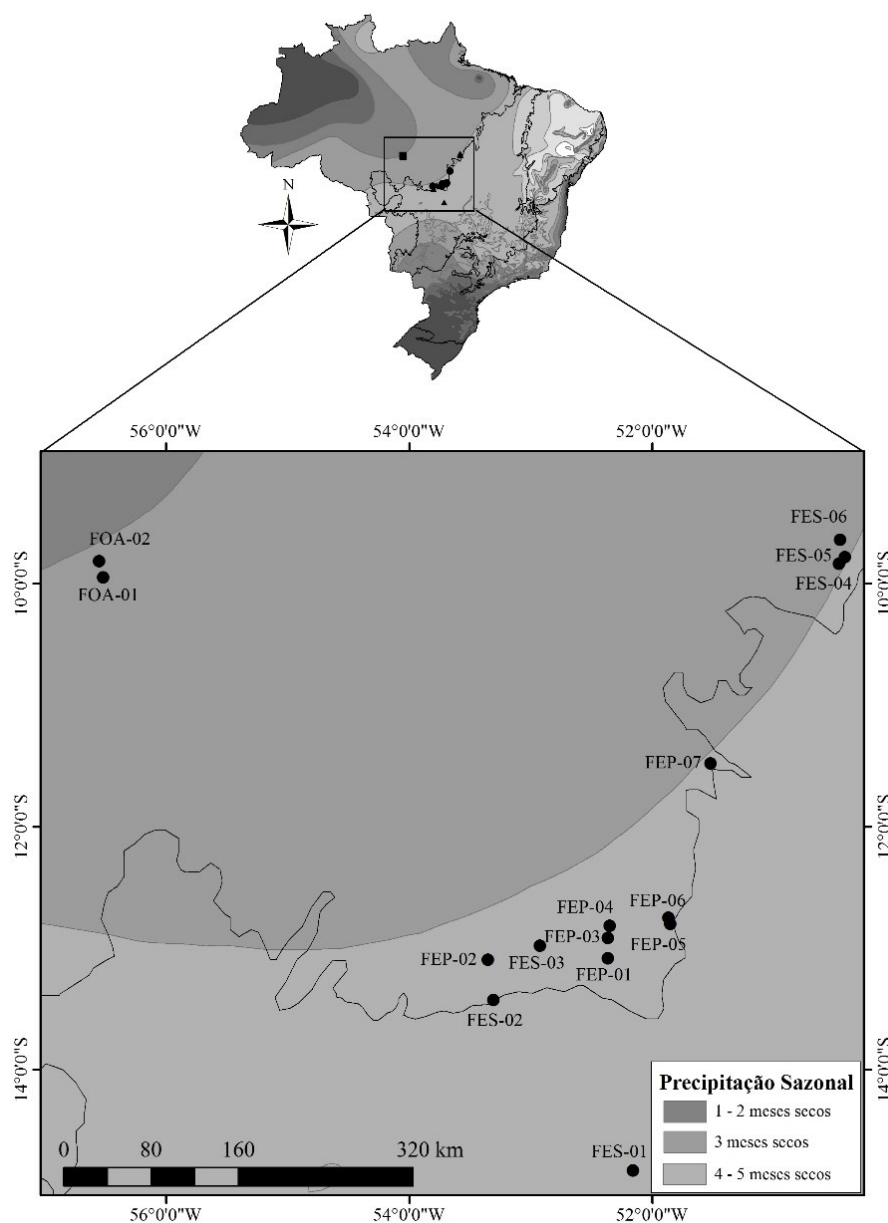
348

349 **Material e Métodos**

350 **Área de estudo**

351 Este estudo foi conduzido em 15 florestas (Ombrófilas Abertas, Estacionais
352 Perenifólias e Estacionais Semidecíduais) ao longo da transição entre os biomas Amazônia e
353 Cerrado, compreendendo os estados de Mato Grosso e Pará (Fig. 1).

354



355

356 **Fig. 1.** Sazonalidade da precipitação na transição (linha preta) entre os biomas Amazônia e
 357 Cerrado e localização geográfica das 15 florestas (Ombrófilas Abertas - OA; Estacionais
 358 Perenifólias - EP; Estacionais Semidecíduais - ES) avaliadas no presente estudo. Fonte: IBGE
 359 (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística).
 360

361 Essas florestas vêm sendo monitoradas pela equipe do Laboratório de Ecologia
 362 Vegetal da Universidade do Estado de Mato Grosso por meio do projeto PELD - Projeto
 363 Ecológico de Longa Duração (CNPq, Sítio TRAN) e pela rede RAINFOR - Rede Amazônica
 364 de Inventários Florestais (Malhi *et al.* 2002; Peacock *et al.* 2007). Esses projetos acompanham
 365 a dinâmica ao longo do tempo de parcelas em diversas fitofisionomias dos biomas Cerrado e

366 Amazônia no Brasil. Os dados estão armazenados na plataforma digital do ForestPlots
367 (Lopez-Gonzalez *et al.* 2011).

368 O clima da região leste e norte de Mato Grosso é do tipo *Aw* e *Am* de Köppen,
369 respectivamente (Alvares *et al.* 2013). O tipo *Aw* abrange as áreas de Florestas Estacionais
370 Perenifólias e Semidecíduais do presente estudo, e apresenta dois períodos climáticos bem
371 definidos, um chuvoso de outubro a março e outro seco, de abril a setembro (Alvares *et al.*
372 2013). De acordo com o referido autor, o tipo *Am* abrange as áreas de Florestas Ombrófilas
373 Abertas, sendo caracterizado por um período curto de seca de aproximadamente três meses. A
374 precipitação e a temperatura média anual entre as parcelas variam de 1,516 a 2,022 mm e 24.1
375 a 26.9 °C, respectivamente (Tabela 1, Hijmans *et al.* (2005)). Os solos predominantes são
376 Latossolo Amarelo e Vermelho-Amarelo distróficos e álicos (Askew *et al.* 1970b) e Argissolo
377 ácido em OA-01 e OA-02 (Quesada *et al.* 2011). Os solos sob a influência da bacia dos rios
378 Xingu e Cristalino possuem textura fina, enquanto os solos da Bacia do Rio Araguaia (ES-01
379 a 06, Tabela 1) apresentam textura grossa, ambos profundos e com baixa disponibilidade de
380 nutrientes (Askew *et al.* 1970b; Quesada *et al.* 2011; Marimon *et al.* 2014).

381

382

383

384

385

386

387

388

389 **Tabela 1.** Tipo de floresta (OA= ombrófila aberta, EP= estacional perenifólia e ES=
 390 estacional semidecidual), localização geográfica, precipitação anual (A.P.) e temperatura
 391 média anual (A.M.T.) das florestas estudadas na transição Amazônia-Cerrado, Brasil. Sendo:
 392 Lat. = latitude e Long = longitude. Dados climáticos extraídos do WordClim 1.3 (Hijmans *et*
 393 *al.* 2005).

Códigos das florestas	Coordenadas		A.P.(mm)	A.M.T.(°C)
	Lat. (S)	Long. (W)		
OA-01	9°49'	55°93'	2,022	25.9
OA-02	9°57'	55°91'	2,022	25.9
EP-01	13°05'	52°22'	1,625	24.9
EP-02	13°05'	53°21'	1,795	24.7
EP-03	12°55'	52°22'	1,662	25.0
EP-04	12°49'	52°21'	1,679	25.1
EP-05	12°48'	51°51'	1,618	25.5
EP-06	12°45'	51°52'	1,618	25.5
EP-07	11°28'	51°31'	1,634	26.9
ES-01	14°49'	52°10'	1,516	25.2
ES-02	13°25'	53°18'	1,701	24.1
ES-03	12°58'	52°55'	1,757	24.9
ES-04	9°50'	50°27'	1,821	26.7
ES-05	9°47'	50°25'	1,815	26.8
ES-06	9°38'	50°27'	1,778	26.6

394

395 **Coleta de dados**

396 Em cada floresta estabelecemos uma parcela de 1 hectare (100 x 100 m) e todos os
 397 indivíduos lenhosos ≥ 10 cm de diâmetro a 1,30 m do solo foram medidos e identificados. A
 398 identificação foi realizada *in loco* e por meio de comparações com o acervo dos herbários NX
 399 (UNEMAT - Nova Xavantina), UB (Universidade de Brasília), UFMT (Universidade Federal
 400 de Mato Grosso) e IAN (Embrapa Amazônia Oriental) e de Herbários Virtuais (The New
 401 York Botanic Garden, Kew Garden e CRIA), além de consultas à bibliografias e especialistas.
 402 A nomenclatura dos táxons foi revisada e atualizada de acordo com a Lista de Espécies da
 403 Flora do Brasil (www.floradobrasil.jbrj.gov.br) e a classificação das famílias botânicas seguiu
 404 o sistema APG III (2009).

405 Para cada parcela extraímos dados bioclimáticos do banco de dados WordClim 1.3
 406 (Hijmans *et al.* 2005). As variáveis utilizadas foram: Temperatura média anual, Média diária
 407 de temperatura, Isotermalidade, Sazonalidade de temperatura, Temperatura máxima do mês

408 mais quente, Temperatura mínima do mês mais frio, Amplitude térmica anual, Temperatura
409 média do trimestre mais chuvoso, Temperatura média do trimestre mais seco, Temperatura
410 média do trimestre mais quente, Temperatura do trimestre mais frio, Precipitação anual,
411 Precipitação do mês mais chuvoso, Precipitação do mês mais seco, Sazonalidade da
412 precipitação (coeficiente de variação), Precipitação do trimestre mais chuvoso, Precipitação
413 do trimestre mais seco, Precipitação do trimestre mais quente e Precipitação do trimestre mais
414 frio.

415

416 **Análise de dados**

417 Os padrões espaciais intraespecíficos das populações arbóreas foram descritos pelo
418 Índice de Agregação (Ia) de SADIE (Spatial Analysis by Distance Indices) (Perry *et al.* 1996).
419 Valores significativos do Ia maiores e menores que 1 indicam agregação e regularidade,
420 respectivamente, e valores não significativos indicam aleatoriedade intraespecífica.
421 Seleccionamos as populações que apresentaram densidade absoluta mínima de 10 ind.ha⁻¹ para
422 não superestimar ou subestimar os resultados do Ia. A significância de Ia foi avaliada por
423 permutações de Monte Carlo (Perry 1998).

424 Os padrões espaciais interespecíficos (associações espaciais positivas e negativas) das
425 populações em cada floresta foram descritos pelo Índice de Associação (χ) de SADIE (Perry
426 1997; Perry *et al.* 1999). Os valores estimados do χ variam de +1 (associação positiva, $p <$
427 0,025) a -1 (associação negativa, $p > 0,975$). A hipótese nula prevê inexistência de
428 associações, ou seja, as lacunas e os agrupamentos dos conjuntos de dados não coincidem
429 espacialmente. Associações positivas ou atração espacial caracterizam-se pela sobreposição
430 dos agrupamentos ou das lacunas entre duas espécies e as associações negativas, ou repulsão,
431 pela coincidência dos agrupamentos de uma espécie com as lacunas de outra (Perry *et al.*
432 1999). Utilizamos o teste de Qui-quadrado com permutações para comparar o número de
433 associações espaciais positivas e negativas das populações.

434 Para avaliar a influência das variáveis climáticas e do espaço geográfico sobre os
435 padrões espaciais intraespecíficos das populações arbóreas utilizamos a Análise de
436 Redundância Parcial (pRDA) (Legendre & Legendre 2012). Utilizamos os valores do I_a das
437 espécies entre as parcelas como variável resposta e as variáveis ambientais climáticas
438 (WordClim 1.3) e os filtros espaciais (Dray, Legendre & Peres-Neto 2006) como variáveis
439 predictoras. Para atender o pressuposto de não-linearidade o nosso modelo foi composto pelas
440 variáveis Temperatura média anual (AMT), Sazonalidade de temperatura (TS), Precipitação
441 anual (AP) e Sazonalidade da precipitação (PS), ambas, selecionadas pela Análise de
442 Componentes Principais. Os melhores mapas de autovetores espaciais de Moran (filtros
443 espaciais) foram selecionados pelo método de seleção passo-a-passo progressiva baseado nos
444 valores de R^2 -ajustado (Blanchet, Legendre & Borcard 2008). Para a construção dos filtros
445 espaciais utilizamos a matriz de conectividade baseada nas coordenadas geográficas entre as
446 parcelas pelo critério de vizinhança por distância (Dray *et al.* 2006). Realizamos a partição da
447 variância, onde A - fração da variável resposta explicada pelo ambiente; B - ambiente
448 espacialmente estruturado, ou seja, pela sobreposição entre espaço e ambiente; C - espaço
449 puro e D - fração residual (Borcard, Legendre & Drapeau 1992). Consideramos o R^2 ajustado
450 como medida de importância dos componentes da pRDA e a significância foi avaliada por
451 9999 permutações de Monte Carlo (Peres-Neto *et al.* 2006).

452 Para avaliar a relação dos padrões espaciais interespecíficos com o clima e distribuição
453 intraespecífica utilizamos o teste de Mantel Simples (Legendre & Legendre 2012). Este teste
454 compara, por correlações lineares, duas matrizes (Y; X) de parença (distância ou
455 similaridade) derivadas de dois conjuntos de dados multidimensionais. O número de
456 associações espaciais interespecíficas positivas e negativas compuseram as duas matrizes
457 respostas (Y) e os valores de I_a das populações e as variáveis climáticas as matrizes predictoras
458 (X). As matrizes de distâncias foram calculadas pelo índice de Bray-Curtis (Y) e pela

459 distância euclidiana (X) (Legendre & Gallagher 2001). A significância do teste de Mantel foi
460 verificada por meio de 9999 permutações de Monte Carlo (Legendre & Legendre 2012).

461 Os cálculos dos índices de agregação e associação de SADIE foram executados no
462 programa SADIEShell 1.2 (Perry *et al.* 1996). A análise de redundância parcial (pRDA) e os
463 testes de Mantel, bem como os seus respectivos testes de significância foram computados no
464 ambiente R (R Development Core Team 2015), utilizando os pacotes vegan, packfor,
465 spacemakeR, spdep, venneuler e tripack. Para todas as análises estatísticas utilizamos o nível
466 alfa de 5%.

467

468 **Resultados**

469 *Padrões espaciais intraespecíficos*

470 As populações arbóreas no presente estudo exibiram predominantemente o padrão
471 espacial intraespecífico aleatório (76.5%) entre as florestas, seguido pelo padrão agregado
472 (18.7%) e regular (3.8%). Verificamos que das 43 populações avaliadas, 20 apresentaram
473 variações em seus padrões espaciais intraespecíficos (Tabela 2) em relação às florestas onde
474 foram registradas. *Amaioua guianensis* foi a espécie que apresentou o padrão de distribuição
475 mais variável no presente estudo, exibindo o padrão agregado, aleatório e regular. As espécies
476 com o padrão espacial intraespecífica variável ocorreram em média 23.8% em mais parcelas
477 do que as espécies com distribuição similar, independente da floresta.

478 Algumas espécies apresentaram tendências nos padrões espaciais intraespecíficos de
479 acordo com a proximidade da Amazônia. Por exemplo, em florestas mais próximas da
480 Amazônia (EP-07) a espécie *Miconia punctata* exibiu o padrão espacial agregado e em
481 florestas mais distantes (EP-01, EP-04 e EP-06) o padrão desta espécie foi aleatório
482 (Suplementar 1). Em contrapartida, *Crepidospermum goudotianum* exibiu o padrão aleatório
483 em florestas mais próximas da Amazônia (ES-06) e em florestas mais distantes o padrão
484 agregado (EP-07). Outras espécies, como *Xylopia polyantha*, exibiram o padrão regular em

485 florestas mais próximas (ES-04) e o padrão aleatório em florestas mais distantes (EP-07) da
486 Amazônia. Por outro lado, algumas espécies como *Xylopia amazonica*, exibiram o padrão
487 aleatório em florestas mais próximas da Amazônia (EP-01, EP-02, EP-03, EP-04, EP-05, EP-
488 06) e o padrão regular nas florestas mais distantes (ES-02). As demais 23 espécies
489 mantiveram o mesmo padrão de distribuição espacial nas parcelas onde foram registradas,
490 como por exemplo *Chaetocarpus echinocarpus* e *Brosimum rubescens*, as quais exibiram
491 somente o padrão aleatório e agregado, respectivamente em todas as florestas onde foram
492 registradas (Suplementar 1).

493 No presente estudo, 24% das variações nos padrões espaciais intraespecíficos das
494 espécies avaliadas foram explicadas pelo clima (Tabela 2), onde 61.7% dessa variação foi
495 captada pelos dois primeiros eixos da RDA (Fig. 2). As populações arbóreas apresentaram
496 afinidade diferencial com as variáveis climáticas, pode distingui-las em dois grupos distintos.
497 O padrão de distribuição espacial intraespecífico das espécies que caracterizaram o primeiro
498 grupo esteve relacionado principalmente com o aumento da sazonalidade da temperatura e
499 precipitação no primeiro eixo. Da mesma forma, a maioria das parcelas relacionadas ao
500 primeiro grupo da ordenação foram as de Florestas Ombrófilas Abertas e Estacionais
501 Perenifólias (Fig. 2). Por outro lado, o padrão de distribuição espacial intraespecífico das
502 espécies que caracterizaram o segundo grupo de ordenação esteve relacionado com o aumento
503 da temperatura média anual e precipitação anual no primeiro e segundo eixo, respectivamente.
504 As parcelas associadas ao segundo grupo foram uma Floresta Estacional Perenifólia e cinco
505 Estacionais Semidecíduais (Fig. 2).

506

507

508

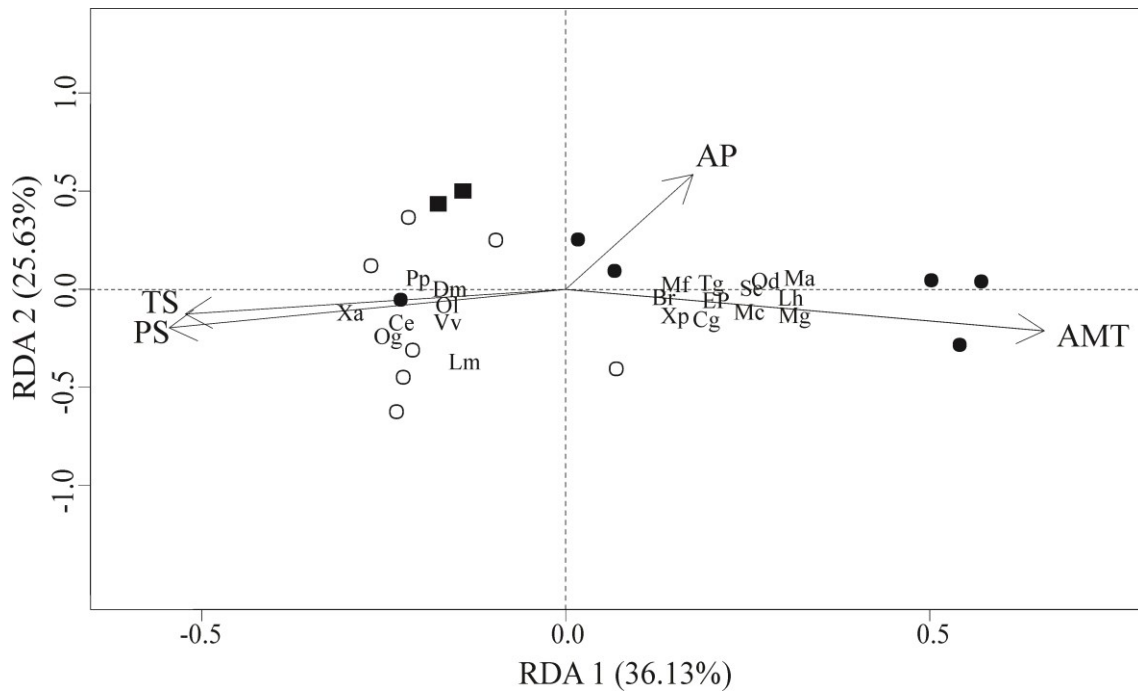
509

510 **Tabela 2.** Partição da variância (pRDA) dos valores do Índice de Agregação de populações
 511 arbóreas co-ocorrentes em 15 florestas na transição Amazônia-Cerrado, Brasil.

Componentes	R ²	F	P
A - Clima	0.24	2.146	<0.001
B - Interação	0.05	--	--
C - Espaço (MEM 2)	0.01	1.264	0.252
D - Resíduos	0.68	--	--

512

513



514

515 **Fig. 2.** Dois primeiros eixos da análise de redundância parcial (pRDA) gerada a partir dos
 516 valores do índice de agregação de espécies arbóreas (scores > 0.12) em função de variáveis
 517 climáticas locais (WordClim 1.3, Hijmans *et al.* 2005) de 15 parcelas de diferentes formações
 518 florestais (Ombrófilas Abertas - ■; Perenifólias - ○; Estacionais Semidecíduais - ●) na
 519 transição Cerrado-Amazônia, Brasil. Quatro variáveis climáticas foram relacionadas a
 520 distribuição espacial das espécies: Precipitação anual (AP); Sazonalidade da precipitação
 521 (PS), Sazonalidade da temperatura (TS) e Temperatura média anual (AMT). As iniciais de
 522 cada espécie seguem os nomes listados na Tabela 2.

523

524

525 **Padrões espaciais interespecíficos**

526 Em geral, as associações espaciais positivas foram predominantes entre as espécies
 527 arbóreas avaliadas no presente estudo (Tabela 2). Ao compararmos o número de associações
 528 espaciais positivas e negativas das espécies, verificamos que somente *Amaioua guianensis*,

529 *Cheicloclinium cognatum*, *Ephedranthus parviflorus*, *Tetragastris altissima* e *Bellucia*
530 *grossularioides* apresentaram maiores valores de associações espaciais positivas do que
531 negativas (Suplementar 2). Algumas espécies, como *Aspidosperma excelsum* e *Miconia*
532 *punctata*, exibiram somente associações positivas entre as parcelas e outras, como *Miconia*
533 *pyrifolia* (em EP-03) e *Miconia guianensis* (em ES-05) não apresentaram associações
534 espaciais interespecíficas significativas (Suplementar 2).

535 No presente estudo, o número de associações espaciais positivas foi positivamente
536 correlacionado com os padrões espaciais intraespecíficos ($r = 0.92$; $p < 0.001$) e com o clima
537 ($r = 0.38$; $p = 0.004$).

538

539 **Discussão**

540 ***Padrões espaciais intraespecíficos***

541 No presente estudo o padrão espacial intraespecífico predominante foi o aleatório, e as
542 populações exibiram diferentes distribuições intraespecíficas entre as florestas avaliadas. Isto
543 não confere com os resultados encontrados por Dale (2004), que indica a agregação espacial
544 intraespecífica como mais frequente em populações vegetais devido à estruturação espacial
545 dos recursos (e.g. água e nutrientes) que tende a agregar os indivíduos coespecíficos. Por
546 outro lado, o maior número de interações intraespecíficas aleatórias registrado no presente
547 estudo, confirma as predições do modelo Janzen-Connell, que prevê independência espacial
548 para indivíduos arbóreos nos estágios de vida mais avançados devido aos efeitos denso-
549 dependentes (Janzen 1970; Connell 1971). Este fato fica mais evidente se considerarmos o
550 limite de inclusão do diâmetro adotado no presente estudo (≥ 10 cm). Resultados semelhantes
551 foram encontrados por Getzin *et al.* (2011) em uma floresta tropical em Camarões. Os
552 referidos autores discutem que o padrão aleatório é mais comum para indivíduos adultos
553 devido a menor importância da competição intraespecífica nesse estágio de vida.

554 Os diferentes padrões espaciais intraespecíficos observados para a mesma espécie nas
555 florestas no presente estudo, provavelmente é um reflexo da plasticidade ecológica destas
556 populações em resposta às variações ambientais de cada floresta. Um bom exemplo disso, é a
557 maior co-ocorrência dessas espécies entre as florestas estudadas e a variação extrema na
558 distribuição espacial de *Amaioua guianensis*. Isto pode ser um indicativo de que essas
559 espécies possuem nichos amplos e comportamento generalista (Pitman *et al.* 2001; Arellano
560 *et al.* 2014) e que seus padrões de distribuição intraespecífica dependem das condições do
561 hábitat (Getzin *et al.* 2008; Lin *et al.* 2011). Por outro lado, essas variações intraespecíficas
562 entre as florestas podem ser reflexos de perturbações recentes. Levando em conta os eventos
563 de seca intensa ocorridos na região amazônica nos últimos anos (Rolim *et al.* 2005; Lewis *et*
564 *al.* 2011; Gloor *et al.* 2015) podemos supor que estes tem contribuído para causar alterações
565 na demografia das populações entre as florestas e conseqüentemente nos padrões de
566 distribuição espacial (Miriti 2007; Elias *et al.* 2013). Isto confirmaria a capacidade dos
567 padrões espaciais refletirem a “memória” da comunidade, tal como observado por Flugge,
568 Olhede & Murrell (2012) em uma floresta tropical no Panamá.

569 As tendências apresentadas nos padrões espaciais intraespecíficos das populações e
570 florestas aqui estudadas, de acordo com a proximidade geográfica da Amazônia, podem estar
571 relacionadas a diferentes processos que regem a ocupação das espécies no hábitat. O
572 distanciamento do padrão intraespecífico aleatório para o agregado observado para algumas
573 espécies (e.g. *Miconia punctata*) de acordo com a proximidade da Amazônia pode indicar que
574 essas populações são competidoras fracas. Neste caso, para evitar a concorrência direta com
575 as espécies dominantes ou competidoras mais eficientes essas espécies agregam-se no espaço
576 (Pacala & Levin 1997). Neste caso, o aumento na diversidade alfa seguindo o mesmo sentido
577 geográfico (ter Steege *et al.* 2003), pode estar provocando maior competição interespecífica e
578 favorecendo a agregação dessas espécies nas áreas mais próximas da Amazônia. Além disso,
579 espécies arbóreas amazônicas possuem elevada especialização de hábitats, onde pequenas

580 alterações na disponibilidade de recursos podem provocar mudanças na densidade (Arellano
581 *et al.* 2014). Essas alterações na demografia podem ser refletidas nos padrões espaciais de
582 populações arbóreas, e que na maioria das vezes provocam a agregação (Condit *et al.* 2000;
583 Miriti 2007; Elias *et al.* 2013).

584 Em contrapartida, a tendência registrada em outras espécies, como *Crepidosperrum*
585 *goudotianum*, de redução na agregação e *Xylopia amazonica*, de redução de regularidade em
586 direção à aleatoriedade espacial intraespecífica de acordo com a maior proximidade
587 geográfica da Amazônia pode estar relacionada com a menor limitação de recursos (maior
588 pluviosidade e solos mais férteis) nessas florestas. Neste caso, é possível supor que em
589 florestas mais próximas da Amazônia a limitação de recursos para essas espécies é menos
590 evidente, o que garante a distribuição espacial aleatória em detrimento da agregação e
591 regularidade, sugerindo indiretamente que o *fitness* dessas espécies é maior nas florestas
592 próximas da Amazônia. Segundo Askew *et al.* (1970b) e Eiten (1975), além da precipitação,
593 os solos de florestas mais próximas da Amazônia apresentam maior quantidade de argila e
594 nutrientes (e.g. fósforo). Neste caso, a maior disponibilidade de recursos para essas espécies
595 nessas áreas, justifica a aleatoriedade intraespecífica.

596 O distanciamento do padrão aleatório intraespecífico para o regular observado para
597 algumas espécies, como *Xylopia polyantha*, em florestas mais próximas da Amazônia pode
598 estar relacionado com os estágios de sucessão ecológica dessas áreas e fitofisionomias. Neste
599 caso, a regularidade intraespecífica aumenta com os estágios de sucessão devido a
600 mortalidade dependente da densidade (Getzin *et al.* 2006; Gray & He 2009). Nesse sentido,
601 Ratter *et al.* (1973), Eiten (1975) e Marimon *et al.* (2006), descrevem que as formações
602 florestais da transição Cerrado-Amazônia ocorrem em um *continuum* de sucessão em direção
603 ao Bioma Amazônia. Desse modo, a regularidade espacial intraespecífica observada no
604 presente estudo nas florestas mais próximas da Amazônia pode estar retratando este gradiente

605 de sucessão. Resultados semelhantes foram encontrados por Getzin *et al.* (2006) e Gray & He
606 (2009), em florestas temperadas no Canadá.

607 A partição da variância evidenciou que as variações observadas nos padrões espaciais
608 das populações são preditas pelas diferenças climáticas existentes entre as florestas estudadas.
609 Por outro lado, a baixa explicação do componente espacial é um indicativo de que a estrutura
610 de nichos é preponderante sobre a neutralidade em determinar a distribuição espacial
611 intraespecífica de indivíduos arbóreos, contrariando os resultados de Condit *et al.* (2002) e
612 Hardy & Sonké (2004) realizados em florestas tropicais em Camarões, Equador, Panamá e
613 Peru. Por outro lado, descrições na literatura confirmam os nossos resultados, visto que a
614 diversidade de espécies (Isbell *et al.* 2015), composição florística (Arellano *et al.* 2014),
615 abundância (Condit, Hubbell & Foster 1996), biomassa aérea e dinâmica estrutural (Brienen
616 *et al.* 2015) de comunidades vegetais são preditas pelo clima. Na Amazônia as predições do
617 clima são evidentes, visto que até mesmo espécies arbóreas oligárquicas são especialistas
618 climáticas e ocupam de forma variada a posição hiperdominante dependendo da região do
619 bioma (ter Steege *et al.* 2013). Este fato indica que essas populações possuem um ótimo
620 climático que controla a abundância local e os padrões de distribuição espacial, o que
621 evidencia a importância desse componente sobre a estrutura, diversidade e a distribuição das
622 espécies nessas áreas. Por fim, a porção residual dos nossos resultados sugere que outros
623 fatores, como a dispersão e condições edáficas, também podem estar influenciando a
624 distribuição espacial dessas populações.

625 A análise de ordenação demonstra que os padrões espaciais intraespecíficos das
626 populações avaliadas se relacionam de forma diferenciada com as variáveis climáticas,
627 refletindo a heterogeneidade ambiental existente nas florestas da transição Amazônia-
628 Cerrado. A distribuição espacial intraespecífica das populações do primeiro grupo da RDA
629 em função da sazonalidade de temperatura e precipitação, além da relação negativa com as
630 variáveis relacionadas ao segundo grupo, evidencia a influência do clima sobre a estrutura

631 espacial das populações. Este resultado sugere que a distribuição dos indivíduos dessas
632 espécies, em escala local, é moldada em parte pelas variações sazonais da temperatura e,
633 principalmente, em resposta à precipitação. A associação preferencial das Florestas
634 Ombrófilas Abertas e as Estacionais Perenifólias com as variáveis que determinaram a
635 formação do primeiro grupo reforça esta afirmação, visto que essas florestas estão
636 geograficamente posicionadas em locais com elevados valores de precipitação anual e menor
637 sazonalidade climática (Ratter *et al.* 1973; Eiten 1975). Relação similar também foi observada
638 por Ratter *et al.* (1973) em formações savânicas e florestais da transição Amazônia-Cerrado,
639 segundo os quais as diferenças fitofisionômicas e florísticas da vegetação foram definidas
640 pelas variações climáticas.

641 A relação da distribuição espacial intraespecífica das espécies do segundo grupo da
642 RDA com maior sazonalidade climática (temperatura e precipitação) é um indicativo de que
643 essas populações são mais resistentes aos extremos climáticos. Da mesma forma, a associação
644 das Florestas Estacionais Semidecíduais às variáveis do segundo grupo indica um zoneamento
645 climático na região, sendo que essas florestas ocorreriam em áreas de maior estresse hídrico
646 em relação àquelas do primeiro grupo. Portanto, existe um particionamento das populações
647 representado pela afinidade diferencial com variáveis climáticas que compuseram os eixos da
648 RDA. Por essa razão, podemos sugerir que a distribuição espacial intraespecífica de cada
649 população apresenta um ótimo climático e que retrata o mosaico vegetacional da transição
650 Amazônia-Cerrado. As relações dos padrões espaciais intraespecíficos de populações arbóreas
651 com o clima, observadas no presente estudo, tem sérias implicações para a conservação, uma
652 vez que as áreas estudadas compreendem um ecótono raro e ameaçado na transição entre os
653 dois maiores biomas do Brasil.

654 Por outro lado, o elevado número de espécies (20) exibindo o mesmo tipo de
655 distribuição espacial intraespecífica no presente estudo, independentemente da floresta onde
656 foram registradas, indica que a variação ambiental na região de transição Amazônia-Cerrado

657 (e.g. clima e solos; Askew *et al.* 1970b; Marimon *et al.* 2006), bem como os diferentes níveis
658 de competição sobre cada uma delas não foram suficientes para provocar alterações no arranjo
659 espacial intraespecífico dessas populações. Provavelmente, as características autoecológicas
660 dessas populações estão prevalecendo sobre os demais fatores e mantendo o padrão espacial
661 intraespecífico constante entre as florestas. Vale ressaltar que essas espécies em conjunto
662 apresentaram menor co-ocorrência entre as florestas em comparação com as espécies que
663 apresentaram distribuição espacial intraespecífica variável. Por essa razão, podemos supor
664 que essas espécies sejam especialistas de hábitat e que suas distribuições são limitadas em
665 escala regional. Dessa forma, novos estudos devem ser realizados para avaliar a associação
666 dessas espécies com o hábitat e concomitantemente a sua influência sobre os padrões
667 espaciais intraespecíficos, para melhor compreender essa constância observada no presente
668 estudo.

669

670 ***Padrões espaciais interespecíficos***

671 A predominância de associações espaciais positivas para as espécies do presente
672 estudo pode estar relacionada com a disponibilidade de recursos entre as florestas e pela
673 habilidade competitiva dessas populações. Isto indica um maior compartilhamento de habitats
674 entre as espécies avaliadas, uma vez que este tipo de interação favorece a exploração dos
675 recursos disponíveis (Luo *et al.* 2012; Brown *et al.* 2013) e garante a ocorrência múltipla de
676 espécies em escala local (Wright 2002; Barot & Gignoux 2004). Além disso, evidencia a
677 organização em forma de nicho dessas comunidades, uma vez que a ocupação de nichos
678 semelhantes propicia maiores valores de associações espaciais positivas (Martínez *et al.*
679 2013). Contudo, a predominância de associações espaciais positivas aqui registradas,
680 especialmente para algumas espécies (e.g. *Amaioua guianensis*, *Cheilochlinium cognatum*,
681 *Ephedranthus parviflorus* e *Tetragastris altissima*), é uma evidência indireta de que essas
682 populações são competidoras fracas e evitam, na maioria das vezes, a competição com as

683 espécies dominantes (Pacala & Levin 1997). Nossos resultados indicam a importância das
684 associações espaciais positivas na distribuição espacial local dessas espécies e entre diferentes
685 florestas.

686 A maior correlação dos padrões espaciais intraespecíficos com as associações
687 espaciais positivas indica que as espécies com maior variação na distribuição intraespecífica
688 entre as florestas apresentam maior atração do que repulsão espacial com outras espécies. Isto
689 pode estar relacionado com a predominância da distribuição intraespecífica aleatória no
690 presente estudo e com a menor habilidade competitiva dessas espécies, uma vez que a
691 dominância e agregação intraespecífica beneficiam as associações espaciais negativas entre as
692 espécies vegetais (Pacala & Levin 1997; Stoll & Prati 2001). Neste caso, sugerimos que
693 distribuições intraespecíficas variáveis e associações espaciais positivas podem ser
694 características de espécies com distribuições amplas e que co-ocorrem em diferentes
695 fitofisionomias.

696 Por outro lado, a forte relação do clima com as associações espaciais positivas é um
697 indicativo de que variações climáticas da transição Amazônia-Cerrado e descritas pela RDA
698 estão determinando a coexistência dessas populações. Portanto, mais associações positivas
699 são esperadas em florestas que apresentam maior amplitude de variação climática, uma vez
700 que existe um gradiente de precipitação e temperatura que vai desde ES-01, a leste até OA-02,
701 ao norte. Este resultado corrobora com a hipótese do gradiente de estresse descrita para
702 ambientes desérticos, que prevê associações espaciais positivas em locais de maior estresse
703 ambiental (Bertness & Callaway 1994). Resultados semelhantes foram encontrados por
704 Condés & del Río (2015), que descreveram o clima como o principal preditor dos padrões
705 espaciais interespecíficos de populações de espécies arbóreas em florestas temperadas. Assim,
706 nossos resultados indicam que o clima pode ser um importante preditor dos padrões espaciais
707 interespecíficos de populações de espécies arbóreas em florestas tropicais, devido a correlação
708 das associações espaciais positivas com as variáveis climáticas. Se considerarmos o contexto

709 atual de mudanças climáticas, este tipo de estudo pode ser uma ferramenta importante na
710 compreensão dos processos implícitos na ecologia de populações e comunidades, e pode
711 fornecer informações valiosas sobre o comportamento de espécies típicas que poderão ser
712 usadas no manejo e conservação das florestas da transição Amazônia-Cerrado.

713

714 **Conclusão**

715 1. O padrão de distribuição espacial mais comum registrado nas populações estudadas
716 foi o aleatório, confirmando as predições do modelo Janzen-Connell. 2. Populações de
717 espécies arbóreas em florestas da transição Amazônia-Cerrado podem apresentar variações
718 em seus padrões de distribuição espacial intraespecíficos de acordo com a proximidade
719 geográfica da Amazônia, o que evidencia a plasticidade ecológica das espécies frente às
720 variações climáticas existentes entre as florestas. 3. O clima é, provavelmente, o principal
721 preditor das variações nos padrões espaciais intra e interspecíficos das populações. 4. A
722 afinidade diferencial das espécies com as variáveis climáticas, demonstrada pela ordenação,
723 sugere adequação dos padrões espaciais intraespecíficos ao gradiente climático na transição
724 Amazônia-Cerrado. 5. A relação positiva das associações espaciais positivas com a
725 distribuição espacial intraespecífica das populações, confirmando a hipótese de segregação
726 espacial.

727

728 **Agradecimentos**

729 À Capes pela bolsa de estudo ao primeiro autor. Ao Projeto PELD/CNPq (Proc.
730 403725/2012-7) e à FAPEMAT (Proc. 164131/2013). Aos membros do Laboratório de
731 Ecologia Vegetal da UNEMAT pela contribuição na coleta e digitação dos dados.

732

733

734

735 **Referências**

- 736 Alameda, D., Villar, R. & Iriondo, J.M. (2012) Spatial pattern of soil compaction: Trees'
737 footprint on soil physical properties. *Forest Ecology and Management*, **283**, 128–137.
- 738 Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., de Moraes Gonçalves, J.L. & Sparovek, G. (2013)
739 Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, **22**, 711–728.
- 740 APG III. Angiosperm Phylogeny Group. (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny
741 Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical*
742 *Journal of the Linnean Society*, **161**, 105–121.
- 743 Arellano, G., Cala, V. & Macía, M.J. (2014) Niche breadth of oligarchic species in
744 Amazonian and Andean rain forests. *Journal of Vegetation Science*, **25**, 1355–1366.
- 745 Askew, G.P., Moffat, D.J., Montgomery, R.F. & Searl, P.L. (1970a) Interrelationships of
746 Soils and Vegetation in the Savanna-Forest Boundary Zone of North- Eastern Mato Grosso
747 Author. *The Geographical Journal*, **136**, 370–376.
- 748 Askew, G.P., Moffatt, D.J., Montgomery, R.F. & Searl, P.L. (1970b) Soil Landscapes in
749 North Eastern Mato Grosso. *The Geographical Journal*, **136**, 211–227.
- 750 Barot, S. & Gignoux, J. (2004) Mechanisms promoting plant coexistence: Can all the
751 proposed processes be reconciled? *Oikos*, **106**, 185–192.
- 752 Bertness, M.D. & Callaway, R.M. (1994) Positive interactions in communities. *Trends in*
753 *Ecology and Evolution*, **9**, 187–191.
- 754 Blanchet, F.G., Legendre, P. & Borcard, D. (2008) Forward Selection of Explanatory
755 Variables. *Ecology*, **89**, 2623–2632.
- 756 Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. (1992) Partialling out the spatial component of
757 ecological variation. *Ecology*, **73**, 1045–1055.
- 758 Bowker, M.A., Soliveres, S. & Maestre, F.T. (2010) Competition increases with abiotic stress
759 and regulates the diversity of biological soil crusts. *Journal of Ecology*, **98**, 551–560.

760 Brienen, R.J.W., Phillips, O.L., Feldpausch, T.R., Gloor, E., Baker, T.R., Lloyd, J., Lopez-
761 Gonzalez, G., Monteagudo-Mendoza, A., Malhi, Y., Lewis, S.L., Vásquez Martínez, R.,
762 Alexiades, M., Álvarez Dávila, E., Alvarez-Loayza, P., Andrade, A., Aragão, L.E.O.C.,
763 Araujo-Murakami, A., Arets, E.J.M.M., Arroyo, L., Aymard C, G.A., Bánki, O.S., Baraloto,
764 C., Barroso, J., Bonal, D., Boot, R.G.A., Camargo, J.L.C., Castilho, C. V, Chama, V., Chao,
765 K.J., Chave, J., Comiskey, J.A., Cornejo Valverde, F., da Costa, L., de Oliveira, E.A., Di
766 Fiore, A., Erwin, T.L., Fauset, S., Forsthofer, M., Galbraith, D.R., Grahame, E.S., Groot, N.,
767 Hérault, B., Higuchi, N., Honorio Coronado, E.N., Keeling, H., Killeen, T.J., Laurance, W.F.,
768 Laurance, S., Licona, J., Magnussen, W.E., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Mendoza,
769 C., Neill, D.A., Nogueira, E.M., Núñez, P., Pallqui Camacho, N.C., Parada, A., Pardo-Molina,
770 G., Peacock, J., Peña-Claros, M., Pickavance, G.C., Pitman, N.C.A., Poorter, L., Prieto, A.,
771 Quesada, C.A., Ramírez, F., Ramírez-Angulo, H., Restrepo, Z., Roopsind, A., Rudas, A.,
772 Salomão, R.P., Schwarz, M., Silva, N., Silva-Espejo, J.E., Silveira, M., Stropp, J., Talbot, J.,
773 ter Steege, H., Teran-Aguilar, J., Terborgh, J., Thomas-Caesar, R., Toledo, M., Torello-
774 Raventos, M., Umetsu, R.K., van der Heijden, G.M.F., van der Hout, P., Guimarães Vieira,
775 I.C., Vieira, S.A., Vilanova, E., Vos, V.A. & Zagt, R.J. (2015) Long-term decline of the
776 Amazon carbon sink. *Nature*, **519**, 344–8.

777 Brown, C., Burslem, D.F.R.P., Illian, J.B., Bao, L., Brockelman, W., Cao, M., Chang, L.W.,
778 Dattaraja, H.S., Davies, S., Gunatilleke, C.V.S., Gunatilleke, I. a U.N., Huang, J., Kassim, a
779 R., Lafrankie, J. V, Lian, J., Lin, L., Ma, K., Mi, X., Nathalang, a, Noor, S., Ong, P.,
780 Sukumar, R., Su, S.H., Sun, I.F., Suresh, H.S., Tan, S., Thompson, J., Uriarte, M., Valencia,
781 R., Yap, S.L., Ye, W. & Law, R. (2013) Multispecies coexistence of trees in tropical forests:
782 spatial signals of topographic niche differentiation increase with environmental heterogeneity.
783 *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **280**, 20130502.

784 Cavieres, L.A. & Badano, E.I. (2009) Do facilitative interactions increase species richness at
785 the entire community level? *Journal of Ecology*, **97**, 1181–1191.

786 Chapin, F.S., McGraw, J.B. & Shaver, G.R. (1989) Competition causes regular spacing of
787 alder in Alaskan shrub tundra. *Oecologia*, **79**, 412–416.

788 Condés, S. & del Río, M. (2015) Climate modifies tree interactions in terms of basal area
789 growth and mortality in monospecific and mixed *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests.
790 *European Journal of Forest Research*, **134**, 1095–1108.

791 Condit, R., Ashton, P.S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N.,
792 Hubbell, S.P., Foster, R.B., Itoh, A., LaFrankie, J. V, Lee, H.S., Losos, E., Manokaran, N.,
793 Sukumar, R. & Yamakura, T. (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree
794 species. *Science*, **288**, 1414–1418.

795 Condit, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (1996) Changes in tree species abundance in a
796 Neotropical forest: impact of climate change. *Journal of tropical ecology*, **12**, 231–256.

797 Condit, R., Pitman, N., Leigh Jr, E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B., Vargas, P.N.,
798 Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-landau, H.C., Losos, E. & Hubbell, S.P. (2002)
799 Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *Science*, **295**, 666–669.

800 Connell, J. (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some
801 marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations*, pp. 298–312.

802 Dale, M.R.T. (2004) *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology*, Cambridge . Cambridge.

803 Dray, S., Legendre, P. & Peres-Neto, P.R. (2006) Spatial modelling: a comprehensive
804 framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological*
805 *Modelling*, **196**, 483–493.

806 Eiten, G. (1975) The vegetation of the Serra do Roncador. *Biotropica*, **7**, 112–135.

807 Elias, F., Marimon, B.S., Matias, S., Reis, D.A., Forsthofer, M., Morandi, P.S. & Marimon-
808 junior, B.H. (2013) Dinâmica da distribuição espacial de populações arbóreas , ao longo de
809 uma década, em cerradão na transição Cerrado-Amazônia , Mato Grosso . *Biota Amazônia*, **3**,
810 1–14.

811 Flugge, A.J., Olhede, S.C. & Murrell, D.J. (2012) The memory of spatial patterns: changes in
812 local abundance and aggregation in a tropical forest. *Ecology*, **93**, 1540–1549.

813 Getzin, S., Dean, C., He, F., Trofymow, J. a., Wiegand, K. & Wiegand, T. (2006) Spatial
814 patterns and competition of tree species in a Douglas fir chronosequence on Vancouver
815 Island. *Ecography*, **29**, 671–682.

816 Getzin, S., Wiegand, T., Wiegand, K. & He, F. (2008) Heterogeneity influences spatial
817 patterns and demographics in forest stands. *Journal of Ecology*, **96**, 807–820.

818 Getzin, S., Worbes, M., Wiegand, T. & Wiegand, K. (2011) Size dominance regulates tree
819 spacing more than competition within height classes in tropical Cameroon. *Journal of*
820 *Tropical Ecology*, **27**, 93–102.

821 Gloor, M., Barichivich, J., Ziv, G., Brienen, R., Schöngart, J., Peylin, P., Ladvoat Cintra,
822 B.B., Feldpausch, T., Phillips, O. & Baker, J. (2015) Recent Amazon climate as background
823 for possible ongoing and future changes of Amazon humid forests. *Global Biogeochemical*
824 *Cycles*, **29**, 1384–1399.

825 Gray, L. & He, F. (2009) Spatial point-pattern analysis for detecting density-dependent
826 competition in a boreal chronosequence of Alberta. *Forest Ecology and Management*, **259**,
827 98–106.

828 Gunatilleke, C.V.S., Gunatilleke, I.A.U.N, Esufali, S., Harms, K.E., Ashton, P.M.S., Burslem,
829 D.F.R.P. & Ashton, P.S. (2006) Species-habitat associations in a Sri Lankan dipterocarp
830 forest. *Journal of Tropical Ecology*, **22**, 371.

831 Hai, N.H., Wiegand, K. & Getzin, S. (2014) Spatial distributions of tropical tree species in
832 northern Vietnam under environmentally variable site conditions. *Journal of Forestry*
833 *Research*, **25**, 257–268.

834 Hardy, O.J. & Sonké, B. (2004) Spatial pattern analysis of tree species distribution in a
835 tropical rain forest of Cameroon: Assessing the role of limited dispersal and niche
836 differentiation. *Forest Ecology and Management*, pp. 191–202.

837 Harms, K.E., Condit, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (2001) Habitat associations of trees and
838 shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, **89**, 947–959.

839 Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. (2005) Very high
840 resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of*
841 *Climatology*, **25**, 1965–1978.

842 Irl, S.D.H., Harter, D.E. V, Steinbauer, M.J., Gallego Puyol, D., Fernández-Palacios, J.M.,
843 Jentsch, A. & Beierkuhnlein, C. (2015) Climate vs. topography - spatial patterns of plant
844 species diversity and endemism on a high-elevation island. *Journal of Ecology*, **103**, 1621–
845 1633.

846 Isbell, F., Craven, D., Connolly, J., Loreau, M., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Bezemer,
847 T.M., Bonin, C., Bruelheide, H., de Luca, E., Ebeling, A., Griffin, J.N., Guo, Q., Hautier, Y.,
848 Hector, A., Jentsch, A., Kreyling, J., Lanta, V., Manning, P., Meyer, S.T., Mori, A.S., Naeem,
849 S., Niklaus, P. a., Polley, H.W., Reich, P.B., Roscher, C., Seabloom, E.W., Smith, M.D.,
850 Thakur, M.P., Tilman, D., Tracy, B.F., van der Putten, W.H., van Ruijven, J., Weigelt, A.,
851 Weisser, W.W., Wilsey, B. & Eisenhauer, N. (2015) Biodiversity increases the resistance of
852 ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, **526**, 574–577.

853 Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in Tropical Forests. *The*
854 *American Naturalist*, **104**, 501–528.

855 Lan, G., Zhu, H., Cao, M., Hu, Y., Wang, H., Deng, X., Zhou, S., Cui, J., Huang, J., He, Y.,
856 Liu, L., Xu, H. & Song, J. (2009) Spatial dispersion patterns of trees in a tropical rainforest in
857 Xishuangbanna, southwest China. *Ecological Research*, **24**, 1117–1124.

858 Legendre, P. & Gallagher, E.D. (2001) Ecologically meaningful transformations for
859 ordination of species data. *Oecologia*, **129**, 271–280.

860 Legendre, P. & Legendre, L. (2012) *Numerical Ecology*, Elsevier. Amsterdam.

861 Lewis, S.L., Brando, P.M., Phillips, O.L., van der Heijden, G.M.F. & Nepstad, D. (2011) The
862 2010 Amazon drought. *Science*, **331**, 554.

863 Lin, Y.C., Chang, L.W., Yang, K.C., Wang, H.H. & Sun, I.F. (2011) Point patterns of tree
864 distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation. *Oecologia*, **165**,
865 175–184.

866 Lopez-Gonzalez, G., Lewis, S.L., Burkitt, M. & Phillips, O.L. (2011) ForestPlots.net: A web
867 application and research tool to manage and analyse tropical forest plot data. *Journal of*
868 *Vegetation Science*, **22**, 610–613.

869 Luo, Y. & Chen, H.Y.H. (2015) Climate change-associated tree mortality increases without
870 decreasing water availability. *Ecology Letters*, **18**, 1207–1215.

871 Luo, Z.R., Yu, M.J., Chen, D.L., Wu, Y.G. & Ding, B.Y. (2012) Spatial associations of tree
872 species in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *Journal of Plant Ecology*, **5**, 346–355.

873 Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F. & Lortie, C.J. (2009) Refining the stress-
874 gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*,
875 **97**, 199–205.

876 Maestre, F.T. & Cortina, J. (2004) Do positive interactions increase with abiotic stress? A test
877 from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal London Biological sciences*, **271**, 331–333.

878 Malhi, Y., Phillips, O.L., Lloyd, J., Baker, T., Wright, J., Almeida, S., Arroyo, L.,
879 Frederiksen, T., Grace, J., Higuchi, N., Killeen, T., Laurance, W.F., Leano, C., Lewis, S.,
880 Meir, P., Monteagudo, A., Neill, D., Nunez Vargas, P., Panfil, S.N., Patino, S., Pitman, N.,
881 Quesada, C. a., Rudas-Ll, A., Salomao, R., Saleska, S., Silva, N., Silveira, M., Sombroek,
882 W.G., Valencia, R., Vasquez Martinez, R., Vieira, I.C.G. & Vinceti, B. (2002) An
883 international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian
884 forests (RAINFOR). *Journal of Vegetation Science*, **13**, 439–450.

885 Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Feldpausch, T.R., Oliveira-Santos, C., Mews, H. a.,
886 Lopez-Gonzalez, G., Lloyd, J., Franczak, D.D., de Oliveira, E. a., Maracahipes, L., Miguel,
887 A., Lenza, E. & Phillips, O.L. (2014) Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the
888 forest–cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecology & Diversity*, **7**, 281–292.

889 Marimon, B.S., De S. Lima, E., Duarte, T.G., Chieregatto, L.C. & Ratter, J. a. (2006)
890 Observations on the Vegetation of Northeastern Mato Grosso, Brazil. Iv. an Analysis of the
891 Cerrado–Amazonian Forest Ecotone. *Edinburgh Journal of Botany*, **63**, 323.

892 Martínez, I., González Taboada, F., Wiegand, T. & Obeso, J.R. (2013) Spatial patterns of
893 seedling-adult associations in a temperate forest community. *Forest Ecology and*
894 *Management*, **296**, 74–80.

895 Miriti, M. (2007) Twenty Years of Changes in Spatial Association and Community Structure
896 among Desert Perennials. *Ecology*, **88**, 1177–1190.

897 Pacala, S.W. (1997) Dynamics of Plant Communities. *Plant Ecology*, pp. 532–555.

898 Pacala, S.W. & Levin, S.A. (1997) Biologically Generated Spatial Pattern and the
899 Coexistence of Competing Species. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics*
900 *and interspecific interactions*, pp. 204–2330.

901 Peacock, J., Baker, T.R., Lewis, S.L., Lopez-Gonzalez, G. & Phillips, O.L. (2007) The
902 RAINFOR database: monitoring forest biomass and dynamics. *Journal of Vegetation Science*,
903 **18**, 535–542.

904 Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S.P. & Borcard, D. (2006) Variation Partitioning of
905 Species Data Matrices: Estimation and Comparison of Fractions. *Ecology*, **87**, 2614–2625.

906 Perry, J.N. (1997) Spatial association for counts of two species. *Acta Jutlandica*, **72**, 149–170.

907 Perry, J.N. (1998) Measures of spatial pattern for counts. *Ecology*, **79**, 1008–1017.

908 Perry, J.N., Bell, E.D., Smith, R.H. & Woiwod, I.P. (1996) SADIE: software to measure and
909 model spatial pattern. *Aspects of Applied Biology*, **46**, 95–102.

910 Perry, J.N., Winder, L., Holland, J.M. & Alston, R.D. (1999) Red-blue plots for detecting
911 clusters in count data. *Ecology Letters*, **2**, 106–113.

912 Phillips, O.L., Núñez Vargas, P., Monteagudo, A.L., Cruz, A.P., Zans, M.E.C., Sánchez,
913 W.G., Yli-Halla, M. & Rose, S. (2003) Habitat association among Amazonian tree species: A
914 landscape-scale approach. *Journal of Ecology*, **91**, 757–775.

915 Pitman, N.C.A., Terborgh, J.W., Silman, M.R., Núñez, P. V., Neill, D.A., Cerón, C.E.,
916 Palacios, W.A. & Aulestia, M. (2001) Dominance and distribution of tree species in upper
917 Amazonian terra firme forests. *Ecology*, **82**, 2101–2117.

918 Quesada, C.A., Lloyd, J., Anderson, L.O., Fyllas, N.M., Schwarz, M. & Czimczik, C.I. (2011)
919 Soils of Amazonia with particular reference to the RAINFOR sites. *Biogeosciences*, **8**, 1415–
920 1440.

921 R Development Core Team. (2015) R Development Core Team. *R: A Language and*
922 *Environment for Statistical Computing*, **55**, 275–286.

923 Ratter, J.A., Richards, P.W., Argent, G. & Gifford, D.R. (1973) Observations on the
924 Vegetation of Northeastern Mato Grosso: I. The Woody Vegetation Types of the Xavantina-
925 Cachimbo Expedition Area. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological*
926 *Sciences*, **266**, 449–492.

927 Rolim, S.G., Jesus, R.M., Nascimento, H.E.M., do Couto, H.T.Z. & Chambers, J.Q. (2005)
928 Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: the ENSO effect in permanent sample
929 plots over a 22-year period. *Oecologia*, **142**, 238–46.

930 Silvertown, J. (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**,
931 605–611.

932 Souza, F.M., Franco, G.A.D.C. & Callaway, R.M. (2013) Strong distance-dependent effects
933 for a spatially aggregated tropical species. *Plant Ecology*, **214**, 545–555.

934 ter Steege, H., Pitman, N.C. a, Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R.P., Guevara, J.E.,
935 Phillips, O.L., Castilho, C. V, Magnusson, W.E., Molino, J.-F., Monteagudo, A., Núñez
936 Vargas, P., Montero, J.C., Feldpausch, T.R., Coronado, E.N.H., Killeen, T.J., Mostacedo, B.,
937 Vasquez, R., Assis, R.L., Terborgh, J., Wittmann, F., Andrade, A., Laurance, W.F., Laurance,
938 S.G.W., Marimon, B.S., Marimon, B.-H., Guimarães Vieira, I.C., Amaral, I.L., Brien, R.,
939 Castellanos, H., Cárdenas López, D., Duivenvoorden, J.F., Mogollón, H.F., Matos, F.D.D.A.,
940 Dávila, N., García-Villacorta, R., Stevenson Diaz, P.R., Costa, F., Emilio, T., Levis, C.,

941 Schietti, J., Souza, P., Alonso, A., Dallmeier, F., Montoya, A.J.D., Fernandez Piedade, M.T.,
942 Araujo-Murakami, A., Arroyo, L., Gribel, R., Fine, P.V. a, Peres, C. a, Toledo, M., Aymard
943 C, G. a, Baker, T.R., Cerón, C., Engel, J., Henkel, T.W., Maas, P., Petronelli, P., Stropp, J.,
944 Zartman, C.E., Daly, D., Neill, D., Silveira, M., Paredes, M.R., Chave, J., Lima Filho,
945 D.D.A., Jørgensen, P.M., Fuentes, A., Schöngart, J., Cornejo Valverde, F., Di Fiore, A.,
946 Jimenez, E.M., Peñuela Mora, M.C., Phillips, J.F., Rivas, G., van Andel, T.R., von
947 Hildebrand, P., Hoffman, B., Zent, E.L., Malhi, Y., Prieto, A., Rudas, A., Ruschell, A.R.,
948 Silva, N., Vos, V., Zent, S., Oliveira, A. a, Schutz, A.C., Gonzales, T., Trindade Nascimento,
949 M., Ramirez-Angulo, H., Sierra, R., Tirado, M., Umaña Medina, M.N., van der Heijden, G.,
950 Vela, C.I. a, Vilanova Torre, E., Vriesendorp, C., Wang, O., Young, K.R., Baider, C., Balslev,
951 H., Ferreira, C., Mesones, I., Torres-Lezama, A., Urrego Giraldo, L.E., Zagt, R., Alexiades,
952 M.N., Hernandez, L., Huamantupa-Chuquimaco, I., Milliken, W., Palacios Cuenca, W.,
953 Pauletto, D., Valderrama Sandoval, E., Valenzuela Gamarra, L., Dexter, K.G., Feeley, K.,
954 Lopez-Gonzalez, G. & Silman, M.R. (2013) Hyperdominance in the Amazonian tree flora.
955 *Science*, **342**, 1243092.

956 ter Steege, H., Pitman, N., Sabatier, D., Castellanos, H., Van Der Hout, P., Daly, D.C.,
957 Silveira, M., Phillips, O., Vasquez, R., Van Andel, T., Duivenvoorden, J., De Oliveira, A.A.,
958 Ek, R., Lilwah, R., Thomas, R., Van Essen, J., Baider, C., Maas, P., Mori, S., Terborgh, J.,
959 Vargas, P.N., Mogollón, H. & Morawetz, W. (2003) A spatial model of tree α -diversity and
960 tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation*, **12**, 2255–2277.

961 Stoll, P. & Bergius, E. (2005) Pattern and process: Competition causes regular spacing of
962 individuals within plant populations. *Journal of Ecology*, **93**, 395–403.

963 Stoll, P. & Prati, D. (2001) Intraspecific aggregation alters competitive interactions in
964 experimental plant communities. *Ecology*, **82**, 319–327.

965 Toledo, M., Poorter, L., Peña-Claros, M., Alarcón, A., Balcázar, J., Leño, C., Licona, J.C.,
966 Llanque, O., Vroomans, V., Zuidema, P. & Bongers, F. (2011) Climate is a stronger driver of
967 tree and forest growth rates than soil and disturbance. *Journal of Ecology*, **99**, 254–264.

968 Wassmuth, B.E., Stoll, P., Tschardtke, T. & Thies, C. (2009) Spatial aggregation facilitates
969 coexistence and diversity of wild plant species in field margins. *Perspectives in Plant*
970 *Ecology, Evolution and Systematics*, **11**, 127–135.

971 Webb, C.O. & Peart, D.R. (2000) Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain
972 forest. *Journal of Ecology*, **88**, 464–478.

973 Wright, S.J. (2002) Plant diversity in tropical forests : a review of mechanisms of species
974 coexistence. *Oecologia*, **130**, 1–14.

975 Zhu, Y., Getzin, S., Wiegand, T., Ren, H. & Ma, K. (2013) The Relative Importance of
976 Janzen-Connell Effects in Influencing the Spatial Patterns at the Gutianshan Subtropical
977 Forest. *PLoS ONE*, **8**, 1–8.

978

979

Material suplementar

Suplementar 1. Frequência dos padrões espaciais e amplitude das associações espaciais de espécies arbóreas em 15 florestas (Ombrófilas Abertas, Estacionais Perenifólias e Estacionais Semidecíduais) da transição Cerrado-Amazônia, Brasil. Espécies listadas em ordem alfabética.

Espécies	Padrões espaciais (%)			Associações		
	Agregado	Aleatório	Regular	Negativas	Positivas	Nulas
<i>Amaioua guianensis</i> Aubl.	36	55	9	1-5	1-6	0
<i>Aspidosperma excelsum</i> Benth.	25	75	0	3-4	0	-
<i>Bellucia grossularioides</i> (L.) Triana	50	50	0	2-6	3	-
<i>Brosimum rubescens</i> Taub.	100	0	0	2-9	0	-
<i>Celtis schippii</i> Standl.	0	50	50	8	1	0
<i>Chaetocarpus echinocarpus</i> (Baill.) Ducke	100	0	0	1-8	1	-
<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers) A.C.Sm.	17	83	0	1-6	2-11	-
<i>Crepidospermum goudotianum</i> (Tul.) Triana & Planch.	50	50	0	0	3-7	-
<i>Dacryodes microcarpa</i> Cuatrec.	50	50	0	1	5	-
<i>Diplostropis purpurea</i> (Rich.) Amshoff	50	50	0	2	2-9	-
<i>Ephedranthus parviflorus</i> S.Moore	0	67	33	3	3-9	-
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	0	100	0	1	3-8	-
<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D. Don	0	100	0	2	4-5	-
<i>Licania blackii</i> Prance	0	100	0	-	4-6	-
<i>Licania heteromorfa</i> Benth.	0	100	0	1	2-6	-
<i>Licania minutiflora</i> (Sagot) Fritsch	0	100	0	1	1-4	-
<i>Miconia chrysophylla</i> (Rich.) Urb.	0	100	0	-	4-15	-
<i>Miconia punctata</i> (Desr.) DC.	25	75	0	-	2-8	-
<i>Miconia pyrifolia</i> Naudin	50	50	0	1-4	2-7	0
<i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler) Pierre	0	100	0	-	1-2	-

<i>Miconia guianensis</i> Aubl.	0	100	0	-	5	0
<i>Mouriri apiranga</i> Spruce ex Triana	0	100	0	2	2-5	-
<i>Myrciaria floribunda</i> (H.West ex Willd.) O.Berg	75	25	0	1	1-5	-
<i>Nectandra cuspidata</i> Nees	0	100	0	-	1-5	-
<i>Ocotea guianensis</i> Aubl.	20	80	0	1	1-10	-
<i>Ocotea leucoxylon</i> (Sw.) Laness.	20	80	0	1	4-6	-
<i>Oenocarpus distichus</i> Mart.	0	100	0	-	4-8	-
<i>Ouratea discophora</i> Ducke	0	100	0	4	2-4	-
<i>Protium pilosissimum</i> Engl.	60	40	0	1-3	1-3	-
<i>Protium sagotianum</i> Marchand	0	100	0	1	9-10	-
<i>Protium tenuifolium</i> (Engl.) Engl.	0	100	0	1	7-12	-
<i>Pseudolmedia laevigata</i> Trécul	0	67	0	1	4-12	-
<i>Pseudolmedia laevis</i> (Ruiz e Pav.) J.F.Macbr.	0	100	0	-	5-6	-
<i>Pseudolmedia macrophylla</i> Trécul	0	100	0	1	1-8	-
<i>Rinoreaocarpus ulei</i> (Melch.) Ducke	0	100	0	1	6-8	-
<i>Sacoglottis guianensis</i> Benth.	0	100	0	1	1-10	-
<i>Sloanea eichleri</i> K.Schum.	0	75	25	1	1-5	-
<i>Tetragastris altissima</i> (Aubl.) Swart	33	67	0	1-11	5-10	-
<i>Theobroma speciosum</i> Willd. ex Spreng.	0	100	0	1-2	3-16	-
<i>Trattinnickia glaziovii</i> Swart	0	100	0	1-3	1-7	0
<i>Vochysia vismiifolia</i> Spruce ex Warm.	33	67	0	-	1-6	-
<i>Xylopia amazonica</i> R.E.Fr.	14	86	0	1-2	1-6	-
<i>Xylopia polyantha</i> R.E.Fr	0	50	50	-	4-5	-

Suplementar 2. Valores do Índice de Agregação de espécies arbóreas em 15 florestas (Ombrófilas Abertas - OA; Estacionais Perenifólias - EP; Estacionais Semidecíduais - ES) na transição Amazônia-Cerrado, Brasil. Valores significativos ($p < 0.05$) estão representados em negrito. Hipóteses alternativas de agregação (*) e regularidade (+).

Espécies	Parcelas														
	OA-01	OA-02	EP-01	EP-02	EP-03	EP-04	EP-05	EP-06	EP-07	ES-01	ES-02	ES-03	ES-04	ES-05	ES-06
<i>Amaioua guianensis</i> *+	-	-	1.15	1.40	1.01	1.04	1.42	1.02	1.10	1.43	-	-	1.23	0.78	1.29
<i>Aspidosperma excelsum</i> *	-	-	1.09	-	-	0.97	-	1.50	0.82	-	-	-	-	-	-
<i>Bellucia grossularioides</i> *	-	-	-	-	-	-	1.13	-	-	-	-	-	1.38	-	-
<i>Brosimum rubescen</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.41	-	-	1.29	-	-
<i>Celtis schippii</i> +	0.77	0.94	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chaetocarpus echinocarpus</i>	-	-	1.13	0.97	0.90	1.22	0.97	0.94	0.87	1.23	0.89	-	-	-	-
<i>Cheiloclinium cognatum</i> *	1.15	1.15	-	-	-	-	1.10	1.15	1.41	1.14	-	-	-	-	-
<i>Crepidospermum goudotianum</i> *	-	-	-	-	-	-	-	-	1.38	-	-	-	-	-	0.91
<i>Dacryodes microcarpa</i> *	-	-	1.46	-	-	-	-	-	-	-	0.97	-	-	-	-
<i>Diploptropis purpurea</i> *	-	-	-	-	1.34	0.86	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ephedranthus parviflorus</i> +	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.25	-	-	1.17	0.78	-
<i>Hymenaea courbaril</i>	-	-	-	1.30	-	-	-	-	0.89	1.00	-	-	-	-	-
<i>Jacaranda copaia</i>	-	-	-	-	-	-	1.24	1.22	-	-	-	-	0.91	0.92	-
<i>Licania blackii</i>	-	-	-	-	-	-	1.02	-	1.11	-	-	-	-	-	1.18
<i>Licania heteromorfa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.22	1.13
<i>Licania minutiflora</i>	-	-	-	-	-	-	1.02	1.16	-	-	-	-	-	-	-
<i>Miconia chrysophylla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.07	-	1.25
<i>Miconia punctata</i> *	-	-	0.87	-	-	0.88	-	0.85	1.30	-	-	-	-	-	-
<i>Miconia pyrifolia</i> *	-	-	0.96	-	1.45	0.79	1.45	1.34	1.14	-	1.09	-	-	-	1.53
<i>Micropholis venulosa</i>	-	-	-	1.13	-	-	0.89	-	0.92	-	-	-	-	-	-
<i>Minuartia guianensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.96	1.06

<i>Mouriri apiranga</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.85	0.92	0.95
<i>Myrciaria floribunda</i> *	-	-	-	1.45	-	-	-	-	-	-	-	0.82	1.61	1.73	-
<i>Nectandra cuspidata</i>	-	-	-	-	-	-	0.91	1.00	1.00	-	-	-	-	0.94	-
<i>Ocotea guianensis</i> *	-	-	1.35	-	0.94	-	0.83	1.22	-	-	0.90	-	-	-	-
<i>Ocotea leucoxylon</i> *	-	-	1.09	-	1.01	1.47	0.86	1.14	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oenocarpus distichus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.93	0.92	-
<i>Ouratea discophora</i>	-	-	-	-	-	0.92	1.15	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Protium pilosissimum</i> *	-	-	0.90	1.48	1.44	1.32	1.04	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Protium sagotianum</i>	1.15	1.01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Protium tenuifolium</i>	0.89	1.23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	1.07	1.06	-	-	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pseudolmedia laevis</i>	0.93	0.84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pseudolmedia macrophylla</i>	-	-	0.98	-	-	0.92	0.88	-	-	-	-	-	1.21	-	1.14
<i>Rinoreaocarpus ulei</i>	0.85	1.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sacoglottis guianensis</i>	-	-	1.16	-	-	0.85	1.16	-	-	-	1.00	-	-	0.97	1.14
<i>Sloanea eichleri</i> +	-	-	-	-	-	1.05	-	-	0.80	-	-	-	-	1.05	1.03
<i>Tetragastris altissima</i> *	1.00	1.38	-	-	-	-	-	-	-	1.23	-	-	-	-	-
<i>Theobroma speciosum</i>	0.99	1.05	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trattinnickia glaziovii</i>	-	-	1.00	-	0.91	0.82	-	1.08	-	-	-	-	1.03	1.01	1.16
<i>Vochysia vismiifolia</i> *	-	-	1.75	-	1.08	-	0.87	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Xylopia amazonica</i> +	-	-	1.11	1.09	1.03	0.9	1.20	0.90	-	-	0.79	-	-	-	-
<i>Xylopia polyantha</i> +	-	-	-	-	-	-	-	-	0.93	-	-	-	0.76	-	-
Parcelas	0.84	0.99	1.64	1.76	1.08	1.05	0.90	1.26	0.99	0.84	0.90	1.14	1.32	1.10	1.00

Suplementar 3. Número de associações espaciais negativas (-) e positivas de espécies arbóreas co-ocorrentes em 15 florestas (Ombrófilas Abertas - OA; Estacionais Perenifólias - EP; Estacionais Semidecíduais - ES) na transição Amazônia-Cerrado, Brasil. * $p < 0.05$.

Espécies	Parcelas														
	OA-01	OA-02	EP-01	EP-02	EP-03	EP-04	EP-05	EP-06	EP-07	ES-01	ES-02	ES-03	ES-04	ES-05	ES-06
<i>A. guianensis</i> *	-	-	-2/1	-0/1	-0/0	-0/2	-6/1	-0/2	-2/5	-1/2	-	-	-1/5	-0/3	-0/0
<i>A. excelsum</i>	-	-	-0/4	-	-	-0/4	-	-0/3	-0/3	-	-	-	-	-	-
<i>B. grossularioides</i> *	-	-	-	-	-	-	-3/2	-	-	-	-	-	-0/6	-	-
<i>B. rubescen</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0/2	-	-	-0/9	-	-
<i>C. schippii</i>	-2/8	-0/0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. echinocarpus</i>	-	-	-0/5	-0/1	-1/0	-0/3	-0/5	-0/4	-1/8	-1/5	-1/3	-	-	-	-
<i>C. cognatum</i> *	-1/11	-2/6	-	-	-	-	-6/0	-1/8	-0/2	-2/5	-	-	-	-	-
<i>C. goudotianum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-0/7	-	-	-	-	-	-0/3
<i>D. microcarpa</i>	-	-	-0/5	-	-	-	-	-	-	-	-1/0	-	-	-	-
<i>D. purpurea</i>	-	-	-	-	-2/2	-0/9	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. parviflorus</i> *	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0/8	-	-	-0/4	-3/3	-
<i>H. courbaril</i>	-	-	-	-1/6	-	-	-	-	-1/3	-0/6	-	-	-	-	-
<i>J. copaia</i>	-	-	-	-	-	-	-2/5	-0/4	-	-	-	-	-0/5	-0/5	-
<i>L. blackii</i>	-	-	-	-	-	-	-0/4	-	-0/5	-	-	-	-	-	-0/6
<i>L. heteromorfa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-1/2	-0/6
<i>L. minutiflora</i>	-	-	-	-	-	-	-1/4	-1/1	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. chrysophylla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0/4	-	-0/15
<i>M. punctata</i>	-	-	-0/3	-	-	-0/2	-	-0/8	-0/3	-	-	-	-	-	-
<i>M. pyrifolia</i>	-	-	-0/7	-	-0/0	-0/2	-4/5	-1/4	-0/7	-	-0/3	-	-	-	-0/5
<i>M. venulosa</i>	-	-	-	-0/2	-	-	-0/2	-	-0/1	-	-	-	-	-	-
<i>M. guianensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0/0	-0/5
<i>M. apiranga</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0/5	-2/2	-0/5
<i>M. floribunda</i>	-	-	-	-0/1	-	-	-	-	-	-	-	-0/5	-0/5	-1/2	-

<i>N. cuspidata</i>	-	-	-	-	-	-	-0/1	-0/1	-0/2	-	-	-	-	-0/5	-
<i>O. guianensis</i>	-	-	-1/6	-	-0/5	-	-1/10	-0/2	-	-	-1/0	-	-	-	-
<i>O. leucoxylo</i>	-	-	-0/4	-	-0/5	-1/0	-1/4	-1/6	-	-	-	-	-	-	-
<i>O. distichus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0/4	-0/8	-
<i>O. discophora</i>	-	-	-	-	-	-0/2	-4/4	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. pilosissimum</i>	-	-	-3/2	-0/2	-1/1	-0/3	-2/4	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. sagotianum</i>	-1/10	-0/9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. tenuifolium</i>	-1/7	-0/2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. laevis</i>	-0/6	-0/5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. macrophylla</i>	-	-	-1/3	-	-	-0/8	-0/4	-	-	-	-	-	-1/1	-	-0/2
<i>P. laevigata</i>	-1/7	-1/12	-	-	-0/4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>R. ulei</i>	-1/6	-0/8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. guianensis</i>	-	-	-0/8	-	-	-	-0/10	-	-	-	-1/1	-	-0/1	-0/3	-0/6
<i>S. eichleri</i>	-	-	-	-	-	-1/5	-	-	-0/4	-	-	-	-	-0/5	-0/1
<i>T. altissima*</i>	-11/5	-0/10	-	-	-	-	-	-	-	-1/7	-	-	-	-	-
<i>T. speciosum</i>	-1/16	-2/3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. glaziovii</i>	-	-	-1/2	-	-0/0	-0/4	-	-3/6	-	-	-	-	-1/1	-1/7	-1/3
<i>V. vismiifolia</i>	-	-	-0/4	-	-0/1	-	-0/6	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>X. amazonica</i>	-	-	-1/4	-0/3	-2/6	-1/2	-0/5	-0/2	-	-	-1/3	-	-	-	-
<i>X. polyantha</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-0/5	-	-	-	-0/4	-	-

**CAPÍTULO 2: ASSOCIAÇÕES IDIOSINCRÁTICAS ENTRE ESPÉCIES ÁRBÓREAS E
CARACTERÍSTICAS EDÁFICAS EM UMA FLORESTA MONODOMINANTE
AMAZÔNICA**

Será submetido para a revista *Acta Oecologica* (Apêndice 1)

Resumo

Os padrões espaciais intra e interespecíficos de populações variam ao longo do tempo devido à diferenciação de nichos entre os estágios de vida e influência dos efeitos denso-dependentes (patógenos e herbivoria). As características edáficas compõem um dos eixos mais variáveis do nicho em diferentes escalas e, portanto, estão entre os principais preditores dos padrões espaciais intra e interespecíficos de populações arbóreas em comunidades vegetais. Neste estudo avaliamos a densidade e os padrões espaciais intra e interespecíficos das populações arbóreas ao longo do tempo (1996-2013), bem como suas relações com as características edáficas em uma floresta monodominante na transição Amazônia-Cerrado. Descrevemos os padrões espaciais intra e interespecíficos pelos Índices de Distâncias de Agregação e Associação, respectivamente. Os padrões intra e interespecíficos da maioria das populações avaliadas foram variáveis entre as classes de distâncias ao longo do tempo. Isto pode estar relacionado com a dinâmica natural das populações ou pela influência de eventos intensos de seca ocorridos entre os inventários. As repulsões espaciais entre espécies do mesmo estrato e as atrações entre espécies de estratos diferentes são indicativos de compartilhamento e diferenciação de nichos entre as espécies. As associações espaciais positivas e negativas das espécies com as características edáficas são indicativos de especialização de habitats, provavelmente relacionadas com os benefícios proporcionadas por estes elementos entre os estágios de vida.

Palavras-Chave: Janzen-Connell; Estágios de vida; *Brosimum rubescens*; Nicho; SADIE.

Abstract

Intra- and interspecific spatial patterns of populations vary over time due to the differentiation of niches between the life stages and influence of dense-dependent effects (pathogens and herbivory). The edaphic characteristics make up one of the most variable axes of the niche at different scales and, therefore, are among the main predictors of intra and interspecific spatial patterns of tree populations in plant communities. In this study we evaluated the density and intra- and interspecific spatial patterns of tree populations over time (1996-2013), as well as their relationship with soil characteristics in a monodominant forest in the Amazon-Cerrado transition. We describe the intra and interspecific spatial patterns by the Aggregation and Association Distances Indices, respectively. The intra and interspecific patterns of most of the evaluated populations were variable among the classes of distances over time. This may be related to the natural dynamics of populations or the influence of intense drought events occurring between inventories. The spatial repulsions between species of the same stratum and the attractions between species of different strata are indicative of sharing and differentiation of niches between species. Positive and negative spatial associations of species with edaphic characteristics are indicative of habitat specialization, probably related to the benefits provided by these elements between the stages of life.

Keywords: Janzen-Connell; Stages of life; *Brosimum rubescens*; Niche; SADIE.

Introdução

Os padrões espaciais intra e interespecíficos de populações arbóreas em comunidades vegetais são reflexos de diferentes processos ecológicos que atuam na sobrevivência dos indivíduos e que variam de acordo com a escala espacial e ao longo do tempo (Getzin et al., 2014; Kanagaraj et al., 2011; Luo e Chen, 2015; Xie et al., 2015). De acordo com o modelo Janzen-Connell (JC), após o estabelecimento inicial das populações, processos dependentes da densidade (e.g. predação e patógenos) diminuem a sobrevivência (densidade) e a agregação intraespecífica das populações tendendo a regularidade (Connell, 1971; Janzen, 1970). Entretanto, estes efeitos (JC) podem ser mascarados pelas condições ambientais e separação de nichos entre os estágios de vida (Soliveres et al., 2010; Xie et al., 2015; Zhu et al., 2013). Por exemplo, a estruturação espacial dos recursos condiciona a agregação intraespecífica de espécies arbóreas devido a preferência de habitats (Getzin et al., 2008). Este efeito é variável de acordo com a escala e os estágios de vida, uma vez que existe a tendência de expansão de nicho das espécies com o avanço ontogenético (Arieira et al., 2016; Liu et al., 2014). Da mesma forma, limitações de recursos ao longo do habitat condicionam a regularidade espacial dos indivíduos devido ao aumento nos níveis de competição intraespecífica relacionados com a mortalidade dependente da densidade (Plotkin et al., 2002; Stoll e Bergius, 2005). Desse modo, diferentes padrões espaciais intraespecíficos podem ser gerados em uma população dependendo da intensidade de cada um desses fatores e das variações ontogenéticas ao longo do tempo.

Por outro lado, a limitação de dispersão também influencia os padrões espaciais intraespecíficos de populações arbóreas em escala local e regional (Hardy e Sonké, 2004; Jara-Guerrero et al., 2015; Lin et al., 2011). Neste caso, o limite de colonização dos propágulos é determinado pelo modo de dispersão, onde espécies zoocóricas, anemocóricas e autocóricas apresentam reduções graduais nos limites de dispersão, respectivamente (Datta e Rawat, 2008; Jara-Guerrero et al., 2015). No entanto, a zoocoria pode limitar a distribuição de populações arbóreas, através da concentração de propágulos próximos a ninhos e poleiros (Nathan e Muller-Landau, 2000; Russo e Augspurger, 2004).

De maneira geral, a presença de associações espaciais interespecíficas confirma os pressupostos da teoria do nicho e refutam os pressupostos de neutralidade (Barot e Gignoux, 2004). Por exemplo, o compartilhamento de habitats é uma evidência da diferenciação de nichos e responde pelas associações espaciais positivas (e.g. coexistência) entre espécies em comunidades vegetais (Amarasekare, 2003). Este tipo de interação é potencializado pelo estresse ambiental (e.g. eventos intensos de seca) devido ao processo de facilitação que promove a expansão do nicho realizado das espécies facilitadas, criando condições microambientais favoráveis ao estabelecimento (Bulleri et al., 2016; Condés e del Río, 2015). Por essa razão,

associações espaciais positivas são relacionadas com a elevada diversidade alfa em florestas nos trópicos (Wright, 2002).

Contudo, baseando-se em expectativas neutras e de equivalência ecológica (Hubbel, 2001), a coexistência ou associações espaciais entre espécies de nichos semelhantes não poderia ocorrer devido ao processo de exclusão competitiva entre as mesmas (Hardin, 1960). A semelhança de nichos (e.g. congêneres) intensifica os níveis de competição interespecífica e, conseqüentemente, reforça as interações negativas entre as espécies (Sühs e Budke, 2011; J. Zhang et al., 2010). Naturalmente, as espécies vegetais competem entre si por recursos essenciais ao seu estabelecimento e desenvolvimento, i.e., água, luz, nutrientes e espaço (Barot e Gignoux, 2004). Por essa razão, os padrões espaciais interespecíficos (positivos e negativos) de populações arbóreas são reflexos da sobreposição dos eixos específicos do nicho sobre os eixos comuns, como por exemplo, o tipo de dispersão (Russo e Augspurger, 2004; Seidler e Plotkin, 2006), preferência por substrato (Getzin et al., 2008; Harms et al., 2001), estratificação (Getzin et al., 2011; Negrini et al., 2012), habilidade competitiva (Pacala e Levin, 1997; Stoll e Prati, 2001) e tamanho do fruto (Datta e Rawat, 2008). Estes eixos são variáveis e refletem a não-equivalência ecológica das populações e permitem as associações espaciais interespecíficas.

As características edáficas compõem um dos eixos mais variáveis do nicho em diferentes escalas e, portanto, estão entre os principais preditores dos padrões espaciais interespecíficos de populações arbóreas em comunidades vegetais (Arieira et al., 2016; Getzin et al., 2008; Harms et al., 2001; Phillips et al., 2003). Neste caso, a especialização de habitats e os limites de tolerância das espécies restringem sua distribuição ao longo do habitat (Arellano et al., 2014; Metz, 2012). Isto pode ocorrer devido às características nutricionais ou vantagens competitivas que as propriedades edáficas podem proporcionar para as espécies arbóreas. Por exemplo, o acúmulo de elementos tóxicos, como o alumínio e o manganês nas folhas, pode garantir uma vantagem competitiva para algumas espécies nos locais de maior abundância desses elementos (Haridasan, 2000; Malavolta et al., 1997). Desse modo, é de se esperar que espécies intolerantes a estes elementos evitem as áreas de maior concentração dos mesmos, promovendo interações negativas entre suas distribuições no espaço.

Nosso objetivo foi avaliar os padrões espaciais intra e interespecíficos ao longo do tempo (1996-2013) de populações arbóreas em uma floresta monodominante na transição Amazônia-Cerrado. Para tanto, elaboramos as seguintes questões: i) Mudanças na densidade se refletem nos padrões espaciais intraespecíficos ao longo do tempo? ii) Qual é a influência da estratificação do dossel sobre os padrões espaciais interespecíficos? iii) Qual é a influência das propriedades edáficas sobre os padrões espaciais intraespecíficos de espécies arbóreas?

Material e métodos

Área de estudo

Este estudo foi realizado em uma Floresta Estacional Semidecidual localizada nas coordenadas 14°50'47" S e 52°08'37" W em Nova Xavantina, região leste do estado de Mato Grosso. Essa floresta vem sendo monitorada desde 1996, sendo caracterizada pela monodominância da espécie arbórea *Brosimum rubescens* Taub. (Marimon et al., 2001b). Os dados estão armazenados na plataforma digital www.forestplots.net (Lopez-Gonzalez et al., 2011).

O clima da região é do tipo tropical com inverno seco (Aw de Köppen), com forte sazonalidade na precipitação e dois períodos bem definidos, um chuvoso de outubro a março e outro seco de abril a setembro (Alvares et al., 2013). A precipitação e a temperatura média anual são de 1.500 mm e 24.7° C, respectivamente (Marimon et al., 2001b). A altitude varia de 190 a 280 m (Marimon-Junior, 2005). Em 1998, 2005 e 2010 foram descritos eventos intensos de seca (ENSO) na região da área de estudo (Lewis et al., 2011; Marimon, 2005; Zeng et al., 2008).

O solo da floresta é do tipo Plintossolo, distrófico, ácido, raso e com baixos níveis de capacidade de troca catiônica, saturação de bases, Ca e Mg. A fração de cascalho é em torno dos 28% até 10 cm de profundidade, com níveis elevados de Al e Fe e intermediários de K (Marimon et al., 2001b).

Coleta de dados

Em 1996 foram estabelecidas 60 parcelas de 10 x 10 m, onde todos os indivíduos com diâmetro à altura do peito ≥ 5 cm foram medidos e identificados (Marimon, 2005). Nos anos de 2001, 2004, 2010, 2013 e 2015 todos os indivíduos foram remedidos e aqueles que atingiram o limite mínimo de inclusão (DAP ≥ 5 cm) foram incluídos na amostragem. A identificação foi realizada *in loco* e por meio de comparações com *vouchers* do Herbário NX (UNEMAT-Nova Xavantina), UB (Universidade de Brasília), UFMT (Universidade Federal de Mato Grosso), IAN (Embrapa Amazônia Oriental) e de Herbários Virtuais (The New York Botanic Garden, Kew Garden e CRIA). A nomenclatura dos *taxa* foi revisada de acordo com a Lista de Espécies da Flora do Brasil (www.floradobrasil.jbrj.gov.br) e a classificação botânica seguiu o sistema APG III (2009).

As propriedades químicas e físicas do solo foram descritas por Marimon et al. (2001b), que coletaram amostras aleatórias e compostas, até 10 cm de profundidade, em cada subparcela de 10 x 10 m. A porcentagem de cascalho foi determinada pela separação de partículas através de um crivo com malha de 2 mm e o pH foi determinado em solução de água no solo (relação solo: solução 1:2.5; Anderson e Ingram, 1993). As concentrações trocáveis de Ca, Mg e Al foram

extraídas da solução de KCl 1 mol L⁻¹ (Sumner et al., 1996) e os teores de P, K, Fe, Mn, Cu e Zn pelas soluções de Mehlich-I (0,0125 mol L⁻¹ + HCl 0,05 mol L⁻¹; Nelson et al., 1953).

Análise de dados

Selecionamos as cinco espécies arbóreas com maior densidade no primeiro inventário (1996), distribuídas entre os estratos de dossel (*Brosimum rubescens* e *Tetragastris altissima*) e subdossel (*Amaioua guianensis*, *Cheilochlinium cognatum* e *Protium pilosissimum*). Comparamos a densidade dessas populações entre os inventários (1996, 2001, 2004, 2010 e 2013) por Análise de Variância de Medidas Repetidas e pelo teste de comparações múltiplas de Tukey como *Post Hoc* (Zar, 2010) no programa R (R Development Core Team, 2015). Os pressupostos de normalidade dos resíduos e homogeneidade das variâncias foram verificados pelos testes de Shapiro-Wilk e Bartlett, respectivamente (Zar, 2010).

Descrevemos os padrões espaciais intraespecíficos entre os inventários (1996, 2001, 2004, 2010 e 2013) em diferentes classes de distância por correlogramas do Índice de Moran (IM), computados no programa SAM 4.0 (Rangel et al., 2010). O cálculo é feito por classe de distância e varia de -1 (regularidade) a 1 (agregação), onde valores próximos a zero em cada classe indicam ausência de autocorrelação ou aleatoriedade espacial (Legendre e Fortin, 1989). A significância do Índice de Moran foi avaliada por 999 permutações de Monte Carlo (Legendre e Fortin, 1989).

Analizamos os padrões espaciais das propriedades edáficas pelo Índice de Agregação (Ia) de SADIE (Spatial Analysis by Distance Indices) (Perry, 1995). Esse índice foi desenvolvido para dados ecológicos na forma de contagem e com eficiência comprovada na descrição de padrões espaciais, pois permite verificar a contribuição parcial das lacunas (vj) e dos agregados (vi) sobre o padrão espacial global, ajudando a entender melhor a distribuição observada. Valores significativos de Ia maiores e menores que um indicam agregação e regularidade, respectivamente. Por outro lado, valores não significativos de Ia indicam aleatoriedade espacial (Perry, 1998, 1995). A significância do índice de agregação foi avaliada por permutações de Monte Carlo (Perry, 1998).

As associações espaciais interespecíficas das espécies (entre si e com as propriedades edáficas) avaliadas ao longo dos inventários foram determinadas pelo Índice de Associação de SADIE (Perry, 1997; Perry et al., 1999). Este índice calcula a sobreposição de dois conjuntos de dados e varia de +1 (associação positiva, $p < 0,025$) a -1 (associação negativa, $p > 0,975$). Quando ocorrem sobreposições entre os conjuntos de dados (lacunas e agrupamentos), existe associação positiva, e quando os conjuntos de dados não coincidem, associação negativa (Perry et al., 1999). A significância foi avaliada por permutações de Monte Carlo e os cálculos do

índice de agregação e de associação foram computados no programa SADIEShell 1.2 (Perry, 1998; Perry et al., 1996). Para todas as análises utilizamos o nível alfa de 5%.

Resultados

As espécies *Brosimum rubescens* e *Protium pilosissimum* mantiveram o padrão espacial aleatório e agregado, respectivamente, em todos os inventários (Tabela 1). Entretanto, a distribuição espacial de *Amaioua guianensis*, *Cheilochlinium cognatum* e *Tetragastris altissima* foi variável entre os inventários, principalmente após os eventos de seca. *A. guianensis* exibiu distribuição agregada nos quatro primeiros inventários e aleatória em 2013 e 2015 (Tabela 1). *T. altissima* em 1996, 2001 e 2004 distribuiu de forma aleatória, e agregada nos três últimos inventários (Tabela 1). Por outro lado, a espécie *Cheilochlinium cognatum* exibiu o padrão espacial aleatório em todos os inventários, exceto em 2004, onde exibiu o padrão regular (Tabela 1).

Tabela 1: Distribuição espacial (Índice de agregação) das cinco espécies mais abundantes ao longo do tempo (1996, 2001, 2004, 2010 e 2013) de uma floresta monodominante na transição Cerrado-Amazônia, Brasil. Valores significativos ($p < 0.05$) estão representados em negrito.

Espécies	Índice de agregação/Anos					
	1996	2001	2004	2010	2013	2015
<i>Amaioua guianensis</i> Aubl.	2.29	2.53	2.22	1.81	1.05	0.90
<i>Brosimum rubescens</i> Taub.	1.27	1.19	1.15	0.89	0.89	0.92
<i>Cheilochlinium cognatum</i> (Miers) A.C.Sm	0.74	0.75	0.68	0.84	0.95	1.09
<i>Protium pilosissimum</i> Engl.	2.13	2.89	2.78	2.75	2.61	2.51
<i>Tetragastris altissima</i> (Aubl.) Swart	0.75	1.10	1.17	1.97	2.63	2.67

Padrões espaciais interespecíficos

As espécies típicas de sub-bosque aqui avaliadas (*Amaioua guianensis* e *Protium pilosissimum*) estiveram negativamente associadas no espaço nos três primeiros inventários (1996, 2001 e 2004), antes dos eventos de seca de 2005 e 2010 (Tabela 2). Ambas as espécies também estiveram associadas a duas espécies típicas do dossel, onde *A. guianensis* apresentou-se negativamente associada a *Tetragastris altissima* em 2010, e *P. pilosissimum* positivamente associada com *Brosimum rubescens* em quase todos os inventários e com *T. altissima* em 2015 (Tabela 2). Estas duas espécies de dossel ainda estiveram negativamente associadas entre si em 2001 e 2004.

Tabela 2. Associações espaciais interespecíficas das cinco populações mais abundantes ao longo do tempo (1996, 2001, 2004, 2010 e 2013) em uma floresta monodominante na transição Cerrado-Amazônia, Brasil. Os valores significativos das associações espaciais positivas (+) e negativas (-) estão representados em negrito (alfa bimodal = 0.05). Acrônimos: *Amaioua guianensis* (Ag); *Brosimum rubescens* (Br); *Cheilochlinium cognatum* (Cc); *Protium pilosissimum* (Pp) e *Tetragastris altissima* (Ta).

	Inventários					
	1996	2001	2004	2010	2013	2015
Ag-Br	-0.18	-0.20	-0.14	0.10	0.16	0.17
Ag-Cc	-0.02	-0.09	-0.12	0.22	0.21	0.11
Ag-Pp	-0.59	-0.48	-0.55	-0.19	-0.12	0.21
Ag-Ta	-0.20	-0.05	-0.00	-0.31	0.06	0.15
Br-Cc	-0.09	0.02	-0.02	-0.13	-0.02	-0.25
Br-Pp	0.26	0.31	0.35	0.10	0.26	0.12
Br-Ta	-0.11	-0.26	-0.35	-0.12	-0.11	-0.08
Cc-Pp	0.15	0.14	0.11	-0.24	-0.15	-0.18
Cc-Ta	-0.14	0.13	0.11	0.02	-0.07	0.06
Pp-Ta	-0.23	-0.05	-0.09	0.17	0.15	0.36

Espécies arbóreas versus Propriedades edáficas

Verificamos associações espaciais significativas entre as espécies arbóreas e as propriedades edáficas, além de mudanças nessas relações ao longo dos anos (Tabela 2). *Amaioua guianensis* apresentou associação espacial negativa com o Ca, cascalho, Cu, K, Mg, Mn, pH e Zn e atração espacial com o Fe (Tabela 2). Em 2004, verificamos uma ruptura na associação espacial dessa espécie com Mg e K, porém, essa relação foi reestabelecida nos inventários posteriores (Tabela 2). *A. guianensis* esteve relacionada com Cu e pH somente no último inventário e a relação dessa espécie com Fe, Mn e Zn sofreu uma redução gradual entre os inventários (Tabela 2).

Brosimum rubescens apresentou associação espacial positiva com Al, Ca, K e Mn, sendo que a relação espacial dessa espécie com Ca foi significativamente reduzida nos inventários de 2004, 2010 e 2013 (Tabela 2). *Cheilochlinium cognatum* não apresentou relações espaciais com nenhuma das propriedades edáficas avaliadas (Tabela 2). *Protium pilosissimum* apresentou relação com cascalho, Ca, Mg, K, Mn e Zn em todos os inventários. Contudo, essa espécie foi positivamente associada com pH apenas em 2001. Finalmente, *Tetragastris altissima* esteve positivamente associada com Ca, Cu, Mg, Mn, pH e Zn nos inventários de 2010 e 2013 (Tabela 2).

Tabela 2. Densidade, taxas anuais médias de mortalidade e recrutamento, e associações espaciais das cinco populações mais abundantes com as propriedades edáficas ao longo do tempo (1996, 2001, 2004, 2010 e 2013) em uma floresta monodominante na transição Cerrado-Amazônia, Brasil. Letras iguais representam médias de densidade significativamente iguais por ANOVA de medidas repetidas. A significância dos valores das associações espaciais positivas (+) e negativas (-) está representada em negrito (alfa bimodal = 0.05). Acrônimos: Cascalho (Cas); Número de indivíduos vivos (N); Taxas Anuais Médias de Mortalidade (D) e Recrutamento (R); *Amaioua guianensis* (Ag); *Brosimum rubescens* (Br); *Cheilochlinium cognatum* (Cc); *Protium pilosissimum* (Pp) e *Tetragastris altissima* (Ta).

Espécies	Anos	N	D	R	Propriedades edáficas											
					Ca/Mg	Ca	Mg	K	P	Fe	Mn	Cu	Zn	Al	pH	Cas
Ag	1996	90a	-	-	-0.50	-0.34	-0.32	-0.29	-0.07	0.27	-0.32	-0.16	-0.33	-0.10	-0.13	-0.29
	2001	85a	1.42	0.24	-0.50	-0.39	-0.36	-0.28	0.01	0.29	-0.35	-0.06	-0.39	0.06	-0.02	-0.29
	2004	78a	5.82	0	-0.49	-0.36	-0.25	-0.22	0.02	0.30	-0.25	-0.07	-0.36	0.08	0.00	-0.29
	2010	57b	12.9	0	-0.25	-0.34	-0.34	-0.39	-0.11	0.09	-0.23	-0.24	-0.32	0.04	-0.09	-0.29
	2013	39bc	29.47	11.54	0.06	-0.05	0.01	0.03	-0.23	-0.04	0.04	-0.11	-0.06	-0.05	0.17	-0.09
	2015	34c	13.77	1.48	0.25	0.03	-0.01	0.18	-0.22	0.03	0.16	0.23	-0.05	-0.17	-0.29	0.08
Br	1996	228a	-	-	0.40	0.31	0.22	0.40	0.15	0.03	0.34	0.02	0.25	0.29	-0.15	0.19
	2001	221a	0.54	0	0.41	0.31	0.24	0.40	0.12	-0.01	0.35	0.02	0.24	0.25	-0.10	0.13
	2004	220a	0.76	0.15	0.29	0.23	0.19	0.32	0.11	0.08	0.30	0.01	0.13	0.24	-0.05	0.03
	2010	201b	3.2	0.08	0.33	0.14	0.22	0.35	0.24	-0.01	0.23	-0.03	-0.01	0.29	-0.08	0.10
	2013	191bc	3.43	0	0.32	0.18	0.24	0.39	0.19	-0.00	0.30	-0.02	0.03	0.17	-0.00	0.24
	2015	191c	0	0	0.27	0.15	0.22	0.39	0.14	0.04	0.28	-0.01	-0.06	0.22	0.02	0.14
Cc	1996	61a	-	-	0.14	0.14	-0.06	-0.10	-0.17	-0.16	-0.06	-0.07	-0.27	-0.14	0.09	-0.03
	2001	62a	0.5	0.84	0.17	-0.02	0.08	-0.02	-0.22	-0.27	0.05	-0.09	-0.08	-0.20	0.08	-0.08
	2004	62a	0.54	1.09	0.16	-0.07	0.00	-0.03	-0.08	-0.16	-0.01	-0.14	-0.13	-0.12	0.01	-0.04
	2010	58a	3.85	1.49	-0.15	-0.14	-0.08	-0.08	-0.27	-0.21	0.00	-0.17	-0.06	-0.10	0.05	-0.05
	2013	52a	8.8	1.3	-0.20	-0.36	-0.21	-0.23	-0.51	-0.14	-0.20	0.02	-0.17	-0.31	0.27	-0.26
	2015	51a	1.94	0.99	-0.17	-0.22	-0.09	-0.09	-0.39	-0.08	-0.08	0.13	-0.17	-0.30	0.35	-0.11
Pp	1996	49b	-	-	0.54	0.43	0.43	0.40	0.11	-0.03	0.45	0.22	0.29	0.05	0.21	0.34
	2001	74bc	-3.78	4.64	0.48	0.53	0.54	0.47	0.14	0.06	0.57	0.30	0.41	0.05	0.28	0.44
	2004	98ac	-9.06	9.77	0.62	0.54	0.50	0.45	0.19	-0.07	0.54	0.17	0.51	0.13	0.11	0.41
	2010	121a	-1.79	5.53	0.39	0.53	0.46	0.41	0.09	0.00	0.56	0.23	0.53	0.12	0.20	0.45
	2013	112a	10.41	5.01	0.42	0.50	0.48	0.49	0.06	0.18	0.53	0.22	0.57	0.12	0.17	0.47
	2015	122a	-2.21	6.67	0.32	0.52	0.49	0.43	0.13	-0.10	0.50	0.20	0.52	0.13	0.18	0.50

	1996	41a	-	-	-0.04	0.04	0.10	0.05	-0.06	-0.27	0.03	0.20	0.26	-0.03	0.10	0.08
	2001	42a	0.76	1.26	0.09	0.05	0.09	0.04	-0.11	-0.25	0.03	0.15	0.15	-0.10	0.08	0.04
Ta	2004	42a	3.28	3.28	0.10	0.01	0.02	-0.02	-0.17	-0.26	0.03	0.13	0.08	-0.13	0.20	0.07
	2010	42a	1.23	1.65	0.26	0.32	0.35	0.19	-0.08	-0.13	0.37	0.29	0.33	-0.11	0.34	0.23
	2013	44a	2.44	5.61	0.31	0.55	0.56	0.45	-0.02	-0.26	0.54	0.26	0.51	-0.04	0.31	0.42
	2015	48a	0	4.45	-0.31	0.47	0.46	0.42	-0.09	-0.22	0.48	0.28	0.49	-0.12	0.35	0.38

Discussão

Padrões espaciais intraespecíficos

Nossos resultados mostram que as populações avaliadas exibiram variações nos padrões espaciais intraespecíficos entre os inventários e as classes de distâncias. Isto demonstra as diferentes estratégias utilizadas pelas populações na ocupação do espaço ao longo do tempo. Por exemplo, as mudanças nos padrões espaciais intraespecíficos de *Protium pilosissimum*, entre as classes de distâncias, podem estar ligadas com as variações na densidade dessa espécie entre os inventários. Neste caso, o aumento na densidade entre os inventários pode ter alterado as proporções iniciais de indivíduos entre os estágios de vida e, conseqüentemente, influenciado a distribuição espacial da população. Este fato está relacionado com o aumento na competição intraespecífica entre os estágios de vida que pode provocar alterações nos padrões espaciais conforme a escala avaliada (Clyatt et al., 2016; Johnson et al., 2014).

Por outro lado, as mudanças nos padrões espaciais intraespecíficos da maioria das populações e na densidade de *Protium pilosissimum* entre os inventários, demonstram a influência relativa desse parâmetro sobre os padrões espaciais intraespecíficos de populações arbóreas. A agregação intraespecífica das populações avaliadas entre as classes de distâncias pode estar ligada com a dispersão zoocórica, característica de todas as espécies aqui avaliadas, que aumenta a dependência espacial dos indivíduos em microescala, com a concentração de diásporos nos locais onde os animais permanecem por mais tempo (e.g. poleiros e ninhos) (Nathan e Muller-Landau, 2000; Russo e Augspurger, 2004). A presença de pequenos agregados, como os de *Amaioua guianensis* (7.1 m), confirma este resultado e sugere que o recrutamento da espécie ocorre em curtas distâncias. Contudo, a aleatoriedade e a regularidade espacial observadas nas maiores distâncias para essa espécie pode estar relacionada com o autodesbaste no qual os indivíduos recrutados são submetidos à medida que os estágios de vida avançam, confirmando as predições do modelo Janzen-Connell (Getzin et al., 2014; Lara-Romero et al., 2016).

Por outro lado, a mudança do padrão espacial aleatório para o agregado, observado para *Cheiloclinium cognatum*, após os eventos seca, pode ser um indicativo de que este distúrbio concentrou a mortalidade nos locais de maior estresse hídrico no hábitat (Challis et al., 2016; Luo e Chen, 2015; Panayotov et al., 2016). Isto pode ter conduzido a agregação dos indivíduos da espécie, mesmo sob os efeitos denso-dependentes, uma vez que a agregação de sobreviventes pode estar mais diretamente relacionada com a preferência por hábitats do que pela mortalidade dependente da densidade (Luo et al., 2012). Resultados similares foram encontrados por Elias et al. (2013) em um cerradão na transição Amazônia-Cerrado. Os referidos autores descreveram

que eventos de seca condicionaram a agregação de espécies arbóreas ao longo do tempo, confirmando a sensibilidade dos padrões espaciais intraespecíficos em prever esses distúrbios, conforme sugerido por Flugge et al. (2012).

O padrão espacial predominantemente aleatório ou regular de *Brosimum rubescens*, entre os inventários, é um indicativo de que a mortalidade dependente da densidade é o principal determinante da distribuição espacial dessa espécie. Este fato pode estar relacionado com a distribuição horizontal unimodal da espécie e da dominância do dossel na área de estudo (Marimon et al., 2001b). Desse modo, a maioria dos indivíduos da população está em estágios de vida intermediários ou avançados, os quais geralmente distribuem-se de forma aleatória ou regular (Clyatt et al., 2016; Getzin et al., 2011). Entretanto, a ausência de agregação e a presença de regularidade espacial nos inventários após os eventos de seca, sugerem que o processo de mortalidade dependente da densidade foi intensificado por estes distúrbios. Por outro lado, considerando as predições de JC, este resultado pode estar retratando o avanço natural dos indivíduos entre os estágios de vida ao longo do tempo. Isto também explica a aleatoriedade intraespecífica de *Tetragastris altissima* em todas as classes de distância no primeiro inventário e a regularidade nos inventários posteriores. Neste caso, o avanço no estágio de vida aumentou os níveis de competição intraespecífica e favoreceu a aleatoriedade ou regularidade espacial (Clyatt et al., 2016; Johnson et al., 2014). Por outro lado, a agregação nas maiores distâncias pode estar indicando o tamanho dos agregados da espécie e confirma a importância da escala nesse tipo de avaliação (Hao et al., 2007).

Padrões espaciais interespecíficos

Nossos resultados mostram as relações típicas das populações entre os estratos de dossel e subdossel. Por exemplo, a associação negativa entre as espécies do mesmo estrato, como *Brosimum rubescens* e *Tetragastris altissima* no dossel, e *Amaioua guianensis* e *Protium pilosissimum* no subdossel, é uma evidência de que essas espécies possuem nichos semelhantes. Requerimentos de luz similares podem ter induzido a competição entre espécies de dossel em uma floresta subtropical, condicionando a repulsão espacial entre os seus indivíduos (Sühs e Budke, 2011). Da mesma forma, espécies congêneres apresentam elevado grau de competição interespecífica culminada pelas semelhanças tróficas entre elas (J. Zhang et al., 2010). Por outro lado, a associação positiva entre as espécies de estratos diferentes (e.g. *Brosimum rubescens* e *Protium pilosissimum*; *Tetragastris altissima* e *Amaioua guianensis*) indica diferenciação de nichos. Isto garante o compartilhamento do espaço, devido à especialização de hábitat das espécies e confere com os resultados observados em ecossistemas florestais (Lan et al., 2012; Liu e Slik, 2014; Martínez et al., 2010; Z. H. Zhang et al., 2010). Além disso, as espécies de

dossel podem estar facilitando o estabelecimento das espécies de subdossel nas áreas sob suas copas (e.g. *nurse effects*) ao criar condições microambientais que beneficiam as interações positivas entre as mesmas. Este tipo de interação é a mais comum entre espécies arbóreas e pode ser um dos determinantes da elevada diversidade alfa encontrada em florestas tropicais (Liu e Slik, 2014; Wright, 2002).

No entanto, as mudanças nas associações espaciais interespecíficas das espécies avaliadas entre os inventários podem estar relacionadas com o crescimento e recrutamento dos indivíduos ao longo do tempo. Indivíduos jovens apresentam maiores associações espaciais positivas do que negativas em relação aos adultos, indicando que nesse estágio de vida os indivíduos apresentam maior amplitude de nicho e capacidade de regeneração (Hao et al., 2007). Este fato evidencia os efeitos do modelo JC, que provocam alterações nos padrões espaciais interespecíficos das populações de acordo com o tamanho dos indivíduos e da escala avaliada (Getzin et al., 2014; Hao et al., 2007). Isto demonstra que as interações interespecíficas estão sujeitas à variações ao longo do tempo conforme as oscilações demográficas das espécies (estágios de vida) retratando a dinâmica espacial natural das populações. Além disso, tal como observado na distribuição espacial e discutido acima, essas mudanças nas associações espaciais interespecíficas podem estar relacionadas com os eventos de seca que ocorreram na região em 2005 e 2010 (Lewis et al., 2011; Zeng et al., 2008). Xie et al. (2015) verificaram que o estresse hídrico aumenta a facilitação em áreas desérticas e Miriti (2007) descreve mudanças nas associações interespecíficas de arbustos ao longo do tempo e após um evento extremo de seca, demonstrando a importância desses eventos climáticos nas relações temporais e espaciais de espécies arbóreas.

Espécies arbóreas versus propriedades edáficas

Os padrões espaciais interespecíficos das espécies arbóreas com as propriedades edáficas evidenciam a influência do hábitat na distribuição espacial das espécies e retratam as especificidades de nichos das populações estudadas. Por exemplo, as associações espaciais negativas de *Amaioua guianensis* com o Ca, K, Mg, pH e cascalho são indicativos de que sua distribuição espacial independe de alguns parâmetros edáficos e provavelmente prefere ocupar locais menos drenados. O horizonte A do solo da área de estudo é raso (~80 cm) e apresenta elevadas concentrações de lateritas hidromórficas, o que favorece a drenagem mediante a sua posição topográfica (Marimon-Junior, 2007). Desse modo, a distribuição espacial de *A. guianensis* no presente estudo pode estar sendo definida por este parâmetro, e explica sua repulsão espacial com o cascalho. Resultados semelhantes foram observados por Botrel et al. (2002), que descreveram relações negativas de espécies da família Rubiaceae com a soma de bases e a drenagem do solo em uma Floresta Estacional Semidecidual em Minas Gerais. Desse

modo, este resultado pode ser um indicativo da sensibilidade de espécies de subdossel a restrições hídricas (Tobin et al., 1999), principalmente diante das secas severas registradas ao longo dos inventários (Lewis et al., 2011; Zeng et al., 2008). Por outro lado, as associações espaciais positivas de *A. guianensis* com o Fe pode ser um indicativo de preferência de hábitat ligada aos benefícios desse elemento na fotossíntese, produção de folhas e floração (Belkhdja et al., 1998; Molassiotis et al., 2006). Neste caso, a associação espacial positiva com o Fe pode ser uma estratégia da espécie para evitar reduções nas taxas fotossintéticas, uma vez que ela ocorre no subdossel e com acesso restrito à luminosidade. No entanto, *Protium pilosissimum* compartilha o mesmo estrato (subdossel) com *A. guianensis* e não esteve associada a este elemento, o que evidencia as diferenças nutricionais relativas aos nichos das espécies nesse estrato.

A ausência de associações espaciais negativas e as associações positivas de *Brosimum rubescens* com Ca, K e Mn podem justificar a monodominância e o padrão espacial intraespecífico aleatório dessa espécie. Ca e K são importantes moduladores da estrutura de espécies arbóreas em florestas tropicais (Lloyd et al., 2015; Santiago et al., 2012; Wright et al., 2011), atuando com o Mn no crescimento, transporte de carboidratos, fotossíntese, trocas gasosas, controle hormonal e, principalmente, na resistência à doenças (Malavolta et al., 1997). Portanto, a associação positiva dessa espécie com esses elementos, principalmente o K, pode estar favorecendo o sucesso reprodutivo e a elevada abundância, respondendo diretamente pela sua monodominância na área de estudo. Isto confere com os resultados encontrados por (Marimon et al., 2001a), que registraram elevadas concentrações de K e Mn nas folhas de *B. rubescens* e que estas geralmente refletem as concentrações ao nível do solo (Brady e Weil, 1996).

A ausência de associações espaciais de *Cheilochlinium cognatum* com as propriedades edáficas no presente estudo indica que outros fatores, não mensurados, respondem pela sua distribuição. Essa espécie é generalista e ocorre em diferentes fitofisionomias no Bioma Cerrado (Oliveira-Filho e Ratter, 2002; Ratter et al., 2003), o que evidencia a amplitude de nicho da mesma e pode explicar a ausência de associações espaciais com as propriedades edáficas aqui avaliadas.

As mudanças temporais nas relações espaciais das populações com as propriedades edáficas, evidenciam a dinâmica espacial e provavelmente estão relacionadas com o desbalanceamento nas proporções de indivíduos entre os estágios de vida. Dessa forma, a relevância das propriedades edáficas em determinar os padrões espaciais intraespecíficos pode estar variando entre os estágios de vida, tal como observado por Kanagaraj et al. (2011). Estes autores verificaram que a relação das populações arbóreas com o hábitat reduz com o avanço no

estágio de vida devido ao aumento na competição intraespecífica impulsionada pela mortalidade dependente da densidade. Um bom exemplo disso são as associações espaciais positivas de *Tetragastris altissima* com Ca, Mg, Mn, Cu, Zn e pH, registradas somente nos dois últimos inventários e provavelmente relacionadas com o recrutamento nesse período.

Conclusão

1. As mudanças temporais nos padrões espaciais intraespecíficos das espécies avaliadas não foram relacionadas com as variações na densidade (exceto para *Protium pilosissimum*), o que sugere que outros processos, como a mortalidade dependente da densidade, sobressaem sobre este parâmetro; 2. Espécies do mesmo estrato (e.g. *Amaioua guianensis* e *P. pilosissimum*) e de estratos diferentes (e.g. *Brosimum rubescens* e *P. pilosissimum*) apresentaram associações espaciais negativas e positivas entre si, o que indica a ocorrência de padrões de semelhança e diferenciação de nicho, respectivamente; 3. As associações espaciais entre as espécies e as propriedades edáficas avaliadas (e.g. *B. rubescens* e Mn) evidenciam a preferência de habitats das espécies; 4. A manutenção dessas relações ao longo do tempo (e.g. *A. guianensis* e cascalho; *B. rubescens* e K) são indicativos da relevância do habitat em determinar os padrões espaciais intraespecíficos de populações arbóreas.

Agradecimentos

À Capes pela bolsa de estudo ao primeiro autor. Ao Projeto PELD/CNPq (Proc. 403725/2012-7) e à FAPEMAT (Proc. 164131/2013). Aos membros do Laboratório de Ecologia Vegetal da UNEMAT pela contribuição na coleta e digitação dos dados.

Referências

- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., de Moraes Gonçalves, J.L., Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorol. Zeitschrift 22, 711–728. doi:10.1127/0941-2948/2013/0507
- Amarasekare, P., 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: A synthesis. Ecol. Lett. 6, 1109–1122. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00530.x
- Anderson, J.M., Ingram, J.S.I., 1993. Tropical Soil Biology and Fertility: A handbook of methods, CAB Intern. ed. Wallingford. doi:10.1017/S0014479700018354

- APG III. Angiosperm Phylogeny Group. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.* 161, 105–121. doi:10.1046/j.1095-8339.2003.t01-1-00158.x
- Arellano, G., Cala, V., Macía, M.J., 2014. Niche breadth of oligarchic species in Amazonian and Andean rain forests. *J. Veg. Sci.* 25, 1355–1366. doi:10.1111/jvs.12180
- Arieira, J., Penha, J., Nunes da Cunha, C., Couto, E.G., 2016. Ontogenetic shifts in habitat-association of tree species in a neotropical wetland. *Plant Soil.* doi:10.1007/s11104-016-2844-y
- Barot, S., Gignoux, J., 2004. Mechanisms promoting plant coexistence: Can all the proposed processes be reconciled? *Oikos* 106, 185–192. doi:10.1111/j.0030-1299.2004.13038.x
- Belkhodja, R., Sanz, M., Abad, J., 1998. Iron deficiency in peach trees: effects on leaf chlorophyll and nutrient concentrations in flowers and leaves. *Plant and Soil.* 203, 257–268.
- Botrel, R.T., Oliveira-Filho, A.T., Rodrigues, L.A., 2002. Influência do solo e topografia sobre as variações da composição florística e estrutura da comunidade arbóreo-arbustiva de uma floresta estacional semidecidual em Ingaí, MG. *Revista Brasil. Bot.* 25, 195–213.
- Brady, N.C., Weil, R.R., 1996. *The Nature and Properties of Soils*, Prentice H. ed. New Jersey.
- Bulleri, F., Bruno, J.F., Silliman, B.R., Stachowicz, J.J., 2016. Facilitation and the niche: Implications for coexistence, range shifts and ecosystem functioning. *Funct. Ecol.* 30, 70–78. doi:10.1111/1365-2435.12528
- Challis, A., Stevens, J.C., McGrath, G., Miller, B.P., 2016. Plant and environmental factors associated with drought-induced mortality in two facultative phreatophytic trees. *Plant Soil.* doi:10.1007/s11104-016-2793-5
- Clyatt, K.A., Crotteau, J.S., Schaedel, M.S., Wiggins, H.L., Kelley, H., Churchill, D.J., Larson, A.J., 2016. Historical spatial patterns and contemporary tree mortality in dry mixed-conifer forests. *For. Ecol. Manage.* 361, 23–37. doi:10.1016/j.foreco.2015.10.049
- Condés, S., del Río, M., 2015. Climate modifies tree interactions in terms of basal area growth and mortality in monospecific and mixed *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests. *Eur. J. For. Res.* 134, 1095–1108. doi:10.1007/s10342-015-0912-0
- Connell, J., 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees, in: *Dynamics of Populations*. pp. 298–312.
- Datta, A., Rawat, G.S., 2008. Dispersal modes and spatial patterns of tree species in a tropical forest in Arunachal Pradesh, northeast India. *Tropical Conservation Science.* 1, 163–185.
- Elias, F., Marimon, B.S., Matias, S., Reis, D.A., Forsthofer, M., Morandi, P.S., Marimon-junior, B.H., 2013. Dinâmica da distribuição espacial de populações arbóreas, ao longo de uma década, em cerradão na transição Cerrado-Amazônia, Mato Grosso. *Biota Amaz.* 3, 1–14.

- Flugge, A.J., Olhede, S.C., Murrell, D.J., 2012. The memory of spatial patterns: changes in local abundance and aggregation in a tropical forest. *Ecology* 93, 1540–1549.
- Getzin, S., Wiegand, T., Hubbell, S.P., 2014. Stochastically driven adult-recruit associations of tree species on Barro Colorado Island. *Proc. Biol. Sci.* 281, 20140922–. doi:10.1098/rspb.2014.0922
- Getzin, S., Wiegand, T., Wiegand, K., He, F., 2008. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *J. Ecol.* 96, 807–820. doi:10.1111/j.1365-2745.2007.0
- Getzin, S., Worbes, M., Wiegand, T., Wiegand, K., 2011. Size dominance regulates tree spacing more than competition within height classes in tropical Cameroon. *J. Trop. Ecol.* 27, 93–102. doi:10.1017/S0266467410000453
- Hao, Z., Zhang, J., Song, B., Ye, J., Li, B., 2007. Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest. *For. Ecol. Manage.* 252, 1–11. doi:10.1016/j.foreco.2007.06.026
- Hardin, G., 1960. The Competitive Exclusion Principle. *Science.* 131, 1292–1297. doi:10.1126/science.131.3409.1292
- Hardy, O.J., Sonké, B., 2004. Spatial pattern analysis of tree species distribution in a tropical rain forest of Cameroon: Assessing the role of limited dispersal and niche differentiation, in: *Forest Ecology and Management*. pp. 191–202. doi:10.1016/j.foreco.2004.05.014
- Haridasan, M., 2000. Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* 12, 54–64. doi:10.1111/j.1558-5646.2009.00942.x
- 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. *J. Ecol.* 89, 947–959. doi:10.1046/j.0022-0477.2001.00615.x
- Hubbell, S.P., 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography, *Monographs in population biology*. Princenton University Press ed. Princenton.
- Janzen, D.H., 1970. Herbivores and the number of tree species in Tropical Forests. *Am. Nat.* 104, 501–528. doi:10.1086/282687
- Jara-Guerrero, A., De la Cruz, M., Espinosa, C.I., Méndez, M., Escudero, A., 2015. Does spatial heterogeneity blur the signature of dispersal syndromes on spatial patterns of woody species? A test in a tropical dry forest. *Oikos* 124, 1360–1366. doi:10.1111/oik.02098
- Johnson, D.J., Bourg, N.A., Howe, R., McShea, W.J., Wolf, A., Clay, K., 2014. Conspecific negative density-dependent mortality and the structure of temperate forests. *Ecology* 95, 2493–2503. doi:10.1890/13-2098.1

- Kanagaraj, R., Wiegand, T., Comita, L.S., Huth, A., 2011. Tropical tree species assemblages in topographical habitats change in time and with life stage. *J. Ecol.* 99, 1441–1452. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01878.x
- Lan, G., Getzin, S., Wiegand, T., Hu, Y., Xie, G., Zhu, H., Cao, M., 2012. Spatial Distribution and Interspecific Associations of Tree Species in a Tropical Seasonal Rain Forest of China. *PLoS One* 7. doi:10.1371/journal.pone.0046074
- Lara-Romero, C., de la Cruz, M., Escribano-Ávila, G., García-Fernández, A., Iriando, J.M., 2016. What causes conspecific plant aggregation? Disentangling the role of dispersal, habitat heterogeneity and plant-plant interactions. *Oikos* 125, 1–23. doi:10.1111/oik.03099
- Legendre, P., Fortin, M.J., 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80, 107–138. doi:10.1007/BF00048036
- Lewis, S.L., Brando, P.M., Phillips, O.L., van der Heijden, G.M.F., Nepstad, D., 2011. The 2010 Amazon drought. *Science*. 331, 554. doi:10.1126/science.1200807
- Lin, Y.C., Chang, L.W., Yang, K.C., Wang, H.H., Sun, I.F., 2011. Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation. *Oecologia* 165, 175–184. doi:10.1007/s00442-010-1718-x
- Liu, J.J., Slik, J.W.F., 2014. Forest fragment spatial distribution matters for tropical tree conservation. *Biol. Conserv.* 171, 99–106. doi:10.1016/j.biocon.2014.01.004
- Liu, Y., Li, F., Jin, G., 2014. Spatial patterns and associations of four species in an old-growth temperate forest. *J. Plant Interact.* 9, 745–753. doi:10.1016/j.actao.2009.09.005
- Lloyd, J., Domingues, T.F., Schrodte, F., Ishida, F.Y., Feldpausch, T.R., Saiz, G., Quesada, C.A., Schwarz, M., Torello-Raventos, M., Gilpin, M., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Ratter, J.A., Grace, J., Nardoto, G.B., Veenendaal, E., Arroyo, L., Villarreal, D., Killeen, T.J., Steininger, M., Phillips, O.L., 2015. Edaphic, structural and physiological contrasts across Amazon Basin forest-savanna ecotones suggest a role for potassium as a key modulator of tropical woody vegetation structure and function. *Biogeosciences* 12, 6529–6571. doi:10.5194/bg-12-6529-2015
- Lopez-Gonzalez, G., Lewis, S.L., Burkitt, M., Phillips, O.L., 2011. ForestPlots.net: A web application and research tool to manage and analyse tropical forest plot data. *J. Veg. Sci.* 22, 610–613. doi:10.1111/j.1654-1103.2011.01312.x
- Luo, Y., Chen, H.Y.H., 2015. Climate change-associated tree mortality increases without decreasing water availability. *Ecol. Lett.* 18, 1207–1215. doi:10.1111/ele.12500
- Luo, Z., Mi, X., Chen, X., Ye, Z., Ding, B., 2012. Density dependence is not very prevalent in a heterogeneous subtropical forest. *Oikos* 121, 1239–1250. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.20079.x

- Malavolta, E., Vitti, G.C., Oliveira, S.A. de, 1997. Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações, Potafos. ed. Piracicaba.
- Marimon, B.S., 2005. Dinâmica de uma floresta monodominante de *Brosimum rubescens* Taub. e comparação com uma floresta mista em Nova Xavantina-MT. Universidade de Brasília.
- Marimon, B.S., Felfili, J.M., Haridasan, M., 2001a. Studies in monodominant forests in eastern Mato Grosso, Brazil: II. A forest in the Areões Xavante Indian Reserve. *Edinburgh J. Bot.* 58, 483–497.
- Marimon, B.S., Felfilj, J.M., Haridasan, M., 2001b. Studies in monodominant forests in eastern Mato Grosso, Brazil: I. A forest of *Brosimum rubescens* Taub. *Edinburgh J. Bot.* 58, 123–137.
- Marimon-Junior, B.H., 2007. Relação entre diversidade arbórea e aspectos do ciclo biogeoquímico de uma floresta monodominante de *Brosimum rubescens* Taub. e uma floresta mista no leste Mato-Grossense. Universidade de Brasília.
- Martínez, I., Wiegand, T., González-Taboada, F., Obeso, J.R., 2010. Spatial associations among tree species in a temperate forest community in North-western Spain. *For. Ecol. Manage.* 260, 456–465. doi:10.1016/j.foreco.2010.04.039
- Metz, M.R., 2012. Does habitat specialization by seedlings contribute to the high diversity of a lowland rain forest? *J. Ecol.* 100, 969–979. doi:10.1111/j.1365-2745.2012.01972.x
- Miriti, M., 2007. Twenty Years of Changes in Spatial Association and Community Structure among Desert Perennials. *Ecology* 88, 1177–1190.
- Molassiotis, A., Tanou, G., Diamantidis, G., Patakas, A., Therios, I., 2006. Effects of 4-month Fe deficiency exposure on Fe reduction mechanism, photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and antioxidant defense in two peach rootstocks differing in Fe deficiency tolerance. *J. Plant Physiol.* 163, 176–185. doi:10.1016/j.jplph.2004.11.016
- Nathan, R., Muller-Landau, H.C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol. Evol.* 15, 278–285. doi:10.1016/S0169-5347(00)01874-7
- Negrini, M., Aguiar, M.D. De, Vieira, C.T., Silva, A.C. da, Higuchi, P., 2012. Dispersion, Spatial Distribution And Vertical Stratification Of The Tree Community In A Forest Fragment In “Planalto Catarinense” Region. *Rev. Árvore* 36, 919–929.
- Nelson, W.L., Mehlich, A., Winters, E., 1953. The development, evaluation, and use of soil tests for phosphorus availability. *Agronomy* 4, 153–188.
- Oliveira-Filho, A.T., Ratter, J.T., 2002. Vegetation physiognomies and woody flora o the cerrado biome, in: *The Cerrados of Brazil*. pp. 91–120.

- Pacala, S.W., Levin, S.A., 1997. Biologically Generated Spatial Pattern and the Coexistence of Competing Species, in: *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. pp. 204–2330.
- Panayotov, M., Kulakowski, D., Tsvetanov, N., Krumm, F., Berbeito, I., Bebi, P., 2016. Climate extremes during high competition contribute to mortality in unmanaged self-thinning Norway spruce stands in Bulgaria. *For. Ecol. Manage.* 369, 74–88. doi:10.1016/j.foreco.2016.02.033
- Perry, J.N., 1998. Measures of spatial pattern for counts. *Ecology* 79, 1008–1017. doi:10.1890/0012-9658
- Perry, J.N., 1997. Spatial association for counts of two species. *Acta Jutl.* 72, 149–170.
- Perry, J.N., 1995. Spatial Analysis by Distance Indices. *J. Anim. Ecol.* 64, 303–314. doi:10.2307/5892
- Perry, J.N., Bell, E.D., Smith, R.H., Woiwod, I.P., 1996. SADIE: software to measure and model spatial pattern. *Asp. Appl. Biol.* 46, 95–102.
- Perry, J.N., Winder, L., Holland, J.M., Alston, R.D., 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecol. Lett.* 2, 106–113. doi:10.1046/j.1461-0248.1999.22057.x
- Phillips, O.L., Núñez Vargas, P., Monteagudo, A.L., Cruz, A.P., Zans, M.E.C., Sánchez, W.G., Yli-Halla, M., Rose, S., 2003. Habitat association among Amazonian tree species: A landscape-scale approach. *J. Ecol.* 91, 757–775. doi:10.1046/j.1365-2745.2003.00815.x
- Plotkin, J.B., Chave, J., Ashton, P.S., 2002. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species. *Am. Nat.* 160, 629–644.
- R Development Core Team, 2015. R Development Core Team. *R A Lang. Environ. Stat. Comput.*
- Rangel, T.F., Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., 2010. SAM: A comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography (Cop.)*. 33, 46–50. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.06299.x
- Ratter, J. a., Bridgewater, S., Ribeiro, J.F., 2003. Analysis of the Floristic Composition of the Brazilian Cerrado Vegetation III: Comparison of the Woody Vegetation of 376 Areas. *Edinburgh J. Bot.* 60, 57–109. doi:10.1017/S0960428603000064
- Russo, S.E., Augspurger, C.K., 2004. Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitments to clumped patterns *Virola calophylla*. *Ecol. Lett.* 7, 1058–1067. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00668.x.
- Santiago, L.S., Wright, S.J., Harms, K.E., Yavitt, J.B., Korine, C., Garcia, M.N., Turner, B.L., 2012. Tropical tree seedling growth responses to nitrogen, phosphorus and potassium addition. *J. Ecol.* 100, 309–316. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01904.x

- Seidler, T.G., Plotkin, J.B., 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biol.* 4, 2132–2137. doi:10.1371/journal.pbio.0040344
- Soliveres, S., DeSoto, L., Maestre, F.T., Olano, J.M., 2010. Spatio-temporal heterogeneity in abiotic factors modulate multiple ontogenetic shifts between competition and facilitation. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 12, 227–234. doi:10.1016/j.ppees.2010.02.003
- Stoll, P., Bergius, E., 2005. Pattern and process: Competition causes regular spacing of individuals within plant populations. *J. Ecol.* 93, 395–403. doi:10.1111/j.1365-2745.2005.00989.x
- Stoll, P., Prati, D., 2001. Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology* 82, 319–327. doi:10.2307/2679862
- Sühs, R.B., Budke, J.C., 2011. Spatial distribution, association patterns and richness of tree species in a seasonal forest from the Serra Geral formation, southern Brazil. *Acta Bot. Brasilica* 25, 605–617. doi:10.1590/S0102-33062011000300014
- Sumner, M.E., Miller, W.P., Sparks, D.L., Page, A.L., Helmke, P.A., Loeppert, R.H., Soltanpour, P.N., Tabatabai, M.A., Johnston, C.T., 1996. Cation exchange capacity and exchange coefficients. in: *Methods of Soil Analysis. Chemical Methods.* Soil Science Society of America Inc., pp. 1201–1229.
- Tobin, M.F., Lopez, O.R., Kursar, T. a, 1999. Responses of Tropical Understory Plants to a Severe Drought: Tolerance and Avoidance of Water Stress. *Biotropica* 31, 570–578. doi:10.1111/j.1744-7429.1999.tb00404.x
- Wright, S.J., 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130, 1–14. doi:10.1007/s004420100809
- Wright, S.J., Joseph B. Yavitt, Wurzbarger, N., Turner, B.L., Tanner, E.V.J., Sayer, E.J., Santiago, L.S., Kaspari, M., Hedin, L.O., Harms, K.E., Garcia, M.N., Corre, M.D., Reviewed, P., Wright, S.J., Joseph B. Yavitt, Wurzbarger, N., Turner, B.L., Tanner, E.V.J., Sayer, E.J., Santiago, L.S., Kaspari, M., Hedin, L.O., Harms, K.E., Garcia, M.N., Corre, M.D., 2011. Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. *Ecology* 92, 1616–1625. doi:http://dx.doi.org/10.1890/10-1558.1
- Xie, L., Guo, H., Gabler, C.A., Li, Q., Ma, C., 2015. Changes in spatial patterns of *Caragana stenophylla* along a climatic drought gradient on the Inner Mongolian Plateau. *PLoS One* 10, e0121234. doi:10.1371/journal.pone.0121234
- Zar, J.H., 2010. *Biostatistical Analysis*, Prentice H. ed. New Jersey.
- Zeng, N., Yoon, J.-H., Marengo, J. a, Subramaniam, A., Nobre, C. a, Mariotti, A., Neelin, J.D., 2008. Causes and impacts of the 2005 Amazon drought. *Environ. Res. Lett.* 3, 014002. doi:10.1088/1748-9326/3/1/014002

- Zhang, J., Song, B., Li, B.H., Ye, J., Wang, X.G., Hao, Z.Q., 2010. Spatial patterns and associations of six congeneric species in an old-growth temperate forest. *Acta Oecologica* 36, 29–38. doi:10.1016/j.actao.2009.09.005
- Zhang, Z.H., Hu, G., Zhu, J.D., Luo, D.H., Ni, J., 2010. Spatial patterns and interspecific associations of dominant tree species in two old-growth karst forests, SW China. *Ecol. Res.* 25, 1151–1160. doi:10.1007/s11284-010-0740-0
- Zhu, Y., Getzin, S., Wiegand, T., Ren, H., Ma, K., 2013. The Relative Importance of Janzen-Connell Effects in Influencing the Spatial Patterns at the Gutianshan Subtropical Forest. *PLoS One* 8, 1–8. doi:10.1371/journal.pone.0074560

CONCLUSÃO GERAL

Os resultados dos dois capítulos dessa dissertação permitem avançar na compreensão de como o clima, características edáficas e a dinâmica temporal atuam sobre os padrões espaciais intra e interespecíficos de populações arbóreas de florestas da transição Amazônia-Cerrado. Populações arbóreas em florestas submetidas a maiores variações climáticas (temperatura e precipitação) tendem a apresentar distribuições espaciais intraespecíficas variáveis e associações espaciais positivas com outras espécies. As predições do clima e das características edáficas sobre os padrões espaciais intraespecíficos respondem pelas exceções observadas no modelo Janzen-Connel (agregação e regularidade). A estruturação em forma de nichos, observada nas florestas estudadas responde pela presença de associações espaciais interespecíficas, sendo que as repulsões espaciais entre espécies do mesmo estrato e as atrações entre espécies de estratos diferentes evidenciam o compartilhamento e diferenciação de nichos, respectivamente.

APÊNDICE 1

Normas gerais da revista científica utilizada para redação dos artigos que compõe a presente dissertação.

O primeiro e o segundo artigo estão nas normas dos periódicos da Journal of Plant Ecology e Acta Oecologica, respectivamente, cuja normas estão disponíveis no seguinte endereço eletrônico:

<https://www.elsevier.com/journals/acta-oecologica/1146-609X/guide-for-authors>

<https://www.editorialmanager.com/vege/redirectToBanner.aspx?defaultTarget=AuthInstr.html>