

**PADRÕES ESPACIAIS EM UM FRAGMENTO DE FLORESTA
ATLÂNTICA: UMA ABORDAGEM INTEGRADA
TAXONÔMICA E FUNCIONAL**

LARISSA KATHLEEN DE SOUZA CARVALHO

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE – UENF

**CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
FEVEREIRO 2026**

**PADRÕES ESPACIAIS EM UM FRAGMENTO DE FLORESTA
ATLÂNTICA: UMA ABORDAGEM INTEGRADA TAXONÔMICA E
FUNCIONAL**

LARISSA KATHLEEN DE SOUZA CARVALHO

Dissertação apresentada ao Centro de
Biociências da Universidade Estadual do Norte
Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das
exigências para a obtenção do título de mestre
em Ecologia e Recursos Naturais

Orientador: Prof. Dr. Mário Luís Garbin

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

FEVEREIRO 2025

**PADRÕES ESPACIAIS EM UM FRAGMENTO DE FLORESTA ATLÂNTICA:
UMA ABORDAGEM INTEGRADA TAXONÔMICA E FUNCIONAL**

LARISSA KATHLEEN DE SOUZA CARVALHO

Dissertação apresentada ao Centro de
Biociências da Universidade Estadual do Norte
Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das
exigências para qualificação do projeto de
mestrado em Ecologia e Recursos Naturais

Aprovada em

Comissão examinadora:

Documento assinado digitalmente
 **DORA MARIA VILLELA JOSE**
Data: 26/02/2026 16:30:59-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dra. Dora Maria Villela José - Universidade Estadual do Norte Fluminense (Titular Interno)

Documento assinado digitalmente
 **JOSE LUIZ ALVES SILVA**
Data: 25/02/2026 19:08:07-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. José Luiz Alves Silva - Universidade Estadual do Norte Fluminense (Titular Interno)

Documento assinado digitalmente
 **MARCOS BERGMANN CARLUCCI**
Data: 26/02/2026 09:56:41-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Marcos Bergmann Carlucci - Universidade Federal do Paraná (Titular externo)

Documento assinado digitalmente
 **MARIO LUIS GARBIN**
Data: 25/02/2026 18:20:20-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Mário Luís Garbin - Universidade Estadual do Norte Fluminense (Orientador)

DEDICATÓRIA

A quem me lembrou, em silêncio ou em palavras, de que eu sou capaz.

AGRADECIMENTOS

Agradeço de coração aos meus pais, Viviane e Rodney, pelo amor, pelo apoio e pelos incentivos incondicionais que sempre me sustentaram. Tudo o que fiz e conquistei também pertence a vocês. Sou fruto da força, da dedicação e do cuidado de vocês.

À minha irmã, Luisa, agradeço por todo o companheirismo, pela escuta e por iluminar meus dias nos momentos mais difíceis. Ao meu irmão mais novo, Rodrigo, agradeço pela chegada inesperada que trouxe alegria a toda a nossa família. À minha avó Laura, à minha madrinha Lúcia e à minha tia Elivane, sou profundamente grata pelas conversas, pelos conselhos e pelo acolhimento constante. Vocês são meu alicerce e eu amo todos vocês. Aos meus amigos, Karoline, André, Bruna, Giovanna e Luciana, agradeço pela parceria, pelas risadas e pela presença nos dias mais intensos. A caminhada se tornou mais leve porque foi compartilhada com vocês.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Mário Luís Garbin, sou grata pela orientação paciente, pelas discussões enriquecedoras e pela confiança no meu trabalho. Seus ensinamentos foram essenciais para minha formação e para a elaboração desta dissertação.

Agradeço também às pessoas que colaboraram diretamente com este trabalho, em diferentes etapas, especialmente à Profa. Dra. Tatiana Carrijo, à Luciana Botacim e ao Karlo Guidoni, pelas contribuições, trocas e apoio ao longo do desenvolvimento da pesquisa.

À UENF e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, agradeço pelo acolhimento, pela formação sólida e pelos mestres e doutores que contribuíram diretamente para minha trajetória acadêmica durante o mestrado.

À UFES, ao LaboT e à FAPES, agradeço o apoio às pesquisas de longa duração que geraram os dados utilizados neste estudo. O trabalho contínuo dessas instituições foi fundamental para que esta dissertação se concretizasse.

À FAPERJ, agradeço pela bolsa que permitiu minha permanência no programa e viabilizou a dedicação necessária ao desenvolvimento desta pesquisa.

Por fim, agradeço à banca examinadora pela leitura cuidadosa e pelas considerações.

SUMÁRIO

<u>LISTA DE FIGURAS</u>	IX
<u>LISTA DE TABELAS</u>	XI
<u>RESUMO</u>	1
<u>ABSTRACT</u>	2
<u>1 INTRODUÇÃO</u>	3
<u>Padrões e processos: Como se dá a estruturação de comunidades vegetais?</u>	5
<u>Estrutura de comunidades: da Taxonomia à Função Ecológica</u>	11
<u>A Floresta Atlântica</u>	12
<u>Ambiente, Espaço, Taxonômico e Funcional: Onde Estamos?</u>	14
<u>2 OBJETIVO E HIPÓTESE</u>	17
<u>3 MATERIAL E MÉTODOS</u>	18
<u>Área de Estudo</u>	18
<u>Delineamento experimental e levantamento taxonômico</u>	20
<u>Atributos funcionais das espécies</u>	20
<u>Variáveis topográficas</u>	23
<u>Estrutura geral dos dados</u>	24
<u>Cálculo da Média Ponderada da Comunidade</u>	26
<u>Modelagem Espacial Mapas de Autovetores de Moran Baseados em Distância (Dbmem)</u>	27
<u>Ordenações Multivariadas</u>	28
<u>Análises de Estrutura Espacial – Multiscale Ordination (Mso)</u>	29
<u>Partição da Variação (Varpart)</u>	31
<u>4 RESULTADOS</u>	33
<u>5 DISCUSSÃO</u>	47
<u>6 CONCLUSÃO</u>	61
<u>7 REFERÊNCIAS</u>	63

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localização da área de estudo. (a) Posição geográfica do estado do Espírito Santo no Sudeste do Brasil. (b) Delimitação do estado do Espírito Santo destacando o município de Castelo. (c) Limites municipais de Castelo, onde se insere o fragmento florestal estudado. (d) Parque Estadual de Mata das Flores (PEMF), incluindo a área amostrada e a distribuição das 100 parcelas. 19

Figura 2. Habitats topográficos do Parque Estadual de Mata das Flores (a) Baixada. (b) Encosta. (c) Topo de Morro.....19

Figura 3. Fluxo de organização das matrizes de entrada e das análises. A faceta taxonômica é representada pela matriz de abundância de espécies por parcelas. A faceta funcional é composta pelos atributos e seus valores para cada espécie. A matriz ambiental contém as variáveis topográficas de cada parcela e a espacial às coordenadas geográficas. A partir das matrizes taxonômica e funcional é calculada a média ponderada dos atributos na comunidade (Community Weighted Mean CWM). As facetas ambiental e espacial derivam, respectivamente, das variáveis ambientais medidas em cada parcela e das coordenadas geográficas utilizadas para gerar os descritores espaciais (p. ex., dbMEMs). Cada faceta é analisada por meio de ordenações (PCoA/RDA), e a estrutura espacial das facetas taxonômica e funcional será examinada com a Ordenação Multiescalar (Multiscale Ordination MSO) e a partição da variação dirá o quanto da variação é dada pelo espaço, pelo ambiente e pela interseção dos dois. 25

Figura 4. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) taxonômica das 100 parcelas amostradas. Os símbolos representam as unidades amostrais: círculos = baixadas, quadrados = encostas e triângulos = topos de morro. Os códigos em azul indicam as dez espécies mais abundantes da comunidade: *Actinostemon verticillatus* (Ave), *Senefeldera verticillata* (Sve), *Conchocarpus ruber* (Cru), *Neoraputia alba* (Nal), *Pachystroma longifolium* (Plo), *Actinostemon concolor* (Aco), *Capparidastrium frondosum* (Cfr), *Erythrochiton brasiliensis* (Ebr), *Quararibea turbinata* (Qtu) e *Clarisia ilicifolia* (Cil). Os vetores em verde representam as variáveis topográficas.....36

Figura 5. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) da faceta funcional das 100 parcelas amostradas, considerando os atributos econômicos, hidráulicos, morfológicos e reprodutivos selecionados. Os símbolos representam as unidades amostrais: círculos = parcelas de baixada; quadrados = parcelas de encosta; triângulos = parcelas de topo de morro. Os códigos em vermelho correspondem aos atributos funcionais utilizados, cujas descrições completas estão apresentadas na

Tabela 1. Os vetores em verde representam as variáveis ambientais incluídas na ordenação: Declividade, Elevação, Face e Curvatura. 37

Figura 6. Análise de Redundância Baseada em Distâncias (dbRDA) da composição das 10 espécies mais abundantes da comunidade. Os símbolos representam as unidades amostrais: círculos = baixadas, quadrados = encostas e triângulos = topos de morro. Os códigos em azul indicam as dez espécies mais abundantes da comunidade: *Actinostemon verticillatus* (Ave), *Senefeldera verticillata* (Sve), *Conchocarpus ruber* (Cru), *Neoraputia alba* (Nal), *Pachystroma longifolium* (Plo), *Actinostemon concolor* (Aco), *Capparidastrum frondosum* (Cfr), *Erythrochiton brasiliensis* (Ebr), *Quararibea turbinata* (Qtu) e *Clarisia ilicifolia* (Cil). Vetores em verde representam as variáveis topográficas (elevação, declividade, face e curvatura). Vetores em preto representam os preditores espaciais (MEMs) selecionados no modelo. 40

Figura 7. Análise de Redundância Baseada em Distâncias (dbRDA) da faceta funcional das 100 parcelas amostradas, considerando os atributos econômicos, hidráulicos, morfológicos e reprodutivos selecionados. Os símbolos representam as unidades amostrais: círculos = parcelas de baixada; quadrados = parcelas de encosta; triângulos = parcelas de topo de morro. Os códigos em vermelho correspondem aos atributos funcionais utilizados, cujas descrições completas estão apresentadas na **Tabela 1**. Vetores em verde indicam as variáveis ambientais incluídas na ordenação; vetores em preto representam as variáveis espaciais. 41

Figura 8. Análise Multiescalar (MSO) da faceta taxonômica. No eixo X distância em metros entre as parcelas, no eixo Y variância da composição de espécies ao longo das parcelas. Pontos pretos indicam presença de autocorrelação espacial enquanto pontos brancos representam classes não significativas. os números acima do eixo x indicam o total de pares de parcelas cuja distância espacial se enquadrou em cada classe, utilizados no cálculo da variação. 43

Figura 9. Análise Multiescalar (MSO) da faceta funcional. No eixo X distância em metros entre as parcelas, no eixo Y variação da composição de espécies ao longo das parcelas. Pontos pretos indicam presença de autocorrelação espacial enquanto pontos brancos representam classes não significativas. os números acima do eixo x indicam o total de pares de parcelas cuja distância espacial se enquadrou em cada classe, utilizados no cálculo da variação. 44

Figura 10. Partição da variação (varpart) para a faceta taxonômica, mostrando as frações explicadas exclusivamente pelas variáveis ambientais [a], exclusivamente pelos descritores espaciais [b] e pela fração compartilhada entre ambiente e espaço [c] e residual não explicada. 46

Figura 11. Partição da variação (varpart) para a faceta funcional, mostrando as frações explicadas exclusivamente pelas variáveis ambientais [a], exclusivamente pelos descritores espaciais [b] e pela

fração compartilhada entre ambiente e espaço [c] e residual não explicada.....46

Figura 12. Modelo conceitual de desacoplamento espacial entre diversidade taxonômica e funcional em uma comunidade vegetal tropical. Parte superior: variograma teórico, com variância acumulada das facetas taxonômica (linha verde) e funcional (linha vermelha) ao longo da distância geográfica. A variância taxonômica continua aumentando até 430 m, enquanto a funcional se estabiliza por volta de 150 m. Parte inferior: representação esquemática da paisagem, com círculos verdes indicando a escala de variação taxonômica (até 430 m) e círculos vermelhos menores representando manchas funcionais redundantes (até 150 m). As árvores simbolizam substituição de espécies, e as setas tracejadas ilustram as distâncias características de autocorrelação para cada faceta. O modelo destaca a importância de considerar escalas múltiplas na análise da biodiversidade e no planejamento de ações de conservação.....60

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Tabela de com os 25 traços funcionais utilizados para as análises, foram classificados em: econômicos, hidráulicos ou reprodutivos. Inclui o nome do atributo, o código e o significado ecológico associado.....22

Tabela 2. Atributos funcionais selecionados para a análise, organizados segundo a classe: econômico, hidráulico ou reprodutivo. Inclui nome do atributo, código e a função ecológica associada. 33

RESUMO

Padrões espaciais de comunidades vegetais são moldados por diferentes processos ecológicos que atuam de forma dependente da escala. Identificar a escala em que esses processos operam para estruturar as comunidades é fundamental para compreender como espécies e funções se organizam no espaço. Investigamos como as facetas taxonômica e funcional de uma comunidade vegetal do sub-bosque se estruturam espacialmente ao longo de um gradiente topográfico em um fragmento de floresta atlântica. Partimos da hipótese de que a topografia atua como um filtro ambiental impondo as mesmas escalas de estruturação às duas facetas. O estudo foi conduzido em um fragmento florestal localizado no sudeste do Brasil, onde a heterogeneidade topográfica gera variações ambientais relacionadas à elevação, à declividade, à curvatura do terreno e à face de exposição. Foram levantadas 100 parcelas de 10 m x 10 m, distribuídas em baixadas, encostas e topos de morro. Selecionamos as 10 espécies mais abundantes, totalizando 83% da abundância total da comunidade. A estrutura funcional foi quantificada por meio das médias ponderadas da comunidade em atributos econômicos, hidráulicos e reprodutivos. A estrutura espacial dos dados foi modelada a partir de mapas de autovetores de Moran baseados em distâncias. Foram usadas ordenações multivariadas, análises de redundância baseadas em distâncias, análise multiescalar e partição da variação. Os resultados mostraram que a topografia atua como um filtro para o estabelecimento de espécies e de estratégias funcionais. Entretanto, ao contrário do que esperávamos, as facetas da comunidade não se estruturam na mesma escala espacial. A faceta taxonômica apresentou estruturação espacial significativa até 430 metros, enquanto a faceta funcional apresentou estruturação até 150 metros, seguida de estabilização. Isto indica um tamanho de mancha maior na estrutura taxonômica e uma estrutura espacial mais fina na faceta funcional. Assim, há mudanças na composição não acompanhadas por alterações funcionais, o que indica um papel da redundância funcional nessas escalas. Embora a topografia atue como um filtro ambiental na estruturação da comunidade, ela impõe um filtro mais forte à faceta funcional do que à taxonômica, gerando estruturas espaciais de menor extensão. Enquanto a composição de espécies também é influenciada pela dispersão limitada e pela história local, o que gera padrões espaciais de maior extensão.

Palavras-chave: Autocorrelação espacial, estruturação de comunidades, escala espacial, Floresta Atlântica.

ABSTRACT

Spatial patterns of plant communities are shaped by different ecological processes that operate in a scale-dependent manner. Identifying the scales at which these processes act to structure communities is essential to understand how species and functions are organized in space. We investigated how the taxonomic and functional facets of an understory plant community are spatially structured along a topographic gradient in an Atlantic Forest fragment. We hypothesized that topography acts as an environmental filter imposing the same structuring scales on both facets. The study was conducted in a forest fragment located in southeastern Brazil, where topographic heterogeneity generates environmental variation related to elevation, slope, terrain curvature, and aspect. We sampled 100 plots of 10×10 m distributed across lowlands, slopes, and hilltops. We selected the 10 most abundant species, which accounted for 83% of the total community abundance. Functional structure was quantified using community-weighted means of economic, hydraulic, and reproductive traits. Spatial structure was modeled using distance-based Moran's eigenvector maps (dbMEM). We applied multivariate ordination methods, distance-based redundancy analyses, multiscale spatial analysis, and variation partitioning. Our results showed that topography acts as an environmental filter for both species establishment and functional strategies. However, contrary to our expectations, the community facets were not structured at the same spatial scale. The taxonomic facet exhibited significant spatial structure up to 430 meters, whereas the functional facet showed spatial structure only up to 150 meters, followed by stabilization. This indicates larger patch sizes in taxonomic structure and a finer spatial structure in the functional facet. Thus, changes in species composition are not necessarily accompanied by changes in functional structure, indicating the role of functional redundancy at these scales. Although topography acts as an environmental filter in structuring the community, it imposes a stronger constraint on the functional facet than on the taxonomic one, generating spatial patterns at smaller spatial extents. In contrast, species composition is also influenced by dispersal limitation and local historical processes, resulting in spatial patterns expressed at broader spatial scales.

Keywords: Atlantic Forest, community assembly, spatial autocorrelation, spatial scale.

1 INTRODUÇÃO

Compreender quais são os fatores estruturantes das comunidades vegetais constitui um dos principais objetivos da ecologia. Trabalhos clássicos de comunidades demonstram que a organização das comunidades no espaço não é aleatória (Watt, 1940; 1947), mas reflete a ação de mecanismos ecológicos, entendidos como interações que atuam na estruturação das comunidades (Pickett et al., 2007). Esses mecanismos não operam de maneira isolada, mas são condicionados por fatores como interações entre organismos, condições ambientais e dispersão (Hubbel, 2001), que são expressos por meio de processos ecológicos que podem envolver componentes estocásticos e biológicos que são dependentes de escala (Levin, 1992; Gotelli e McGill., 2006; Vellend, 2010; Moeslund et al., 2013; Vellend et al., 2014). A consideração explícita do espaço torna-se fundamental, uma vez que padrões e processos mudam de acordo com a escala de observação (Levin, 1992). Além disso, padrões espaciais têm causas que podem ser endógenas, como a dispersão, ou exógenas, como fatores ambientais (Legendre, 1993). Assim, compreender como comunidades se organizam no espaço exige uma abordagem que vá além da mera descrição de padrões e avance para a identificação dos fatores que geram as estruturas observadas.

Nesse contexto, padrões espaciais podem ser entendidos como a organização de espécies ou atributos no espaço e no tempo, que apresentam algum grau de previsibilidade e podem se apresentar de forma agregada, segregada ou de maneira aleatória (Dale e Fortin, 2014; Cottenie, 2005). Essas métricas auxiliam no avanço da compreensão da organização das comunidades. Porém, esses padrões não constituem explicação em si das estruturas espaciais observadas, mas descrevem como as comunidades se organizam espacialmente em resposta à atuação de fatores e mecanismos que as estruturam. Podemos acessar padrões de organização em comunidades de diferentes formas. As mais comuns são por meio das estruturas de espécies, a mais tradicional, e da estrutura funcional (Mittelbach e McGill, 2019). A faceta taxonômica diz respeito a identidade das espécies (Cadotte et al., 2011) e considera todas as espécies e organismos como equivalentes (Magurran, 2004). No entanto, essa abordagem não considera as respostas e funções de cada espécie no ecossistema.

Nesse cenário, a transição do enfoque puramente taxonômico para uma perspectiva funcional não substitui, mas complementa o entendimento da estrutura das comunidades. Este enfoque faz uso dos chamados traços e atributos funcionais. Segundo Violle et al. (2007), são

definidos como características morfológicas, fisiológicas e fenológicas que impactam diretamente no fitness dos indivíduos, ou seja sobre seu crescimento, reprodução e sobrevivência (Shipley et al., 2006). A integração entre as duas facetas, quem está presente (taxonomia) e como os organismos funcionam (função), tem-se mostrado essencial para uma ecologia de comunidades mais preditiva e mecanista, conectando padrões observados a processos ecológicos fundamentais. Essa abordagem integrada supera essa limitação fazendo a ligação entre espécies e funções ecossistêmicas. Juntas essas abordagens enfatizam, por exemplo, o uso de variáveis ambientais nos modelos de distribuição de espécies (Guisan e Zimmermann 2000) e a importância dos atributos funcionais das comunidades como indicador da ação de filtros ecológicos (Garnier et al., 2016) e contribuem para inferir acerca dos mecanismos e fatores subjacentes à estruturação das comunidades.

Ambas as facetas respondem a controles ambientais e espaciais. Dentre os fatores ambientais, a topografia é um dos determinantes da composição e distribuição de espécies. Isso porque interfere, direta ou indiretamente, em fatores como a disponibilidade de luz, água e nutrientes do solo (Small & McCarthy, 2002; Guo et al., 2017), influenciando diretamente o estabelecimento das espécies e, conseqüentemente, sua distribuição no espaço. Esses filtros abióticos favorecem espécies e estratégias funcionais compatíveis com as pressões locais, direcionando a composição da comunidade ao longo do espaço (Kraft et al., 2015). Por outro lado, a estrutura espacial, marcada por limitações de dispersão, história local e interações de vizinhança, gera padrões (Dale e Fortin, 2014; Legendre e Legendre, 2012) que podem deixar marcas nas comunidades. A combinação entre mecanismos e fatores podem ou não criar padrões nas paisagens das estruturas funcional e taxonômica, que não são aleatórios, resultantes de fatores e processos que atuam em múltiplas escalas e estruturam as comunidades.

Padrões e processos: como se dá a estruturação de comunidades vegetais?

A ecologia de comunidades é o estudo que busca compreender os padrões de diversidade, abundância e composição de espécies, bem como os processos que os geram e os sustentam (Vellend, 2010). Em estudos ecológicos, entender os processos geradores desses padrões espaciais é uma abordagem essencial para compreender como se dá a estruturação das comunidades. Mesmo após anos de pesquisa, essa continua sendo uma das maiores

dificuldades enfrentadas (Currie et al., 2004; Qian e Ricklefs, 2016; Vellend, 2010). Isso ocorre porque os padrões são o resultado da interação entre múltiplos fatores, que vão do ambiente às relações entre espécies. De maneira geral, os padrões são entendidos como repetições que assumem formas regulares, o que permite sua identificação (Webster, 1989). No entanto, quando tratamos da estruturação de comunidades vegetais, essa noção não pode ser reduzida meramente a repetições visuais de forma ou de ocorrência.

Um padrão é sempre definido em uma escala de observação específica, sem considerar variações em função de escala de observação. Em sistemas ecológicos, os padrões espaciais são dinâmicos, variam no espaço e no tempo e refletem a ação conjunta de processos, fatores bióticos e abióticos, além das perturbações antrópicas (Ben Said, 2021; Dale e Fortin, 2014; Legendre e Legendre, 2012). A incorporação dessas dimensões trouxe uma compreensão mais clara: padrões são o reflexo direto da dinâmica das comunidades ao longo do espaço e do tempo (Levin, 1992; Legendre, 1993; Dale e Fortin, 2014). Apesar do reconhecimento de que os processos geradores de padrões variam conforme a escala espacial e os componentes da comunidade envolvidos, as relações entre processos e padrões ainda são de difícil compreensão (Currie et al., 2004; Gaston, 2000; Qian e Ricklefs, 2016). Parte dessa dificuldade reside na ausência de correspondência exata entre o processo e o padrão além de que padrões similares podem ser o resultado de múltiplas causas diferentes (Levin, 1992; Dale e Fortin, 2014). Isso deixa claro que entender como padrões em comunidades variam no espaço juntamente com suas causas ainda é um dos grandes desafios da ecologia.

Diante desta complexa relação entre processos ecológicos e padrões espaciais observados em comunidades, torna-se evidente que interpretar um padrão espacial nunca é uma tarefa direta. Um mesmo padrão pode emergir de processos distintos, assim como um único processo pode gerar diferentes padrões, e múltiplos processos podem atuar simultaneamente, produzindo configurações distintas, conforme as características iniciais do ambiente observado (Dale e Fortin, 2014). Assim, cada particularidade local será determinante para o tipo de padrão observado, e este sempre é o produto da composição inicial da comunidade, da heterogeneidade ambiental e das interações intraespecíficas e interespecíficas, como a competição, a predação e a dispersão (Dale e Fortin, 2014). Desse modo, qualquer padrão observado representa, sobretudo, uma “fotografia” da comunidade

naquele espaço e naquele momento. Compreender o que essa “fotografia” revela exige avançar do padrão em si para um entendimento das forças que estruturam a comunidade.

A estrutura é um conceito central para descrever as relações internas de um sistema e os padrões que delas emergem. No contexto das comunidades vegetais, refere-se ao modo como as plantas e seus atributos se distribuem espacialmente no ecossistema (Ben Said, 2021; Gadow et al., 2012). Cada indivíduo representa um componente estrutural dotado de identidade, abundância, tamanho e arranjo espacial (Hui et al., 2019). O estudo dos padrões espaciais busca, justamente, identificar os processos responsáveis por essa estruturação. A base dessas análises é o conjunto de localizações de pontos das unidades amostrais ou dos indivíduos (coordenadas x , y), cuja escolha depende dos objetivos do estudo (Ben Said, 2021). Um padrão espacial existe quando a disposição desses pontos apresenta algum grau de previsibilidade (Dale, 1999). Para acessar tais padrões, é preciso reconhecer que a percepção deles depende da escala de observação.

Quando discutimos a estruturação de comunidades, estamos necessariamente falando de processos ecológicos. Esses processos correspondem às interações, fluxos e transformações que conectam os componentes bióticos e abióticos de um ecossistema, sustentando sua estrutura, seu funcionamento e sua dinâmica no espaço e no tempo (Brown et al., 2011; Dale e Fortin, 2014; Vellend, 2010). Sob uma perspectiva espacial, tais processos podem ser classificados como endógenos ou exógenos, conforme sua origem e modo de atuação sobre a comunidade (Dale e Fortin, 2014). Os processos endógenos decorrem das dinâmicas internas da comunidade, como competição, dispersão, recrutamento, predação e mutualismo (Dale e Fortin, 2014), e geram padrões espaciais inerentes à biologia das espécies e às suas interações locais. Esses mecanismos geram o que é denominado autocorrelação espacial, que poderá ser positiva, quando ocorrerem em agregados que são mais similares do que seriam ao acaso, ou negativa, quando distribuídos de maneira segregada ou aleatória (Dale e Fortin, 2014; ; Legendre, 1993; Legendre e Legendre, 2012; Wagner, 2004). Em contraste, os processos exógenos resultam de fatores ambientais com estrutura espacial própria, como relevo, clima, disponibilidade de recursos e perturbações naturais ou antrópicas (Dale e Fortin, 2014). Nesses casos, o ambiente apresenta um padrão que determina o padrão nas espécies; a esse fenômeno dá-se o nome de dependência espacial (Dale e Fortin, 2014; Legendre e Legendre, 2012; Wagner, 2004).

Na prática, os padrões observados resultam da interação simultânea entre processos endógenos e exógenos e dos mecanismos associados a eles. Tais mecanismos não atuam de forma independente: interagem, se compensam e se retroalimentam, produzindo a complexidade observada nos padrões de abundância, diversidade e funcionamento ecológico (Brown et al., 2001; Vellend, 2010). A ação combinada desses processos filtra quais espécies conseguem se estabelecer e prosperar no ambiente; o resultado disso é um padrão espacial único para cada comunidade. Entender essa relação também implica considerar a extensão da unidade amostral, uma vez que a mesma área pode parecer homogênea ou heterogênea dependendo da escala de observação (Dale e Fortin, 2014). Diferentes escalas revelam diferentes expressões dos processos ecológicos.

A compreensão dos processos e mecanismos que determinam a estrutura e a organização das comunidades é um dos temas centrais da ecologia (Vellend, 2010). Tradicionalmente, essa estrutura foi descrita de modo estritamente taxonômico, com foco na identidade e na abundância das espécies (Mueller Dombois e Ellenberg, 1974). Contudo, essa abordagem isolada não é mais suficiente para responder a uma das principais questões que orientam a área: O que estrutura comunidades ao longo do tempo e do espaço? Diversas hipóteses foram propostas ao longo das últimas décadas, mas avanços teóricos recentes mostraram que os mecanismos envolvidos podem ser organizados em quatro classes fundamentais: seleção, deriva, especiação e dispersão (Vellend, 2010).

A seleção corresponde às diferenças determinísticas de desempenho entre espécies e foi impulsionada pelos trabalhos clássicos de Hutchinson (1957) e MacArthur e Levins (1967), e posteriormente foi denominada “ecologia de comunidades tradicional” por Lawton (1999). A deriva, por sua vez, representa as flutuações estocásticas nas abundâncias populacionais e ganhou protagonismo teórico com a formulação da Teoria de Biogeografia de Ilhas de MacArthur e Wilson (1967) e com a postulação da teoria neutra de Hubbell (2001). A especiação atua como fonte última de diversidade, adicionando novas espécies ao pool regional, processo enfatizado por Ricklefs (1987) e Ricklefs e Schluter (1993), que defendem que padrões locais não podem ser compreendidos sem considerar processos que operam em escalas espaciais e temporais mais amplas. Por fim, a dispersão, que é a equivalente ecológica do fluxo gênico da genética de populações, conecta localidades por meio do movimento de organismos e influencia diretamente a composição das comunidades locais (Holt et al.,

2005). Juntos, esses quatro processos formam uma síntese conceitual integrada e logicamente completa (ver Vellend, 2016). Reconhecer a atuação conjunta desses processos exige compreender que todos operam em diferentes escalas espaciais e temporais, refletindo, simultaneamente, a influência do ambiente e do espaço na formação das comunidades. O desafio que se coloca é determinar em quais escalas esses processos emergem, interagem e estruturam as comunidades.

Escala, ambiente e espaço como preditores da estrutura das comunidades

O conceito de escala em ecologia é multifacetado e ocupa uma posição central tanto no desenho amostral quanto na interpretação de padrões espaciais. Em termos de amostragem, a escala é composta por três elementos fundamentais: o grão, o intervalo de amostragem e a extensão; juntos eles determinam a janela de observação através da qual se enxerga a estrutura espacial do sistema (Wiens, 1989; Legendre e Legendre, 2012). O grão define o tamanho da amostragem, ou seja, sua resolução; o intervalo é a distância entre as unidades amostrais; e a extensão é o tamanho total da área estudada (Dale e Fortin, 2014; Legendre e Legendre, 2012). Em conjunto, esses elementos impõem limites: nenhuma estrutura pode ser detectada se for menor que o grão, ou maior que a extensão da área de estudo (Legendre e Legendre, 2012). Isso faz com que a escala seja uma das principais fontes de distorção e perda de informações em estudos ecológicos.

Além de determinar o que conseguimos observar, a escala também se aplica aos próprios padrões e processos ecológicos. Cada processo possui uma dimensão espacial característica, correspondente ao espaço efetivamente influenciado por um indivíduo ou evento. Esse espaço é conhecido como “ecological neighbourhood”, ou “vizinhança ecológica” (Addicott et al., 1987; Legendre e Legendre, 2012). No caso de plantas, esse raio de influência determina, por exemplo, se um indivíduo facilita ou inibe o estabelecimento de plântulas, seja alterando a disponibilidade de recursos, seja criando condições microambientais favoráveis. Assim, processos como competição, dispersão, mortalidade e recrutamento operam predominantemente em escala fina e podem deixar assinaturas detectáveis por meio de análises espaciais (Ben Said, 2021; Petritan et al., 2014; Law et al.,

2009; Fedriani et al., 2015; Fedriani e Wiegand, 2014), especialmente quando analisados em distâncias compatíveis com interações de vizinhança.

Esses processos locais, porém, estão inseridos em uma hierarquia mais ampla, na qual padrões de escala média se formam como resultado da interação entre mecanismos locais e a heterogeneidade ambiental moderada. Essa escala intermediária, frequentemente chamada de mesoescala, é onde surgem os parâmetros populacionais que sintetizam o efeito das interações individuais sobre a dinâmica comunitária; isso se traduz em uma escala em que há um nível que faz a ligação entre padrões locais e a dinâmica de comunidades em larga escala (Levin, 1992; Fortin e Dale, 2005). Por sua vez, os processos de larga escala estruturam primariamente o ambiente e têm origem predominantemente física ou histórica (Dray et al., 2006; Legendre e Legendre, 2012). Gradientes amplos de clima, topografia e regimes históricos de distúrbio moldam a organização das comunidades, formando padrões espaciais que se manifestam em escala macro. A observação de que nos trópicos havia uma maior riqueza e abundância de espécies, e que, ao se afastar para as zonas temperadas, essa diversidade diminuía, foi um dos primeiros padrões de larga escala a serem observados (Hawkins, 2001)

Entre os fatores ambientais capazes de modular a estrutura espacial das comunidades, a topografia é reconhecida como um dos principais preditores da estrutura de comunidades, porque controla a vegetação de maneira integrada, determinando a incidência de radiação solar, a temperatura, a umidade, a disponibilidade de água, a exposição ao vento e a distribuição de nutrientes (Lenoir et al., 2013; Li et al., 2009; Økland et al., 2008; Sanders e Rahbek, 2012). A topografia influencia diretamente fatores abióticos fundamentais, que, por sua vez, determinam quais espécies conseguem se estabelecer e persistir em cada posição do terreno. Mesmo variações sutis de elevação podem gerar grandes diferenças no microclima local (Bennie et al., 2008; Jones et al., 2011), reforçando a topografia como um filtro ambiental. Esse entendimento é consistente com estudos clássicos sobre gradientes ambientais (Walter, 1971; Pianka, 1966), que sugerem que muitas respostas, desde a riqueza até a composição funcional, emergem justamente da interação entre a topografia e o clima local.

Além de modular as condições abióticas, a topografia também influencia processos como recrutamento, mortalidade e dispersão ao determinar o movimento e a deposição de sementes, sedimentos, matéria orgânica e nutrientes, afetando diretamente o estabelecimento

de plântulas e a dinâmica populacional (Bellingham e Tanner, 2000; Bennie et al., 2008; Li et al., 2009). Em muitos sistemas florestais, a topografia molda não apenas a composição taxonômica, mas também a estrutura funcional das comunidades, uma vez que atributos relacionados ao uso da água, à tolerância à sombra e às estratégias de crescimento respondem fortemente às condições impostas pela declividade, orientação e posição topográfica (Gutiérrez e Huth, 2012; Warren et al., 2015; Petritan et al., 2014; Wang et al., 2022).

Além dos efeitos ambientais diretos, a própria dimensão espacial desempenha papel importante na organização de comunidades. As estruturas espaciais, que emergem da posição geográfica das unidades amostrais (Ben Said, 2021), e a análise dessas estruturas buscam verificar se parcelas próximas são mais semelhantes entre si do que o esperado ao acaso (Dale e Fortin, 2014; Legendre e Legendre, 2012). Quando tal semelhança espacial é capturada, isto é, quando há autocorrelação positiva, interpreta-se que interações bióticas de vizinhança ou gradientes ambientais locais atuam de forma estruturante (Dray et al., 2012; Legendre, 1993). Em contrapartida, padrões aleatórios ou a ausência de padrão sugerem predominância de processos estocásticos ou neutros na determinação da composição (Hubbell, 2001) e podem ainda indicar processos que ainda não somos capazes de enxergar ou medir.

Essa perspectiva torna o espaço uma dimensão analítica essencial para distinguir a influência de gradientes ambientais da de processos bióticos locais, da dispersão limitada ou de efeitos ligados à história local. O espaço também carrega informação em múltiplas escalas: padrões finos associados a interações de vizinhança, padrões intermediários vinculados à heterogeneidade ambiental local e estruturas amplas relacionadas a limitações de dispersão e processos históricos de maior alcance (Dale e Fortin, 2014; Dray et al., 2012; Legendre e Fortin, 2010). Compreender como essa estrutura multiescala se manifesta na composição taxonômica e funcional é fundamental para desvendar os mecanismos que organizam as comunidades.

Estrutura de comunidades: da taxonomia à função ecológica

A compreensão da estrutura das comunidades vegetais passou por uma evolução conceitual marcante, que vai das bases clássicas da taxonomia até a incorporação da ecologia funcional como eixo central para explicar padrões ecológicos. Historicamente, a taxonomia é

definida como a disciplina responsável por identificar, descrever, nomear e classificar organismos; essa ciência forneceu o alicerce para comparar a diversidade entre comunidades. De Candolle (1813) foi um dos primeiros a definir formalmente o termo, e Linnaeus, com *Systema Naturae* e *Species Plantarum*, estabeleceu a nomenclatura binomial que permitiu padronizar a identificação das espécies de forma universal. Mais tarde, Simpson (1961) separou claramente os conceitos de taxonomia e de sistemática, restringindo a taxonomia ao campo teórico das classificações e reservando à sistemática o estudo da diversidade e das relações evolutivas entre organismos. Esse compilado de conhecimentos permitiu consolidar métricas como riqueza, equabilidade e dominância, que descrevem comunidades com base em quem está presente e na distribuição de abundância das espécies (Magurran, 2004). Com essa padronização, tornaram-se evidentes as diferenças de composição ao longo dos gradientes e, logo, os padrões de distribuição de espécies passaram a ser descritos. Entretanto, a taxonomia, sozinha, não permite inferir diretamente os mecanismos que organizam essas comunidades. Assim, saber apenas *quem* está presente não responde por completo a *como* e *por que* espécies ocupam determinados ambientes. Espécies diferentes podem compartilhar funções semelhantes (redundância funcional); da mesma forma, em espécies próximas ou em uma mesma espécie, pode haver uma divergência de estratégias, tudo isso em resposta a filtros impostos pelo ambiente (Garnier et al., 2016).

A partir dessas limitações da ecologia baseada em táxons, emerge a ecologia funcional, ou ecologia baseada em atributos, na qual traços mensuráveis dos organismos são centrais para explicar a resposta de organismos ao ambiente (Shipley et al., 2016; Garnier, 2016), e, com ela, a consideração de que os traços e atributos dos organismos são elementos centrais para explicar seu desempenho (Violle et al., 2007). Essa abordagem permite compreender a estrutura das comunidades a partir de estratégias ecológicas em diferentes eixos funcionais. Um desses eixos é o espectro econômico foliar (*Leaf Economics Spectrum*, LES) (Wright et al., 2004). Esse eixo descreve estratégias baseadas no uso e no retorno de carbono: de um lado, espécies aquisitivas, com altas taxas de fotossíntese, alto teor de nutrientes, folhas de vida curta e baixo investimento estrutural; de outro, espécies conservativas, com menor taxa de fotossíntese, maior durabilidade, maior investimento estrutural e vida longa (Wright et al., 2004; Donovan et al., 2011). Em paralelo, tornou-se evidente que o desempenho vegetal não depende apenas da economia de carbono, mas também da capacidade de adquirir, transportar e conservar água. Assim, outro eixo funcional

relevante é o chamado hidráulico, relacionado à capacidade das plantas de adquirir, transportar e conservar água (Li et al., 2015). Traços como densidade estomática e densidade de nervuras expressam estratégias ecológicas que fazem um balanço entre eficiência hidráulica (maior condutividade, porém maior vulnerabilidade à cavitação) e segurança hidráulica (maior resistência à perda de função, porém menor condutividade) (Zweifel et al., 2007; Li et al., 2015).

Um terceiro eixo da ecologia funcional diz respeito à capacidade de dispersão; aqui, temos um conjunto de características, como tamanho da semente, número de sementes, tipo de dispersão, tipo de fruto, alcance espacial e localidade de estabelecimento, que influenciam diretamente a composição da comunidade (Levin et al., 2003; Schupp e Fuentes, 1995; Leishman et al., 2000; Moles e Westoby, 2006). Assim como os eixos econômico e hidráulico, o eixo dispersivo opera sob pressões seletivas próprias, refletindo compromissos entre fecundidade, capacidade competitiva inicial e padrões de movimento na paisagem. A partir desse corpo teórico, a literatura passou a adotar o contraste aquisitivo versus conservativo, originalmente proposto apenas para o aspecto econômico foliar (Wright et al., 2004) de maneira mais generalizada para caracterizar estratégias ecológicas de espécies. A ecologia funcional contemporânea reconhece que não existe um único gradiente de estratégias, mas sim múltiplas dimensões funcionais.

A Floresta Atlântica

Durante as últimas três décadas, a Floresta Atlântica tem sido reconhecida como uma das áreas prioritárias para a conservação da biodiversidade mundial (Marques et al., 2021). Considerada a segunda maior floresta tropical da América do Sul, destaca-se como um dos domínios mais diversos do planeta. Estima-se que abriga mais de 20.000 espécies, das quais cerca de 6.000 são endêmicas (Marques et al., 2021). Não por acaso, figura entre os 25 *Hotspots* de alta prioridade para conservação (Myers et al., 2000). *Hotspots* são áreas com grande concentração de espécies endêmicas e sujeitas a algum grau de ameaça (Myers et al., 2000). Esses números, *per se*, já destacam a importância desse bioma; a origem dessa tamanha diversidade decorre de uma história evolutiva complexa, moldada por múltiplos mecanismos.

Para explicar tamanha complexidade, surgiram diversas hipóteses. Por exemplo, durante as glaciações, fragmentos florestais isolados atuaram como refúgios, promovendo divergência genética e originando novas linhagens e centros de endemismo (Carnaval & Moritz, 2008). A hipótese neotectônica, por sua vez, propõe que o surgimento de cadeias montanhosas, como a Serra do Mar, modificou o clima regional e gerou novos gradientes ambientais favoráveis à diversificação (Simpson, 1979). Outra hipótese discutida é a de que grandes sistemas hidrográficos, como os rios Doce e São Francisco, teriam limitado o fluxo gênico entre populações, favorecendo a diferenciação e a especiação (Dantas et al., 2011). Em conjunto, todos esses processos teriam levado ao isolamento geográfico e à divergência populacional, gerando linhagens únicas e centros de endemismo que explicam a diversidade observada hoje.

Já em escala regional, há padrões de diversidade bem descritos, como, por exemplo, maior riqueza de espécies ao longo da faixa litorânea, que declina gradualmente em direção ao interior (Marques et al., 2021). Também se observam mudanças na composição de espécies ao longo de gradientes altitudinais edáficos (Marques et al., 2021). Essa tendência pode estar associada à maior estabilidade climática, à disponibilidade hídrica e à heterogeneidade topográfica (Oliveira-Filho e Fontes, 2000; Marcilio-Silva et al., 2017; Marques et al., 2021). Embora esses padrões regionais sejam relativamente bem compreendidos, ainda há lacunas importantes no entendimento dos processos ecológicos que estruturam as comunidades locais, especialmente nos estratos inferiores das florestas tropicais.

Apesar do protagonismo do estrado arbóreo nas pesquisas ecológicas, o sub-bosque constitui um componente funcionalmente central nas florestas tropicais (Deng et al., 2023). Composto por arbustos, subarbustos, ervas, trepadeiras, plântulas e árvores jovens, ele participa ativamente de processos de sucessão, recrutamento e manutenção da diversidade (Oliveira et al., 2001; de Silva e Tabarelli, 2001; Tabarelli et al., 1993). Estudos indicam que esse estrato responde diretamente a variações microambientais associadas à topografia, à luminosidade, à umidade e às propriedades edáficas (Hollunder et al., 2021). Mudanças sutis no relevo, mesmo em pequenas escalas, podem criar micro-habitats com características distintas de solo e drenagem, que atuarão como filtros ambientais e afetarão diretamente a composição de espécies. Adicionalmente aos filtros ambientais, fatores espaciais e históricos, como a limitação à dispersão, o isolamento entre fragmentos e os legados de uso do solo,

também influenciam a estruturação das comunidades vegetais (Liebsch et al., 2008; Marques et al., 2021). Esses fatores impõem restrições ao movimento de espécies e de seus atributos funcionais, afetando tanto a diversidade taxonômica quanto a funcional. Diante dessa combinação de história profunda, gradientes ambientais marcantes e intensa transformação contemporânea, os padrões espaciais de diversidade taxonômica e funcional na Mata Atlântica emergem como produto de múltiplos processos ambientais, evolutivos, históricos e antrópicos

Ambiente, espaço taxonômico e funcional: onde estamos?

A ecologia de comunidades tem avançado para além de abordagens que tratavam apenas da composição ou da abundância de espécies em gradientes ambientais, ou seja, da faceta taxonômica da estrutura de comunidades. Hoje, o campo busca integrar simultaneamente as dimensões taxonômica, funcional e filogenética das comunidades com a variação ambiental e a estrutura espacial dos sistemas. Esse movimento reflete o reconhecimento de que comunidades vegetais são moldadas por múltiplos mecanismos que operam em conjunto, variam no espaço e raramente atuam de forma independente. Um marco conceitual importante nesse processo foi apresentado por Pavoine et al. (2010), ao propor uma extensão de uma análise capaz de conectar, de maneira explícita, filogenia, traços funcionais, variáveis ambientais e estrutura espacial. A principal contribuição desse trabalho foi demonstrar que filtros ambientais selecionam combinações de traços, enquanto distintas linhagens respondem a gradientes de forma própria, e que o espaço modula esses padrões. Essa integração mostrou que nenhuma faceta, isoladamente, é suficiente para explicar a organização de comunidades, pois cada uma capta processos distintos e, por vezes, não congruentes entre si.

Estudos subsequentes reforçaram essa perspectiva em diferentes regiões do mundo. Em uma região semiárida da China, Zheng et al. (2022) mostraram que a organização da comunidade ao longo de um gradiente altitudinal é moldada pela ação simultânea da filtragem ambiental e da limitação por dispersão. Neste caso, herbáceas e arbustivas responderam de forma independente às variáveis ambientais e espaciais, o que evidencia que os processos estruturadores da vegetação não atuam de maneira uniforme entre essas formas de vida. Essa independência é um indicativo de desacoplamento parcial entre as facetas (uma vez que a distinção entre formas de vida é uma classificação funcional na comunidade) e reforça a ideia

de que a resposta da comunidade depende do tipo de organismo analisado. Em florestas ao longo de gradientes altitudinais, Ochoa-Beltrán et al. (2021) observaram que a variação funcional associada às estratégias foliares e de aquisição de recursos está fortemente ligada à fertilidade do solo e a condições microambientais. Nesses sistemas, as variáveis espaciais são reconhecidas conceitualmente, mas raramente modeladas, o que deixa em aberto o papel da limitação de dispersão e da autocorrelação espacial na formação das comunidades. Ainda assim, a predominância de filtros ambientais sobre a faceta funcional indica que fatores locais podem sobrepor os efeitos espaciais (causados pela dispersão) em ambientes extremamente heterogêneos.

Em gradientes alpinos dos Andes, Schroeder et al. (2024) ampliaram essa compreensão ao demonstrar que a riqueza de espécies, a composição taxonômica, os traços funcionais e os processos do solo são estruturados por diferentes conjuntos de variáveis ambientais. Enquanto temperatura e aridez explicam boa parte da riqueza e da composição, as características do solo parecem moldar a variação em traços funcionais relevantes, sugerindo que filtros ambientais não influenciam todas as facetas da mesma forma. Essa dissociação reforça a ideia de que os mecanismos ecológicos operam de maneira diferenciada sobre espécies, linhagens e estratégias funcionais e que respostas multifacetadas são a regra, não a exceção.

Avanços recentes também têm elevado o nível de integração entre as facetas, o ambiente e o espaço. Em um ecossistema subtropical no sul da China, Long et al. (2025) integraram simultaneamente as facetas taxonômica, funcional e filogenética com fatores ambientais e estruturas espaciais. Os autores mostraram que a topografia foi a principal determinante da variação observada, com destaque para a elevação, a declividade, o relevo local e o índice de umidade. Esse efeito foi particularmente forte na diversidade filogenética, que respondeu com maior intensidade aos filtros ambientais. Em contraste, a diversidade taxonômica foi mais sensível aos efeitos espaciais, evidenciando a predominância da limitação à dispersão na organização das espécies ao longo do gradiente. A faceta funcional apresentou um padrão intermediário: não acompanhou plenamente a resposta filogenética, nem espelhou a resposta taxonômica, revelando um claro desacoplamento. Ao explicitar os efeitos espaciais nos modelos, esse estudo evidenciou que as facetas variam de forma independente na vegetação estudada. Enquanto a diversidade filogenética foi moldada

principalmente pela filtragem ambiental, a taxonômica foi estruturada sobretudo pela limitação de dispersão, e a funcional ocupa uma posição intermediária, capturando dimensões da organização da comunidade que não são totalmente previsíveis a partir das outras facetas. Não obstante, este estudo é a única referência que existe sobre o tema

Apesar disso, devemos esperar um modelo similar para as duas facetas porque diferentes processos podem acabar gerando um mesmo padrão (Mayfield e Levine, 2010; Dale e Fortin., 2014) e a filtragem ecológica pode resultar em comunidades funcional e taxonomicamente convergentes.

Quando analisados em conjunto, esses estudos revelam padrões consistentes:

1. As facetas taxonômicas e funcionais respondem de forma independente. Cada uma delas capta dimensões distintas da variação ecológica.
2. A topografia e os gradientes ambientais decorrentes dela emergem como filtros centrais em diferentes comunidades vegetais.
3. A limitação de dispersão e os gradientes ambientais, sejam eles incluídos nos modelos ou não, geram padrões de autocorrelação nas comunidades.
4. Os estudos muito raramente integram de forma explícita as dimensões taxonômica, funcional, ambiental e espacial. Até onde sabemos, apenas Zheng et al. (2022) e Long et al. (2025) o fizeram. Isto limita severamente o poder de generalização dos achados.

Portanto, a estrutura espacial dos processos ecológicos em comunidades vegetais permanece não quantificada. Tanto quanto se sabe, não há estudos que quantifiquem, de forma espacialmente explícita, até que distância as facetas taxonômicas e funcionais mantêm autocorrelação espacial, isto é, se apresentam valores semelhantes entre unidades próximas no espaço ou se expressam dependência espacial, isto é, se sua estrutura espacial resulta de respostas a variáveis ambientais que também são espacialmente estruturadas por seus próprios processos (Legendre, 1993; Legendre et al., 2002), seja de forma independente ou acoplada.

Em síntese, a literatura converge na ideia de que a biodiversidade é multifacetada. Também aponta que a topografia desempenha um papel central na estruturação de

comunidades. É nesse cenário que o presente estudo se insere, visando preencher uma lacuna importante ao investigar explicitamente como as facetas funcional e taxonômica estão estruturadas no espaço e, sobretudo, em que escalas esses padrões emergem dentro de um fragmento de Floresta Atlântica. Tal entendimento permitirá traçar estratégias de conservação mais eficientes ao informar onde, no espaço, ocorrem as mudanças funcionais ou taxonômicas, priorizando áreas para a conservação.

Neste contexto, o presente estudo busca investigar os padrões espaciais de diversidade taxonômica e funcional no sub-bosque de um fragmento de Floresta Atlântica, com foco em compreender como a topografia atua como filtro ecológico e até que ponto as facetas, taxonômica e funcional, da biodiversidade apresentam estruturação espacial.

2 OBJETIVO E HIPÓTESE

Este estudo teve como objetivo investigar as estruturas espaciais das facetas taxonômica e funcional ao longo de um gradiente topográfico no sub-bosque de uma comunidade vegetal tropical, determinando as distâncias em que essas estruturas se manifestam. A hipótese é que a topografia atua como um filtro ambiental, impondo uma estruturação espacial semelhante às duas facetas.

Se isto for verdadeiro, espera-se que:

1. Tanto a estrutura de abundâncias de espécies (faceta taxonômica) quanto a estrutura funcional (faceta funcional) da comunidade estejam associadas aos diferentes habitats topográficos.
2. A distância espacial da estrutura funcional esteja acoplada (isto é, em distâncias semelhantes) à da estrutura de abundâncias de espécies.

3 MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi conduzido em um fragmento de Floresta Atlântica, localizado no município de Castelo, na região Sul do estado do Espírito Santo, no Sudeste do Brasil (20°36'33.54"S; 41°10'15.97"W) (**Figura 1**). O fragmento corresponde ao Parque Estadual de Mata das Flores (PEMF), criado oficialmente em 2 de janeiro de 1992, por meio da Lei Estadual nº 4.617, e atualmente sob gestão do Instituto Estadual de Meio Ambiente e Recursos Hídricos (IEMA, 2024).

O Parque possui área aproximada de 800 hectares e situa-se em um gradiente topográfico que varia de 100 m a 180 m acima do nível do mar, com inclinação média de 17° (Hollunder et al., 2021; Ferreira-Santos et al., 2023). A vegetação é classificada como Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (Oliveira-Filho et al., 2005), inserida no domínio da Mata Atlântica. O clima é tropical úmido, com precipitação média anual de 1.476 mm e temperatura média de 23,6 °C (Hollunder et al., 2021). Localizado próximo à zona urbana de Castelo, o parque é circunvizinho a áreas agrícolas e rurais, constituindo um dos poucos remanescentes de Floresta Ombrófila de Terras Baixas ainda preservados no Espírito Santo. A vegetação nativa presente nessas cotas altimétricas tornou-se rara no sul do estado devido à supressão da vegetação nativa para a expansão agrícola e ao avanço da especulação imobiliária, que promoveram a intensa fragmentação da cobertura florestal original (Torres-Leite et al., 2018).

A vegetação ao longo do gradiente atitudinal do PEMF caracteriza-se por três habitats topográficos que diferem em estrutura e composição florística: baixada, encosta e topo (**Figura 2**). Baixadas apresentam maior cobertura florestal, fertilidade e umidade do solo, além de diâmetros de tronco (diâmetro à altura do peito, DAP) mais elevados, enquanto encostas e topos exibem solos mais rasos, menor umidade e maior exposição à radiação solar (Torres-Leite et al., 2019; Ferreira-Santos et al., 2023, 2024; Hollunder et al., 2021, 2024). Essa variação no gradiente topográfico cria um mosaico de microhabitats que influencia diretamente os padrões de abundância, diversidade e distribuição das espécies vegetais.

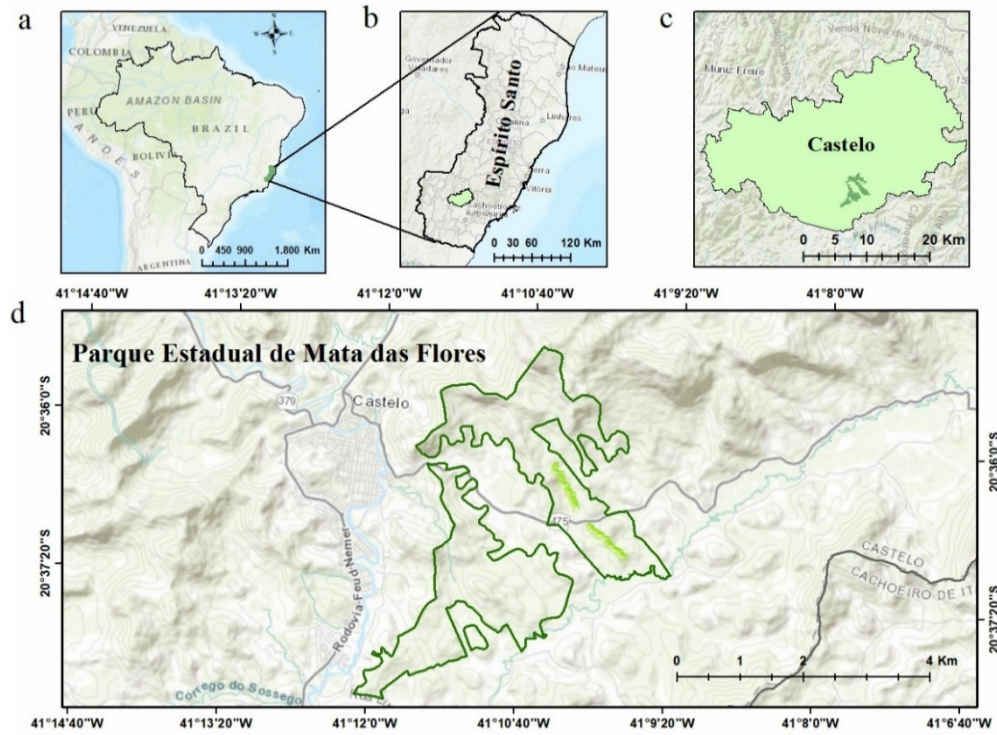


Figura 1. Localização da área de estudo. (a) Posição geográfica do estado do Espírito Santo no Sudeste do Brasil. (b) Delimitação do estado do Espírito Santo, destacando o município de Castelo. (c) Limites municipais de Castelo, no qual se insere o fragmento florestal estudado. (d) Parque Estadual de Mata das Flores (PEMF), incluindo a área amostrada e a distribuição das 100 parcelas.

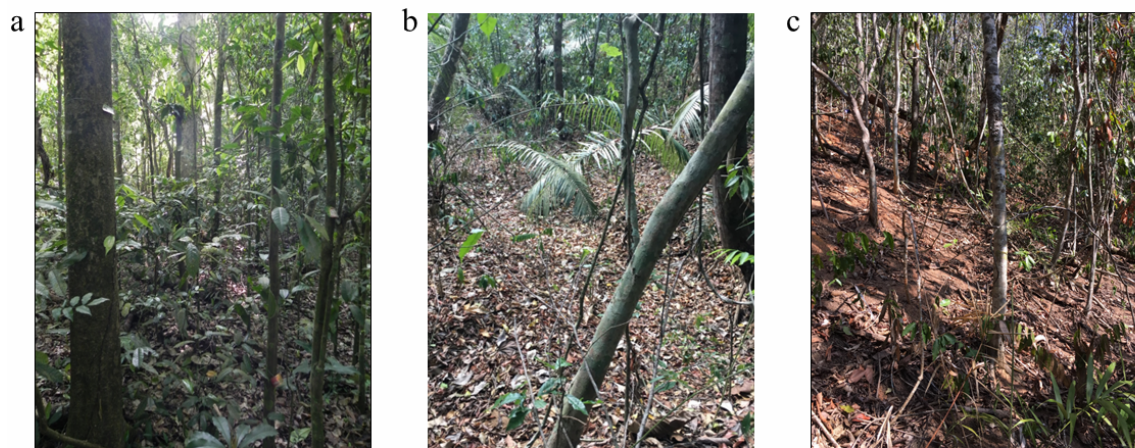


Figura 2. Habitats topográficos do Parque Estadual de Mata das Flores (a) Baixada. (b) Encosta. (c) Topo de Morro. Modificado de Hollunder et al. (2022).

Delineamento experimental e levantamento taxonômico

O delineamento amostral foi estabelecido entre 2013 e 2014, constituindo um conjunto de 100 parcelas permanentes de $10\text{ m} \times 10\text{ m} = 100\text{ m}^2$ cada, distribuídas em dois transectos de 750m, sendo uma no Norte e outro no Sul do fragmento leste do Parque (**Figura 1d**). Cada transecto conta com 50 parcelas, organizadas em blocos de quatro unidades adjacentes, espaçadas por 10 m entre si. Cada bloco foi separado dos demais por 20 m. As unidades amostrais foram estabelecidas de modo a contemplar as três posições de relevo presentes no parque, garantindo, assim, a representatividade espacial das diferentes condições ambientais observadas no fragmento. Além disso, as diferentes distâncias entre as unidades amostrais (parcelas) permite identificar padrões espaciais em diferentes intervalos de classes de distância permitindo, assim, modelos espaciais mais robustos.

Entre 2013 e 2016, foram conduzidas diversas campanhas a campo para o levantamento da vegetação do parque; todos os indivíduos arbustivos e arvoretas com diâmetro entre 1 e 10 cm foram medidos, marcados com placas metálicas e identificados. Em casos de indivíduos com múltiplos caules (menos de 5 % do total), o diâmetro de cada caule foi registrado e somado para obter um único valor por indivíduo. A identificação taxonômica foi realizada no Laboratório de Botânica da Universidade Federal do Espírito Santo (UFES, Campus Alegre) por taxonomistas especializados, seguindo o sistema APG IV (APG, 2016), e a nomenclatura foi revisada utilizando o *Taxonomic Name Resolution Service* (TNR.-Boyle et al, 2013) . A partir desse levantamento, foram elaboradas matrizes de composição e de abundância para as 100 parcelas. Em ambas as matrizes, as parcelas compuseram as linhas e as espécies as colunas. A matriz de composição foi preenchida com dados de presença (1) ou ausência (0), e a matriz de abundâncias, com dados de abundância absoluta, isto é, a contagem do número de indivíduos de cada espécie por parcela.

Atributos funcionais das espécies

A faceta funcional foi caracterizada com base em um subconjunto de 20 parcelas, que através de ordenações, se mostraram as mais representativas do gradiente topográfico. Em 2019, entre março e junho, foram realizadas novas campanhas a campo, nas quais foram levantados os dados funcionais das espécies mais abundantes da comunidade (Hollunder, 2024). Para realizar a medição, foi selecionado um indivíduo adulto por parcela e por espécie,

totalizando 85 indivíduos ao longo do gradiente topográfico. Os traços foram mensurados conforme o protocolo de Pérez-Harguindeguy et al. (2013) e estão detalhados em Hollunder (2024). Ver Tabela 1 para a lista completa de atributos analisados.

Em campo, foram usadas três folhas por indivíduo para medir os teores de clorofila, flavonoides, antocianinas e o balanço de nitrogênio na epiderme; foi utilizado um medidor de polifenóis e clorofila (DUALEX SCIENTIFIC+TM). (Hollunder et al, 2024). Também em campo, foram coletadas mais 5 folhas por indivíduo, foram selecionadas aquelas que estavam menos sombreadas e sem sinais de ataque de patógenos ou de herbívoros. Em laboratório, a reidratação para pesar a massa fresca saturada de água, em seguida, foi utilizado um medidor de área (LI3100C) para calcular a área foliar dessas mesmas folhas. Para determinar a massa seca, as folhas foram levadas à estufa a 60 °C e, depois, pesadas. Para calcular a área foliar específica (SLA), a área foliar foi dividida pela massa seca da folha. A espessura da folha foi medida com o paquímetro digital O conteúdo de matéria seca (LMDC) foi calculado como a massa seca em estufa dividida pela massa fresca saturada de água A densidade da madeira foi calculada pelo método dimensional e o material foliar seco foi enviado ao Laboratório de Energia Nuclear na Agricultura da Universidade de São Paulo para medir os isótopos de nitrogênio e de carbono, bem como os de nitrogênio total e de carbono total. A razão carbono: nitrogênio foi calculada com base nos valores de nitrogênio total e de carbono total.

Os traços anatômicos, foram medidos a partir de pequena seção de uma folha por indivíduo, com essas seções, foi realizado o processo de reversão de herborização (Smith e Smith 1942). Os fragmentos reidratados passaram pelo processo de clarificação e foram corados com Safranina. As lâminas foram montadas com gelatina glicerizada. Para as análises anatômicas, utilizou-se um microscópio óptico (Leica DM2500 LED, Wetzlar, Alemanha) equipado com um sistema de captura de imagens acoplado a uma câmera digital. Para estimar a densidade das nervuras (VD) foi usada a objetiva de 5x, para a densidade estomática (SD) a de 20x, para o comprimento da abertura estomática, a largura da célula guarda e o comprimento da célula guarda a de 40x. O índice da área total do poro estomático (SPI) foi calculado como densidade estomática $\times$ (comprimento da célula-guarda)² (Sack et al. 2003). A condutância estomática máxima ao vapor d'água (g_{wmax}) foi calculada conforme Franks e Farquhar (2001).

Tabela 1. Tabela de traços funcionais utilizados para as análises, foram classificados em: econômicos, hidráulicos ou reprodutivos. Inclui o nome do atributo, o código e o significado ecológico associado; juntos, totalizam 23.

Classe	Atributo	Código	Significado funcional
Econômico	Área foliar específica	SLA	Balanco entre crescimento rápido e conservação de recursos
	Área foliar	LA	Eficiência fotossintética
	Espessura da folha	LT	Resistência mecânica e fisiológica
	Conteúdo de matéria seca foliar	LMDC	Resistência mecânica e durabilidade
	Carbono total	C	Potencial fotossintético
	Razão isotópica de carbono	C:N	Eficiência de uso de nitrogênio
	Razão isotrópica de nitrogênio	N15	Eficiência de uso de nitrogênio
	Clorofila	CLO	Capacidade fotossintética
	Índice de balanço de nitrogênio	NBI	Capacidade fotossintética
	Densidade da maneira	WD	Balanco entre crescimento rápido e resistência ao estresse hídrico
Hidráulico	Altura da planta	H	Vigor competitivo
	Razão isotrópica de carbono	C13	Resposta ao estresse hídrico
	Densidade de nervuras	VD	Condutância hidráulica
	Densidade estomática	SD	Trocas gasosas
	Comprimento das células guarda	SGL	Controle de perda de água
	Largura das células guarda	SGW	Capacidade de abertura do estômato
	Comprimento da abertura estomática	SAL	Potencial de trocas gasosas
	Condutância estomática máxima	Gmax	Potencial de perda de água
Reprodutivo	Índice de poros estomáticos	SPI	Define tamanho potencial do poro estomático e capacidade de abertura
	Dispersão zoocórica	Disper_Zoo	Dependência de animais frugívoros para dispersão de sementes
	Dispersão Autocórica	Disper_Auto	Dispersão sem a dependência de agentes

externos como vento, água ou animais.

Número de sementes	Num_S	Número médio de sementes por fruto
Textura do fruto	Seco/Carnoso	Dependência ou não de animais para dispersão de sementes

Fonte: Adaptado de Hollunder et al. (2024), Ferreira-Santos, K. et al. (2024), *Seed Information Database* (acesso em 2025).

A capacidade de dispersão das espécies, é um dos componentes chave na estruturação de comunidades. Características reprodutivas como mecanismo de dispersão, número de sementes, e tipo de fruto estão diretamente relacionadas ao sucesso no estabelecimento, e ao alcance espacial das espécies (Schupp & Fuentes, 1995; Leishman et al., 2000; Moles & Westoby, 2006; Levin et al., 2003) o que exerce influência os padrões observados na comunidade. Tendo em vista esse cenário, para este trabalho, acrescentamos os seguintes atributos reprodutivos: número de sementes, tipo de dispersão textura do fruto. A dispersão zoocórica (Disper_Zoo) representa a dependência de animais frugívoros para a dispersão das sementes, enquanto a dispersão autocórica (Disper_Auto) compreende mecanismos em que a semente é dispersa diretamente pela planta, sem auxílio de vetores externos. O número de sementes (Num_S) refere-se à média por fruto maduro. Já a textura do fruto (Seco/Carnoso) informa sobre a necessidade ou não de interação com animais para o processo de dispersão. As informações desses atributos reprodutivos foram obtidas na base Seed Information Database (SID) (SER; INSR; RBGK, 2023).

Variáveis ambientais topográficas

As variáveis topográficas utilizadas neste estudo foram obtidas a partir do Modelo Digital de Elevação Copernicus (*Copernicus Global Digital Elevation Model*), disponível na plataforma *OpenTopography* e desenvolvido pela *European Space Agency* (ESA), em parceria com o German Aerospace Centre (DLR) e a Airbus Defence and Space (European Space Agency, 2024). O modelo, acessado em março de 2025, corresponde à versão DGED 2023_1, com resolução espacial de 30 m e acurácia vertical de cerca de 1 m (*European Space Agency*, 2024). Para a extração das variáveis topográficas digitais, usaram-se as coordenadas das 100 parcelas do estudo. As coordenadas, previamente registradas em campo com o GPS Garmin eTrex 30x, foram convertidas para o sistema UTM, fuso 24S e datum SIRGAS 2000.

A partir disso, derivam-se quatro variáveis contínuas: elevação, declividade, face de exposição e curvatura do terreno. A declividade foi estimada pelo método de ajuste de plano por mínimos quadrados proposto por Horn (1981), que calcula o gradiente a partir da variação altimétrica média entre a célula central e suas vizinhas. A curvatura do terreno foi derivada conforme o procedimento descrito por Zevenbergen & Thorne (1987). A variável de face de exposição foi extraída como o ângulo de orientação da encosta em relação ao norte geográfico (0°–360°). Os valores obtidos compuseram a matriz ambiental usada nas análises multivariadas

Estrutura geral dos dados

A organização dos dados foi pensada para seguir um encadeamento lógico que integre as facetas taxonômica e funcional com os fatores ambiente e espaço, permitindo a análise da estrutura da comunidade ao longo do gradiente topográfico. A Figura 3 apresenta o fluxo geral das matrizes e das operações realizadas, ilustrando o uso de cada matriz nas análises. Assim, iniciamos as análises com quatro matrizes: taxonômica, funcional, ambiental e espacial.

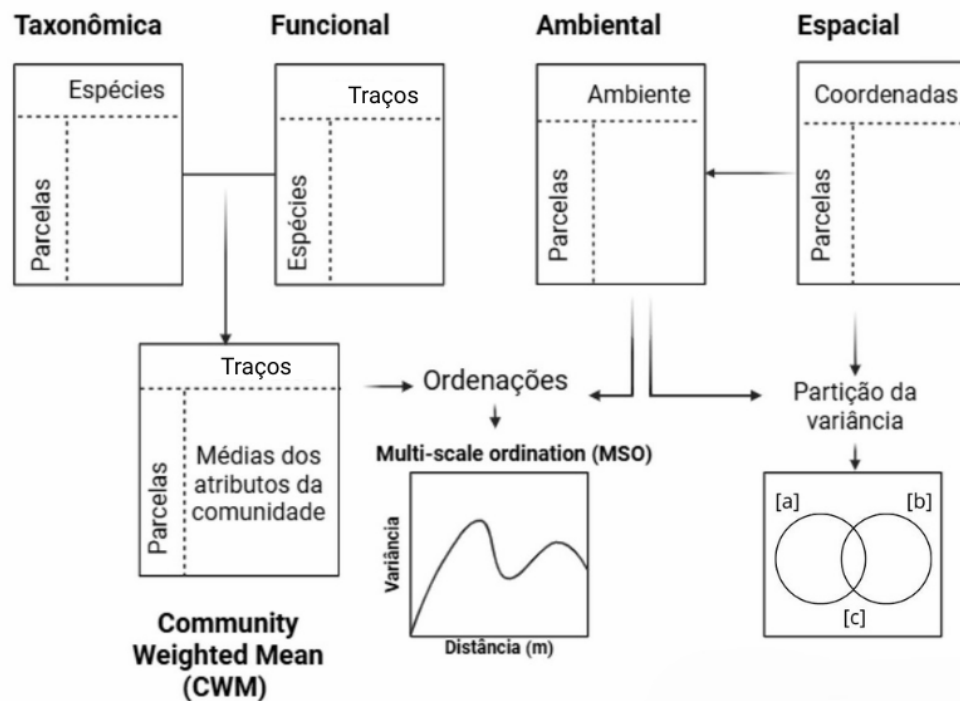


Figura 3. Fluxo de organização das matrizes de entrada e das análises. A faceta taxonômica é representada pela matriz de abundância de espécies por parcelas. A faceta funcional é composta por atributos e respectivos valores para cada espécie. A matriz ambiental contém as variáveis topográficas de cada parcela e a matriz espacial, as coordenadas geográficas. A partir das matrizes taxonômica e funcional, é calculada a matriz com as médias ponderadas dos atributos na comunidade (*Community Weighted Means*, CWM). As dimensões ambiental e espacial derivam, respectivamente, das variáveis ambientais medidas em cada parcela e das coordenadas geográficas utilizadas para gerar os descritores espaciais. Cada matriz é analisada por meio de ordenações simples ou parciais e a estrutura espacial das facetas taxonômica e funcional foi examinada via Ordenação Multiescalar (*Multiscale Ordination*, MSO) e a partição da variação dirá o quanto da variação é dada pelo espaço, pelo ambiente e pela interseção dos dois.

O conjunto completo, formado pela ocorrência, de espécies, matrizes de traços e atributos, variáveis ambientais e descritores espaciais, compõe a estrutura integrada de análise dos dados deste estudo. Tendo definidas a estrutura geral dos dados e as formas de relacionamento entre as matrizes, procedeu-se ao cálculo da *Média Ponderada da Comunidade* (CWM), que representa o primeiro nível de integração entre a abundância de espécies e seus atributos funcionais.

Cálculo de Média Ponderada da Comunidade

Para a análise funcional da comunidade, utilizamos o cálculo de Médias Ponderadas da Comunidade (CWM, do inglês, *Community Weighted Means*) (Garnier et al., 2004; De Bello et al. 2021). Para o cálculo da CWM, são necessárias duas matrizes de entrada (Figura 2): a funcional e a taxonômica. Os atributos funcionais utilizados incluíram variáveis categóricas, que foram convertidas em variáveis binárias (*dummy variables*), conforme Legendre & Legendre (2012) e De Bello et al. (2021). Além disso, como os atributos foram medidos em unidades distintas (por exemplo, μm , mg, mm^2 , índices dimensionais, razões isotópicas e proporções), tornou-se necessária a padronização antes do cálculo das métricas funcionais, conforme Legendre & Legendre (2012) e De Bello et al. (2021). Sem essa transformação, a diferença de magnitude entre os traços afetaria diretamente os índices funcionais, e a padronização permite a comparação entre os descritores numa escala comum.

Assim, todos os atributos contínuos foram padronizados com a função *scale()*. Essa transformação faz com que cada coluna tenha média igual a zero e desvio padrão igual a um (ver Legendre & Legendre, 2012). As variáveis derivadas de atributos categóricos (como tipo de fruto e síndrome de dispersão) foram mantidas na escala 0–1, uma vez que já são naturalmente normalizadas e não devem ser padronizadas (De Bello et al., 2021). A matriz taxonômica foi transformada pelo método de Hellinger (Legendre e Gallagher, 2001). Agora, com todos os traços padronizados, seguimos para o cálculo da estrutura funcional com a CWM.

A CWM foi calculada como a média ponderada dos atributos funcionais das espécies presentes na comunidade, com base na abundância relativa de cada espécie.

Matematicamente, a fórmula utilizada para o cálculo da CWM é dada por:

em que a_i é a abundância relativa da espécie i na comunidade, e f_i é o valor do atributo funcional da espécie i .

Modelagem espacial Mapas de autovetores de Moran baseados em distância (dbMEM)

As variáveis espaciais, representadas por autovetores de Moran baseados em distâncias (distance-based Moran's Eigenvector Maps – dbMEM) (Legendre; Legendre, 2012;

Dray et al., 2006), foram utilizadas para descrever a estrutura espacial do conjunto de dados das parcelas amostradas. Esse método deriva gradientes espaciais ortogonais que capturam padrões em múltiplas escalas, desde estruturas de larga escala até variações locais mais finas. O procedimento baseia-se nas coordenadas geográficas das unidades amostrais, que sintetizam a disposição das parcelas no terreno.

Para garantir a comparabilidade métrica entre distâncias, as coordenadas originalmente registradas em latitude/longitude foram convertidas para o sistema SIRGAS 2000 / UTM Zona 24S (EPSG: 31983). Esse sistema de projeção preserva as distâncias em metros e assegura que a matriz espacial reflita adequadamente a geometria do desenho amostral. A partir das coordenadas projetadas (x_i , y_i), foi construída uma matriz completa de distâncias euclidianas entre todas as parcelas:

Em que d_{ij} representa a distância euclidiana nos eixos x e y entre as parcelas i e j. Essa matriz expressa tanto a proximidade quanto a conectividade espacial e constitui a base para a derivação dos descritores espaciais.

O cálculo dos descritores espaciais foi realizado pela função `dbmem()` (pacote *adespatial*) (Dray et al., 2024), aplicada à matriz de distâncias euclidianas entre as parcelas. O método determina automaticamente o limiar de truncamento, definido como o comprimento da maior aresta da árvore geradora mínima (*minimum spanning tree*), o que assegura a conectividade global do conjunto amostral, condição necessária para que os autovetores resultantes representem gradientes espaciais contínuos e coerentes em múltiplas escalas (Dray et al., 2006). Esse procedimento gerou dezoito dbMEMs iniciais.

A partir desse conjunto, os dbMEMs mais explicativos foram selecionados por meio da função `ordistep()` (Oksanen et al., 2024), que executa um procedimento *stepwise* aplicado às Análises de Redundância (RDA, *Redundancy Analysis*, Legendre & Legendre, 2012) das facetas taxonômica (matriz de abundâncias) e funcional (matriz de CWM). No modo *forward*, cada autovetor é testado por meio de 999 permutações e incluído somente quando sua adição produz um incremento significativo na variância explicada ($p < 0,05$). O processo é interrompido automaticamente quando nenhuma variável adicional aprimora o modelo, garantindo parcimônia e evitando sobreajuste. Os dbMEMs selecionados foram então

utilizados como descritores espaciais nas análises subsequentes (dbRDA, variação particionada).

Ordenações multivariadas

A Análise de Coordenadas Principais (PCoA), proposta por Gower (1966), foi empregada como etapa exploratória para visualizar a variação das parcelas no espaço multivariado. Conduzimos duas PCoAs distintas, uma para cada faceta da comunidade, com o intuito de identificar padrões gerais de agrupamento e de resposta ao gradiente topográfico. Para a faceta taxonômica, utilizamos a matriz de abundância, conforme recomendado por Legendre & Legendre (2012) para dados ecológicos. A partir dessa matriz, calculamos a dissimilaridade de Bray–Curtis, apropriada para a comparação entre comunidades e amplamente utilizada em estudos de composição (Bray e Curtis, 1957). Essa PCoA permitiu observar como a composição de espécies varia entre as parcelas e se determinadas áreas compartilham conjuntos semelhantes de espécies ou apresentam maior diferenciação.

Para a faceta funcional, trabalhamos com a matriz de médias ponderadas dos atributos (CWM), previamente padronizada. Como as CWMs incluem atributos contínuos e binários, adotamos a distância de Gower (1971), utilizada em dados mistos e que preserva a comparabilidade entre traços com diferentes escalas (Legendre & Legendre, 2012). Essa análise ajudou a visualizar como os valores médios dos traços funcionais se distribuem no espaço, evidenciando eventuais gradientes de estratégias ecológicas.

Por meio da Análise de Redundância Baseada em Distâncias (dbRDA), proposta por Legendre & Anderson (1999), avaliamos diretamente como os gradientes ambientais e espaciais influenciam a estrutura da comunidade. Essa abordagem é particularmente útil quando a resposta é expressa como uma matriz de dissimilaridade, o que ocorre tanto na faceta taxonômica (matriz de distância usando o método de Bray–Curtis) quanto na funcional (matriz de distância usando o método de Gower). Para a faceta taxonômica, padronizamos a matriz pelo método de Hellinger para calcular a distância de Bray–Curtis (ver Legendre & Legendre, 2012). A abordagem visa evitar o paradoxo da dupla ausência na comparação de comunidades por meio de distâncias euclidianas (Legendre & Legendre, 2012). Em seguida, ajustamos a dbRDA com base apenas nos preditores selecionados (variáveis ambientais topográficas + dbMEMs significativos). Essa análise permitiu identificar quais gradientes

ambientais e espaciais estão associados às mudanças na composição de espécies e como esses gradientes se projetam no espaço canônico.

Na faceta funcional, aplicamos o mesmo procedimento, mas utilizando a distância de Gower calculada a partir da matriz CWM padronizada. Em seguida, rodamos a dbRDA incluindo os preditores ambientais e espaciais previamente selecionados. Isso permitiu observar em que direção variam os atributos funcionais mais importantes e como se alinham aos gradientes ambientais e espaciais presentes no fragmento. Em ambos os modelos, as dbRDAs forneceram estimativas da variância explicada e permitiram visualizar como e em que intensidade o ambiente e o espaço estruturam cada faceta. A projeção conjunta das parcelas, vetores ambientais, dbMEMs e atributos funcionais permitiu comparar diretamente se a faceta taxonômica e a funcional respondem aos mesmos gradientes ou se cada uma retém padrões distintos.

Análises de estrutura espacial – Multiscale Ordination (MSO)

A Ordenação Multiescalar (*Multiscale Ordination – MSO*) é uma abordagem que permite quantificar a distribuição da variância da composição das comunidades ao longo do espaço. A abordagem integra princípios clássicos da geoestatística, análise de variância espacial e ordenações multivariadas, e é descrita por Wagner (2003, 2004) e por Legendre & Legendre (2012). Sua implementação no presente estudo se deu via o pacote *vegan* com a função *mso()* e segue as diretrizes descritas em *Numerical Ecology* (Legendre & Legendre, 2012, cap. 13). Brevemente, o princípio central da MSO é decompor a variância de uma ordenação (neste caso, RDA) em diferentes classes de distâncias geográficas, permitindo identificar as escalas em que os padrões espaciais se manifestam (Legendre; Legendre, 2012; Wagner, 2004). O método calcula variogramas simples para cada descritor (espécie) e variogramas cruzados entre pares de descritores (ver Isaaks & Srivastava, 1989) em diferentes classes de intervalos de distância. Então, uma matriz cúbica de variância-covariância, dependente da distância, chamada de matriz variograma C. Essa matriz C contém uma série de matrizes de variância-covariância, uma para cada intervalo de distância. Após executar uma soma ponderada dessas matrizes (S_V), a matriz de variância-covariância resultante pode ser utilizada para plotar um variograma empírico a partir da diagonal da matriz de variância, que expressa a semivariância de cada descritor (espécie, no nosso caso) em cada intervalo de distância.

Essa análise permite identificar as escalas espaciais nas quais a estrutura da comunidade se manifesta (Wagner, 2004; Borcard et al., 2018; Legendre e Legendre., 2012), distinguindo padrões amplos associados a gradientes ambientais de padrões locais decorrentes de processos biológicos, como dispersão limitada, competição ou efeitos de vizinhança. Neste estudo, a MSO foi implementada com a função *mso()* do pacote *vegan* (Oksanen et al., 2024). A partir das coordenadas foi construída a matriz de distâncias euclidianas entre todas as parcelas, utilizada diretamente pela função *mso()* para definir os pares pertencentes a cada classe de distância. O parâmetro *grain* (largura das classes de distâncias) foi definido em 50 metros, valor estabelecido com base no arranjo espacial do delineamento amostral. Esse intervalo é adequado para capturar tanto padrões espaciais locais quanto padrões de escala intermediária e na maior escala estudada no fragmento florestal analisado.

A função *mso()* particionou a variância total, explicada e residual das RDAs em classes sucessivas de distância e aplicou 999 permutações para testar a significância da autocorrelação residual em cada classe. O resultado é expresso por meio de variogramas multiescalares, nos quais classes de distância com variância residual significativamente maior do que o esperado sob aleatoriedade ($CA.signif < 0,05$) indicam a presença de estrutura espacial verdadeira na organização da comunidade (Wagner, 2003, 2004; Legendre & Legendre, 2012; Borcard et al., 2018; Oksanen et al., 2025). Assim, a MSO fornece uma representação quantitativa e multiescalar da estrutura espacial das facetas taxonômica e funcional. Isso permite que avaliemos se ambas são estruturadas nas mesmas escalas, se respondem a gradientes ambientais de maneira semelhante ou se os padrões funcionais persistem independentemente da composição. Essa análise constitui o núcleo interpretativo deste estudo, pois permite testar diretamente a congruência espacial entre as facetas da comunidade, conforme proposto nas hipóteses desta dissertação.

Partição da variação (Varpart)

O particionamento da variação foi utilizado para quantificar a contribuição do ambiente e da estrutura espacial na organização das facetas taxonômicas e funcionais da comunidade. O método permite decompor a variação de uma matriz de comunidades em “pedaços” atribuídos exclusivamente ao ambiente, ao espaço e à porção compartilhada entre

ambos (Legendre; Legendre, 2012). Matematicamente, o método consiste em ajustar modelos de RDA, utilizando o R^2 ajustado como estimador da fração de variação explicada (Peres-Neto et al., 2006).

Neste trabalho, a variação das duas facetas da comunidade (taxonômica e funcional) foi particionada com a função *varpart()* do pacote *vegan*. As análises foram conduzidas separadamente para as facetas taxonômica e funcional. Em ambos os casos, foram considerados dois conjuntos de preditores: o ambiental, com as variáveis selecionadas via *ordistep()*, e o espacial, com os autovetores também selecionados via *ordistep()* para cada uma das facetas, com o argumento *forward*. Os dados de entrada foram padronizados conforme o exposto na seção de ordenações simples. O particionamento da variação resultou nas seguintes frações:

- Fração ambiental: variação explicada exclusivamente pelo ambiente.
- Fração espacial: variação explicada exclusivamente pelos dbMEMs.
- Fração compartilhada: variação explicada pela junção entre ambiente e espaço.
- Fração não explicada: variação residual não associada a nenhum dos conjuntos.

Essas frações foram representadas em diagramas de Venn gerados pela função *plot.varpart()* (Oksanen et al., 2025), que permite visualizar sinteticamente a importância relativa dos componentes ambiental e espacial na estrutura da comunidade.

Todas as análises foram realizadas no ambiente **R 4.2.1** (R Core Team, 2022), utilizando um conjunto de pacotes específicos para a manipulação de dados, análises multivariadas e procedimentos espaciais. As rotinas de organização, transformação e visualização foram conduzidas com o tidyverse (Wickham et al., 2019) e ggplot2 (Wickham, 2016). As análises de ordenação (PCoA, RDA, dbRDA), cálculo das CWMs, seleção de variáveis e particionamento da variação foram executadas principalmente com o pacote *vegan* (Oksanen et al., 2022) e com o *framework* espacial do *adespatial* (Dray et al., 2024), responsável pela geração e seleção dos autovetores espaciais (dbMEM). As análises funcionais baseadas em traços foram realizadas com o pacote *FD* (Laliberté; Legendre; Shipley, 2014). Para o cálculo das distâncias do tipo Gower, empregamos o pacote *cluster* (Maechler et al., 2022). As operações envolvendo coordenadas geográficas, projeção espacial e manipulação do sistema SIRGAS 2000 / UTM Zona 23S foram conduzidas com o pacote *sf*

(Pebesma; Bivand, 2018). Por fim, as figuras finais de alta resolução foram exportadas com o pacote svglite (Wickham et al., 2023).

4 RESULTADOS

O levantamento de dados registrou um total de 6.482 indivíduos, distribuídos em 115 espécies pertencentes a 32 famílias. A **Tabela 1** apresenta as abundâncias absolutas das dez espécies mais abundantes da comunidade estudada, que pertencem a cinco famílias. Foram elas (espécie seguida da contribuição relativa percentual de cada uma): *Actinostemon verticillatus* (41,02%), *Senefeldera verticillata* (15,55%), *Conchocarpus ruber* (12,60%), *Neoraputia alba* (5,72%), *Pachystroma longifolium* (1,77%), *Actinostemon concolor* (1,73%), *Capparidastrum frondosum* (1,54%), *Erythrochiton brasiliensis* (1,40%), *Quararibea turbinata* (0,86%) e *Clarisia ilicifolia* (0,82%).

Tabela 2. Lista das espécies que representam 83% da abundância total de indivíduos nas 100 parcelas, seguida da classificação por família e síndrome de dispersão. Código designado nas ordenações.

Espécie	Família	Síndrome de dispersão	Abundância total	Código
<i>Actinostemon verticillatus</i> (Klotzsch) Baill.	Euphorbiaceae	Zoocórica	2659	<i>Ave</i>
<i>Senefeldera verticillata</i> (Vell.) Croizat.	Euphorbiaceae	Autocórica	1008	<i>Sve</i>
<i>Conchocarpus ruber</i> (A.St.-Hil.) Bruniera & Groppo	Rutaceae	Autocórica	817	<i>Cru</i>
<i>Neoraputia alba</i> (Nees & Mart.) Emmerich ex Kallunki	Rutaceae	Autocórica	371	<i>Nal</i>
<i>Pachystroma longifolium</i> (Nees) I.M.Johnst.	Euphorbiaceae	Autocórica	115	<i>Plo</i>
<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll.Arg.	Euphorbiaceae	Autocórica	112	<i>Aco</i>
<i>Capparidastrum frondosum</i> (Jacq.) Cornejo & Iltis.	Capparaceae	Zoocórica	100	<i>Cfr</i>
<i>Erythrochiton brasiliensis</i> Nees & Mart.	Rutaceae	Autocórica	91	<i>Ebr</i>
<i>Quararibea turbinata</i> (Sw.) Poir	Malvaceae	Zoocórico	56	<i>Qtu</i>
<i>Clarisia ilicifolia</i> (Spreng.) Lanj. & Rossberg	Moraceae	Zoocórico	53	<i>Cil</i>

Para a faceta funcional, utilizamos os 23 traços funcionais e seus valores atribuídos (Tabela 1); que foram usados junto da matriz de abundância para a caracterização da faceta funcional desta comunidade

A Análise de Coordenadas Principais (PCoA) da composição taxonômica explicou 63,4% da variação total nos dois primeiros eixos (Eixo 1 = 41%; Eixo 2 = 22,4%) (**Figura 4**). A ordenação revelou que a presença das espécies segue gradientes topográficos bem definidos. O eixo 1 sintetizou o principal gradiente ambiental, alinhado à sua porção negativa, e os vetores de elevação e declividade, que agruparam parcelas situadas em encostas mais íngremes e em topos de morro. Nessa mesma direção, localizaram-se as espécies *Senefeldera verticillata* (*Sve*), indicando sua maior presença em áreas elevadas e com maior inclinação, *Capparidastrum frondosum* (*Cfr*) também aparece associado a esses vetores, mas mais próximo ao centro indicando em uma parcela de baixada, que parece ter uma composição bem distinta das outras. A fração positiva do eixo 1, por sua vez, foi associada ao vetor face, relacionado à orientação da parcela (quanto maior, mais voltada para o Norte), reunindo baixadas e encostas mais expostas onde estão presentes as espécies *Pachystroma longifolium* (*Plo*), *Actinostemon concolor* (*Aco*), *Erythrochiton brasiliensis* (*Ebr*), *Clarisia ilicifolia* (*Cil*) e *Quararibea turbinata* (*Qtu*).

O eixo 2 representou um gradiente secundário associado à curvatura do terreno (concavo ou convexo, valores positivos estão associados a locais convexos), esse eixo está associado a parcelas de encosta com maior convexidade no terreno e lá a abundância de *Conchocarpus ruber* (*Cru*) é maior. A espécie *Actinostemon verticillatus* (*Ave*) apresenta uma posição mais próxima do centro, indicando que está distribuída ao longo de todo o gradiente topográfico. Em conjunto, os dois eixos evidenciam que a composição taxonômica da comunidade é estruturada pela topografia, onde a elevação e a declividade organizam a variação ao longo do Eixo 1, enquanto Curvatura e Face organizam a estrutura taxonômica ao longo do Eixo 2.

Para a faceta funcional, a Análise de Coordenadas Principais (PCoA) explicou 65,2% da variação nos dois primeiros eixos (Eixo 1 = 42,5%; Eixo 2 = 27,6%) (**Figura 5**). O Eixo 1 representa o principal gradiente funcional da comunidade, estruturado por uma combinação de atributos econômicos, hidráulicos e reprodutivos, sem convergir em um único eixo de estratégia funcional. Dentro dos atributos econômicos, observa-se um arranjo que separa traços aquisitivos dos conservativos. Na porção negativa do eixo 1, concentram-se principalmente as parcelas de baixadas e encostas, associadas a atributos foliares como área foliar específica, índice de balanço de nitrogênio, razão isotrópica de nitrogênio, além do atributo reprodutivo dispersão zoocórica. Nessa mesma região, também aparecem densidade

estomática e densidade de nervuras, dois atributos hidráulicos. As espécies *Actinostemon verticillatus* (Ave), *Actinostemon concolor* (Aco) e *Clarisia ilicifolia* (Cil) se distribuem nessa porção da ordenação. Na porção positiva do eixo 1, predominam as parcelas de topo de morro e as encostas mais inclinadas,

alinhadas aos vetores de elevação e declividade. Essa região agrega atributos foliares relacionados a maior investimento estrutural, como espessura da folha, área da folha, conteúdo de clorofila, flavonoides foliares e o hidráulico, comprimento da célula guarda. As espécies *Conchocarpus ruber* (Cru), *Capparidastrium frondosum* (Cfr) e *Senefeldera verticillata* (Sve) também se agrupam nessa área, reforçando a associação entre gradientes topográficos mais elevados e atributos de maior robustez foliar. O eixo 2 separa variações funcionais ligadas à microtomografia. Nele se concentram espécies e atributos que são influenciados pelo vetor curvatura, junto dos atributos área foliar específica e razão isotrópica de nitrogênio, além das espécies *Quararibea turbinata* (Qtu), *Erythrochiton brasiliensis* (Ebr) e *Pachystroma longifolium* (Plo). Já a porção inferior do Eixo 2 reúne parcelas associadas ao vetor de face e à razão isotrópica de carbono.

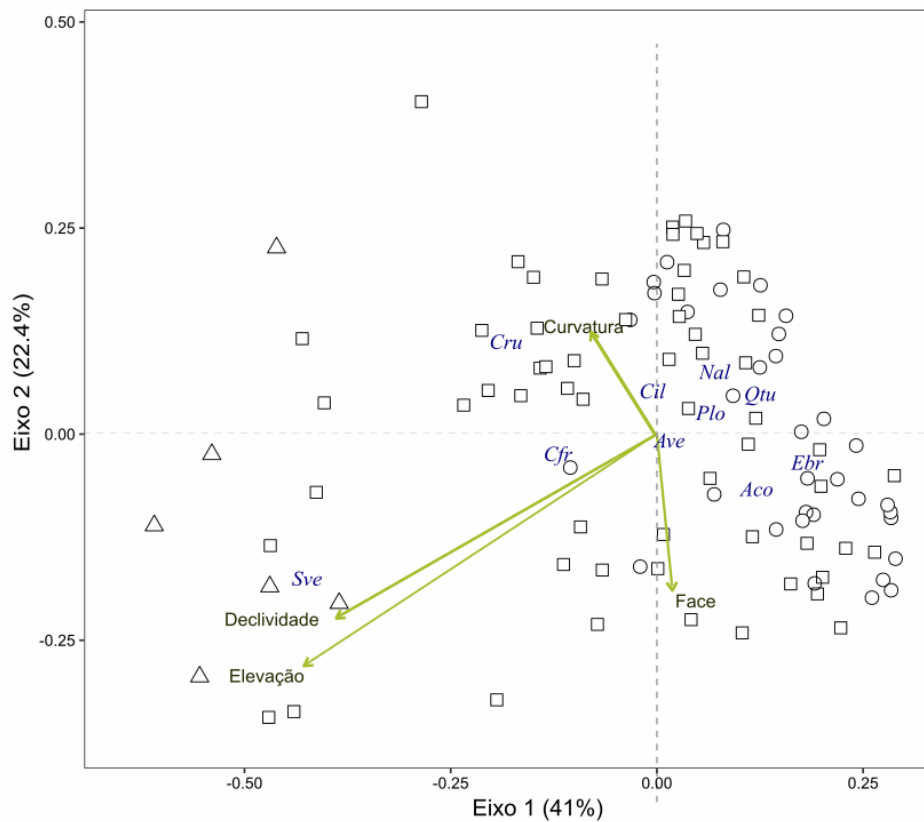


Figura 4. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) taxonômica das 100 parcelas amostradas. Os símbolos representam as unidades amostrais: círculos = baixadas, quadrados = encostas e triângulos = topos de morro. Os códigos em azul indicam as dez espécies mais abundantes da comunidade: *Actinostemon verticillatus* (Ave), *Senefeldera verticillata* (Sve), *Conchocarpus ruber* (Cru), *Neoraputia alba* (Nal), *Pachystroma longifolium* (Plo), *Actinostemon concolor* (Aco), *Capparidastrum frondosum* (Cfr), *Erythrochiton brasiliensis* (Ebr), *Quararibea turbinata* (Qtu) e *Clarisia ilicifolia* (Cil). Os vetores em verde representam as variáveis topográficas.

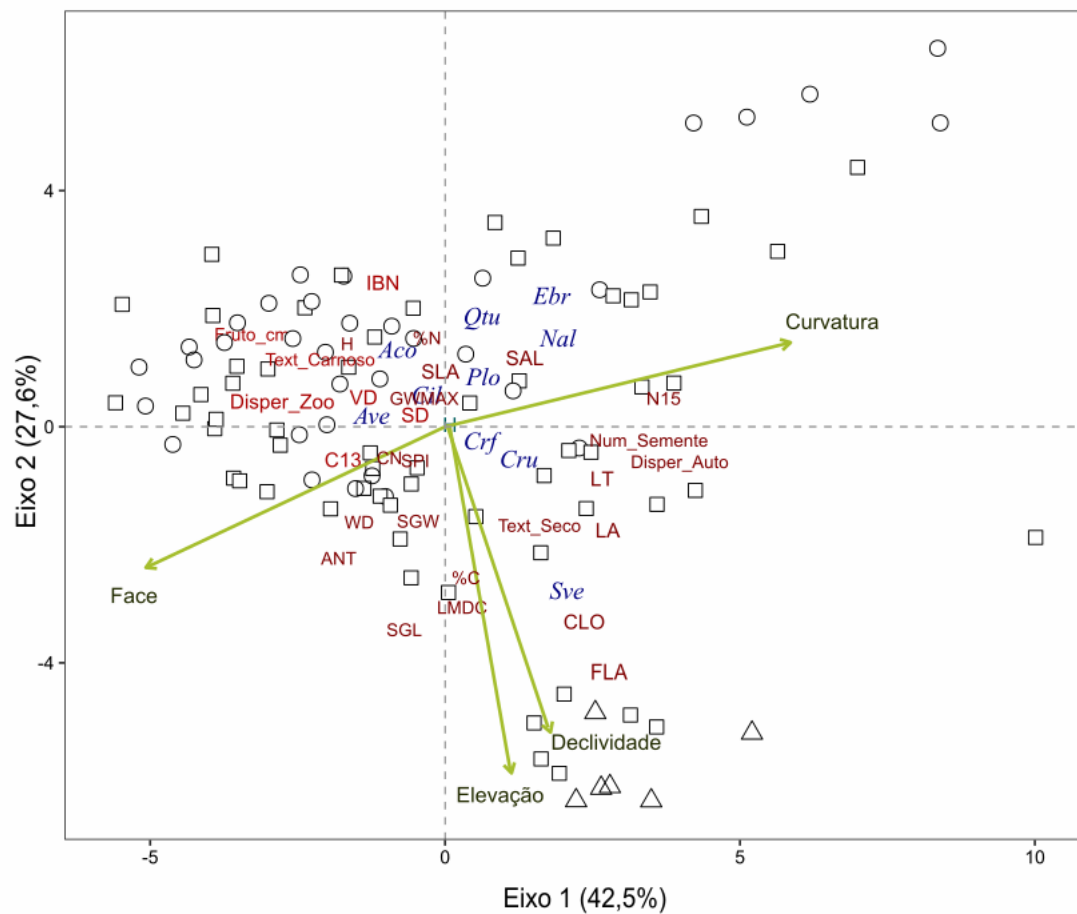


Figura 5. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) da faceta funcional das 100 parcelas amostradas, considerando os atributos econômicos, hidráulicos, morfológicos e reprodutivos selecionados. Os símbolos representam as unidades amostrais: círculos = parcelas de baixada; quadrados = parcelas de encosta; triângulos = parcelas de topo de morro. Os códigos em vermelho correspondem aos atributos funcionais utilizados, cujas descrições completas estão apresentadas na Tabela 1. Os vetores em verde representam as variáveis ambientais incluídas na ordenação: Declividade, Elevação, Face e Curvatura.

A análise de redundância baseada em distâncias (dbRDA), da faceta taxonômica (**Figura 6**), explicou 62,8% da variação, sendo o Eixo 1 responsável por 42,7% e o Eixo 2 por 20,1% dessa variação. Aqui foram usadas as variáveis ambientais e espaciais selecionadas via *ordistep()*. No total, cinco dbMEMs foram retidos para a faceta taxonômica: MEM1, MEM2, MEM3, MEM7 e MEM9. Na porção negativa do eixo 1, concentraram-se as parcelas de topos de morro e encostas, alinhadas aos vetores de elevação e declividade, além das orientações Sudeste e Oeste. As espécies *Capparidastrium frondosum* (Cfr) e *Senefeldera verticillata* (Sve) também se posicionam nessa região, refletindo a sua associação aos habitats mais elevados e inclinados. Já a porção positiva do eixo 1 reuniu as parcelas de baixada e encostas influenciadas pelos preditores espaciais MEM 2 e MEM , que se alinham fortemente a esse eixo, nele as parcelas estão orientadas para o Norte e Nordeste, e são as espécies *Erythrochiton brasiliensis* (Ebr), *Quararibea turbinata* (Qtu) e *Neoraputia alba* (Nal).

O eixo 2 capturou um gradiente secundário relacionado à microtopografia e à estrutura espacial da comunidade. A porção positiva desse eixo foi marcada pela forte associação com o vetor de curvatura, a orientação sul e pelos preditores espaciais MEM 1 e MEM 7. Nessa região situou-se a espécie *Conchocarpus ruber* (Cru), enquanto *Clarisia ilicifolia* (Cil) apareceu próxima ao cruzamento dos eixos, porém levemente inclinada em direção ao Eixo 2 positivo. A porção negativa do Eixo 2 foi estruturada pelo preditor espacial MEM 9, que representou variações de microescala, e pelas orientações Noroeste e Oeste. Esse setor agrupou principalmente parcelas de baixada e encosta, embora nenhuma espécie tenha se destacado nessa região.

A análise de Redundância Baseada em distâncias (dbRDA), da faceta funcional (**Figura 7**), explicou 90,3% da variação total (Eixo 1 = 59,9%; Eixo 2 = 30,4%). Para essa análise, foram utilizados os vetores ambientais e espaciais selecionados pelo procedimento *ordistep()*. Dos 18 dbMEMs gerados, quatro foram retidos como explicativos da estrutura funcional: MEM 1, MEM 2, MEM 3 e MEM 9. O Eixo 1 representou o principal gradiente funcional da comunidade. Na porção negativa desse eixo agruparam-se os atributos foliares estruturais e fisiológicos como área foliar, espessura foliar, conteúdo de clorofila, conteúdo de matéria seca foliar, comprimento da abertura estomática, razão isotópica de nitrogênio e razão isotrópica de carbono. Esses atributos aparecem associados ao preditor espacial MEM 1, além das orientações Sul e Sudeste, organizando principalmente parcelas de baixada e encostas

baixas. Na porção positiva do Eixo 1, localizaram-se a síndrome de dispersão zoocórica e os preditores espaciais MEM 2, MEM 3 e MEM 9, além das orientações Nordeste e Noroeste, caracterizando parcelas distribuídas em encostas e baixadas voltadas para esses setores. Assim, o Eixo 1 descreve um gradiente que opõe atributos foliares estruturais e fisiológicos, associados à baixa altitude, à influência de dispersão e à estrutura espacial em parcelas voltadas para noroeste e nordeste.

O Eixo 2 representou o gradiente funcional secundário. No lado positivo do eixo, concentraram-se as variáveis topográficas elevação, declividade, Sul e Sudeste, bem como os atributos clorofila, espessura foliar e conteúdo de matéria seca foliar agrupando predominantemente parcelas de topo de morro e encostas mais altas. Na porção negativa do Eixo 2 agruparam-se a curvatura, os atributos condutância máxima ao vapor d'água, razão isotrópica de nitrogênio e razão isotrópica de carbono, além do preditor espacial MEM 1 e das projeções de MEM 2 e MEM 3 ao longo da linha do eixo. Esse quadrante reúne principalmente parcelas de baixada e encostas mais baixas, associadas a condições topográficas côncavas e maior influência de atributos ligados às trocas gasosas.

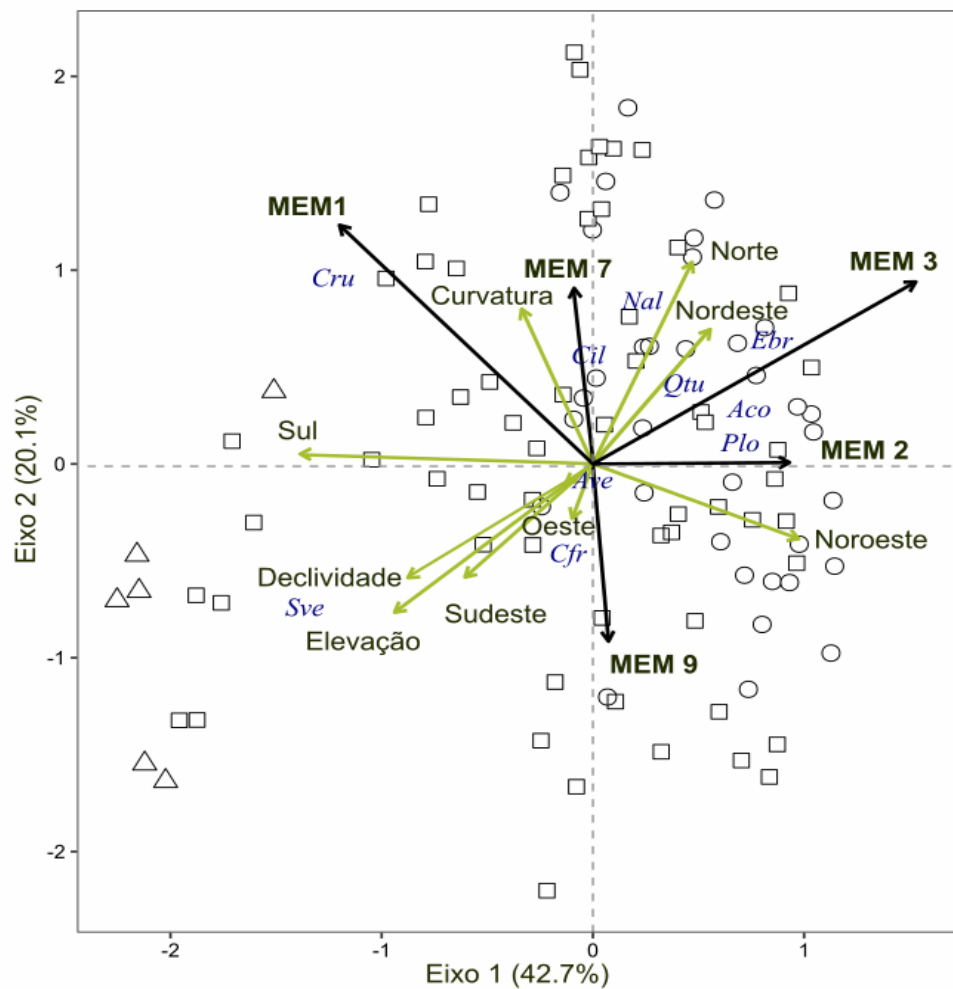


Figura 6. Análise de Redundância Baseada em Distâncias (dbRDA) da composição das 10 espécies mais abundantes da comunidade. Os símbolos representam as unidades amostrais: círculos = baixadas, quadrados = encostas e triângulos = topos de morro. Os códigos em azul indicam as dez espécies mais abundantes da comunidade: *Actinostemon verticillatus* (Ave), *Senefeldera verticillata* (Sve), *Conchocarpus ruber* (Cru), *Neoraputia alba* (Nal), *Pachystroma longifolium* (Plo), *Actinostemon concolor* (Aco), *Capparidastrum frondosum* (Cfr), *Erythrochiton brasiliensis* (Ebr), *Quararibea turbinata* (Qtu) e *Clarisia ilicifolia* (Cil). Vetores em verde representam as variáveis topográficas (elevação, declividade, face e curvatura). Vetores em preto representam os preditores espaciais (MEMs) seleccionados no modelo

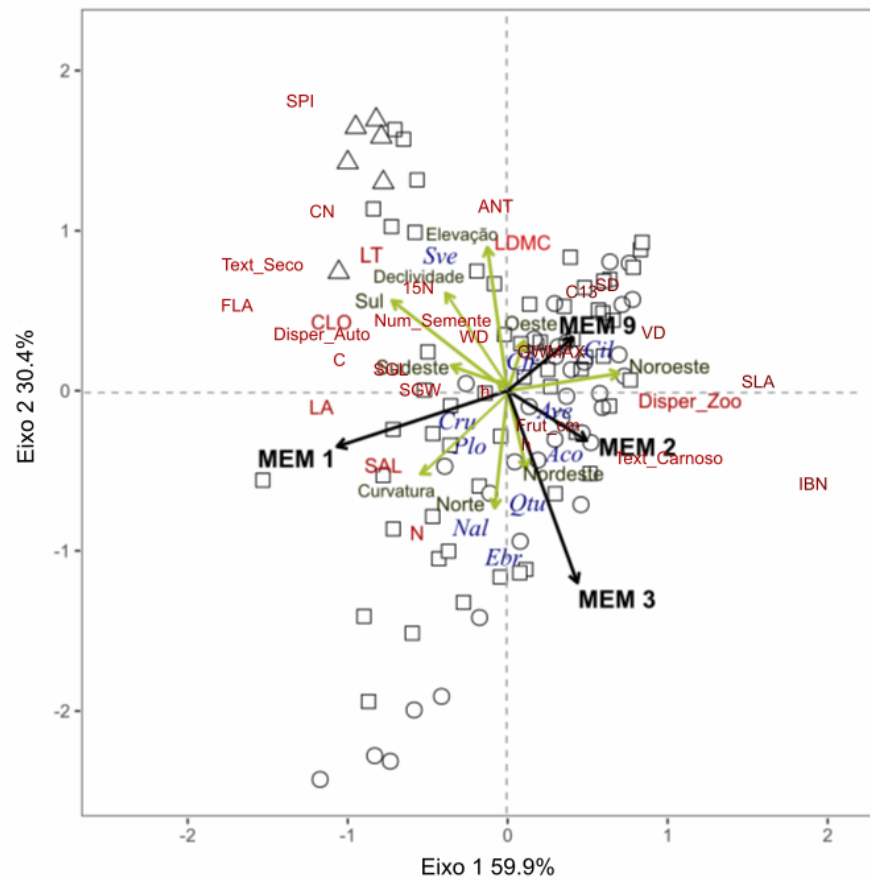


Figura 7. Análise de Redundância Baseada em Distâncias (dbRDA) da faceta funcional das 100 parcelas amostradas, considerando os atributos econômicos, hidráulicos, morfológicos e reprodutivos selecionados. Os símbolos representam as unidades amostrais: círculos = parcelas de baixada; quadrados = parcelas de encosta; triângulos = parcelas de topo de morro. Os códigos em vermelho correspondem aos atributos funcionais utilizados, cujas descrições completas estão apresentadas na **Tabela 1**. Vetores em verde indicam as variáveis ambientais incluídas na ordenação; vetores em preto representam as variáveis espaciais.

A análise de ordenação multiescalar (MSO) (**Figura 8**) da faceta taxonômica mostrou que a comunidade apresenta uma organização espacial clara e dependente da escala. Observou-se forte autocorrelação espacial até aproximadamente 230 m, e a variância seguiu aumentando de modo contínuo até cerca de 430 m. Assim, fica claro que a faceta taxonômica responde de maneira dependente da escala. A análise multiescalar (MSO) da faceta funcional (**Figura 9**) revelou um padrão espacial mais restrito do que o observado para a faceta taxonômica. A autocorrelação espacial significativa ocorreu somente nas menores escalas, até aproximadamente 150 m. Após essa distância, a autocorrelação permanece de forma estável, e a variância deixa de apresentar incremento adicional.

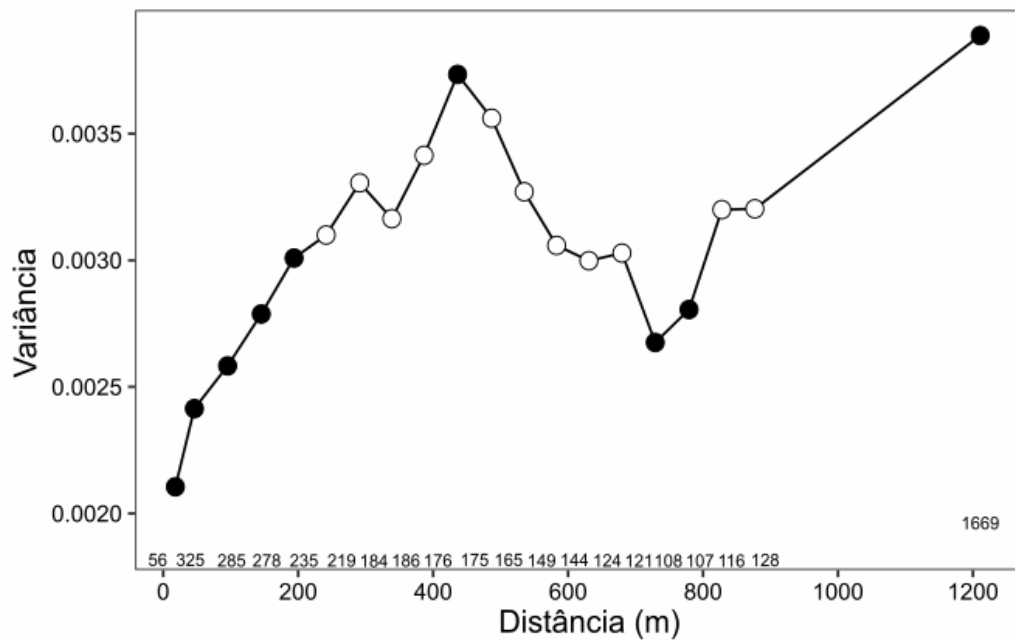


Figura 8. Ordenação Multiescalar (MSO) da faceta taxonômica. No eixo X, distância em metros entre as parcelas, no eixo Y, variância da composição de espécies ao longo das parcelas. Pontos pretos indicam presença de autocorrelação espacial enquanto pontos brancos representam classes não significativas. Os números acima do eixo X indicam o total de pares de parcelas cuja distância espacial se enquadrava em cada classe, utilizados no cálculo da variância. Observa-se um aumento contínuo da variância até uma distância em torno de 430 m, após a qual diminui.

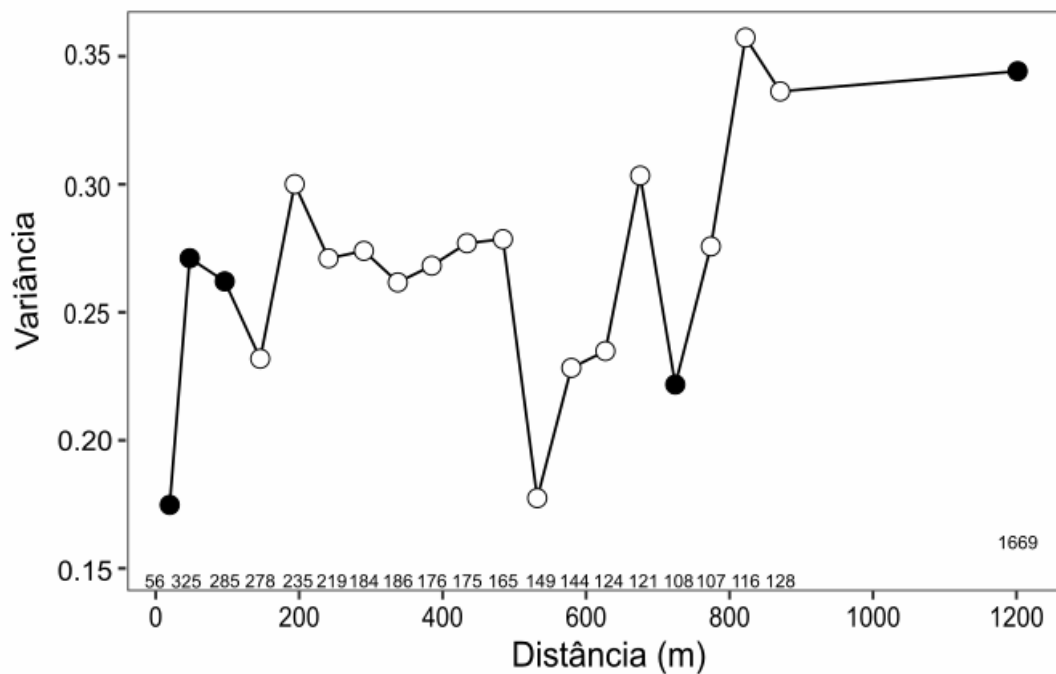


Figura 9. Ordenação Multiescalar (MSO) da faceta funcional. No eixo X, distância em metros entre as parcelas, no eixo Y, variância da composição de espécies ao longo das parcelas. Pontos pretos indicam presença de autocorrelação espacial significativa, enquanto os brancos representam classes de distância não significativas. Os números acima do eixo X indicam o total de pares de parcelas cuja distância espacial se enquadrou em cada classe, utilizado no cálculo da variância. Observa-se um tamanho de mancha (maior autocorrelação) até uma distância em torno de 230 m, após a qual a variância estabiliza.

A análise de partição da variação (VARPART) (**Figura 10**) aplicada à faceta funcional revela o quanto os componentes ambientais, espaciais e sua interseção explicam a variação nos atributos funcionais ponderados pela comunidade (CWM). A fração ambiente pura explicou 0,75% [a] da variação (R^2 ajustado = 0.0075). A fração de espaço puro [b], representada pelos MEMs selecionados, explicou 3,85% da variação (R^2 ajustado = 0.0385). A fração compartilhada [c], que representa a variação explicada simultaneamente por ambiente e espaço, foi novamente a mais expressiva, totalizando 14,2% da variação funcional. No conjunto, o modelo explicou 18,8% da variação funcional total (R^2 ajustado = 0.188), um valor menor do que o observado para a faceta taxonômica.

A análise de partição da variação (VARPART) (**Figura 11**) aplicada à faceta taxonômica revelou o quanto os componentes ambientais, espaciais e a interseção entre eles explicam a variação observada. A fração ambiente pura explicou 4,41% [a] da variação (R^2 ajustado = 0.0441). A fração de espaço puro [b], representada pelos MEMs selecionados, explicou 6,01% da variação (R^2 ajustado = 0.0601). A fração compartilhada [c], que representa a variação explicada simultaneamente por ambiente e espaço, foi a mais expressiva, totalizando 16,4% da variação. No conjunto, o modelo explicou 26,8% da variação total da composição taxonômica (R^2 ajustado = 0.2)

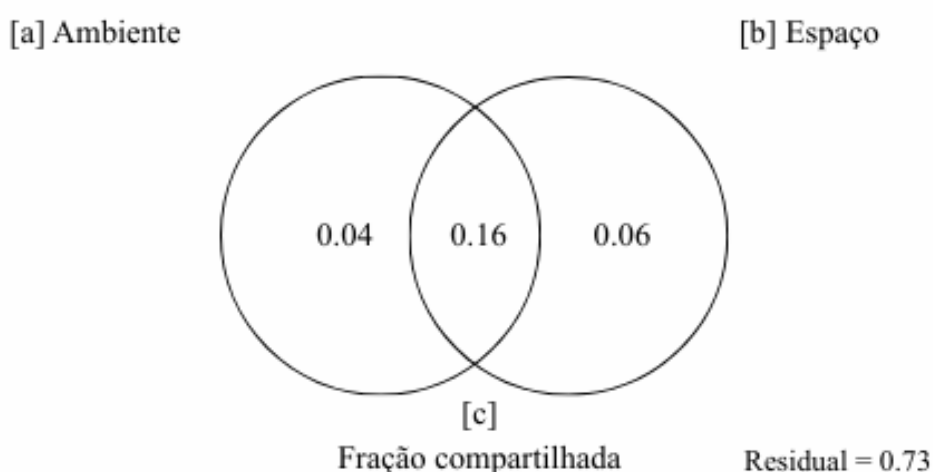


Figura 10. Partição da variação (varpart) para a faceta taxonômica, mostrando as frações explicadas exclusivamente pelas variáveis ambientais [a], exclusivamente pelos descritores espaciais [b] e pela fração compartilhada entre ambiente e espaço [c] e residual não explicada.

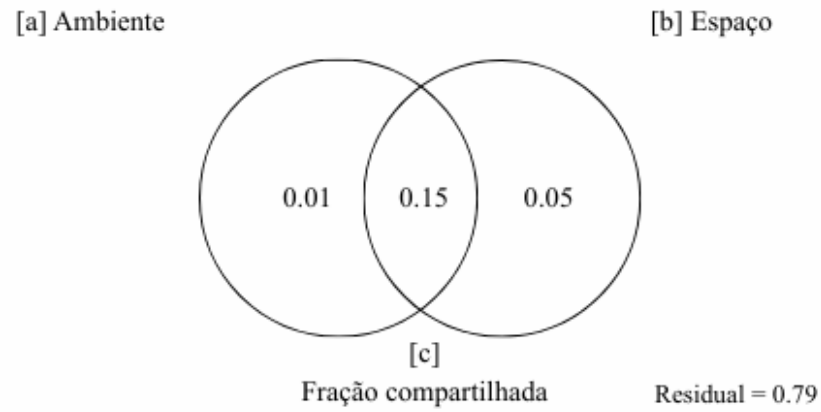


Figura 11. Partição da variação (varpart) para a faceta funcional, mostrando as frações explicadas exclusivamente pelas variáveis ambientais [a], exclusivamente pelos descritores espaciais [b], pela fração compartilhada entre ambiente e espaço [c] e pela fração residual não explicada.

5 DISCUSSÃO

Este estudo teve como objetivo investigar a estrutura espacial das facetas taxonômica e funcional ao longo de um gradiente topográfico em uma comunidade vegetal tropical, identificando as distâncias em que essas estruturas se manifestam. Nossa hipótese era de que a topografia funcionaria como um filtro ambiental capaz de gerar uma estruturação espacial semelhante e acoplada entre as facetas. Os resultados das ordenações multivariadas (PCoA e dbRDA) confirmaram a primeira predição, mostrando que elevação e declividade organizam os principais gradientes de variação tanto na composição de espécies quanto na estrutura funcional. Em menor grau, a face de exposição ao sol e a curvatura do terreno também contribuíram para explicar a variação taxonômica e a das médias funcionais das parcelas. Já a predição de acoplamento foi refutada: a Análise Multiescalar (MSO) mostrou um desacoplamento espacial, com a estrutura taxonômica mantendo autocorrelação significativa em escalas amplas (cerca de 430 m), enquanto a estrutura funcional se estabilizou em distâncias bem menores (aprox. 150 m). O particionamento da variação reforça a importância do filtro ambiental, mas indica que o espaço explica ainda mais variação do que o ambiente, e a fração compartilhada entre ambos foi a mais expressiva para as duas facetas (16,4% para taxonomia e 14,2% para função). Isso sugere que, em um sistema topograficamente heterogêneo, processos espaciais puros influenciam tanto a identidade das espécies quanto as médias dos atributos, e a fração compartilhada indica um ambiente espacialmente estruturado, no qual a topografia direciona mudanças na composição e dominância das espécies em uma escala geográfica maior do que aquela que afeta a variação funcional média, que tende a ser mais redundante na comunidade.

A Topografia e Espaço determinam a Variação Taxonômica e Funcional

A estruturação de comunidades vegetais ao longo do espaço e do tempo emerge da interação entre processos ambientais e espaciais que atuam de maneira simultânea. Entre esses processos, a topografia exerce um papel central, pois está diretamente associada aos padrões de drenagem, à hidrologia, à formação e as propriedades dos solos e ao clima local (Hook e Burke, 2000; Freeze, 1972; Long et al., 2025; Lenoir et al., 2013; Li et al., 2009; Økland et al., 2008; Sanders e Rahbek, 2012; Hollunder et al., 2021). Juntas, todas essas variáveis atuam determinando a disponibilidade e a distribuição de recursos essenciais às plantas ao

longo da paisagem. No contexto deste estudo, os resultados indicam que elevação e declividade atuam como os principais vetores associados à variação florística e funcional, corroborando os achados de (Long et al., 2025) e com o conhecimento de que gradientes verticais e de inclinação de relevo têm influência na composição, nas estratégias funcionais e na distribuição ao longo do gradiente (Moeslund et al., 2013; Apaza Quevedo et al., 2015). A elevação está diretamente relacionada a variações de temperatura, umidade e regime de radiação, enquanto a declividade influencia diretamente a drenagem, infiltração e retenção hídrica (Lenoir et al., 2013; Franklin, 1995; Singh, 2018). Assim, parcelas situadas em topos de morro e encostas mais íngremes tendem a apresentar maior drenagem, solos mais rasos e menor acúmulo de água e nutrientes, enquanto baixadas funcionam como áreas de convergência ambiental.

A influência secundária da curvatura do terreno e da face de exposição sugere que, além do gradiente principal, características mais finas do relevo e a incidência solar contribuem para a heterogeneidade ambiental local. A curvatura descreve a concavidade ou convexidade da superfície do terreno e está diretamente associada ao direcionamento do fluxo hídrico superficial e do subsolo, influenciando diretamente o acúmulo ou perda de nutrientes ao longo da paisagem (Fels, 1994; Franklin, 1995). Áreas com curvatura concava tendem a concentrar mais água e sedimento, favorecendo solos mais profundos e maior disponibilidade de nutrientes, enquanto superfícies mais convexas promovem maior drenagem, erosão e solos mais rasos (Fels, 1994). Esses contrastes afetam diretamente as características do solo e criam condições ambientais distintas em escalas espaciais reduzidas. De forma complementar, a face de exposição está relacionada ao balanço de radiação incidente e, consequentemente, à demanda de evapotranspiração, influenciando os padrões de evapotranspiração e o estresse hídrico experimentado pelas plantas (Moran et al., 1989; Moore et al., 1993; Singh, 2018). Assim, mesmo atuando de maneira secundária em relação à elevação e à declividade, a curvatura e a face refinam os gradientes ambientais ao modular a disponibilidade hídrica e energética, contribuindo para a diferenciação do nicho realizado e para a organização da composição florística em escala local. Juntos funcionam como filtros ambientais, favorecendo espécies e estratégias funcionais compatíveis com as condições.

Esse gradiente ambiental, de topos, encostas e baixadas, se refletiu claramente nas estruturas taxonômicas e funcionais da comunidade que foi analisada por meio das médias ponderadas das comunidades, dos atributos funcionais (Tabela 2). Espécies como *Senefeldera*

verticillata, *Conchocarpus ruber* e *Capparidastrium frondosum* se concentraram nos topos de morro e nas encostas mais inclinadas voltadas para o sul. Esses ambientes são tipicamente mais drenados e menos férteis (Hollunder et al., 2021; Hollunder et al., 2022), portanto, potencialmente mais limitantes em termos hídricos e nutricionais. A presença e abundância dessas nesses habitats topográficos podem ser interpretadas como indicativas de tolerância ambiental, ocupação de nichos e de suas estratégias funcionais (Hutchinson, 1957; Keddy, 1992; Violle et al., 2007), refletindo seus limites e tolerâncias, a priori, suas capacidades de persistir em um ambiente limitante. Nessas áreas, predominam atributos como conteúdo de matéria seca foliar (LDMC), espessura da folha (LT), flavonoides foliares (FLA), conteúdo de clorofila (CLO), comprimento das células-guarda (SGL) e condutância máxima ao vapor d'água (SAL) Esse conjunto indica estratégias funcionalmente conservativas do ponto de vista econômico, caracterizadas por maior investimento estrutural e químico por unidade de área foliar, combinadas com estratégias hidráulicas voltadas para maior capacidade de trocas gasosas e à regulação do uso da água (Pérez-Harguindeguy et al., 2011; Geiger et al., 2009). Altos valores de LDMC e LT refletem maior investimento em tecidos estruturais, resultando em folhas mais densas, espessas e duráveis, capazes de manter sua funcionalidade por períodos mais longos. Esse padrão é classicamente associado a ambientes mais restritivos, com solos rasos, maior drenagem e maior variabilidade na disponibilidade hídrica, como topos de morro e encostas íngremes (Poorter & Bongers, 2006). O aumento de flavonoides foliares reforça essa interpretação, uma vez que esses compostos secundários desempenham papel central na proteção contra herbívoros, radiação excessiva e estresse oxidativo, frequentemente intensificados em ambientes mais expostos (Close & McArthur, 2002).

No entanto, essa interpretação deve ser feita com cautela; nossos resultados mostram que a face de exposição é relevante, e outros estudos apontam que a orientação da vertente pode modificar as condições tipicamente associadas a topos de morro e encostas íngremes (Singh, 2018). No hemisfério sul, parcelas cuja face está voltada para o sul tendem a receber menor incidência solar direta ao longo do dia (Bennie et al., 2006; Singh, 2018; Medeiros et al., 2020). Dessa forma, embora os topos de morro e encostas sejam tradicionalmente descritos como limitantes e adversos, a combinação entre elevação, declividade e face voltada para o sul pode resultar em condições menos restritivas do que o esperado, o que explicaria a associação de área foliar (LA) nesses habitats. Isso poderia ser interpretado como uma divergência em relação ao padrão clássico que associa ambientes mais estressantes a folhas

menores (Wright 2004). Mas a menor incidência solar anual, em detrimento da face de exposição, pode acabar favorecendo folas com maior capacidade de captação de luz. Ainda sendo conservativo, uma vez que um LT elevado está associado à resistência física das folhas e longevidade (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Do ponto de vista hidráulico, a associação entre o comprimento das células-guarda (SGL) e a condutância máxima ao vapor d'água (SAL) indica folhas com altas taxas de trocas gasosas. O comprimento das células-guarda está relacionado ao tamanho potencial do poro estomático e à capacidade de abertura, enquanto a condutância máxima reflete o limite fisiológico da perda de água via estômatos. Aqui estamos falando do balanço entre a proteção de seu sistema de transporte de água contra a cavitação e a capacidade de condução, ou seja, investir em tecidos que garantam a segurança ou a eficiência (Huang et al., 2019; Gleason et al., 2016). Para os topos, a combinação desses atributos sugere uma estratégia hidráulica baseada não na maximização do fluxo de água, mas no controle preciso das trocas gasosas. Em ambientes onde a disposição hídrica é mais variável e o risco de falha hidráulica é elevado, estratégias que privilegiam a regulação estomática e a redução do risco hidráulico tendem a ser favorecidas (Brodribb et al., 2020; Adams et al., 2017).

Ainda nesse contexto, o uso do termo ambiente limitante deve ser feito com cautela, uma vez que a restrição ambiental depende da espécie considerada. Em uma perspectiva de nichos, cada espécie possui uma faixa própria de tolerâncias ambientais, bem como um conjunto específico de condições nas quais seu desempenho é maximizado. Assim, condições consideradas limitantes para determinadas espécies podem representar ambientes favoráveis, ou mesmo o ótimo ecológico, para outras (Hutchinson, 1957). Dessa forma, a noção de limitação ambiental não é absoluta, mas relativa às exigências fisiológicas, morfológicas e funcionais de cada espécie. Sob a ótica da filtragem ambiental, ambientes com condições particulares, como solos mais drenados, menor fertilidade ou microclimas específicos, não atuam necessariamente como barreiras universais, mas como filtros seletivos, permitindo o estabelecimento apenas de espécies cujos atributos funcionais conferem tolerância a essas condições (Keddy, 1992). Nesse sentido, a maior abundância de determinadas espécies em topos de morro e encostas voltadas para o sul sugere que esses ambientes não são simplesmente restritivos, mas funcionam como filtros ambientais que favorecem conjuntos específicos de estratégias funcionais, ao mesmo tempo em que excluem espécies menos ajustadas a esse contexto.

Por outro lado, as baixadas e encostas posicionadas no sentido oposto aos vetores de elevação, declividade e curvatura correspondem às porções mais baixas do fragmento, são caracterizadas por solos mais profundos, maior disponibilidade de água, nutrientes e, portanto, são mais férteis (Fels, 1994; Moran, 1982; Givnish, 1988; Hollunder et al., 2022). Essas condições configuram ambientes com maior disponibilidade de recursos, associados a contextos mais produtivos e menos limitantes do ponto de vista edáfico e hídrico. Especialmente nessas parcelas, que estão voltadas para o norte, a maior incidência e radiação solar potencializam a produtividade (Singh, 2018). A predominância de *Neoraputia alba*, *Quararibea turbinata*, *Erythrochiton brasiliensis*, *Actinostemon concolor*, *Clarisia ilicifolia* e *Pachystroma longifolium* nessas parcelas não implica a ausência de filtragem ambiental, mas sim filtros menos restritivos, pois esses locais são capazes de sustentar uma maior diversidade de nichos ecológicos. Ambientes com maior oferta de recursos tendem a apresentar maior heterogeneidade ambiental fina e, conseqüentemente, maior número de combinações possíveis de condições abióticas, o que amplia o espectro de nichos disponíveis para as espécies (Hutchinson, 1957; Givnish, 1988). Assim, em vez de selecionar apenas espécies altamente tolerantes ao estresse, como ocorre em ambientes mais restritivos, esses locais facilitam a coexistência.

Essa maior disponibilidade de recursos ambientais favorece a predominância de estratégias funcionais aquisitivas, as quais são representadas por atributos como índice de balanço de nitrogênio (IBN), razão isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e área foliar específica (SLA). Esse conjunto de atributos indica estratégias funcionais, estão associados a uma estratégia predominante aquisitiva, do ponto de vista econômico (Hollunder et al., 2024; Reich, 2014; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Altos valores de SLA indicam folhas mais finas, com baixo investimento e alto potencial fotossintético, um padrão amplamente documentado em ambientes com maior disponibilidade de recursos (Wright et al., 2004; Reich, 2014). A interpretação dos valores associados a $\delta^{13}\text{C}$ reforça essa leitura. A razão isotópica de carbono reflete o balanço integrado entre assimilação de CO_2 e condutância estomática média ao longo do tempo, sendo sensível às restrições impostas à troca gasosa (Farquhar et al., 1989). Em ambientes onde a disponibilidade hídrica não constitui uma limitação severa, valores de $\delta^{13}\text{C}$ indicam estômatos mais abertos e maior condutância média, o que é consistente com estratégias voltadas à maximização da assimilação de carbono.

Do ponto de vista hidráulico, a associação entre densidade estomática (SD) e densidade de nervuras (VD) e baixadas e encostas menos íngremes é particularmente elucidativa. A densidade de nervuras está diretamente relacionada à capacidade de transporte hídrico da folha e à manutenção de fluxos elevados de água sob alta demanda transpiratória, enquanto a densidade estomática influencia a capacidade de troca gasosa e a rapidez de resposta às variações microclimáticas (Li et al., 2015). A ocorrência desses atributos indica uma estratégia hidraulicamente eficiente (Sasidharan et al., 2017), desde que a disponibilidade de água seja suficiente para evitar riscos de falha hidráulica, caso contrário, essa estratégia implica maior risco. Essa combinação de estratégias faz sentido para ambientes onde há maior disponibilidade hídrica e nutricional, como vales e baixadas, que funcionam como zonas de convergência de fluxos de água, sedimentos e matéria orgânica (Fels, 1994; Moran, 1982; Hollunder et al., 2024).

A espécie *Actinostemon verticillatus* destacou-se por apresentar uma distribuição menos associada ao gradiente topográfico. Classificada como generalista (Amorim, 2012), essa espécie é conhecida por se estabelecer preferencialmente em ambientes com maior incidência solar (Rabelo et al., 2013). Sua ampla distribuição ao longo do fragmento pode estar relacionada à configuração espacial da área estudada, que apresenta forma estreita, favorecendo uma maior entrada de luz solar em diferentes posições topográficas (Hollunder et al., 2014) e, conseqüentemente, o estabelecimento generalizado dessa espécie. Esse padrão reforça o papel da heterogeneidade estrutural do fragmento na modulação dos filtros ambientais que claramente atuam de maneira diferente sobre as espécies.

Conforme discutido no arcabouço teórico deste trabalho, a estruturação de comunidades ecológicas não emerge exclusivamente da dependência espacial induzida pelo ambiente, na qual variáveis ambientais espacialmente estruturadas moldam indiretamente a distribuição das espécies ao longo do espaço. A organização espacial da biodiversidade resulta da interação entre filtros ambientais, processos espaciais e dinâmicas biológicas internas, atuando simultaneamente em diferentes escalas (Legendre & Legendre, 2012; Wagner, 2004; Dale & Fortin, 2014). Os resultados obtidos indicam que, além dos efeitos ambientais diretamente associados ao relevo, existe um componente espacial inerente que atua independentemente das variáveis ambientais mensuradas, capturado pelos modelos baseados em MEMs. Quando incorporados às análises, esses termos espaciais representam a estrutura espacial residual da comunidade, refletindo padrões que não foram explicitamente

mensurados ou que não puderam ser atribuídos diretamente às variáveis ambientais incluídas nos modelos (Legendre & Legendre, 2012).

Essa estrutura espacial pode ser interpretada à luz de dois mecanismos não excludentes: a dependência espacial induzida pelo ambiente e a autocorrelação espacial inerente. Parte dessa estrutura, especialmente aquela associada aos MEMs de larga escala, como MEM 1 e MEM 2, pode estar relacionada à dependência espacial induzida por variáveis ambientais que estão espacialmente estruturadas. Em ecossistemas florestais, fatores como propriedades edáficas, composição e profundidade do solo, fertilidade, textura e capacidade de retenção hídrica apresentam frequentemente forte organização espacial e exercem influência direta sobre a distribuição das espécies e de suas estratégias funcionais (Quesada et al., 2012; Lian et al., 2013). De forma semelhante, padrões espaciais de umidade do solo e do ar, associados à convergência e divergência de fluxos hídricos ao longo do relevo, podem estruturar a comunidade em larga escala, influenciando a composição taxonômica e funcional sem serem plenamente capturados por variáveis topográficas clássicas (Butenschoen et al., 2011; Deng et al., 2016). Assim estaríamos falando de processos exógenos, que geram estruturas espaciais induzidas e que estão operando em larga escala, podendo ser gradientes, ou regime histórico do uso da terra.

Nesse contexto, os MEMs de ampla escala refletem a atuação de um filtro ambiental ampliado, no qual fatores abióticos espacialmente estruturados moldam indiretamente a distribuição das espécies e das estratégias funcionais. Esse mecanismo é particularmente relevante para explicar padrões observados tanto na faceta taxonômica quanto na funcional, reforçando que parte da estrutura espacial da comunidade emerge de gradientes ambientais não explicitamente mensurados, mas ecologicamente relevantes. Por outro lado, os MEMs associados a escalas espaciais mais finas, como MEM 3, MEM 7 e MEM 9, indicam a presença de autocorrelação espacial inerente, gerada por processos biológicos internos à comunidade. Diferentemente da dependência espacial induzida pelo ambiente, esse tipo de autocorrelação reflete mecanismos como limitação por dispersão, interações de vizinhança, facilitação, mortalidade dependente de densidade e recrutamento espacialmente estruturado, que operam predominantemente em escalas locais e deixam assinaturas detectáveis nas análises espaciais (Law et al., 2009; Petritan et al., 2014; Fedriani et al., 2015; Ben Said, 2021).

Na faceta taxonômica, esses processos tendem a se manifestar como agregação espacial de espécies, resultando em padrões de similaridade composicional entre parcelas próximas. Já na faceta funcional, a autocorrelação espacial inerente se expressa como a agregação de estratégias ecológicas semelhantes no espaço, independentemente da identidade taxonômica das espécies envolvidas. Processos como a limitação por dispersão podem favorecer a coocorrência espacial de espécies funcionalmente semelhantes, especialmente quando síndromes funcionais estão associadas a modos de dispersão específicos. A maneira pela qual as sementes são dispersas e a frequência com que atingem locais favoráveis para o estabelecimento de uma nova plântula determinam a riqueza e a distribuição espacial das populações de plantas (Pijl L., 1982). A síndrome de dispersão está diretamente ligada à distância a qual os diásporos são capazes de alcançar (Cornelissen et al., 2003). As estruturas espaciais de escala fina capturadas as duas facetas parecem estar relacionadas ao tipo de dispersão de sementes no fragmento. A zoocoria está relacionada a ambientes mais úmidos (Howe e Smallwood., 1982) e é um indicativo de comunidades em bom estado de conservação (Fenner, 1985) que garantem maior proteção e oferta de recursos para a ocorrência de animais. O que é compatível com sua presença em parcelas de baixadas mais úmidas.

A integração dos MEMs às análises taxonômicas e funcionais reforça, portanto, a interpretação de que a estrutura da comunidade não é determinada exclusivamente por gradientes ambientais contemporâneos, mas emerge da ação conjunta de filtros ambientais, processos espaciais e dinâmicas bióticas internas. Esse resultado é consistente com a perspectiva de montagem de comunidades baseada em múltiplos filtros hierárquicos, na qual o ambiente seleciona o conjunto de estratégias viáveis, enquanto processos espaciais e biológicos modulam a distribuição dessas estratégias no espaço.

Desacoplamento de Escala: Taxonomia e Função Respondem a Distâncias Geográficas Distintas

Nossa segunda predição, que postulou o acoplamento espacial entre as facetas, foi refutada. Essa expectativa estava fundamentada na premissa de que, em sistemas nos quais o ambiente apresenta forte organização espacial, a dependência espacial da comunidade seria majoritariamente induzida pelo ambiente, resultando em escalas semelhantes para a composição de espécies e para atributos funcionais médios (Peres-Neto e Legendre, 2010; Legendre, 2019; Legendre e Legendre, 2012; Lozada et al. 2022). No entanto, os resultados

obtidos neste estudo indicam que a importância relativa dos processos que estruturam a comunidade varia de acordo com a escala espacial considerada, reforçando a ideia de que mecanismos determinísticos e estocásticos não atuam de forma excludente, mas simultânea e de maneira dependente da escala de observação (Chase, 2014; Chase & Myers, 2011; Karst et al., 2005; Punchi-Manage et al., 2013; Shipley et al., 2012). Essa variação entre escalas emerge de forma clara quando a estrutura espacial da comunidade é analisada por meio da Análise Multiescalar (MSO).

A faceta taxonômica mantém autocorrelação espacial significativa em escalas mais amplas, alcançando aproximadamente 430 m, enquanto a faceta funcional apresenta um padrão espacial mais restrito, com estabilização da variação em torno de 150 m. Esse desacoplamento espacial indica que os processos que estruturam a composição de espécies e aqueles que moldam os atributos funcionais médios da comunidade são distintos e operam de maneira distinta (Long et al., 2025). Em escalas mais amplas, gradientes ambientais espacialmente estruturados tendem a exercer maior influência sobre a distribuição de espécies. Estudos demonstram que uma ampla gama de nutrientes no solo e matéria orgânica afeta significativamente a composição das comunidades vegetais (Cleveland et al., 2011). Tal desacoplamento indica que os processos responsáveis pela organização da composição de espécies e aqueles que moldam os atributos funcionais, operam em escalas e de maneira distinta.

Em escalas mais amplas, gradientes ambientais espacialmente estruturados tendem a exercer maior influência sobre a distribuição das espécies, enquanto em escalas mais finas processos estocásticos, como dispersão limitada, mortalidade local e recrutamento agregado, passam a desempenhar papel mais relevante (Chase & Myers, 2011; Chase, 2014). Os padrões observados neste estudo são consistentes com essa expectativa, ainda que se manifestem de maneira diferenciada entre as facetas taxonômica e funcional. No caso da faceta taxonômica, a persistência de estrutura espacial em escalas intermediárias e amplas sugere que a distribuição das espécies reflete a atuação conjunta de gradientes ambientais e de processos espaciais de fina escala. A estruturação até 430 metros indica que a composição florística varia de forma gradual ao longo do espaço, compatível com mudanças progressivas na topografia ao longo dos transectos. Assim, percorrer 430 metros implica atravessar variações relevantes em posição topográfica, associadas a diferenças de drenagem, umidade do solo e temperatura, o que é consistente com a atuação dela como filtro. Ao mesmo tempo, a

contribuição expressiva do espaço sugere que processos que geram autocorrelação inerente também interferem nessa estruturação. Em síntese, para a faceta taxonômica, os principais processos estruturantes da comunidade atuam dentro de um raio de aproximadamente 430 metros.

A análise de partição da variação fornece um arcabouço complementar para interpretar esses padrões observados na MSO. Embora a MSO, por definição, não diferencie entre dependência espacial induzida pelo ambiente e autocorrelação inerente à comunidade, a partição da variação, permite inferir como essas componentes contribuem para a estrutura espacial total. Em ambas as facetas, a fração compartilhada entre ambiente e espaço foi a mais expressiva, indicando que os gradientes ambientais considerados são fortemente estruturados espacialmente. Essa fração compartilhada pode refletir tanto a influência direta do gradiente ambiental quanto processos de dispersão que ocorrem preferencialmente entre unidades amostrais ambientalmente semelhantes e espacialmente próximas (Gilbert & Lechowicz, 2004; John et al., 2007). Esse ponto de convergência entre processos determinísticos e estocásticos representa um dos principais desafios na interpretação de análises espaciais de comunidades. Quando o ambiente é espacialmente estruturado, torna-se metodologicamente difícil separar os efeitos de filtros ambientais daqueles associados à limitação de dispersão, uma vez que ambos produzem padrões espaciais semelhantes. Nesse contexto, valores elevados da fração compartilhada são esperados e frequentemente observados em estudos de comunidades vegetais tropicais (Chain-Guadarrama et al., 2012; Jones et al., 2011; Ruokolainen et al., 2007), como também ocorreu neste trabalho.

A interpretação dessa fração compartilhada depende da relação entre as frações puras. Quando a fração ambiental pura é significativa e a fração espacial pura não o é, a estrutura espacial tende a refletir predominantemente processos determinísticos associados ao ambiente. Por outro lado, quando a fração espacial pura é significativa, como observado principalmente para a faceta taxonômica, isso sugere a atuação de processos espaciais independentes das variáveis ambientais medidas, como limitação de dispersão ou variáveis ambientais não amostradas (Arellano et al., 2016; Brown et al., 2016; Cottenie, 2005). No presente estudo, a faceta taxonômica apresentou uma contribuição relativamente maior da fração espacial pura, reforçando a interpretação de que processos dispersivos e históricos desempenham papel relevante na organização da comunidade.

Ao contrário da faceta taxonômica, a faceta funcional da comunidade apresentou uma autocorrelação espacial muito mais restrita, embora tenha apresentado valores de variância mais elevada do que a faceta taxonômica. Seu comportamento espacial foi muito distinto. A Ordenação Multiescalar indicou que a estrutura funcional mantém autocorrelação espacial significativa apenas até cerca de 150 m, estabilizando-se rapidamente a partir dessa escala. Isso indica que, apesar de existir variação funcional entre parcelas próximas, essa variação deixa de se intensificar com o aumento da distância, revelando um limite espacial claro para os processos que estruturam os atributos funcionais médios da comunidade (Wagner, 2004; Peres-Neto & Legendre, 2010). Assim, diferentemente da faceta taxonômica, cuja variação continua aumentando em escalas mais amplas, a faceta funcional apresenta um padrão de estabilização espacial em extensões menores.

Esse padrão sugere que a estrutura funcional expressa pela matriz CWM responde mais fortemente a processos que operam em escalas mais finas, representados predominantemente pela autocorrelação inerente (Legendre & Legendre, 2012; Wagner, 2004). A ausência de informações de microclima, propriedades físico-químicas do solo, heterogeneidade do dossel pode ter inflado a fração espacial, mascarando a atuação de processos ambientais locais que operam em escalas inferiores àquelas representadas por variáveis como elevação e declividade. Dessa forma, parte da variação funcional atribuída a fração espacial pode ter influência de influência de gradientes ambientais não mensurados que operam em microescala, reforçando a interpretação de que a estrutura funcional da comunidade é regulada por processos ambientais finos, espacialmente organizados, porém dificilmente capturáveis por descritores ambientais tradicionais.

A estabilização da variância funcional em torno de 150 m indica, portanto, a presença de uma estrutura funcional espacialmente organizada, porém estabilizada, o que é compatível com a ideia de redundância funcional. Nesse contexto, diferentes espécies ocupam posições distintas ao longo do gradiente espacial e topográfico, mas compartilham estratégias funcionais semelhantes, de modo que substituições taxonômicas não se traduzem em alterações proporcionais nos valores médios dos atributos funcionais (ver Walker, 1992; Rosenfeld, 2002). Assim, ainda que a variância funcional seja elevada em termos absolutos, sua estabilização espacial significa que a divergência funcional deixa de se intensificar com o aumento da distância. Isso é reflexo de uma convergência funcional imposta por filtros ambientais locais (John et al., 2007; Ruokolainen et al., 2007). Comunidades com maior

sobreposição funcional tendem, em média, a apresentar maior estabilidade frente a perturbações (Biggs et al., 2020). Mas esse efeito depende da diversidade interna dos grupos funcionais e da natureza da perturbação.

Nesse sentido, a redundância funcional deve ser interpretada com cautela. Evidências recentes indicam que esse conceito não deve ser entendido como indicativo de espécies “dispensáveis”, mas sim como um gradiente de sobreposição funcional entre espécies que permanecem ecologicamente distintas e suficientemente diferenciadas permitindo a coexistência (Eisenhauer et al., 2023). Assim, mesmo quando espécies desempenham funções próximas, suas limitações e respostas podem diferir, o que impõe limites à capacidade de amortecimento funcional do sistema. A comparação direta entre as duas facetas reforça que a taxonomia e a função respondem de forma parcialmente independente às variações topográficas e que essa resposta é fortemente dependente da escala espacial considerada. Enquanto a faceta taxonômica permanece estruturada até aproximadamente 430 m, refletindo a atuação conjunta de gradientes ambientais amplos e processos espaciais, a faceta funcional é organizada predominantemente em microescala, sendo moldada por filtros locais que promovem convergência funcional. Assim, a comunidade pode apresentar elevada rotatividade de espécies ao longo do gradiente, sem que isso implique mudanças equivalentes no funcionamento médio do sistema (Chase & Myers, 2011; Legendre et al., 2009).

Por fim, processos biológicos não mensurados neste estudo podem reforçar esse padrão funcional. A redução do alcance de dispersores de sementes associada à defaunação, amplamente documentada na Mata Atlântica (Marques et al., 2021), pode favorecer o recrutamento agregado de espécies com estratégias funcionais semelhantes, intensificando a autocorrelação funcional em escalas curtas (Cottenie, 2005; Arellano et al., 2016). Logo, embora a estabilização da estrutura funcional em 150 m indique certo amortecimento funcional frente à substituição de espécies, esse amortecimento depende da manutenção da diversidade taxonômica e dos processos ecológicos que a sustentam.

Nossos achados revelam que, ao analisarmos a mudança na composição ao longo do tempo, existe um desacoplamento entre as duas facetas estudadas. Em outras palavras, embora a composição de espécies varie com o aumento da distância geográfica, a faceta funcional se torna estável em escalas espaciais menores. Até cerca de 400 metros de distância, detectamos uma substituição contínua de espécies. Por outro lado, os atributos funcionais desta

comunidade se estabilizam muito antes, em torno de 150 metros de distância. A partir deste raio (~150 m), mesmo que novas espécies ocorram, elas tendem a apresentar respostas funcionais semelhantes às espécies presentes nas parcelas originais, não acrescentando novas funções ao conjunto. Esse resultado implica uma redundância funcional elevada: múltiplas espécies diferentes ocupam nichos funcionais análogos, de modo que a perda ou ganho de uma espécie é compensado por outra funcionalmente similar. Essa configuração confere estabilidade à faceta funcional mesmo diante de mudanças na faceta taxonômica; isso implica um sistema com alta resiliência.

Diante disso, propomos um modelo conceitual (**Figura 12**) que ilustra a maneira como a faceta taxonômica e a faceta funcional se distribuem ao longo do espaço. Na parte superior da figura, há dois variogramas conceituais. O eixo horizontal (X) representa a distância geográfica entre parcelas (em metros), e o eixo vertical (Y) mostra a variância observada. A curva verde representa a faceta taxonômica, cuja variância continua crescendo até aproximadamente 430 metros, evidenciando substituição gradual de espécies ao longo do espaço. A curva vermelha, por sua vez, representa a faceta funcional, cuja variância aumenta até por volta de 150 metros, seguida de estabilização, indicando que, após essa distância, novas espécies adicionadas ao conjunto não alteram significativamente os atributos funcionais médios da comunidade. As manchas e localizam-se adjacentes umas às outras e por volta dos 800 metros, os semivariogramas das facetas apresentam uma nova queda na variância. Essa diminuição reflete o fato de que, nessas distâncias, as unidades amostrais, por exemplo, áreas de baixadas encostas ou topos, apresentam uma queda na variância e voltam a ser semelhantes as primeiras unidades representadas no modelo. A recuperação de similaridade entre as parcelas nessa faixa de distância indica que os filtros ambientais voltam a selecionar conjuntos de espécies e estratégias similares.

Na parte inferior da **Figura 12**, essa lógica é representada por manchas espaciais de autocorrelação. Os círculos verdes maiores indicam a extensão espacial ao longo da qual a composição florística (faceta taxonômica) segue variando de forma significativa, até cerca de 430 metros. Dentro dessas áreas verdes, inserem-se círculos vermelhos menores, que delimitam a escala na qual os atributos funcionais se estabilizam, a cerca de 150 metros. Nesse raio, mesmo com a substituição de espécies, a média funcional das comunidades se mantém estável. Assim o modelo expressa a presença de múltiplas manchas funcionais

redundantes inseridas dentro de manchas taxonômicas maiores, uma consequência direta da redundância funcional e da organização multiescalar das facetas estudadas. Esse modelo traduz a ideia de que os traços funcionais se estabilizam em pequenas distâncias, sendo moldados por filtros locais finos e dispersão limitada, enquanto a composição de espécies responde a topografia, a processos estocásticos e históricos que operam em extensões maiores.

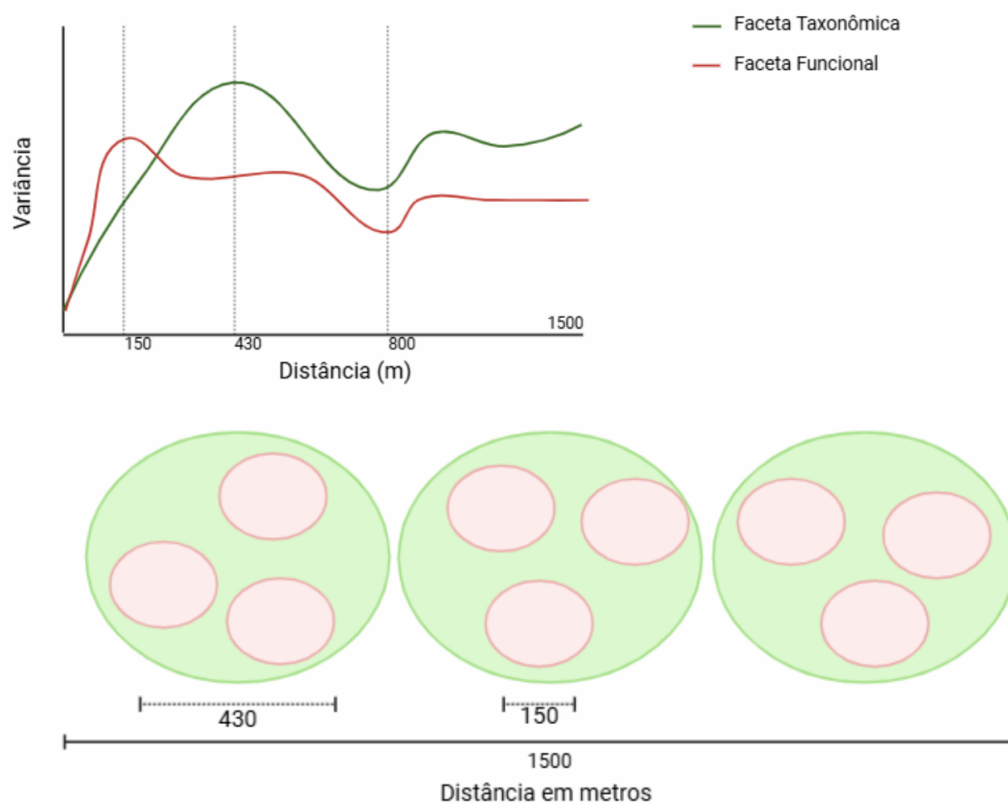


Figura 12. Modelo conceitual de desacoplamento espacial entre diversidade taxonômica e funcional em uma comunidade vegetal tropical. Parte superior: variograma teórico, com variância acumulada das facetas taxonômica (linha verde) e funcional (linha vermelha) ao longo da distância geográfica. A variância da faceta taxonômica continua aumentando até 430 m, enquanto a funcional se estabiliza por volta de 150 m. Parte inferior: representação esquemática da paisagem, com elipses verdes indicando a escala de variação da faceta taxonômica (até 430 m) e elipses vermelhas menores representando manchas funcionais redundantes (até 150 m). As árvores simbolizam substituição de espécies, e as setas tracejadas ilustram as distâncias características de autocorrelação para cada faceta. O modelo destaca a importância de considerar escalas múltiplas na análise da biodiversidade e no planejamento de ações de conservação

A hipótese proposta para explicar o padrão observado é que a faceta funcional é fortemente controlada por filtros ambientais de microescala, enquanto a faceta taxonômica está mais associada à limitação de dispersão e à estocasticidade na montagem da comunidade.

Mais especificamente, defende-se que os atributos funcionais médios da comunidade (a estrutura funcional expressa na matriz CWM) respondem rapidamente às variações finas do ambiente, como profundidade do solo, acúmulo de matéria orgânica, umidade, exposição solar e elevação, fatores que variam em escalas de dezenas a poucas centenas de metros. Esses fatores atuam como filtros ambientais, selecionando traços compatíveis com as condições locais impostas aos organismos. Como consequência, observa-se uma convergência funcional (Mason et al., 2011; Doležal e Mudrák, 2025) local: mesmo que diferentes espécies estejam presentes, a imposição das mesmas condições ambientais tende a favorecer espécies funcionalmente equivalentes. Essa filtragem ambiental de curta escala levaria a uma “saturação” da diversidade funcional em distâncias reduzidas, o que justificaria a estabilização observada em torno de 150 metros.

Em contrapartida, a composição de espécies continua mudando até em distâncias mais amplas, pois não responde apenas a fatores ambientais. Mecanismos como limitação de dispersão, mortalidade local, recrutamento agregado, processos estocásticos e a própria história de ocupação das áreas atuam na substituição de espécies, sem que isso necessariamente resulte em alterações relevantes nos traços funcionais médios da comunidade. Esses processos explicam por que a faceta funcional deixa de variar em extensões menores, enquanto a faceta taxonômica segue aumentando sua variação, alcançando aproximadamente 430 metros.

Portanto, o padrão de escalas diferenciadas entre as facetas emergiria do contraste entre a força seletiva dos filtros ambientais, que operam localmente e rapidamente definem o conjunto de atributos funcionais, e os processos ligados à dispersão e à história ecológica das espécies, que influenciam a composição taxonômica mais amplas.

6 CONCLUSÃO

Este estudo demonstrou que as facetas taxonômica e funcional são filtradas pela topografia e estão espacialmente estruturadas. Essa estruturação espacial depende da escala,

com respostas distintas entre as facetas taxonômica e funcional da biodiversidade. Houve um desacoplamento espacial entre as facetas taxonômica a 430 metros e a funcional a 150 metros. Esses padrões indicam que a organização da comunidade resulta da atuação conjunta de filtros ambientais que estão espacialmente estruturados, associados à topografia, e processos estocásticos afetam de forma distinta cada faceta. A elevada redundância funcional observada sugere sistemas funcionalmente estáveis e resilientes, uma vez que a perda ou substituição de espécies não implica, necessariamente, a perda imediata de funções na comunidade. Esse padrão reflete o compartilhamento de atributos funcionais semelhantes por diferentes espécies, que contribuem de forma convergente para os mesmos processos ecológicos.

Entretanto, esse resultado não diminui a importância da diversidade taxonômica, que permanece fundamental para a manutenção de um amplo espectro de respostas ecológicas e para a capacidade adaptativa da comunidade frente a mudanças ambientais. Ainda que espécies desempenhem funções semelhantes, elas não são substituíveis. Assim, os resultados reforçam que composição e função não respondem necessariamente de maneira equivalente ao espaço, destacando a importância de múltiplas abordagens para compreender a estruturação de comunidades florestais na Mata Atlântica, e quem sabe, planejar melhor a conservação.

7 REFERÊNCIAS

- ADAMS, Henry D. et al. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology & Evolution*, v. 1, n. 9, p. 1285–1291, 2017.
- ADDICOTT, J. F. et al. Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. *Oikos*, v. 49, p. 340–346, 1987.
- AMORIM, Thiago de Azevedo; FREITAS, André Felipe Nunes de; PEREIRA, Marcos Gervásio. Árvores e lianas em um fragmento florestal Sul-Fluminense: relação entre variáveis ambientais e estrutura dos dois componentes lenhosos. 2012. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 2012.
- APAZA-QUEVEDO, Amira et al. Elevation, topography, and edge effects drive functional composition of woody plant species in tropical montane forests. *Biotropica*, v. 47, n. 4, p. 449–458, 2015.
- ARELLANO, G. et al. Environmental filtering and dispersal limitation in tropical tree communities along elevational gradients. *Journal of Vegetation Science*, v. 27, n. 6, p. 1159–1171, 2016.
- BELLINGHAM, P. J.; TANNER, E. V. J. The influence of topography on tree growth, mortality, and recruitment in a tropical montane forest. *Biotropica*, v. 32, n. 3, p. 378–384, 2000.
- BENNIE, J.; HUNTLEY, B.; WILSON, R. J.; WALMSLEY, C. A. Slope, aspect and climate: spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland. *Ecological Modelling*, v. 216, n. 1, p. 47–59, 2008.
- BEN-SAID, M. Spatial point-pattern analysis as a powerful tool in identifying pattern-process relationships in plant ecology: an updated review. *Ecological Processes*, v. 10, n. 1, p. 56, 2021.
- BORCARD, D.; GILLET, F.; LEGENDRE, P. *Numerical ecology with R*. 2. ed. Cham: Springer, 2018.
- BORCARD, Daniel; LEGENDRE, Pierre; DRAPEAU, Pierre. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, v. 73, n. 3, p. 1045–1055, 1992.
- BOYLE, Brad et al. The taxonomic name resolution service: an online tool for automated standardization of plant names. *BMC bioinformatics*, v. 14, n. 1, p. 16, 2013.
- BRAY, J. Roger; CURTIS, John T. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological monographs*, v. 27, n. 4, p. 326–349, 1957.
- BRODRIBB, Timothy J. et al. Hanging by a thread? Forests and drought. *Science*, v. 368, n. 6488, p. 261–266, 2020.
- BROWN, C. et al. Linking ecological processes with spatial and non-spatial patterns in plant communities. *Journal of Ecology*, v. 99, n. 6, p. 1402–1414, 2011.
- BUTENSCHOEN, Olaf; SCHEU, Stefan; EISENHAUER, Nico. Interactive effects of warming, soil humidity and plant diversity on litter decomposition and microbial activity. *Soil Biology and Biochemistry*, v. 43, n. 9, p. 1902–1907, 2011.
- CARNAVAL, A. C.; MORITZ, C. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, v. 35, n. 7, p. 1187–1201, 2008.

- CERVELLI, E. W.; LUNDHOLM, J. T.; DU, X. Spontaneous urban vegetation and habitat heterogeneity in Xi'an, China. *Landscape and Urban Planning*, v. 120, p. 25–33, 2013.
- CHAIN-GUADARRAMA, A. et al. Environmental and spatial controls of tree community composition in tropical forests. *Journal of Ecology*, v. 100, n. 5, p. 1101–1112, 2012.
- CHASE, J. M. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science*, v. 25, n. 2, p. 319–322, 2014.
- CHASE, J. M.; MYERS, J. A. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, v. 366, p. 2351–2363, 2011.
- CLEVELAND, Cory C. et al. Relationships among net primary productivity, nutrients and climate in tropical rain forest. *Ecology Letters*, v. 14, n. 9, p. 939–947, 2011.
- CLOSE, Dugald C.; MCARTHUR, Clare. Rethinking the role of many plant phenolics: protection from photodamage not herbivores? *Oikos*, v. 99, n. 1, p. 166–172, 2002.
- CORNELISSEN, Johannes H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, v. 51, n. 4, p. 335–380, 2003.
- COTTENIE, K. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, v. 8, n. 11, p. 1175–1182, 2005.
- CURRIE, D. J. et al. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, v. 7, n. 12, p. 1121–1134, 2004.
- DALE, M. R. T. Spatial pattern analysis in plant ecology. *Ecology*, v. 88, p. 366–370, 1999.
- DALE, M. R. T.; FORTIN, M.-J. *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge: Cambridge University Press, 2014.
- DE BELLO, F. et al. *Handbook of trait-based ecology: from theory to R tools*. Cambridge: Cambridge University Press, 2021.
- DE CANDOLLE, A. P. *Catalogus plantarum horti botanici Monspelienensis*. Montpellier: J. Martel, 1813.
- DENG, Jiaojiao et al. Forest understory vegetation study: current status and future trends. **Forestry Research**, v. 3, p. 6, 2023.
- DENG, Lei et al. Severe depletion of soil moisture following land-use changes for ecological restoration. *Forest Ecology and Management*, v. 366, p. 1–10, 2016.
- DOLEŽAL, Jiří; MUDRÁK, Ondřej. Trait Convergence Dominates Community Assembly Across Contrasting Himalayan Habitats: Integrating Above-and Belowground Strategies With Phylogenetic Structure. **bioRxiv**, p. 2025.08. 12.669809, 2025.
- DONOVAN, L. A. et al. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 26, n. 2, p. 88–95, 2011.
- DRAY S, Bauman D, Blanchet G, Borcard D, Clappe S, Guénard G, Jombart T, Larocque G, Legendre P, Madi N, Wagner HH (2024). *_adespatial: Multivariate Multiscale SpatialAnalysis_*. R package version 0.3-24,
- DRAY, S. et al. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs*, v. 82, n. 3, p. 257–275, 2012.

- DRAY, S.; LEGENDRE, P.; PERES-NETO, P. R. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling*, v. 196, n. 3–4, p. 483–493, 2006.
- EISENHAUER, Nico et al. Reconsidering functional redundancy in biodiversity research. *npj Biodiversity*, v. 2, n. 1, p. 9, 2023.
- ELLENBERG, D.; MUELLER-DOMBOIS, D. Aims and methods of vegetation ecology. New York: Wiley, 1974.
- EUROPEAN SPACE AGENCY (ESA). Copernicus Global Digital Elevation Model – DGED 2023_1. Distribuído via OpenTopography. Disponível em: <https://opentopography.org/citations>. Acesso em: mar. 2025.
- FARQUHAR, Graham D. et al. Carbon isotope fractionation and plant water-use efficiency. In: RUNDEL, P. W.; EHRLINGER, J. R.; NAGY, K. A. (eds.). *Stable isotopes in ecological research*. New York: Springer, 1989. p. 21–40.
- FEDRIANI, J. M. et al. Unravelling conflicting density- and distance-dependent effects on plant reproduction using a spatially explicit approach. *Journal of Ecology*, v. 103, n. 5, p. 1344–1353, 2015.
- FEDRIANI, J. M.; WIEGAND, T. Hierarchical mechanisms of spatially contagious seed dispersal in complex seed-disperser networks. *Ecology*, v. 95, n. 2, p. 514–526, 2014.
- FELS, John Edward. Modeling and mapping potential vegetation using digital terrain data: applications in the Ellicott Rock Wilderness of North Carolina, South Carolina, and Georgia. 1994. Tese (Doutorado) – North Carolina State University, Raleigh, 1994.
- FENNER, Michael. Soil seed banks. In: *Seed ecology*. Dordrecht: Springer, 1985. p. 57–71.
- FRANKLIN, Janet. Predictive vegetation mapping: geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography*, v. 19, n. 4, p. 474–499, 1995.
- FRANKS, P. J.; FARQUHAR, G. D. The effect of exogenous abscisic acid on stomatal development, stomatal mechanics, and leaf gas exchange. *Plant Physiology*, v. 125, n. 2, p. 935–942, 2001.
- FREEZE, R. Allan. Role of subsurface flow in generating surface runoff: 1. Base flow contributions to channel flow. *Water Resources Research*, v. 8, n. 3, p. 609–623, 1972.
- GADOW, K. v. et al. Forest structure and diversity. In: PUKKALA, T.; GADOW, K. v. (eds.). *Continuous Cover Forestry*. Dordrecht: Springer, 2012. p. 29–83.
- GARNIER, E. et al. Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands. *Annals of Botany*, v. 99, n. 5, p. 967–985, 2007.
- GARNIER, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M. et al. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637
- GASTON, K. J. et al. Abundance–occupancy relationships. *Journal of Applied Ecology*, v. 37, p. 39–59, 2000.
- GEIGER, Dietmar et al. Activity of guard cell anion channel SLAC1 is controlled by drought-stress signaling kinase-phosphatase pair. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 106, n. 50, p. 21425–21430, 2009.
- GILBERT, B.; LECHOWICZ, M. J. Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 101, n. 20, p. 7651–7656, 2004.
- GIVNISH, Thomas J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, v. 15, n. 2, p. 63–92, 1988.

- GLEASON, Sean M. et al. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist*, v. 209, n. 1, p. 123–136, 2016.
- GOWER, J. C. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, v. 27, p. 857–871, 1971.
- GUTIÉRREZ, A. G.; HUTH, A. Successional stages of primary temperate rainforests of Chiloé Island, Chile. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 14, n. 4, p. 243–256, 2012.
- HAWKINS, B. A. Are we making progress toward understanding the global diversity gradient? *Basic and Applied Ecology*, v. 5, n. 1, p. 1–3, 2004.
- HAWKINS, B. A. et al. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, v. 84, n. 12, p. 3105–3117, 2003.
- HOLLUNDER, R. K. et al. Topography and vegetation structure mediate drought impacts on the understory of the South American Atlantic Forest. *Science of the Total Environment*, v. 766, p. 144234, 2021.
- HOLLUNDER, R. K. et al. Vapor pressure deficit drives the mortality of understorey woody plants during drought recovery in the Atlantic Forest. *Journal of Vegetation Science*, v. 35, n. 1, p. e13222, 2024.
- HOLLUNDER, Renan Köpp et al. Associação entre espécies de sub-bosque e variação topográfica em um fragmento de Floresta Atlântica no Estado do Espírito Santo. *Acta Scientiae & Technicae*, v. 2, n. 2, p. 35–41, 2014.
- HOLLUNDER, Renan Köpp et al. Regional and local determinants of drought resilience in tropical forests. *Ecology and Evolution*, v. 12, n. 5, e8943, 2022.
- HOLLUNDER, Renan Köpp et al. Topography and vegetation structure mediate drought impacts on the understory of the South American Atlantic Forest. *Science of the Total Environment*, v. 766, p. 144234, 2021.
- HOLYOAK, M.; LEIBOLD, M. A.; HOLT, R. D. (eds.). *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. Chicago: University of Chicago Press, 2005.]
- HOOK, Paul B.; BURKE, Ingrid C. Biogeochemistry in a shortgrass landscape: control by topography, soil texture, and microclimate. *Ecology*, v. 81, n. 10, p. 2686–2703, 2000.
- HORN, B. K. P. Hill shading and the reflectance map. *Proceedings of the IEEE*, n. 69, v. 01, p. 14–47, 1981.
- HOWE, Henry F.; SMALLWOOD, Judith. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 13, p. 201–228, 1982.
- HUANG, L. L. et al. Mummified Magnoliaceae woods from the upper Oligocene of South China: biogeography, paleoecology and wood trait evolution implications. *Journal of Systematics and Evolution*, 2019.
- HUBBELL, S. P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, v. 19, n. 1, p. 166–172, 2005.
- HUBBELL, S. P. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 2011.
- HUI, G.; ZHANG, G.; ZHAO, Z.; YANG, A. Methods of forest structure research: a review. *Current Forestry Reports*, v. 5, p. 142–154, 2019.
- JOHN, Robert et al. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 104, n. 3, p. 864–869, 2007.

- JONES, M. M.; SZYSKA, B.; KESSLER, M. Microhabitat partitioning promotes plant diversity in a tropical montane forest. *Global Ecology and Biogeography*, v. 20, n. 4, p. 558–569, 2011.
- KEDDY, Paul A. A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology*, v. 6, n. 6, p. 621–626, 1992.
- LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity. *Ecology*, v. 91, n. 1, p. 299–305, 2010.
- LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P.; SHIPLEY, B. FD: Measuring functional diversity from multiple traits. R package, 2014. KARST, J.; GILBERT, B.; LECHOWICZ, M. J. Fern community assembly. *Ecology*, v. 86, n. 9, p. 2473–2486, 2005.
- LAW, R. et al. Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory. *Journal of Ecology*, v. 97, n. 4, p. 616–628, 2009.
- LAWTON, J. H. Are there general laws in ecology? *Oikos*, v. 84, p. 177–192, 1999.
- LEGENDRE, P. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, v. 100, n. 6, e02813, 2019.
- LEGENDRE, P.; ANDERSON, M. J. Distance-based redundancy analysis. *Ecological Monographs*, v. 69, n. 1, p. 1–24, 1999.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. Numerical ecology. Amsterdam: Elsevier, 2012.
- LEGENDRE, Pierre; GALLAGHER, Eugene D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, v. 129, n. 2, p. 271–280, 2001.
- LEISHMAN, M. R. et al. The evolutionary ecology of seed size. In: FENNER, M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford: CABI, 2000. p. 31–57.
- LENOIR, J. et al. Local temperatures inferred from plant communities suggest strong spatial buffering of climate warming across Northern Europe. *Global Change Biology*, v. 19, n. 5, p. 1470–1481, 2013.
- LEVIN, S. A. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, v. 73, n. 6, p. 1943–1967, 1992.
- LI, L. et al. Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in species-rich forests. *Ecology Letters*, v. 18, n. 9, p. 899–906, 2015.
- LI, L.; MCINTYRE, S.; WU, J.; LIU, X. Spatial distributions of tree species in a subtropical forest of China. *Oikos*, v. 118, n. 4, p. 495–502, 2009.
- LIEBSCH, D.; MARQUES, M. C. M.; GOLDENBERG, R. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? *Biological Conservation*, v. 141, n. 6, p. 1717–1725, 2008.
- LIN, Guojun et al. Separating the effects of environment and space on tree species distribution: from population to community. *PLOS ONE*, v. 8, n. 2, e56171, 2013.
- LONG, Q. et al. Environmental filtering and dispersal limitation shape diversity in a subtropical karst forest. *Frontiers in Plant Science*, v. 16, p. 1655071, 2025.
- LOZADA, M. et al. Scale-dependent relationships between functional and taxonomic diversity. *Journal of Ecology*, v. 110, n. 4, p. 823–836, 2022.
- MAGURRAN, A. E. Measuring biological diversity. Oxford: Blackwell Science, 2004.

- MARCÍLIO-SILVA, V.; ZWIENER, V. P.; MARQUES, M. C. M. Metacommunity structure in the Brazilian Atlantic Forest. *Diversity and Distributions*, v. 23, n. 10, p. 1110–1119, 2017.
- MARQUES, M. C. M.; GRELLE, C. E. V. (eds.). *The Atlantic Forest: history, biodiversity, threats and opportunities*. Cham: Springer, 2021.
- MASON, Norman WH et al. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *Journal of Ecology*, v. 99, n. 3, p. 788–796, 2011.
- MEDEIROS, Carlos Augusto Guimarães; MARTINS, André Mendes. Geometria Sol-Terra: revisão didática com ênfase no hemisfério sul e direcionada pela ABNT NBR 10899:2013. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENERGIA SOLAR, 2020, Campinas. Anais... Campinas: CBENS, 2020.
- MEINZER, F. C. et al. Xylem hydraulic safety margins in woody plants. *Functional Ecology*, v. 23, p. 922–930, 2009.
- MOESLUND, Jens-Christian et al. Topographically controlled soil moisture is the primary driver of local vegetation patterns across a lowland region. *Ecosphere*, v. 4, n. 7, art. 91, 2013.
- MOLES, A. T.; WESTOBY, M. Seed size and plant strategy. *Oikos*, v. 113, n. 1, p. 91–105, 2006.
- MOORE, Ian D. et al. Soil attribute prediction using terrain analysis. *Soil Science Society of America Journal*, v. 57, n. 2, p. 443–452, 1993.
- MORAN, M. Susan et al. Mapping surface energy balance components by combining Landsat Thematic Mapper and ground-based meteorological data. *Remote Sensing of Environment*, v. 30, n. 1, p. 77–87, 1989.
- MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, v. 403, n. 6772, p. 853–858, 2000.
- OCHOA-BELTRÁN, A. et al. Plant trait assembly along elevation gradients. *Land*, v. 10, n. 10, p. 1057, 2021.
- ØKLAND, R. H.; RYDGREN, K.; ØKLAND, T. Species richness in boreal swamp forests of SE Norway: the role of surface microtopography. *Journal of Vegetation Science*, v. 19, n. 1, p. 67–74, 2008.
- OKSANEN, J. et al. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.7-2. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Acesso em: out. 2025.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. et al. Análise florística da Floresta Atlântica sensu lato. *Rodriguésia*, v. 56, n. 87, p. 185–235, 2005.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation. *Biotropica*, v. 32, n. 4b, p. 793–810, 2000.
- PAVOINE, S. et al. Linking phylogeny, traits and environment. *Journal of Ecology*, v. 99, n. 1, p. 165–175, 2011.
- PERES-NETO, P. R.; LEGENDRE, P. Estimating and controlling spatial structure. *Global Ecology and Biogeography*, v. 19, n. 2, p. 174–184, 2010.
- PETRITAN, I. C. et al. Overstory succession in a mixed *Quercus petraea*–*Fagus sylvatica* old growth forest revealed through the spatial pattern of competition and mortality. *Forest Ecology and Management*, v. 326, p. 9–17, 2014.
- PIANKA, E. R. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist*, v. 100, n. 910, p. 33–46, 1966.
- PIJL, Leendert van der. *Principles of dispersal in higher plants*. Berlin: Springer-Verlag, 1982.

- POORTER, Lourens; BONGERS, Frans. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, v. 87, n. 7, p. 1733–1743, 2006.
- PUNCHI-MANAGE, R. et al. Effects of topography on tree assemblages. *Journal of Ecology*, v. 101, n. 6, p. 149–160, 2013.
- QIAN, H.; RICKLEFS, R. E. Out of the tropical lowlands: latitude versus elevation. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 31, n. 10, p. 738–741, 2016.
- QUESADA, Carlos Alberto et al. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*, v. 9, n. 6, p. 2203–2246, 2012.
- RABELO, Guilherme R. et al. Structural and ecophysiological adaptations to forest gaps. *Trees*, v. 27, n. 1, p. 259–272, 2013.
- REICH, Peter B. The worldwide fast–slow plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, v. 102, n. 2, p. 275–301, 2014.
- RICKLEFS, R. E. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, v. 7, n. 1, p. 1–15, 2004.
- RICKLEFS, R. E. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, v. 235, n. 4785, p. 167–171, 1987.
- RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. Species diversity: regional and historical influences. *Species Diversity in Ecological Communities*, p. 350–363, 1993.
- ROSENFELD, J. S. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, v. 98, n. 1, p. 156–162, 2002.
- RUOKOLAINEN, K. et al. Disentangling floristic patterns in Amazonian forests. *Journal of Biogeography*, v. 34, p. 682–696, 2007.
- SANDERS, N. J.; RAHBEK, C. The patterns and causes of elevational diversity gradients. *Ecography*, v. 35, n. 1, p. 1–13, 2012.
- SCHUPP, E. W.; FUENTES, M. Spatial patterns of seed dispersal. *Ecoscience*, v. 2, n. 3, p. 267–275, 1995.
- SER (Society for Ecological Restoration); INSR (International Network for Seed-Based Restoration); RBGK (Royal Botanic Gardens, Kew). *Seed Information Database (SID)*. 2023. Disponível em: <https://ser-sid.org/> (acesso em 20 fevereiro 2025).
- SHIPLEY, B. et al. Quantifying niche-based and stochastic processes. *Ecology*, v. 93, n. 4, p. 760–769, 2012.
- SHIPLEY, B. et al. Reinforcing loose foundation stones in trait-based ecology. *Oecologia*, v. 180, n. 4, p. 923–931, 2016.
- SHIPLEY, B., de Bello, F., Cornelissen, J. H. C., Laliberté, É., Laughlin, D. C., & Reich, P. B. 2016. Reinforcing foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, 180(4), 923–931.
- SILVA, M. G.; TABARELLI, M. Seed dispersal and recruitment in Atlantic Forest. *Acta Oecologica*, v. 22, n. 5–6, p. 259–268, 2001.
- SIMPSON, B. B. Quaternary biogeography of high montane South America. In: DUELLMAN, W. E. (ed.). *The South American Herpetofauna*. Lawrence: University of Kansas, 1979. p. 157–188.

- SIMPSON, G. G. Principles of animal taxonomy. New York: Columbia University Press, 1961.
- SINGH, Shipra. Understanding the role of slope aspect in shaping vegetation attributes and soil properties in montane ecosystems. *Tropical Ecology*, v. 59, n. 3, p. 417–430, 2018.
- TABARELLI, M.; VILLANI, J. P.; MANTOVANI, W. Aspectos da sucessão secundária. *Revista do Instituto Florestal*, v. 5, n. 1, p. 99–112, 1993.
- TORRES-LEITE, F. et al. Florística de Rubiaceae no Espírito Santo. *Rodriguésia*, v. 69, n. 2, p. 561–576, 2018.
- TORRES-LEITE, F. et al. Light responses of understory Rubiaceae. *Flora*, v. 261, p. 151487, 2019.
- VELLEND, Mark. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology*, v. 85, n. 2, p. 183–206, 2010. WAGNER, H. H. A generalized framework for multiscale ordination. *Ecology*, v. 85, p. 915–927, 2004.
- VELLEND, Mark. The theory of ecological communities. In: **The theory of ecological communities**. Princeton University Press, 2016.
- WAGNER, H. H. A generalized framework for multiscale ordination. *Ecology*, v. 85, p. 915–927, 2004. yang
- WALTER, H.; BURNETT, J. H. Ecology of tropical and subtropical vegetation. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1971.
- WANG, Q.; WANG, C.-J.; WAN, J.-Z. Topography and plant functional traits. *Flora*, v. 293, p. 152116, 2022.
- WARREN, B. H. et al. Islands as model systems in ecology and evolution: prospects fifty years after MacArthur–Wilson. *Ecology Letters*, v. 18, n. 2, p. 200–217, 2015.
- WEBSTER, M. Webster's Encyclopedic Unabridged Dictionary of the English Language. New York: Portland House, 1989.
- WIENS, J. A. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, v. 3, n. 4, p. 385–397, 1989.
- WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, v. 428, n. 6985, p. 821–827, 2004.
- ZEVENBERGEN, L. W.; THORNE, C. R. Quantitative analysis of land surface topography. *Earth Surface Processes and Landforms*, v. 12, n. 1, p. 47–56, 1987.
- ZHENG, J. et al. Community assembly along elevation gradients. *Frontiers in Plant Science*, v. 13, p. 1041742, 2022.