

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

LUCAS ERICKSON NASCIMENTO DA COSTA

EFEITOS DOS PROCESSOS ESTOCÁSTICOS E DETERMINÍSTICOS SOBRE A
COMUNIDADE DE SAMAMBAIAS EM REMANESCENTES DE FLORESTA
ATLÂNTICA NO NORDESTE DO BRASIL

RECIFE

2016

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

LUCAS ERICKSON NASCIMENTO DA COSTA

**EFEITOS DOS PROCESSOS ESTOCÁSTICOS E DETERMINÍSTICOS SOBRE A
COMUNIDADE DE SAMAMBAIAS EM REMANESCENTES DE FLORESTA
ATLÂNTICA NO NORDESTE DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos à obtenção do grau de Mestre em Biologia Vegetal. Orientadora: Prof^a Dra. Iva Carneiro Leão Barros.

RECIFE
2016

Catálogo na fonte

Elaine Barroso

CRB 1728

Costa, Lucas Erickson Nascimento da

Efeitos dos processos estocásticos e determinísticos sobre a comunidade de samambaias em remanescentes de Floresta Atlântica no nordeste do Brasil / Lucas Erickson Nascimento da Costa – Recife: O Autor, 2016.

59 folhas: fig., tab.

Orientadora: Iva Carneiro Leão Barros

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Biologia Vegetal, 2016.

Inclui referências, apêndices e anexos.

1. Samambaia 2. Mata Atlântica 3. Brasil, Nordeste I. Barros, Iva Carneiro Leão (orientadora) II. Título

587.3

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB-2016-299

LUCAS ERICKSON NASCIMENTO DA COSTA

“EFEITOS DOS PROCESSOS ESTOCÁSTICOS E DETERMINÍSTICOS SOBRE A
COMUNIDADE DE SAMAMBAIAS EM REMANESCENTES DE FLORESTA
ATLÂNTICA NO NORDESTE DO BRASIL”

APROVADA EM 22/02/2016

BANCA EXAMINADORA

Dra. Iva Carneiro Leão Barros (Orientadora) – UFPE

Dr. Xavier Arnan Viadiu – UFPE

Dra. Jarcileme Silva de Almeida Cortez – UFPE

RECIFE

2016

“Não entendo. Isso é tão vasto que ultrapassa qualquer entender. Entender é sempre limitado.

Mas não entender pode não ter fronteiras. Sinto que sou muito mais completa quando não entendo. Não entender, do modo como falo, é um dom. Não entender, mas não como um simples de espírito. O bom é ser inteligente e não entender. É uma benção estranha, como ter loucura sem ser doida. É um desinteresse manso, é uma doçura de burrice. Só que de vez em quando vem a inquietação: quero entender um pouco. Não demais: mas pelo menos entender que não entendo”.

A Descoberta do Mundo, Clarice Lispector.

AGRADECIMENTOS

À Deus, por ter me dado forças para seguir em frente e fazer o impossível tornar-se possível.

Aos meus familiares e aos meus amigos que são a família que eu escolhi.

Um agradecimento especial à professora Ivanilda, que além de professora foi amiga, confidente e psicóloga durante as crises existenciais.

À Amanda, Belinha, Raul, Natália e Adriana por estarem sempre comigo.

Aos irmãos que a Universidade e a Pós-Graduação me proporcionaram: Fernando, Bruno, Liginha (sua linda) e Camila (Essa doida que sempre está comigo e que eu aprendi a gostar).

À Dani (zero glúten), sua amizade é muito preciosa para mim!!!

À Silvia Caroline! Obrigado por acreditar sempre em mim e me trazer certezas quando só me restavam dúvidas. Nunca esquecerei o que você fez.

À Silvia Santos (Sil!) por existir em minha vida e a Rodolfo (Robinho!) por ser a melhor pessoa que já conheci em minha vida.

À Fabi, minha irmã do coração, conselheira e fiel psicóloga.

Aos amigos do Laboratório de Pteridófitas, Augusto (“I don't want to be buried in a Pet Cemetery”), Gustavo e Priscilla, minha querida “IC”.

À Mayara (maga), obrigado pela ajuda em campo, pelas conversas e boas risadas.

À Valeria (minha preta, minha honey baby, uma luz, um presente de Deus para animar meus dias).

À Rafael Farias, que tanto me ajudou com sua sabedoria. Obrigado pela ajuda em todas as etapas desde a elaboração do projeto, até a entrega desta versão. Além de colaborador e parceiro científico, você é meu AMIGO. Obrigado também pelos conselhos.

À Professora Iva Carneiro Leão Barros, por acreditar em mim, me conceder a oportunidade de desenvolver uma pesquisa científica, sempre tentando me fazer crescer pessoal e profissionalmente.

Aos membros da Banca, pela disponibilidade e futuras contribuições para melhoria deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de Mestrado.

Às Usinas Trapiche e Cucaú por permitirem a realização deste estudo, bem como por disponibilizarem os mateiros durante as excursões de campo. À Secretaria do Meio Ambiente de Bonito pela permissão para a coleta nos remanescentes. À Gilson pela grande ajuda durante as excursões pela Mata do Estado.

Aos membros do Laboratório de Química do Solo da Universidade Federal Rural de Pernambuco pelo acolhimento durante as análises químicas do solo, em especial ao técnico Pedro pela paciência e disponibilidade.

RESUMO

Foram avaliados o papel do ambiente abiótico e da dispersão na montagem da comunidade de samambaias em escala local ao longo de remanescentes de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil. Foram analisadas as relações entre as variações florísticas, ambientais e geográficas em 22 plots (200m²) por meio de Análise de Correspondência Canônica e testes de Mantel Parcial. A disponibilidade hídrica e a luminosidade foram as variáveis ambientais estruturadoras dos microhabitats, bem como da comunidade de samambaias. As variações ambientais não estão correlacionadas com a distância espacial e tanto as variações ambientais, quanto as variações geográficas influenciam a composição de samambaias. Assim, a combinação desses dois processos emerge como a principal força estruturadora da comunidade de samambaias em escala local. Esses resultados confirmam a forte influência das características ambientais sobre a comunidade de samambaias, bem como, fomentam a discussão sobre os efeitos sinérgicos dos processos estocásticos e determinísticos estruturando comunidades em escala local.

Palavras-chaves: composição de espécies, disponibilidade hídrica, dissimilaridade florística, escala local, estrutura espacial, fatores ambientais.

ABSTRACT

It was evaluated the role of abiotic environmental and dispersion in fern's community assembly at local scale in Atlantic Forest remnants in Brazil's Northeast. The relation between floristic, environmental and geographic variations was analyzed in 22 plots (200m²) by Canonical Correspondence analysis and Partial Mantel tests. Water availability and luminosity were the environmental structuring variables of fern's microhabitats and floristic community. Environmental factors and spatial distance are not correlated but both affected fern's floristic composition. Nevertheless, the combination of this two process emerges as the mainly power assembly fern's community at local scale. This result corroborates the strong control of environmental factors in ferns, as well as, promote discussions about synergic effects of stochastic and deterministic process assembling communities at local scale.

Key-words: species composition, water availability, floristic dissimilarity, local scale, spatial structure, environmental factors.

SUMÁRIO

1. APRESENTAÇÃO.....	10
2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	12
2.1 REGRAS DE MONTAGEM.....	12
2.2 PROCESSOS ESTOCÁSTICOS VERSUS DETERMINÍSTICOS E A ESTRUTURAÇÃO DA COMUNIDADE DE SAMAMBAIAS.....	16
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	20
4. ARTIGO.....	25
4.1 RESUMO.....	26
4.2 INTRODUÇÃO.....	27
4.3 MÉTODOS.....	28
4.3.1 Áreas de estudo e Coleta de dados.....	28
4.3.2 Análise dos dados.....	30
4.4 RESULTADOS.....	31
4.5 DISCUSSÃO.....	32
4.6 AGRADECIMENTOS.....	36
4.7 REFERÊNCIAS.....	36
4.8 TABELAS.....	40
4.9 FIGURAS.....	49
4.10 APÊNDICE.....	53
5. ANEXOS.....	56
5.1 Anexo 1. Normas para submissão de manuscritos ao periódico <i>Journal of Vegetation Science</i>	57

1. APRESENTAÇÃO

Compreender como as comunidades se organizam e os fatores que influenciam a distribuição das espécies tem sido uma questão central na ecologia, sendo alvo de diversas pesquisas com distintos grupos biológicos (RICKLEFS, 2008). A distribuição das espécies tem sido explicada, principalmente, por duas forças moduladoras: forças estocásticas e as determinísticas (FARGIONE, 2003). Considerando as forças estocásticas, suportam as predições da teoria neutra de Hubbell, que indicam que a estruturação das comunidades é atribuída a questões aleatórias como a dispersão, afirmando que as comunidades são moldadas por eventos aleatórios (HUBBELL, 2001). Por outro lado, as forças determinísticas atribuem a organização das comunidades a fatores como a ecologia das espécies, as características abióticas e o histórico de uso dos habitats (CORNWELL et al., 2006).

Apesar de diversos estudos tentarem explicar o papel de processos estocásticos ou determinísticos na estruturação das comunidades, não existe um consenso, sendo as duas teorias muitas vezes complementares, onde a contribuição de cada processo varia ao longo de escalas espaciais e temporais (HARRISON; CORNELL, 2008; KEMBEL, 2009). Adicionalmente, distinguir os diferentes processos envolvidos na organização da comunidade pode ser difícil, sobretudo, em escalas menores (e.g. escala local) (SOININEN et al., 2007). Parte desta dificuldade deve-se ao fato de ambos os processos (estocásticos e determinísticos) apresentarem padrões semelhantes em escala local (LALIBERTÉ et al., 2009).

A partição da variância surge como uma alternativa para identificar a contribuição relativa de processos estocásticos e determinísticos na organização da comunidade, mesmo em escalas menores, como a escala local (BORCARD et al., 1992), sendo empregada em estudos recentes (DUIVENVOORDEN et al., 2002; TUOMISTO et al., 2003b; KARST et al., 2005; JONES et al., 2006; 2008). A importância deste tipo de abordagem se torna evidente quando se observa que em escalas espaciais mais amplas com gradientes ambientais ou de fragmentação, quaisquer resultados que surgem devido a fatores bióticos (e.g. competição) podem ser confundidos com os padrões gerados por filtros abióticos ou dispersão (GOTELLI; MCCABE, 2002).

A delimitação do papel de processos como a dispersão e das características ambientais na organização da comunidade não só ajudam a responder importantes lacunas teóricas, como também podem representar um ponto chave na compreensão de como as comunidades

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e determinísticos...

poderão estar organizadas em cenários futuros de mudanças ambientais, seja devido à mudanças climáticas ou respostas à ação antrópica, sendo, portanto, uma importante ferramenta para as práticas de manejo e conservação (KEMBEL et al., 2009; THOMPSON; TOWNSEND, 2006).

Adicionalmente, a compreensão de como eventos estocásticos e determinísticos atuam de forma isolada ou sinérgica sobre as comunidades, contribui para o entendimento de diversos processos como a dinâmica das paisagens, os padrões de distribuição de abundâncias, e os padrões de distribuição de nichos (TUOMISTO et al., 2003b; KEMBEL et al., 2009)

Considerando todo este impasse sobre a estruturação das comunidades, surgiu a questão: quais fatores seriam condicionantes da distribuição em escala local? Neste sentido, a questão central deste dissertação foi investigar o papel das características ambientais (processo determinístico) e da dispersão (processo estocástico) na montagem de comunidades em escala local ao longo de remanescentes de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil. A Floresta Atlântica representa um ambiente interessante para o desenvolvimento de pesquisas desta natureza, pois, representa um dos cinco principais *hotspots* mundiais e o como principal *hotspot* brasileiro para a conservação (MYERS, 2000), ainda, os ecossistemas fragmentados como a Floresta Atlântica, interagindo com áreas de pasto e de agricultura, contendo espécies exóticas, compreendem os “novos ecossistemas” (ecossistemas emergentes).

Devido as suas particularidades ecológicas, como a independência de vetores bióticos para polinização e dispersão; elevada capacidade de dispersão; relação com as características ambientais (RICHARD et al., 2000; PAGE, 2002; SHARPE et al., 2010), a comunidade de samambaias foram utilizadas como grupo modelo. Adicionalmente, a Floresta Atlântica abriga uma diversidade considerável de espécies de samambaias, reunindo condições ideais para a reprodução e estabelecimento destes vegetais (XAVIER; BARROS, 2005).

Nesta perspectiva, está dissertação tem como objetivo central analisar o efeito de fatores ambientais locais e de processos espaciais sobre a composição da comunidade de samambaias na Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil.

2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 REGRAS DE MONTAGEM

O debate sobre a aleatoriedade ou não aleatoriedade em relação à estruturação das comunidades teve início na década de 1980-1990 e persiste até os dias atuais (RICKLEFS, 2008). Contudo, ainda em 1916, Clements (1916), defendia que as comunidades não eram organizadas de forma aleatória e só existiam em determinadas combinações, predizendo uma força determinística moduladora. Por outro lado, a grande variabilidade espacial e temporal na composição das comunidades vegetais levou Gleason (1926) a propor um conceito oposto ao de Clements, que "... uma associação não é um organismo... mas apenas uma coincidência", indicando que as comunidades seriam moldadas pelo acaso (i.e. forças estocásticas). Atualmente, estudos sobre a organização e montagem das comunidades tem colocado esses dois pontos de vista em lados opostos, e apesar da variabilidade ambiental desempenhar um papel importante nas especulações, a busca por processos que tentam explicar a montagem das comunidades ainda permanece em aberto (HUBBELL, 2001; FARGIONE, 2003).

Associada diretamente aos processos determinísticos estão as variações ambientais, atuantes como selecionadora de espécies (filtros ambientais) (FARGIONE, 2003; CORNWELL et al., 2006). Os filtros ambientais representam restrições impostas pelo ambiente às espécies, as quais devem possuir atributos específicos para sobreviverem num determinado habitat (CORNWELL et al., 2006). Neste contexto, devido à variação ambiental, consequentemente aos filtros ambientais, as espécies não são capazes de ocupar todos os ambientes (CORNWELL et al., 2006).

Dentro do contexto determinístico diversos autores propuseram regras de montagem para a comunidade. Dentre elas, Diamond (1975) propôs a ocorrência de dois processos: I- A limitação de similaridade, causada pela competição entre espécies coexistentes, resultando na diferenciação ecológica da comunidade; e II- A filtragem ambiental, que é a limitação do número de estratégias ecológicas possíveis ocasionadas por condições ambientais restritivas.

Outro fator importante na teoria determinística foi o conceito de nicho ecológico. Inicialmente proposto por Grinnell (1917) e posteriormente por Elton (1927), nicho ecológico compreende o conjunto de características do ambiente no qual a espécie pode viver,

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e determinísticos...

relacionando o nicho com as necessidades inerentes às espécies e, sendo o habitat e o recurso os principais fatores para definir a distribuição das espécies. Outros fatores foram sendo incorporados ao conceito de nicho, e.g. as contribuições de Hutchinson (1957) e seu modelo de nicho multidimensional que proporcionou um novo modo de entender a distribuição das espécies no ambiente, acoplando processos bióticos e abióticos (CONNELL, 1961).

A formulação da teoria do nicho foi de grande valia para a teoria ecológica contribuindo, por exemplo, com questões importantes como a coexistência de espécies (THOMPSON; TOWNSEND, 2006). De acordo com a teoria do nicho, a coexistência estável de diferentes espécies só é possível se essas espécies ocuparem nichos diferentes e semelhanças de nicho estão positivamente relacionadas com similaridade de condições ecológicas locais (THOMPSON; TOWNSEND, 2006).

A teoria de nicho se aplica bem às comunidades animais, em que as espécies têm diferentes dietas ou padrões de forrageamento (SILVERTOWN, 2004). Quando associada às comunidades vegetais, a teoria de nicho apresenta restrições, uma vez que as espécies de plantas requerem basicamente os mesmos recursos (e.g. água, luz e nutrientes) (SILVERTOWN, 2004). Assim, a elevada diversidade de plantas nas florestas tropicais, por exemplo, não pode ser explicada pela teoria do nicho, pois há muito mais espécies do que possíveis nichos (HÉRAULT, 2007).

Como alternativa à teoria de nicho foi proposta a teoria unificadora neutra da biodiversidade e biogeografia proposta por Hubbell (2001), que atribui a distribuição das espécies a processos estocásticos. Contrária à teoria do nicho, a teoria neutra de Hubbell parte do pressuposto que as espécies de mesmo nível trófico são ecologicamente equivalentes. Portanto, a persistência de uma dada espécie em um local dependeria da limitação da capacidade de dispersão e das oscilações estocásticas da população dessa espécie. Deste modo, possíveis diferenças do nicho entre as espécies não seriam importantes na estruturação das comunidades (HUBBELL, 2001).

A partir da teoria neutra, diferenças na riqueza local de espécies entre áreas podem ser explicadas por processos aleatórios de extinção e recolonização da espécie ao longo do tempo através de uma “deriva ecológica” (HUBBELL, 2001). Esse processo consegue explicar, por exemplo, os padrões de abundância relativa encontrados para arbóreas em uma floresta tropical em Barro Colorado, no Panamá (HUBBELL, 2001). Vellend (2010) ampliando o

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e determinísticos...

âmbito dos fatores que influenciam regras de montagem, adicionou a dispersão, a deriva e os fatores históricos, indicando que eventos ao acaso, também atuam na montagem das comunidades.

Os estudos de Connor e Simberloff (1979) haviam relatado que muitos dos padrões atribuídos a competição interespecífica em comunidades também poderiam ser explicados por processos de colonização ao acaso. Reacendendo as discussões entre a montagem de comunidades por processos estocásticos e determinísticos, estudos recentes demonstraram que padrões atribuídos às condições ambientais, o que seria um indicativo da presença de uma força determinística (VELLEND, 2010), podiam ser explicados pela proximidade espacial, independentemente do ambiente, o que seria uma indicação indireta da atuação de eventos estocásticos (COTTENIE, 2005).

Consideremos por exemplo a beta diversidade em uma comunidade vegetal. É sabido que a heterogeneidade ambiental e a dispersão são frequentemente identificados como importantes processos determinísticos e estocásticos que controlam a beta diversidade (i.e. a substituição de espécies ao longo dos habitats), sendo respectivamente referidas como processos de montagem de “nicho” e “acaso” (LALIBERTÉ et al., 2009). O fato é que tanto processos estocásticos, quanto determinísticos podem facilmente originar padrões espaciais na composição da comunidade de uma região (SOININEN et al., 2007). Ainda, identificar quais desses dois processos exercem maior força no controle, neste caso, da beta diversidade pode ser difícil, sobretudo, em escala local. Uma das causas é que ambos os processos apresentam padrões similares, uma vez que os ambientes tendem a ser espacialmente estruturados (LALIBERTÉ et al., 2009).

Estudos denotaram que os processos estocásticos e determinísticos não são excludentes e que a combinação de ambos, geralmente, atua na organização de comunidades (KEMBEL, 2009). Por exemplo, processos de nicho e processos espaciais como a dispersão, podem controlar simultaneamente a diversidade beta e a importância relativa de cada processo pode se alternar ao longo de escalas espaciais e temporais distintas (LALIBERTÉ et al., 2009). Deste modo, uma questão chave no debate teórico determinismo e aleatoriedade é a escala utilizada. Investigações acerca das regras de montagem em comunidades devem considerar questões relacionadas com as escalas espaciais em que se esperaria que cada processo (estocástico e determinístico) fosse determinante, de como isso seria mensurado, bem como a necessidade de particionar os efeitos de cada processo atuante na estruturação da

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e determinísticos...

comunidade numa dada escala, identificando quais seriam os mais prevalentes (BORCARD et al., 1992; HARRISON; CORNELL, 2008).

Nesta perspectiva, uma série de estudos foram realizados considerando esse novo contingente na identificação dos processos estruturadores da comunidade. Borcard et al., (1992) desenvolveram parâmetros para particionar e identificar os efeitos dos processos regionais na riqueza local das comunidades: (1) Identificar as causas das variações na riqueza de espécies em escala regional no sistema ecológico estudado; (2) Testar os efeitos da riqueza regional sobre a riqueza local; (3) Analisar simultaneamente as influências ambientais sobre a riqueza de espécies regional e local, bem como a influência de riqueza regional sobre a riqueza local e (4) Considerar os potenciais efeitos recíprocos de processos locais sobre a riqueza regional.

A importância deste tipo de abordagem se torna evidente quando se observa que em escalas espaciais mais amplas com gradientes ambientais ou de fragmentação, quaisquer resultados que surgem devido a fatores bióticos podem ser confundidos com os padrões gerados por filtros abióticos ou dispersão (GOTELLI; MCCABE, 2002). Consequentemente, muitos autores evidenciaram a necessidade de considerar também o pool regional de espécies, principalmente porque muitos exemplos antes atribuídos a contingência das comunidades ecológicas, podem ser explicados considerando processos históricos e diferenças de pool regional (LESSARD et al., 2012).

Apesar da clara importância do pool de espécies e outras facetas da escala regional, deve-se destacar que as comunidades locais não podem ser consideradas apenas em amostras do conjunto regional de espécies, pois esse conjunto consiste na soma das espécies que ocorrem nas comunidades locais nesta região (CORNELL; LAWTON, 1992). De acordo com Cornell e Lawton (1992), na escala espacial local predominariam os processos ecológicos e na escala regional os processos biogeográficos. Assim, predação, parasitismo, competição e flutuações abióticas ou distúrbios atuariam sobre comunidades locais, enquanto a dispersão, especiação, extinção e flutuações na distribuição das espécies agiriam em escalas mais amplas (CORNELL; LAWTON, 1992). Ressalta-se que a dispersão pode interagir com outros processos como seleção ou deriva, que influenciam os padrões da comunidade também em escala local (VELLEND, 2010). Assim, é crucial estudar a atual distribuição e abundância dos organismos com base em suas interações tanto bióticas, quanto abióticas, enfatizando escalas locais (VELLEND, 2010).

2.2 PROCESSOS ESTOCÁSTICOS VERSUS DETERMINÍSTICOS E A ESTRUTURAÇÃO DA COMUNIDADE DE SAMAMBAIAS

As samambaias compreendem os vegetais vasculares sem sementes que se reproduzem através de esporos e independem de vetores bióticos para a reprodução e dispersão (TRYON; TRYON, 1982). Atualmente, as samambaias compreendem aproximadamente 12.400 espécies, com maior diversidade nas Florestas Tropicais (MORAN, 2008). O grupo apresenta distribuição cosmopolita, ocorrendo nos mais diversos habitats desde o nível do mar até as florestas montanas; áreas sub-desérticas, ambientes salobros, florestas pluviais tropicais, até regiões próximas aos círculos polares (PAGE, 1979; WINDISCH, 1992).

Evidenciadas as características ecológicas das samambaias, como a dispersão por esporos, a reprodução dependente de água, a independência de vetores bióticos para polinização e dispersão, os dois principais processos relacionados aos padrões das comunidades de samambaias envolvem processos dispersão (estocasticidade) e características abióticas (determinismo) (TRYON, 1970; TUOMISTO; POULSEN, 2000; KESSLER, 2001; TUOMISTO et al., 2003b). Isto porque, processos bióticos (e.g. patógenos e herbívoros) que normalmente afetam significativamente os vegetais, parecem ter pouca ou mesmo, em alguns casos, nenhuma influência sobre as samambaias (LELLINGER, 1985; BARRINGTON, 1993).

Sabe-se que um dos principais fatores determinantes da distribuição espacial das samambaias em escala global é o limite de dispersão dos propágulos, inerente a cada espécie, que confere a algumas samambaias uma elevada mobilidade de dispersão (PAGE, 2002; TUOMISTO et al., 2003a). A partir de um estudo em ilhas oceânicas foram constatadas relações entre floras de ilhas, onde cerca de 800 km não era uma barreira significativa para a migração da flora de samambaias (TRYON, 1970).

A dispersão desempenha um papel importante na distribuição das espécies ao longo de diferentes escalas. Em escalas mais amplas determina a contribuição do pool de espécies na paisagem local (RICKLEFS; QIAN; WHITE, 2004). Dentro da paisagem, a dispersão pode afetar os padrões de composição, conectando metacomunidades (LEIBOLD et al., 2004; COTTENIE, 2005).

A despeito disto, a distribuição e abundância de samambaias têm sido tradicionalmente atribuída aos fatores abióticos, com diferenças climáticas atuando em escalas

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e determinísticos...

continentais e regionais (DZWONKO; KORNAS, 1994; MARQUEZ et al., 1997). Adicionalmente, condições edáficas também influenciam fortemente a montagem das comunidades de samambaias, principalmente em escala local (TUOMISTO; POULSEN, 1996; RICHARD et al., 2000). Sobretudo em florestas tropicais, os aspectos físicos do ambiente parecem ser determinantes sobre a distribuição de espécies e estruturação da comunidade de samambaias (RICHARD et al., 2000), dentre os quais podem ser destacados a umidade, temperatura, disponibilidade hídrica, gradientes de altitude e características do solo (FERRER-CASTÁN; VETAAS, 2005; TUOMISTO; POULSEN, 2000; KESSLER, 2001; PAGE, 2002; KARST et al., 2005).

Ainda, características que favorecem a heterogeneidade ambiental também são importantes e devem ser consideradas (JONES et al., 2008), como o tipo de substrato (YOUNG; LEÓN, 1989; TUOMISTO; POULSEN, 1996; TUOMISTO et al., 2002, 2003b), a topografia associada ao microclima (alterações de irradiância, temperatura, evapotranspiração e umidade relativa) (POULSEN; NIELSEN, 1995; BERNABE et al., 1999) e a estrutura da floresta (TANNER, 1983; BITTNER; BRECKLE, 1995), incluindo-se a formação de mosaicos sucessionais resultantes da regeneração florestal (ARENS; BARACALDO, 1998).

Essa relação entre as samambaias e os processos abióticos consiste numa interação bastante estreita, fazendo com que esses vegetais sejam utilizados como preditores de gradientes ambientais (e.g. indicadoras de concentração de cátions) (TUOMISTO, et al. 2014; ZUQUIM et al. 2014). Isto porque os fatores abióticos influenciam os padrões descritores das comunidades de samambaias, como a riqueza, a abundância, a diversidade e a composição de espécies (FERRER-CASTÁN; VETAAS, 2005; TUOMISTO; POULSEN, 1996; 2000; TUOMISTO et al., 2003b). Neste sentido, estudos considerando os efeitos antrópicos, como a fragmentação, constataram que as alterações na estrutura ambiental dentro dos microhabitats influenciam a distribuição de samambaias, como observado por Paciência e Prado (2005). Ainda, a redução da riqueza e diversidade, assim como alterações na composição de espécies de samambaias como resultados dos efeitos de borda são relacionados às alterações nas condições ambientais das bordas florestais (e.g. aumento da temperatura e luminosidade e redução da umidade relativa do ar) (PACIÊNCIA; PRADO, 2004; SILVA et al., 2011).

Os fatores abióticos afetam também a beta diversidade da comunidade de samambaias (JONES et al., 2008), bem como os seus padrões funcionais e filogenéticos (KLUGE;

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e determinísticos...

KESSLER, 2011; LEHTONEM et al., 2015). Ressalvando-se, neste sentido, os estudos de Lehtonen et al. (2015), que observaram efeito marcante das condições edáficas sobre a estrutura filogenética da comunidade de samambaias em Florestas de terras baixas tropicais no Brasil (Amazônia Central) e Panamá. Neste estudo, as comunidades de samambaias de habitats em solos ricos apresentaram um maior grau de proximidade filogenética do que aquelas situadas em habitats com solos pobres. Ainda, linhagens mais antigas são mais presentes nas comunidades de samambaias em solos pobres em relação àqueles em solos mais ricos (LEHTONEM et al., 2015). Essa relação entre as condições edáficas e as relações filogenéticas das comunidades de samambaias contrastam com a visão de que as condições edáficas (“nichos edáficos”) seriam muito instáveis para deixar um sinal filogenético detectável (SWENSON, 2013). Reiterando, assim, a importâncias dessa variável para as samambaias.

Apesar da evidente importância dos fatores abióticos para a estruturação de comunidades de samambaias, assim como para outros grupos, torna-se necessária a i) delimitação da escala na qual os efeitos estão sendo observados; bem como ii) estudos focados na partição dos efeitos da dispersão e dos fatores abióticos para identificação mais assertiva da contribuição relativa de cada processo. Neste sentido, TUOMISTO et al. (2003a) em estudo realizado na Amazônia observou que em escala muito ampla (até 1.400km de distância entre os pontos de amostragem), a distribuição de samambaias dá suporte parcial à teoria neutra.

Entretanto, em escala local, estudos têm mostrado que a distribuição da maioria das espécies de samambaias, sobretudo nas florestas tropicais, é atribuída a fatores físicos do ambiente (RICHARD et al., 2000). Em termos de distribuição local e abundância, qualquer papel da limitação de dispersão geralmente tem sido reduzido (ZOBEL et al., 2000). No entanto, Tuomisto et al. (2003a) identificaram forte padrão espacial de substituição de espécies na comunidade de samambaias em escalas local que não poderiam ser atribuída a diferenças ambientais.

Estudos que particionaram os efeitos de diferenças no ambiente e distância geográfica em plantas, incluindo samambaias, com técnicas de partição de variância (e.g. DUIVENVOORDEN et al., 2002; TUOMISTO et al., 2003b; JONES et al., 2006), concluíram que entre 25% e 60% da variação não pode ser explicada por processos espaciais e

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e determinísticos...

nem por variáveis ambientais frequentemente medidas (características físicas e químicas do solo, altitude, inclinação do terreno, abertura de dossel). Esta porção não explicada da variação na comunidade pode estar associada a eventos estocásticos de distúrbios ou dispersão, ou mesmo a interações com outras plantas coexistentes ou múltiplos fatores ambientais limitantes (JONES et al., 2006).

Ainda com este enfoque, Karger et al. (2015) investigaram se um aumento no tamanho do pool de espécies levaria a um *turnover* mais pronunciado na comunidade local e se estes efeitos estariam relacionados a uma maior concorrência por nichos ambientais ou seriam parte de uma montagem mais aleatória de espécies. Os resultados suportam a ideia de que um aumento no pool de espécies aumenta a competição por nichos ambientais. Neste sentido, a composição de espécies de samambaias na comunidade local está mais conectada com os fatores ambientais.

Karst et al. (2005) testaram os efeitos das características abióticas e do acaso sobre a comunidade de samambaias considerando a escala local e meso-escala em uma Floresta Temperada. Foi constatado um padrão claro de distribuição de samambaias através de um gradiente de umidade do solo ao longo das escalas. O que é previsível dada a importância da disponibilidade hídrica das samambaias (PAGE, 2002). Na meso-escala, os fatores abióticos explicaram a maior parte da variação (34%). Contudo, dada a forte estruturação espacial do gradiente abiótico, em escala local não foi possível acessar qual força (dispersão ou determinismo ambiental) foi mais predominante na distribuição de samambaias.

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARENS, N.C.; BARACALDO, P.S. 1998. Distribution of tree ferns (Cyatheaceae) across the successional mosaic in an Andean cloud forest, Nariño, Colombia. **American Fern Journal** 88:60-71.
- BARRINGTON, D.S. 1978. A Revision of the genus *Trichipteris*. **Contributions from The Gray Herbarium of Harvard University** 208: 1-93.
- BARRINGTON, D. S. 1993. Ecological and historical factors in fern biogeography. **Journal of Biogeography** 20(3): 275-279.
- BERNABE, N.; WILLIAMS-LINERA, G.; PALACIOS-RIOS, M. 1999. Tree ferns in the interior and at the edge of a mexican cloud forest remnant: spore germination and sporophyte survival and establishment. **Biotropica** 31: 83-88.
- BITTNER, J.; BRECKLE, S.W. 1995. The growth rate and age of tree fern trunks in relation to habitats. **American Fern Journal** 85: 37-42.
- BORCARD, D.; LEGENDRE, P.; DRAPEAU, P. 1992. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. **Ecology** 73: 1045–1055.
- CLEMENTS, F.E. 1916. **Plant succession: an analysis of the development of vegetation**. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- CONNELL, J.H. 1961. The influence of interespecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. **Ecology** 42(4): 710-723.
- CONNOR, E. F.; SIMBERLOFF, D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? **Ecology** 60(6): 1132-1140.
- CORNELL, H.V.; LAWTON, J.H. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. **Journal of Animal Ecology** 61(1): 1-12.
- CORNWELL, W.K.; Schwilk, D.W. & Ackerly, D.D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. **Ecology** 87(6): 1465-1471.
- COTTENIE, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. **Ecology Letters** 8(11): 1175-1182.
- DIAMOND, J.M. 1975. Assembly rules of species communities. Pp. 342-444. In: Cody, M.L. & Diamond, J.M (eds.). **Ecology and Evolution of Communities**. Harvard University Press, Cambridge.
- DUIVENVOORDEN, J. F.; SVENNING, J. C.; WRIGHT, S. J. 2002. Beta diversity in tropical forests. **Science** 295: 636-637.
- DZWONKO, Z.; J. KORNAS. 1994. Patterns of species richness and distribution of pteridophytes in Rwanda (Central Africa): a numerical approach. **Journal of Biogeography** 21:491–501.
- ELTON, C. 1927. **Animal ecology**. Sidwick & Jackson, London.

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e determinísticos...

FARGIONE, J.; BROWN, C.S.; TILMAN, D. 2003. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 100(15): 8916-8920.

FERRER-CASTÁN, D.; VETAAS, O. R. 2005. Pteridophyte richness, climate and topography in the Iberian Peninsula: comparing spatial and nonspatial models of richness patterns. **Global Ecology and Biogeography** 14(2): 155-165.

GLEASON, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club** 53(1): 7-26.

GOTELLI, N.J.; MCCABE, D.J. 2002. Species co-occurrence: A meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. **Ecology** 83(8): 2091-2096.

GRINNELL, J. 1917. The niche-relationships of the California thrasher. **The Auk** 34: 427-433.

HARRISON, S.; CORNELL, H. 2008. Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. **Ecology Letters** 11: 969-979.

HÉRAULT, B. 2007. Reconciling niche and neutrality through the emergent group approach. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** 9(2): 71-78.

HUBBELL, S.P. 2001. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton University Press, Princeton.

HUTCHINSON, G.E. 1957. Concluding Remarks. **Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology** 22: 425-427.

JONES, M. M.; TUOMISTO, H.; CLARK, D. B.; OLIVAS, P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. **Journal of Tropical Ecology** 94: 181-195.

JONES, M.M.; TUOMISTO, H.; BORCARD, D.; LEGENDRE, P.; CLARK, D.B.; OLIVAS, P.C. 2008. Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. **Oecologia** 155: 593-604.

KARGER, D. N.; TUOMISTO, H.; AMOROSO, V. B.; DARNAEDI, D.; HIDAYAT, A.; ABRAHAMCZYK, S.; KLUGE, J.; LEHNERT, M.; KESSLER, M. 2015. The importance of species pool size for community composition. **Ecography** 38: 1243-1253.

KARST, J; GILBERT, B.; LECHOWICZ, M.J. 2005. Fern community assembly: the roles of chance and the environment at local and intermediate scales. **Ecology** 86: 2473-2486.

KEMBEL, S.W. 2009. Disentangling niche and neutral influences on community assembly: assessing the performance of community phylogenetic structure tests. **Ecology Letters** 12(9): 949-960.

KESSLER, M. 2001. Pteridophyte species richness in Andean forests in Bolivia. **Biodiversity and Conservation** 10: 1473-1495.

KLUGE, J.; KESSLER, M. 2011. Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. **Journal of Biogeography** 38: 394-405.

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e determinísticos...

LALIBERTÉ, E.; PAQUETTE, A.; LEGENDRE, P.; BOUCHARD, A. 2009. Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: A case study from a Temperate Forest. **Oecologia** 159: 377–388.

LEHTONEN, S.; JONES, M. M.; ZUQUIM, G.; PRADO, J.; TUOMISTO, H. 2015. Phylogenetic relatedness within Neotropical fern communities increases with soil fertility. **Global Ecology and Biogeography** 24: 695–705.

LEIBOLD, M. A.; HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J.M.; HOOPES, M. F.; HOLT, R. D.; SHURIN, J. B.; LAW, R.; TILMAN, D.; LOREAU, M.; GONZALEZ, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters** 7: 601–613.

LELLINGER, D. 1985. **A field manual of the ferns and fern allies of the United States and Canada. Smithsonian Institution.** Press, Washington, D.C., USA.

LESSARD, J. P.; BELMAKER, J.; MYERS, J. A.; CHASE, J. M.; RAHBEK, C. 2012. Inferring local ecological processes amid species pool influences. **Trends in Ecology & Evolution** 27(11): 600-607.

MARQUEZ, A. L.; REAL, R.; VARGAS, J. M.; SALVO, A. E. 1997. On identifying common distribution patterns and their causal factors: a probabilistic method applied to pteridophytes in the Iberian Peninsula. **Journal of Biogeography** 24: 613–631.

MORAN, R. C. 2008. Diversity, biogeography, and floristics. In Ranker, T.A. & Haufl er, C.H. (eds.). **Biology and evolution of ferns and lycophytes.** New York, Cambridge University Press, pp. 367-394.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** 403: 853-845.

PACIÊNCIA, M. L. B.; PRADO, J. 2004. Efeitos de borda sobre a comunidade de pteridófitas na Mata Atlântica da região de Una, sul da Bahia, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 27(4): 641-653.

PACIENCIA, M. B. L.; PRADO, J. 2005. Distribuição espacial da assembléia de pteridófitas em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica no sul da Bahia, Brasil. **Hoehnea** 32 (1): 103-117.

PAGE, C. N. 1979. The diversity of ferns: an ecological perspective. In: A.F. Dyer (ed.). **The experimental biology of ferns.** Academic Press, London, pp. 10-56.

PAGE, C. N. 2002. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. **Review of Paleobotany and Palynology** 119: 1-33.

POULSEN, A. D.; NIELSEN, I. H. 1995. How many ferns are there in one hectare of Tropical Rain Forest? **American Fern Journal** 85: 29-35.

RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. 2009. The Brazilian Atlantic forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation** 142: 1141-1153.

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e determinísticos...

RICHARD, M.; BERNARD, T.; BELL, G. 2000. Environmental heterogeneity and the spatial structure of fern species diversity in one hectare of old-growth forest. **Ecography** 23: 231-245.

RICKLEFS, R. E. 2008. Disintegration of the ecological community. **American Naturalist** 172(6): 741-750.

RICKLEFS, R. E.; QIAN, H.; WHITE, P. S. 2004. The region effect on mesoscale plant species richness between eastern Asia and eastern North America. **Ecography** 27: 129–136.

SILVA, I. A. A.; PEREIRA, A. F. N.; BARROS, I. C. L. 2011. Edge effects on fern community in an Atlantic Forest remnant of Rio Formoso, PE. **Brazilian Journal of Biology** 71(2): 421-430.

SHARPE, J. M.; MEHLTRETER, K.; WALKER, L.R. 2010. Ecological importance of ferns. Pp. 1-21. In: Mehltreter, K.; Walker, L.R. & Sharpe, J.M. (eds.). **Fern Ecology**. Cambridge University Press, New York.

SILVERTOWN, J. 2004. Plant coexistence and the niche. **Trends in Ecology & Evolution** 19(11): 605-611.

SOININEN, J.; LENNON, J. J.; HILLEBRAND, H. 2007. A multivariate analysis of beta diversity across organisms and environments. **Ecology** 88: 2830–2838.

SWENSON, N. G. 2013. The assembly of tropical tree communities – the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. **Ecography** 36: 264–276.

TANNER, E. V. J. 1983. Leaf demography and growth of tree fern *Cyathea pubescens* in Jamaica. **Botanical Journal of the Linnean Society** 87: 213-227.

THOMPSON, R.; TOWNSEND, C. 2006. A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. **Journal of Animal Ecology** 75(2): 476-484.

TRYON, R. 1970. Development and evolution of fern floras of oceanic islands. **Biotropica** 2: 76-84.

TRYON, R. M.; TRYON, A. F. 1982. **Ferns and allied plants with special reference to tropical America**. Springer - Verlag, New York.

TUOMISTO, H.; POULSEN, A. 1996. Influence of edaphic specialization on the distribution of pteridophytes in neotropical forests. **Journal of Biogeography** 23: 283-293.

TUOMISTO, H.; POULSEN, A. D. 2000. Pteridophyte diversity and species composition in four Amazonian rain forests. **Journal of Vegetation Science** 11: 383-396.

TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K.; AGUILAR, M.; SARMIENTO, A. 2003a. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. **Journal of Ecology** 91: 743-756.

TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K.; POULSEN, A. D.; MORAN, R. C.; QUINTANA, C.; CAÑAS, G.; CELI, J. 2002. Distribution and diversity of pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuní national park, Ecuadorian Amazonia. **Biotropica** 34(4): 516-533

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e determinísticos...

TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K.; YLI-HALLA, M. 2003b. Dispersal, environment and floristic variation of western Amazon forest. **Science** 299: 241-244.

TUOMISTO, H.; ZUQUIM, G.; CÁRDENAS, G. 2014. Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. **Ecography** 37: 1034–1046.

VELLEND, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. **The quarterly Review of Biology** 85(2): 183-206.

WINDISCH, P. G. 1992. **Pteridófitas da região Norte-ocidental do Estado de São Paulo (Guia para estudo e excursões)**. 2a ed. UNESP. São José do Rio Preto.

XAVIER, S. R. S.; BARROS, I. C. L. 2005. Pteridoflora e seus aspectos ecológicos ocorrentes no Parque Ecológico João Vasconcelos Sobrinho, Caruaru, PE, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 19(4): 777-781.

YOUNG, K. R.; LEON, B. 1989. Pteridophyte species diversity in the Central Peruvian Amazon: importance of edaphic specialization. **Brittonia** 41:388-395.

ZOBEL, M.; OTSUS, M.; LIIRA, J.; MOORA, M.; MOLS, T. 2002. Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? **Ecology** 81:3274–3282

ZUQUIM, G.; TUOMISTO, H.; MIRKKA, H.; JONES, M.; PRADO, J.; FIGUEIREDO, F. O. G.; MOULATLET, G. M.; COSTA, F. R. C.; QUESADA, C. A.; EMILIO, T. 2014. Predicting environmental gradients with fern species composition in Brazilian Amazonia. **Journal of Vegetation Science** 25(5): 1195-1207.

4. ARTIGO

Manuscrito a ser enviado ao periódico *Journal of Vegetation Science*

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e Determinísticos...

1 Fatores ambientais locais e processos estocásticos atuam sobre a composição da
2 comunidades de samambaias

3 Lucas E. N. da Costa, Rafael P. Farias & Iva C. L. Barros

4 Costa, L.E.N. (autor para correspondência, lucasbiologicasufpe@hotmail.com)¹

5 Farias, R.P. (rafaelpfarias@hotmail.com)¹

6 Barros, I.C.L. (ivaclb@gmail.com)¹

7 ¹Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Professor Moraes
8 Rêgo, 50560-901, Recife, PE, Brasil.

9 4.1 Resumo

10 *Questão*

11 Foi avaliado o efeito dos fatores ambientais e da dispersão na montagem da comunidade de
12 samambaias em escala local ao longo de remanescentes de Floresta Atlântica no Nordeste do
13 Brasil.

14 *Local*

15 Floresta Atlântica, Brasil.

16 *Métodos*

17 Foram identificadas as variáveis ambientais responsáveis pela estruturação dos microhabitats
18 e da composição da comunidade. As relações entre as variações florísticas, ambientais e
19 geográficas em 22 plots (200m²) foram analisadas por meio de testes de Mantel Parcial.

20 *Resultados*

21 Foi observada que a disponibilidade hídrica, luminosidade e pH foram as principais variáveis
22 estruturadoras dos microhabitats e da comunidade de samambaias. As variações ambientais
23 não estavam correlacionadas com a distância espacial e ambas influenciaram as variações
24 florísticas.

25 *Conclusões*

26 Esses resultados confirmam a forte influência das características ambientais sobre a
27 comunidade de samambaias, bem como, fomentam a discussão sobre os efeitos sinérgicos dos
28 processos estocásticos e determinísticos estruturando comunidades em escala local.

29 **Palavras-Chave:** composição de espécies; dispersão; dissimilaridade florística; escala local;
30 estrutura espacial; fatores ambientais; Floresta Tropical.

31 **Título abreviado:** Montagem de comunidades de samambaias em escala local

32 **4.2 Introdução**

33 Muitos estudos tem analisado a importância das características ambientais e de
34 processos estocásticos, geralmente, relacionados à dispersão, sobre a montagem de
35 comunidades vegetais (Tuomisto et al. 2003a; Gilbert & Lechowicz 2004; Karst et al. 2005;
36 Kembel 2009). Diversos autores reportaram que a combinação dos processos estocásticos e
37 determinísticos geralmente atua na organização de comunidades e a importância relativa de
38 cada processo pode se substituir ao longo de escalas espaciais e temporais (Karst et al. 2005;
39 Kembel 2009; Laliberté et al. 2009). Neste sentido, devem ser consideradas as escalas
40 espaciais em que se espera a ação dos processos determinísticos e estocásticos (Borcard et al.
41 1992; Harrison & Cornell 2008).

42 Dissociar a importância relativa de processos estocásticos e determinísticos sobre as
43 comunidades tem sido um desafio contínuo na ecologia de comunidades (Ricklefs & Schluter
44 1993), isto por que, tanto processos estocásticos quanto determinísticos podem gerar padrões
45 semelhantes (Bell et al. 2006; Soininen et al. 2007). Observando escalas espaciais mais
46 amplas contendo gradientes ambientais ou de fragmentação, quaisquer resultados atribuídos a
47 fatores bióticos podem ser confundidos com os padrões gerados por filtros abióticos ou
48 dispersão (Gotelli & McCabe 2002). Em escala local, a dificuldade em mensurar os efeitos de

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e Determinísticos...

cada processo está relacionada ao fato de que os ambientes tendem a ser espacialmente estruturados (Laliberté et al. 2009).

Neste contexto, samambaias surgem como um grupo interessante para testar questões ecológicas relacionadas a dispersão e características ambientais (Tuomisto et al. 2003b; Karst et al. 2005; Jones et al. 2006). As samambaias não dependem de vetores bióticos para dispersão e polinização (Page 2002) e tem seus esporos dispersos pelo vento, apresentando uma considerável capacidade de dispersão (Page 2002; Tuomisto et al. 2003b). À despeito disto, a distribuição e dinâmica ecológica da comunidade de samambaias apresenta consistentes padrões ambientais que envolvem disponibilidade hídrica, condições edáficas, heterogeneidade do ambiente, bem como o conjunto de condições que envolvem os gradientes altitudinais (Tuomisto & Poulsen 1996, 2000; Richard et al. 2000; Tuomisto & Poulsen 2000; Kessler 2001; Page 2002; Tuomisto et al. 2002, 2003a).

Nesta perspectiva, o trabalho objetivou analisar as relações entre a composição florística e as características ambientais dos microhabitats, bem como analisar o papel das características ambientais e da distância geográfica (i. e. dispersão) na composição da comunidade em escala local. Para tal, foi analisada a comunidade de samambaias em remanescentes de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil. Dadas as particularidades ecológicas das samambaias, este estudo parte de uma hipótese determinística de que os fatores ambientais atuam em escala local na montagem da comunidade de samambaias.

4.3 Métodos

4.3.1 Áreas de Estudo e Coleta dos dados

Este estudo foi conduzido na Floresta Atlântica Nordestina em três áreas geográficas do estado Pernambuco, situadas nos municípios de Sirinhaém e Rio Formoso (área I), São Vicente Férrer (área II) e Bonito (área III) (Tabela 1). Na área I, três fragmentos com 280ha,

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e Determinísticos...

469.76ha e 700ha foram amostrados (altitude máxima: 100m). Essa área compreende vegetação de Terras Baixas, circundada principalmente por uma matriz de cana de açúcar. O clima é tropical quente e úmido (AS), com média anual da temperatura e pluviosidade de aproximadamente 24°C e 2300mm, respectivamente (ITEP/LAMEPE 2012)

A área II compreende um único fragmento com 600ha de vegetação do tipo Submontana, sendo a altitude máxima de 640m. O clima é do tipo AS, com temperatura anual média de 24°C e pluviosidade média anual de 1155mm (ITEP/LAMEPE 2012). Na área III, três fragmentos de 50ha cada foram amostrados (750-800m de altitude). Nessa área a vegetação também é do tipo Submontana com clima tropical AS. A temperatura média anual é de 21.5°C e a pluviosidade média anual é de 1157mm (ITEP/LAMEPE 2012).

Os dados foram coletados no período de Agosto de 2014 à Novembro de 2015. O inventário das samambaias ocorreu a partir de 22 plots (10 m x 20 m) delimitados em habitats com assembleias (presença de três ou mais espécies) de samambaias terrestres. Plots delimitados no mesmo fragmento tiveram distâncias mínimas de 30m. Nas parcelas as espécies de samambaias foram identificadas, contados os seus respectivos indivíduos e coletadas. Para ser incluído e contabilizado no inventário, um indivíduo de samambaia deveria apresentar uma ou um conjunto foliar visivelmente independente acima do solo. A identificação dos indivíduos seguiu os critérios descritos por Sharpe & Mehlreter (2010). A identificação das espécies foi realizada através de consultas à bibliografia especializada e através de comparação com material depositado no Herbário UFP. A confirmação dos nomes das espécies e abreviação dos nomes dos autores foi feita de acordo com a Flora do Brasil (2015).

Um conjunto de 12 variáveis ambientais foram mensuradas para cada parcela, relacionadas às características físicas dos microhabitats e medidas de heterogeneidade

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e Determinísticos...

ambiental (Tabela 2). Para a circunferência à altura do peito (CAP), foram consideradas os indivíduos de arbóreas com $CAP \geq 15$ cm. A partir do CAP calculou-se o diâmetro à altura do peito (DAP) das arbóreas seguindo a fórmula $DAP = CAP/3.14$. O DAP foi a variável utilizada como um *proxy* para inferir a luminosidade do hábitat. Presença de água na parcela foi mensurada por estimativa visual em porcentagem, posteriormente transformados em arco seno da raiz quadrada durante as análises estatísticas; A quantificação da serrapilheira foi mensurada por estimativa visual e classificada em classes de porcentagem, posteriormente convertidas em variáveis ordinais (0 = ausente, 1 = escasso, 2 = intermediário, 3 = abundante). A Rochosidade foi mensurada a partir de estimativa visual e classificação nas classes adaptadas da escala de Blaun-Blanket (Kent & Coker 1992), a seguir: 0%, 1-25%, 26-50%, 51-75% e 76-100%, convertidas posteriormente em variáveis ordinais de 0 a 5. Um conjunto de sete variáveis do solo foram obtidos: pH; teores de P, K, Na, Ca, Mg e Al. As variáveis químicas do solo (exceto o pH) foram transformadas segundo log na base 10 para as análises estatísticas. Amostras de 500g de solo foram obtidos superficialmente (0-20cm de profundidade) ao longo de cinco pontos aleatórios na parcela. As amostras foram secas ao ar livre e analisadas no Laboratório de Química do Solo da Universidade Federal Rural de Pernambuco, de acordo com os métodos descritos pela EMBRAPA (1997).

4.3.2 Análise dos Dados

Uma Análise de Correspondência Canônica (CCA) foi realizada para visualizar as relações entre as variáveis ambientais e a composição de samambaias nos microhabitats. Os escores LC foram analisados para maximizar as correlações entre os dados ambientais e florístico. O teste de Monte Carlo com 1000 randomizações a 5% de probabilidade foi utilizado para testar a significância dos eixos. Uma CCA preliminar foi realizada a fim de excluir do modelo final aquelas variáveis multilineares ou pouco correlacionas com os eixos

(< 0.04). As análises foram realizadas usando o FITOPAC (Versão 2.1). A partir de uma CCA preliminar foram eliminadas as variáveis Rochosidade e Serrapilheira que estavam correlacionadas (> 0.7) com a presença de água e com o pH, respectivamente (Apêndice 1). Apesar da correlação evidenciada entre as variáveis presença de água e pH, ambas foram mantidas na análise dada a importância biológica da água para o grupo estudado e devido a elevada correlação do pH com o eixo 2. Também foram excluídas do modelo final as variáveis: Número de arbóreas e teores de K, Na, Ca, Mg e Al, dada as fracas correlações com os dois primeiros eixos (Apêndice 2).

Para analisar se as variações ambientais eram estruturadas espacialmente foram realizados testes de Mantel com 1000 permutações (cf. Legendre & Legendre 1998). Para avaliar o efeito das variáveis ambientais sobre a composição da comunidade, controlando os efeitos da distância e vice-versa, foram realizados testes de Mantel Parcial (Smouse et al. 1986). Neste sentido, a matriz de distância geográfica foi convertida numa matriz de distância euclidiana simples, enquanto a matriz de variáveis ambientais foi padronizada por meio de um “ranging” e transformada numa matriz de distância utilizando o Índice de Gower. A matriz florística foi transformada numa matriz de distância por meio do cálculo da distância de Bray-Curtis, a partir dos dados de abundância das espécies que foi padronizada em $\log+1$, afim de corrigir possíveis assimetrias nas distribuições dos dados. Foram considerados significativos valores de $p \leq 0.05$. As análises foram realizadas com auxílio do programa R utilizando os pacotes BiodiversityR, cluster e vegan.

4.4 Resultados

Foram inventariados um total de 53 táxons ao longo das 22 parcelas, distribuídos em 18 famílias, sendo, 51 identificados ao nível específico e dois ao nível genérico (Tabela 3). As

144 parcelas apresentaram uma riqueza média de 6 ± 2.47 espécies, com mínimo e máximo de três
145 e 12 espécies, respectivamente.

146 O diagrama de ordenação da CCA indica um agrupamento ao longo de um ambiente
147 de elevada disponibilidade hídrica, sombreados e solos ácidos (Figura 1), sendo o mesmo
148 padrão reportado para a distribuição das espécies (Figura 2). A presença de água foi a variável
149 mais correlacionada ao eixo 1 (-0,8093), as variáveis DAP médio e pH estavam mais
150 relacionadas ao segundo eixo e os teores de fósforo foram associados ao terceiro eixo no
151 modelo final (Tabela 4).

152 Os três primeiros eixos explicaram, respectivamente, 10,45%, 8,96% e 5,55% da
153 variância total. As porcentagens acumuladas ao longo dos três eixos ficou abaixo do esperado
154 pelo modelo da vara-quebrada (esperado AC1 36,47%, AC2 31,26% e AC3 19,76%), o que
155 indica que os resultados explicam parcialmente a variância observada. O resultado do teste de
156 Monte Carlo foi significativo para os dois primeiros eixos da ordenação (Tabela 5).

157 Não foram observadas correlações entre as distâncias geográfica e ambiental ($rM =$
158 0.001874 ; $p = 0.433$) (Figura 3) e a composição florística da comunidade de samambaias está
159 correlacionada, tanto com a distância geográfica, quanto com a distância ambiental (Tabela
160 6).

161 4.5 Discussão

162 Analisando os resultados da CCA, pode constatar a importância da disponibilidade
163 hídrica e luminosidade na composição florística da comunidade em escala local. A
164 disponibilidade hídrica exerce um forte controle sobre a ecologia das samambaias, sobretudo,
165 se comparado com as plantas com sementes (Page 2002), podendo influenciar fortemente a
166 riqueza de samambaias nos habitats (Bickford & Laffan 2006), sendo para algumas espécies a
167 presença deste recurso um fator determinante para a colonização do ambiente (Page 2002). De

fato, estudos tem denotado a importância da disponibilidade hídrica para o estabelecimento e manutenção da diversidade de samambaias (e.g. Page 2002; Ferrer-Castán & Vetaas 2005). Adicionalmente, a maioria das samambaias apresentam pouco controle de seu potencial evaporativo na maioria das fases de seu ciclo de vida, dependendo, deste modo, da disponibilidade hídrica do ambiente (Page 2002).

Quanto à luminosidade, esta, também desempenha um importante papel na dinâmica ecológica das samambaias, influenciando, principalmente, o estabelecimento das espécies (Page 2002). A fase gametofítica do ciclo de vida da maioria das samambaias é intolerante a dessecação, estabelecendo-se, geralmente, em locais úmidos e sombreados, o que afeta os padrões de distribuição do esporófito, apesar de estas fases serem independentes (Page 2002).

A disponibilidade hídrica e luminosidade representam fatores-chave na ecologia das samambaias, influenciando a germinação dos esporos, o estabelecimento do gametófito e de esporófitos jovens, processos que representam importantes gargalos na ecologia das samambaias (Ranal 1995; Durand & Goldstein 2001; Page 2002; Hiendlmeyer & Randi 2007).

Estudos tem destacado a ocorrência de samambaias ao longo de solos ácidos (Tuomisto et al. 2002; Tuomisto et al. 2003c). Está variável apresenta um padrão consistente ao longo dos habitats, e está relacionada com a distribuição das samambaias ao longo dos habitats. O pH tem sido citado como um bom preditor da fertilidade do ambiente, além de estar relacionado positivamente com o conteúdo de cátions e negativamente com os teores de alumínio (Tuomisto et al. 2003c), como observado no presente estudo.

No presente estudo, a independência das variáveis ambientais em relação aos padrões espaciais possibilita uma análise mais clara sobre a análise da contribuição relativa de cada um desses processos sobre a estrutura da comunidade. Como destacado por Soininen et al.

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e Determinísticos...

(2007), a dificuldade de avaliar o papel da dispersão e das características ambientais sobre a estrutura da comunidade, sobretudo na escala local, está relacionada ao fato de que ambos os processos tendem a apresentar padrões muito semelhantes quando o ambiente é estruturado espacialmente (Tuomisto et al. 2003a; Karst et al. 2005; Laliberté et al. 2009).

Os processos espaciais (i.e. eventos de dispersão) influenciam a composição de samambaias. Vellend (2010) destaca o papel da dispersão em escala local, onde pode atuar conectando metacomunidades (Leibold et al. 2004; Cottenie 2005). Dada a elevada capacidade de dispersão das samambaias (via esporos), os processos relacionados unicamente aos limites de dispersão em escala local, parecem não ser os únicos fatores responsáveis pela estruturação da comunidade. Deste modo, os efeitos da dispersão podem acabar sendo diluídos em escalas mais amplas, tendo seu papel reduzido em escala local (Zobel et al. 2000). Tuomisto et al. (2003b) reportaram que apenas em escalas mais amplas foi observado um papel mais evidente (ainda que parcial) dos processos de dispersão.

As evidências de um forte controle ambiental atuando na composição de samambaias em escala local registradas nesta pesquisa corroboram padrões descritos para a comunidade de samambaias (Young & León 1989; Bittner & Breckle 1995; Poulsen & Nielsen 1995; Tuomisto & Poulsen 1996; Richard et al. 2000; Tuomisto et al. 2002, 2003a; Jones et al. 2008; Karger et al. 2015). Isto por que, o ambiente pode ser mais determinante do que efeitos unicamente espaciais que surgem em consequência de dispersão, especialmente para samambaias que apresentam requerimentos ecológicos mais relacionados com as características ambientais (Page 2002; Tuomisto et al. 2003b; Karst et al. 2005; Jones et al. 2006).

O efeito sinérgico das variáveis ambientais combinadas aos processos espaciais estruturando a comunidade em escala local foram destacados por Tuomisto et al (2003b).

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e Determinísticos...

216 Jones et al. (2008) também observaram que apesar do controle determinístico na diversidade-
217 beta, o poder de explicação das variáveis ambientais e espaciais combinadas, chegou a
218 explicar até 32% da variação.

219 De fato, como citado por Kembel (2009) e Vellend (2010) a combinação dos
220 processos estocásticos e determinísticos geralmente atua na organização de comunidades.
221 Laliberté et al. (2009) destacaram que o nicho e processos espaciais podem controlar
222 simultaneamente a beta diversidade. No presente estudo, os padrões determinísticos se
223 apresentaram bastante consistentes, como reportado para outros estudos com samambaias
224 (Tuomisto & Poulsen 1996; Tuomisto et al. 2003a; Karst et al. 2005; Kluge & Kessler 2011).
225 No entanto, a habilidade de alguns táxons de ocorrer em quase todos os microhabitats podem
226 gerar distribuições independentes das características ambientais, o que é previsto segundo a
227 Teoria Neutra (Hubbel 2001). Padrões similar foi descrito por Kluge & Kessler (2011) em um
228 gradiente altitudinal e por Tuomisto & Poulsen (1996) em diferentes seções de um gradiente
229 edáfico. Adicionalmente, algumas espécies podem apresentar uma variedade de faixas de
230 tolerância de umidade do solo, ou outras condições ambientais, neste sentido, espécies
231 diferem quanto aos ambientes funcionalmente "uniforme " dentro de seus limites de
232 tolerância, como observado por Karst et al. (2005).

233 Ainda, os processos de deriva ecológica (ou de loteria) podem afetar a comunidade,
234 sobretudo em ambientes estruturados por características abióticas, causando agregações
235 dentro de um “ótimo ambiental” ou por meio de padrões aleatórios para aquelas espécies com
236 faixas de tolerância mais amplas (Karst et al. 2005; Vellend 2010). Neste caso, ao nível de
237 comunidade, variações ambientais e a “vizinhança” desempenham papel importante na
238 distribuição das espécies, como relatado por Jones et al. (2007). Essas características podem

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e Determinísticos...

gerar padrões espaciais na substituição de espécies em escala local que não podem ser atribuídos a diferenças ambientais, como observado por Tuomisto et al. (2003b).

A ausência de correlação entre as variáveis ambientais e os processos espaciais possibilitou identificar de maneira mais evidente o papel de cada processo sobre a comunidade de samambaias. A hipótese do trabalho foi parcialmente corroborada, pois, foi observado um efeito marcante das características ambientais (i.e. processo determinístico) sobre a comunidade, contudo, os processos estocásticos e determinísticos, juntos, influenciam a composição da comunidade de samambaias em escala local (i.e. microhabitats) nos remanescentes de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil.

4.6 Agradecimentos

Os autores agradecem à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa ao primeiro autor, às Usinas Trapiche e Cucaú, bem como às Secretarias do Meio Ambiente de Bonito e São Vicente Férrer, pelos auxílios durante os trabalhos de campo para coleta de dados e ao Laboratório de Química do Solo da UFRPE pelo apoio técnico durante as análises do solo.

4.7 Referências

- Bell, G. 2000. The distribution of abundance in neutral communities. *American Naturalist* 155: 606–617.
- Bickford, S. A. & Laffan, S. W. 2006. Multi-extent analysis of the relationship between pteridophyte species richness and climate. *Global Ecology and Biogeography* 15: 588–601.
- Bittner, J. & Breckle, S.W. 1995. The growth rate and age of tree fern trunks in relation to habitats. *American Fern Journal* 85: 37–42.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. 1992. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology* 73: 1045–1055.
- Cottenie, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8(11): 1175–1182.
- Durand, L. Z. & Goldstein, G. 2001. Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii. *Oecologia* 126: 345–354.

- 267 EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos (Rio de Janeiro, RJ). 1997. *Manual de*
268 *métodos de análise de solos*. 2.ed. Rio de Janeiro.
- 269 Ferrer-Castán, D. & Vetaas, O.R. 2005. Pteridophyte richness, climate and topography in the
270 Iberian Peninsula: comparing spatial and nonspatial models of richness patterns. *Global*
271 *Ecology and Biogeography* 14(2): 155-165.
- 272 Gilbert, B. & M.J. Lechowicz. 2004. Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest
273 understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101:7651–7656.
- 274 Gotelli, N.J. & McCabe, D.J. 2002. Species co-occurrence: A meta-analysis of J.M.
275 Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83(8): 2091–2096.
- 276 Harrison, S. & Cornell, H. 2008. Toward a better understanding of the regional causes of local
277 community richness. *Ecology Letters* 11: 969–979.
- 278 Hiendlmeyer, Rosane, & Randi, Aurea Maria. (2007). Response of spores and young
279 gametophytes of *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae) and *Blechnum brasiliense* Desv.
280 (Blechnaceae) to different light levels. *Acta Botanica Brasilica*, 21(4), 909-915.
- 281 Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton
282 University Press, Princeton.
- 283 Instituto de Tecnologia de Pernambuco e Laboratório de Meteorologia de Pernambuco
284 (ITEP/LAMEPE). 2012. Disponível em: (<http://www.itep.br/meteorologia/lamepe>).
- 285 Jones, M.M., Rojas, P.O., Tuomisto, H. & CLARK, D.B. 2007. Environmental and
286 neighbourhood effects on tree fern distributions in a neotropical lowland rain forest. *Journal*
287 *of Vegetation Science* 18(1):13–24.
- 288 Jones, M.M., Tuomisto, H., Clark, D.B.; Olivas, P. 2006. Effects of mesoscale environmental
289 heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of*
290 *Tropical Ecology* 94:181-195.
- 291 Jones, M.M., Tuomisto, H., Borcard, D., Legendre, P., Clark, D.B. & Olivas, P.C. 2008.
292 Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental
293 and spatial data quality. *Oecologia* 155:593–604.
- 294 Karger, D. N., Tuomisto, H., Amoroso, V. B., Darnaedi, D., Hidayat, A., Abrahamczyk, S.,
295 Kluge, J., Lehnert, M. & Kessler, M. 2015. The importance of species pool size for
296 community composition. *Ecography* 38:1243–1253.
- 297 Karst, J., Gilbert, B. & Lechowicz, M.J. 2005. Fern community assembly: the roles of chance
298 and the environment at local and intermediate scales. *Ecology* 86: 2473-2486.
- 299 Kembel, S.W. 2009. Disentangling niche and neutral influences on community assembly:
300 assessing the performance of community phylogenetic structure tests. *Ecology Letters* 12(9):
301 949–960.
- 302 Kent, M. & Coker, P. 1992. *Vegetation Description and Analysis. A practical approach*. John
303 Wiley & Sons, Chichester.
- 304 Kessler, M. 2001. Pteridophyte species richness in Andean forests in Bolivia. *Biodiversity*
305 *and Conservation* 10: 1473-1495.

- 306 Kluge, J. & Kessler, M. 2011. Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: species
307 assembly of ferns along a tropical elevational gradient. *Journal of Biogeography* 38:394–405.
- 308 Laliberté, E., Paquette, A., Legendre, P. & Bouchard, A. 2009. Assessing the scale-specific
309 importance of niches and other spatial processes on beta diversity: A case study from a
310 Temperate Forest. *Oecologia* 159:377–388.
- 311 Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. 2nd ed. English edition.
312 Amsterdam, Elsevier.
- 313 Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt,
314 R.D., Shurin, J.B., Law, R., (...) & Gonzalez, A. 2004. The metacommunity concept: a
315 framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601–613.
- 316 Page, C.N. 2002. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview.
317 *Review of Paleobotany and Palynology* 119: 1-33.
- 318 Prado, J. & Sylvestre, L. 2015. Samambaias e Licófitas. In: *Lista de Espécies da Flora do*
319 *Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em:
320 <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB128483>>. Acesso em: 20 Nov. 2015.
- 321 Poulsen, A.D. & Nielsen, I.H. 1995. How many ferns are there in one hectare of Tropical
322 Rain Forest? *American Fern Journal* 85: 29-35.
- 323 Ranal, M.A. 1995. Estabelecimento de pteridofitas em mata mesófila semidecídua do estado
324 de São Paulo. 2. Natureza dos substratos. *Revista Brasileira de Biologia* 55:583-594.
- 325 Richard, M., Bernard, T. & Bell, G. 2000. Environmental heterogeneity and the spatial
326 structure of fern species diversity in one hectare of old-growth forest. *Ecography* 23: 231-245.
- 327 Ricklefs, R.E. & Schluter, D. 1993. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical*
328 *and Geographical Perspectives*. Chicago, University of Chicago Press.
- 329 Sharpe, J.M. & Mehlreter, K. 2010. Ecological insights from fern population dynamics. In: K
330 Mehlreter, LR Walker & JM Sharpe (ed.), pp 61-110. *Fern Ecology*. 1st ed. Cambridge
331 University Press, New York.
- 332 Smouse, P.E., Long, J.C. & Sokal, R.R. 1986. Multiple-regression and correlation extensions
333 of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic zoology* 35: 627-632.
- 334 Sojininen, J., Lennon, J.J. & Hillebrand, H. 2007. A multivariate analysis of beta diversity
335 across organisms and environments. *Ecology* 88:2830–2838.
- 336 Tuomisto, H. & Poulsen, A. 1996. Influence of edaphic specialization on the distribution of
337 pteridophytes in neotropical forests. *Journal of Biogeography* 23: 283-293.
- 338 Tuomisto, H. & Poulsen, A.D. 2000. Pteridophyte diversity and species composition in four
339 Amazonian rain forests. *Journal of Vegetation Science* 11: 383-396.
- 340 Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Aguilar, M. & Sarmiento, A. 2003b. Floristic patterns along a
341 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* 91:743-756.
- 342 Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Poulsen, A.D., Moran, R.C., Quintana, C., Cañas, G. & Celi,
343 J. 2002. Distribution and diversity of pteridophytes and Melastomataceae along edaphic
344 gradients in Yasuní national park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica* 34(4): 516-533.

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e Determinísticos...

- 345 Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. 2003a. Dispersal, environment and floristic
346 variation of western Amazon forests. *Science* 299:241–244.
- 347 Tuomisto, H., Poulsen, A.D., Ruokolainen, K., Moran, R.C., Quintana, C., Celi, J. & Cañas,
348 G. 2003c. Linking Floristic Patterns with Soil Heterogeneity and Satellite Imagery in
349 Ecuadorian Amazonia. *Ecological Applications* 13(2):352–371.
- 350 Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The quarterly Review of*
351 *Biology* 85(2): 183-206.
- 352 Young, K. R. & Leon, B. 1989. Pteridophyte species diversity in the Central Peruvian Amazon:
353 importance of edaphic specialization. *Brittonia* 41:388-395.
- 354 Zobel, M., Otsus, M., Liira, J., Moora, M. & Mols, T. 2002. Is small-scale species richness
355 limited by seed availability or microsite availability? *Ecology* 81:3274–3282.

4.8 TABELAS

Tabela 1: Localização das parcelas ao longo das áreas de estudo no Estado de Pernambuco. TB= Floresta Atlântica de Terras Baixas; SM= Floresta Atlântica Submontana; CEP= Centro de Endemismo Pernambuco.

Parcela	Vegetação	Área	Coordenadas Geográficas	
			Latitude	Longitude
1	TB	CEP-Rio Formoso (PE)	08°03'02.9"	034°56'52.9"
2	TB	CEP-Rio Formoso (PE)	08°03'02.9"	035°10'22.4"
3	TB	CEP-Sirinhaém (PE)	08°33'50.3"	035°10'02.1"
4	TB	CEP-Sirinhaém (PE)	08°33'50.5"	035°10'01.6"
5	TB	CEP-Rio Formoso (PE)	08°36'40.5"	035°14'50.0"
6	TB	CEP-Rio Formoso (PE)	08°36'42.3"	035°14'51.1"
7	TB	CEP-Rio Formoso (PE)	08°37'08.6"	035°14'57.6"
8	SM	Bonito (PE)	08°30'12.8"	035°42'59.6"
9	SM	Bonito (PE)	08°30'11.2"	035°42'59.6"
10	SM	Bonito (PE)	08°23'55.3"	035°41'45.6"
11	SM	São Vicente Férrer (PE)	07°37'02.3"	035°30'45.8"
12	SM	São Vicente Férrer (PE)	07°37'05.4"	035°30'48.1"
13	SM	São Vicente Férrer (PE)	07°36'57.9"	035°30'42.2"
14	SM	São Vicente Férrer (PE)	07°37'02.5"	035°30'47.0"
15	SM	São Vicente Férrer (PE)	07°36'54.8"	035°30'44.5"
16	SM	São Vicente Férrer (PE)	07°36'56.6"	035°30'45.5"
17	SM	São Vicente Férrer (PE)	07°36'52.4"	035°30'23.5"
18	SM	Bonito (PE)	08°30'16.2"	035°43'14.6"
19	SM	Bonito (PE)	08°30'17.4"	035°43'16.5"
20	SM	Bonito (PE)	08°30'18.8"	035°43'25.4"
21	SM	Bonito (PE)	08°30'16.0"	035°43'25.8"
22	SM	Bonito (PE)	08°29'55.8"	035°41'42.9"

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e Determinísticos...

Tabela 2: Conjunto de Variáveis coletadas nas parcelas ao longo das áreas de estudo no Estado de Pernambuco. TB= Floresta Atlântica de Terras Baixas; SM= Floresta Atlântica Submontana; CEP= Centro de Endemismo Pernambuco; 1= valores de rochosidade da parcela nos intervalos 0%, 1-25%, 26-50%, 51-75% e 76-100% adaptado da escala de Blaun-Blanket, representados como variáveis ordinais 0,1,2,3,4,5 respectivamente; * = Valores de porcentagem transformados em raiz quadrada; 2= presença de serrapilheira segundo os critérios: (1= escasso, 2=intermediário, 3=abundante) += valores médios por parcela; **= Valores transformados em log10.

Parcela	Vegetação	Área	Rochosidade ¹	Água *	Serrapilheira ²	Número de Arbóreas	DAP ⁺ (cm)	pH	Variáveis Químicas do Solo (mg/cm ³)					
									P**	K**	Na**	Ca**	Mg**	Al**
1	TB	CEP-Rio Formoso	1	7.071	3	1	5.45	5.18	1.310	3.001	2.864	2.692	2.288	2.345
2	TB	CEP-Rio Formoso	3	5.916	3	8	18.10	4.19	0.890	3.481	2.782	2.961	3.121	2.462
3	TB	CEP-Sirinhaém	0	5.477	3	4	9.12	3.93	1.152	3.227	2.833	2.886	2.388	2.578
4	TB	CEP-Sirinhaém	0	5	2	10	7.8	4.06	1.006	3.128	2.776	2.729	2.507	2.448
5	TB	CEP-Rio Formoso	2	8.944	1	1	8.92	5.1	0.809	3.061	2.517	2.451	2.293	1.802
6	TB	CEP-Rio Formoso	2	9.220	1	0	0	5.44	0.667	3.396	2.588	2.762	2.338	1.879
7	TB	CEP-Rio Formoso	2	6.325	2	4	7.64	4.89	1.294	3.357	2.477	2.988	2.615	1.722
8	SM	Bonito	0	0	3	6	8.69	3.55	1.000	2.918	2.454	2.368	2.005	3.026
9	SM	Bonito	0	0	3	17	9.14	3.89	0.851	3.005	2.613	2.391	2.163	2.816
10	SM	Bonito	0	6.708	3	1	9.87	3.72	1.346	3.407	3.184	3.092	2.711	2.769
11	SM	São Vicente Férrer	0	0	2	10	11.1	4.21	0.367	3.277	2.765	2.786	2.804	2.665
12	SM	São Vicente Férrer	0	0	2	6	15.43	3.48	0.914	3.172	2.725	2.432	2.510	2.843
13	SM	São Vicente Férrer	0	0	2	5	9.64	3.54	0.879	3.294	2.516	2.789	2.066	2.695
14	SM	São Vicente Férrer	0	5	2	3	8.03	3.44	1.023	3.320	2.718	2.763	2.291	2.884
15	SM	São Vicente Férrer	0	0	2	6	14.87	4.48	1.044	3.422	2.276	3.304	2.734	1.740
16	SM	São Vicente Férrer	2	6.708	2	7	10.4	4.66	0.803	3.538	2.913	3.330	2.677	1.741

Costa, L.E.N. Efeitos dos Processos Estocásticos e Determinísticos...

17	SM	São Vicente Férrer	2	5.916	1	8	9.92	4.65	0.453	3.303	2.798	3.091	2.694	2.028
18	SM	Bonito	1	5	3	11	9.8	3.8	1.445	3.308	2.769	2.833	2.324	2.511
19	SM	Bonito	0	0	3	9	15.28	3.26	0.972	3.271	2.669	2.289	2.299	2.112
20	SM	Bonito	1	7.071	2	8	8.69	4.43	0.499	3.104	2.548	2.647	2.288	2.473
21	SM	Bonito	0	0	2	8	5.21	4.85	0.883	3.155	2.721	2.840	2.473	2.696
22	SM	Bonito	0	0	3	5	19.87	3.88	0.208	3.205	2.785	2.697	2.391	2.631

[illegible]

[illegible]

Pteridaceae

<i>Adiantopsis radiata</i> (L.) Fée	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Adiantum latifolium</i> Lam.	-	-	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-
<i>Adiantum</i> sp.	X	-	-	X	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. terminatum</i> Kunze ex Miq.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anetium citrifolium</i> (L.) Splitg	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pteris denticulata</i> var. <i>tristicula</i> (Raddi) J.Prado	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Saccolomataceae

<i>Saccoloma elegans</i> Kaulf.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-
---------------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

Tectariaceae

[illegible]

Thelypteridaceae

[illegible]

Tabela 4: Correlação entre variáveis ambientais e eixos (01 e 02) da Análise de Correspondência Canônica (CCA).

Variáveis Ambientais	CCA	
	Eixo01	Eixo02
Presença de Água	-0.8093	0.4209
DAP Médio(cm)	-0.0649	-0.7341
pH	-0.3381	0.8354
P	0.0646	0.0456

Tabela 5: Resultados da Análise de Correspondência Canônica (CCA) para 22 microhabitats de remanescentes de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil. AV= Autovalores; I.A.= Inércia acumulada; p = Valores de p para o teste de Monte Carlo com 999 permutações à 5% de probabilidade; I.V-B = Inércia Esperada pelo modelo da vara-quebrada;

Eixos	AV	Inércia (%)	I.A. (%)	p	I.V-B(%)
AV1	0.8057	10.449	10.449	0.03	36.468
AV2	0.6906	8.957	19.406	0.004	31.259
AV3	0.4366	5.662	25.068	0.15	19.76

Tabela 6: Correlações do Mantel Parcial (rM) para a dissimilaridade florística de samambaias (Distância de Bray-Curtis) e as matrizes de distância geográfica (distância euclidiana simples) e ambiental (Dissimilaridade de Gower) em 22 parcelas ao longo de remanescentes de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil. Foram considerados significativos valores de $p \leq 0.05$.

Distâncias	Correlação (rM)	p
Florística x Ambiental (controlando o efeito da matriz geográfica)	0.1712	0.025
Florística x geográfica (controlando o efeito da matriz ambiental)	0.1965	0.005

4.9 FIGURAS

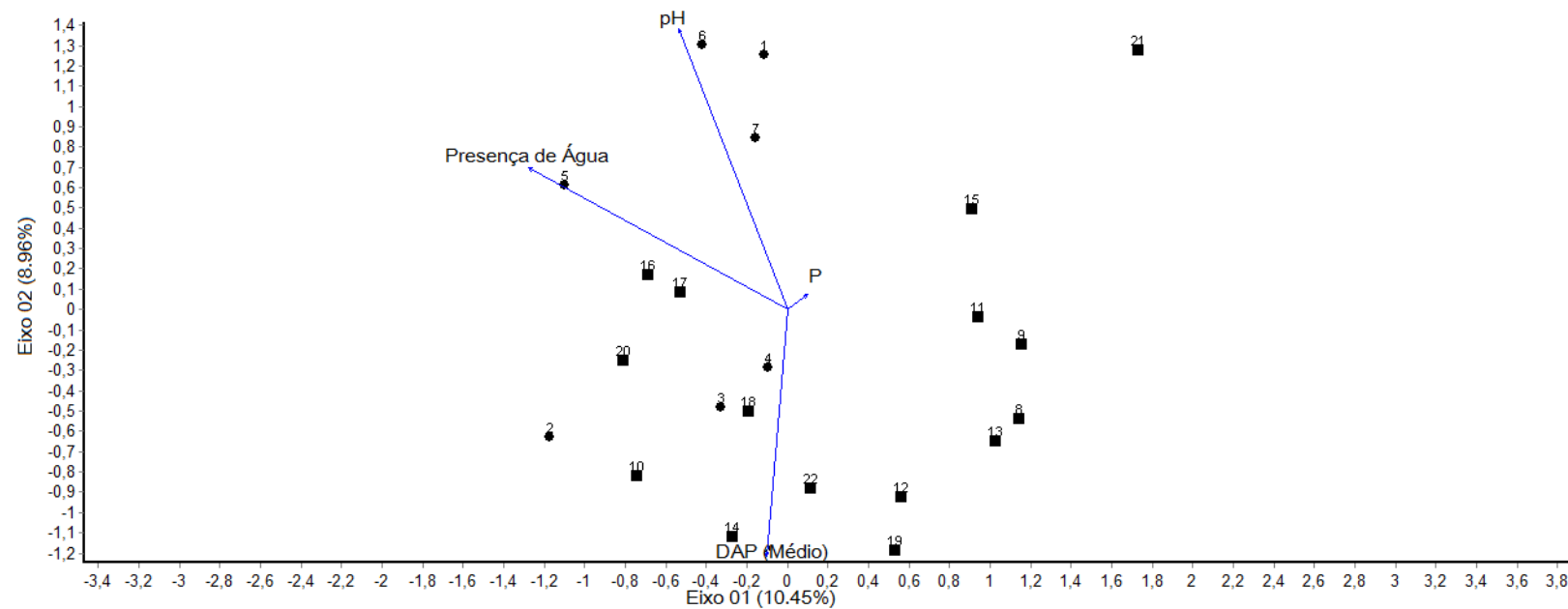
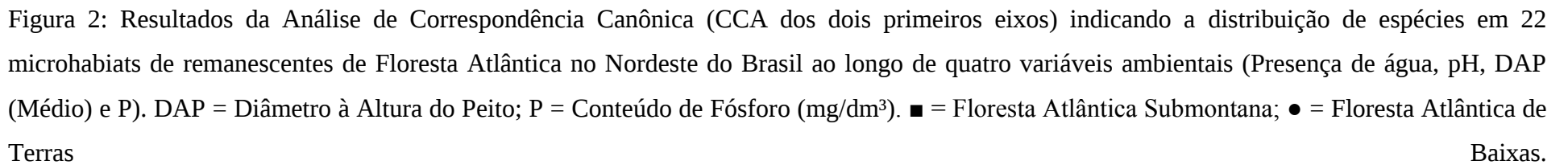


Figura 1: Resultados da Análise de Correspondência Canônica (CCA dos dois primeiros eixos) indicando a distribuição de 22 microhabitats em remanescentes de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil ao longo de quatro variáveis ambientais (Presença de água, pH, DAP (Médio) e P). DAP=Diâmetro à Altura do Peito; P= Conteúdo de Fósforo (mg/dm³). ■ = Floresta Atlântica Submontana; ● = Floresta Atlântica de Terras Baixas.



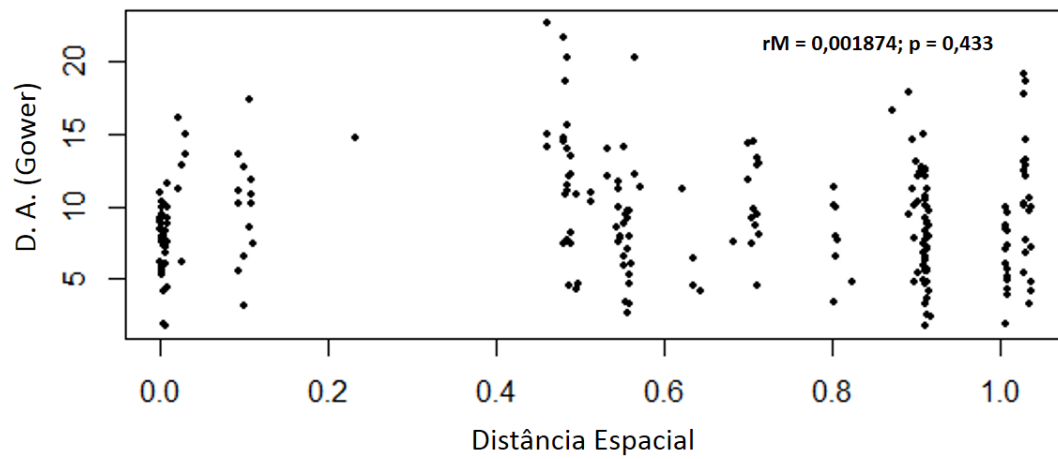


Figura 3: Correlação entre as distâncias ambiental e espacial em escala local de remanescentes de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil. D.A.= Distância Ambiental, calculada a partir do Índice de Gower. A distância espacial foi calculada a partir da distância euclidiana simples das coordenadas dos microhabitats.

4.10 APÊNDICES

Apêndice 1. Correlações entre as variáveis ambientais mensuradas em 22 plots dentro de microhabitats ao longo de remanescentes de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil analisadas através da Análise de Correspondência Canônica.

	Rochosidade	Presença de Água	Serrapilheira	Número de Arbóreas	DAP Médio(cm)	pH	P	K	Na	Ca	Mg	Al
Rochosidade	1	0,833	-0,495	-0,32	-0,176	0,617	-0,068	0,327	-0,081	0,294	0,42	-0,654
Presença de Água	0,833	1	-0,603	-0,619	-0,454	0,707	0,092	0,131	-0,083	0,174	0,104	-0,7
Serrapilheira	-0,495	-0,603	1	0,444	0,599	-0,728	0,226	0,094	0,356	-0,119	0,079	0,61
Número de Arbóreas	-0,32	-0,619	0,444	1	0,331	-0,5	-0,055	0,079	0,253	0,094	0,278	0,422
DAP Médio(cm)	-0,176	-0,454	0,599	0,331	1	-0,676	-0,24	0,128	0,236	-0,097	0,322	0,282
pH	0,617	0,707	-0,728	-0,5	-0,676	1	-0,117	-0,047	-0,252	0,275	0,053	-0,61
P	-0,068	0,092	0,226	-0,055	-0,24	-0,117	1	-0,023	-0,116	-0,114	-0,099	0,025
K	0,327	0,131	0,094	0,079	0,128	-0,047	-0,023	1	0,344	0,672	0,65	-0,19
Na	-0,081	-0,083	0,356	0,253	0,236	-0,252	-0,116	0,344	1	0,392	0,469	0,373
Ca	0,294	0,174	-0,119	0,094	-0,097	0,275	-0,114	0,672	0,392	1	0,646	-0,11
Mg	0,42	0,104	0,079	0,278	0,322	0,053	-0,099	0,65	0,469	0,646	1	-0,01
Al	-0,654	-0,7	0,61	0,422	0,282	-0,61	0,025	-0,19	0,373	-0,11	-0,01	1

Apêndice 2. Correlações Eixos Canônicos e variáveis ambientais mensuradas em 22 plots dentro de microhabitats ao longo de remanescentes de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil analisadas através da Análise de Correspondência Canônica.

Variáveis	Eixo01	Eixo02	Eixo03	Eixo04	Eixo05	Eixo06
Rochosidade	-0,0928	0,647	0,1765	0,5039	-0,1405	-0,1756
Presença de Água	0,4004	-0,356	-0,2174	-0,026	0,2826	0,1177
Serrapilheira	-0,1963	0,127	0,2338	0,2872	-0,0329	0,1755
Número de Arbóreas	0,035	-0,236	-0,1651	-0,0127	0,0485	-0,0394
DAP Médio(cm)	0,6025	-1,109	-0,2056	0,063	0,1687	-0,2623
pH	0,4087	-0,936	-0,0194	0,1477	0,1466	-0,1534
P	0,2004	-0,562	0,006	0,0617	0,0284	-0,122
K	-0,2411	-0,204	-0,1872	0,144	-0,048	-0,1877
Na	0,0163	0,048	0,1155	-0,1415	-0,0672	-0,0293
Ca	-0,1395	0,162	0,0485	-0,1536	-0,0475	-0,0168
Mg	-0,1246	0,358	0,0412	0,221	-0,0263	0,3123
Al	-0,0263	-0,387	-0,1493	0,3332	0,0387	-0,1278

5. ANEXOS

5.1 Anexo 1. Normas de Submissão de manuscritos ao periódico *Journal of Vegetation Science*.

Scope

The *Journal of Vegetation Science* publishes papers on all aspects of plant community ecology, with particular emphasis on papers that develop new concepts or methods, test theory, identify general patterns, or that are otherwise likely to interest a broad international readership. Papers may focus on any aspect of vegetation science, e.g. community structure (including community assembly and plant functional types), biodiversity (including species richness and composition), spatial patterns (including plant geography and landscape ecology), temporal changes (including demography, community dynamics and palaeoecology) and processes (including ecophysiology), provided the focus is on increasing our understanding of plant communities. The Journal publishes papers on the ecology of a single species only if it plays a key role in structuring plant communities. Papers that apply ecological concepts, theories and methods to the vegetation management, conservation and restoration, and papers on vegetation survey should be directed to our associate journal, *Applied Vegetation Science*.

Acceptance criteria

The journal will consider for publication only manuscripts not previously formally published. Prior posting of a manuscript on an online preprint archive such as ArXiv or bioRxiv is acceptable, as is posting of the preprint on a private website or publication as a component of a thesis or dissertation. We will not consider for publication articles permanently posted in preprint archives associated with specific journals.

To be acceptable, a paper must be of interest to an international readership, even if its immediate scope is local. A paper can be interesting by doing one or more of several things:

- Developing new concepts in understanding vegetation
- Testing concepts applicable to all plant communities
- Adding a particularly well-executed empirical example that is part of a growing literature on a general conceptual issue
- Representing a particularly interesting combination of models, observational data and experiments
- Demonstrating a new and generally useful method
- Presenting a particularly exemplary or thorough analysis, even if the concepts and methods are not novel, and even if it be regional in scope, so long as it:
 - represents the state of the art (methods and statistics) and
 - presents a critical and definitive test for an interesting hypothesis

The questions in the paper can be addressed by many means, including description, experiments, simulations, meta-analysis, inference, extrapolation, etc. There is no limit

to the nature of the approach, as long as the work is sound. As a rule of thumb, the journal would accept a paper if at least 66% of vegetation scientists would regard it as having some interest, or at least 10% would regard it as being very interesting.

All submitted manuscripts must comply with our publishing ethics as detailed here.

Authors are strongly encouraged to make their primary data available in appendix tables or data depositories.

Types of papers

Research article

This category includes description, experiment, simulation, theory, description of a new method, or any combination of those. The typical length of ordinary papers is about 8–10 printed pages. The submission of longer papers can be accepted on the basis of a sound explanation given in the cover letter. Shorter papers may be managed and published sooner.

To estimate the article length, note that an average journal page can contain about 800 words for the main text from the Title to the end of References, or a variable number of display items (tables and/or figures) that would be readable when printed together in an A4 page. For instance, a manuscript with 6800 words and a given number of display items fitting in 1.5 A4 pages would use almost 10 journal pages, which is fine for a Research Article. Within this limit, authors are free to distribute the space among text and display items. Online supplementary files may be used for less essential text and/or display items.

Synthesis

Reviews of a topic that produce new ideas / conclusions (and are not merely summaries of the literature) can be published as Syntheses, which may be longer than Research articles, but the length must be justified by the content of interest.

Forum

Forum papers are essays with original ideas / speculations / well-sustained arguments, with no new data. They usually contribute to free debate of current and often controversial ideas in vegetation science. There may be criticism of papers published in Journal of Vegetation Science, or (if interesting to our readers) of papers published elsewhere. An Abstract is required, but otherwise the sectional format is flexible. The length of the Forum papers is normally 0.5–4 printed journal pages. The submission of longer Forum papers can be accepted on the basis of a sound explanation given in the cover letter. Forum papers, especially short ones, have high priority in publication.

Report

This includes items that are not scientific papers, e.g. news items, the existence of databases and technical information. Reports are typically two printed journal pages; additional material should be put in electronic appendices. The submission of longer Report papers can be accepted on the basis of a sound explanation given in the cover letter. A report can describe a new or much expanded computer program if this is of interest to vegetation scientists. We can also accept paid advertisements for commercial computer programs. We also carry reviews of computer programs, and authors of new programs are very welcome to submit them for review to the Software Review Editor. [Papers that, whilst mentioning a particular program, are basically descriptions of a new method, can be submitted as Research articles.]

Journal's policy on criticism and errata

For details of the policy on papers that have a major element criticising a particular paper or body of work, and on responses, also for the policy on errata, [click here](#).

Manuscripts

Manuscripts must be written in English (either British or American throughout). They should be concise, because concise papers often make more impact on the reader.

Manuscript structure

Title: This should be strongly directed towards attracting the interest of potential readers.

Author names and addresses: Follow exactly the format in the most recent issue of the journal. Give e-mail addresses for all authors.

Printed journal page estimate: Give the number of words from title to references and estimated size of tables and figures. For example: 6800 words (8.4 pages), table 0.3 pages, figures 1.2 pages, total 9.9 pages.

Abstract: Up to 350 words for Research articles or Synthesis papers (up to 200 for a Forum or Report paper). Include no references. The abstract for Research articles should have named sections, normally: Question(s), Location, Methods, Results, and Conclusions. This structure can be varied when necessary, e.g. for Synthesis use whatever structure is appropriate; for theoretical papers Location is not needed; use Aim(s) instead of Question(s) for papers introducing a new method; for Forum and Report papers an unstructured abstract will be appropriate.

Keywords: There should be 8–12 keywords, separated by semicolons. Most online paper accesses come via searches with Google, Web of Science, etc., rather than by browsing the journal. A paper's hit rate may increase if title-/abstract/keywords are properly prepared. For more information see Wiley Author Services.

Nomenclature: Refer to a source for unified nomenclature of plant species or vegetation units, unless there be few names and their authors are given in the text. Do not use author citation for names in the text if they are given in the nomenclature source. Use the following format:

Nomenclature Tutin et al. (1968–1993) for vascular plants; Hill et al. (2006) for mosses; Schumacker & Váňa (2000) for hepatics

Nomenclature Stace (2010) for plants; Rodwell (1991–2000) for plant communities

Nomenclature Castroviejo et al. (1986–2012) except for Compositae and Gramineae, which follow the Euro+Med PlantBase (ww2.bgbm.org/EuroPlusMed, accessed on 4 Apr 2013).

Nomenclature USDA Plants Database (<http://plants.usda.gov/java/>; accessed on 12 Mar 2014)

Abbreviations: List any that are frequently used in the text.

Running head: Shortened title.

Main text: Indicate new paragraphs by indentation. Avoid footnotes. Variation from the usual Introduction - Methods - Results - Discussion structure is acceptable when appropriate.

Acknowledgements: Keep them brief. References to research projects/funds and institutional publication numbers can go here.

Author contributions: For papers with more than one author, an optional concise statement of authorship may be included informing who designed the research, who collected the data, who developed new methods, and who wrote the manuscript. Use initials to identify the authors.

Citations in the text: Use forms such as: Smith & Jones (2005) or (Smith & Jones 2005); for more than two authors: White et al. (2005); for combinations: (Smith et al. 2005 a, b; Jones 2006, 2010). Citations should be chronological by year, except where there is a list of years for the same author(s), e.g. (Zebedee 1950, 1970; Abraham 1960; Smith et al. 1965, 1974; Zebedee et al. 1969)

References section: Use the formats below. Always give the full name of the journals. For references with up to eleven authors, all authors are listed. If there are twelve or more authors, only the first nine and the last one are listed, while the others are replaced by "(...) &".

Lane, D.R., Coffin, D.P. & Lauenroth, W.K. 2000. Changes in grassland canopy structure across a precipitation gradient. *Journal of Vegetation Science* 11: 359–368.

Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. 3rd ed. Blackwell, Oxford, UK.

Whittaker, R.H. 1969. Evolution of diversity in plant communities. In: Woodwell, G.M. & Smith, H.N. (eds.) *Stability and diversity in ecological systems*, pp. 178–196. Brookhaven National Laboratory, Brookhaven, NY, US.

Blackburn, T.M., Essl, F., Evans, T., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., Kühn, I., Kumschick, S., Marková, Z., Mrugała, A., (...) & Bacher, S. 2014. A unified classification of alien species based on the magnitude of their environmental impacts. *PLoS Biology* 12: e1001850.

Noble, D.L. 1978. *Seedfall and establishment of Engelmann spruce and subalpine fir*. United States Department of Agriculture [report no. 575], Washington, DC, US.

Wallin, G. 1973. *Lövskogsvegetation i Sjuhäradsbygden*. Ph.D. thesis, Uppsala University, Uppsala, SE.

Do NOT list computer programs, personal communications or web-pages under *References*. EndNote Reference Style File is available in our Author Services.

References to computer programs: Computer programs used should be mentioned in the Methods section, e.g. "performed by DoStats (version 6.2, StatProgs Inc., Springfield, NY, US)" or "performed by Partition (version 3.0, www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm)". Only descriptions of computer programs in refereed journals or in books with an ISBN can be cited in the References section. References to computer programs should never substitute references to proper description of methods performed using these programs. The methods used should be fully described in the text, in an appendix and/or by readily-available references. A reference to a computer program and to "program defaults" is not a substitute.

Unpublished material and web-pages: The References section can contain only material that is published (including early online publications with a DOI) or is a thesis. Indicate all other material as "unpubl." or "pers. comm." (the latter with date and description of the type of knowledge, e.g. "local farmer"), or web-address (add date of accession); "submitted" may be used only if the cited item is in some journal's editorial process, and the reference will have to be removed if the item has not been published (at least in early online view) by that journal by the time proofs are corrected for citing paper.

References in other languages than English

1. References in the languages that use the Latin alphabet are cited in the original language. Optionally, titles of papers, book chapters of books can be followed by an English translation in square brackets. Titles of the journals or books in the citations of book chapters are not translated. The use of translations should be consistent within

each paper (e.g. for all citations in the paper, or all citations in less known languages translated and all citations in widespread languages not translated).

Examples:

Mucina, L. 1985. Používať či nepoužívať Ellenbergove indikačné hodnoty? *Biológia* 40: 511–516.

Mucina, L. 1985. Používať či nepoužívať Ellenbergove indikačné hodnoty? [To use or not to use Ellenberg's indicator values?]. *Biológia* 40: 511–516.

2. References in the Cyrillic and Greek alphabets are cited in the original language but transliterated to Latin alphabet. Optionally, titles of papers, book chapters of books can be followed by an English translation in square brackets. Titles of the journals or books in the citations of book chapters are not translated. At the end of the citation, the original language is indicated in square brackets.

Example:

Kholod, S.S. 2007. Klassifikatsiya rastitel'nosti ostrova Vrangelya. *Rastitel'nost' Rossii* 11: 3–15. [In Russian.]

Kholod, S.S. 2007. Klassifikatsiya rastitel'nosti ostrova Vrangelya [Classification of Wrangel Island vegetation]. *Rastitel'nost' Rossii* 11: 3–15. [In Russian.]

3. References in the languages that use other alphabets than Latin, Cyrillic and Greek: Titles of papers/chapters/books including book titles in the citations of chapters and also the titles of the journals are translated to English. At the end of the citation, the original language is indicated in square brackets.

Example:

Chiu, C.-A., Lin, H.-C., Liao, M.-C., Tseng, Y.-H., Ou, C.-H., Lu, K.-C. & Tzeng, H.-Y. 2008. A physiognomic classification scheme of potential vegetation of Taiwan. *Quarterly Journal of Forest Research* 30: 89–112. [In Chinese.]

Manuscript format

Number *all pages* and *all the lines continuously*. Use a single-column format. Use scientific names of taxa, and avoid vernacular names. Units of measurement must follow the International System of Units, e.g. $\text{mg.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$. The time unit for contemporary phenomena can be 's', 'min', 'hr', 'week', 'mo' or 'yr'. For palaeo-time use 'ka' or 'Ma'; make always clear whether ^{14}C years or calendar years BP (before present) are used. Dates should be in the format: 2 Sep 2010, i.e. with the month as three letters. Months on their own should be in full: September. Country abbreviations are by 2-letter code (but note UK, not GB). Use words rather than symbols where possible, especially in the Title, Abstract and Keywords, e.g. 'beta' rather than ' β '.

Numbers with units of measurement must be in digits, e.g. 3.5 g. Numbers in the text of up to ten items (i.e. integers) should be in words, e.g. "ten quadrats", "five sampling times"; above ten in digits, e.g. "11 sampling times". Use '.' for a decimal point. Thousands in large numbers (ten thousand and higher) should be indicated by a space, e.g. 10 000, but 2000. Symbols for variables and parameters should be in italics (e.g. *P*).

Tables

Numerical results should be presented as either tables or figures, but not both. Tables should be included in the manuscript text file, either embedded in the text or at the end. Table legends should be *on the same page* as the table to which they refer. The legend should contain sufficient information for the table to be understood without reference to the text of the paper. The first sentence of the legend should comprise a short title for the table. Units should appear in parentheses in the column headings, not in the body of the table. If some part of the table needs to be highlighted (e.g. groups of important species), use background shading (not framing or boldface). For large tables with many empty cells, fill the empty cells with dots to facilitate reading.

Figures

Figures in the submitted manuscript should be supplied at the size at which they are intended to be printed: either one-column or full-page width. They may optionally be embedded in the text. Figure legends should be included within the manuscript text file *on the same page* as the figure to which they refer, to ease the reading by editors and referees. The legend should contain sufficient information for the figure to be understood without reference to the text of the paper. The first sentence of the legend should comprise a short title for the figure.

The definitions of symbols and lines should be given as a *visual* key on the figure itself, *not* as a word key (e.g. 'solid bars', 'open circle', 'dashed line') in the legend. Sub-graphs within one figure should be headed with a lowercase letter *and* a brief heading. Wherever space allows, full labels instead of abbreviations should be used in the figures. Scale bars should be given on microphotographs and maps.

Artwork guidelines are available at <http://authorservices.wiley.com/electronicartworkguidelines.pdf>. The journal welcomes colour figures and plates when information would be lost if reproduced in black and white. Please note there is a charge for colour in print, please promptly post or courier the completed hard copy* of the Colour Work Agreement Form (including payment information) to this mailing address below. Manuscripts where all colour figures will appear in greyscale in print do not require a Colour Work Agreement form.

Customer Services (OPI)
John Wiley & Sons Ltd
European Distribution Centre

New Era Estate, Oldlands Way
 Bognor Regis
 West Sussex
 PO22 9NQ

Free colours will be used in the online version of the journal if printed version will be in black and white. If this option is selected, add a black and white version of the figure to the paper (without counting it on page length) to make sure it is still meaningful when printed without colours.

Electronic appendices

Large figures and tables, raw data, calculation examples, computer program source, extra photographs and similar materials can be published as electronic appendices in online 'Supporting Information'. This material will not appear in the printed paper, but will be freely available in the Wiley Online Library.

All PDF files in electronic appendices should, so far as is practicable, be prepared in a similar style to the printed/PDF issues of the journal, using similar font types and sizes. A Microsoft Word template file can be found [here](#).

Each electronic appendix in PDF format should start with a reference to the original paper, followed by the appendix caption, for example:

Supporting Information to the paper Smith, W.R. Assembly rules in a tropical rain forest of central Amazonia. *Journal of Vegetation Science*. Appendix S1. A list of palm species recorded in the study area.

Written text should be in PDF, and where the reader might wish to extract text (e.g. computer program codes) also in plain text (TXT). Tables should be in PDF and longer tables (>30 rows) additionally in plain text (TXT or CSV) format. Raw data should be in plain text (TXT or CSV) format. Figures and photographs should be in PDF format, including captions. Groups of related items (e.g. a set of figures, or of photographs) can be included in a single appendix. A detailed caption should appear in each appendix.

A list of all appendices with shortened captions should be provided at the end of the paper (after the References section), e.g. "Appendix 2. Photographs of the main types of deciduous forest in the study area-".

So long as text, tables, data, figures and photographs are given in the above formats, other files in any format may be given, e.g. videos, executable programs, functional spreadsheets. Each such file should have a corresponding PDF Appendix describing the file, its format and contents e.g.:

Appendix S3. Description of the video in Appendix S4, pollination.

Appendix S4. Video of bee *Apis mellifera* pollinating *Bellis perennis* (WMV format), described in Appendix S3.

There should be a reference to the electronic appendices in the main text of the paper, e.g.: (Appendix S4, described in Appendix S3).

Electronic appendices should be submitted for review with the first version of the manuscript, but uploaded as a separate file and designated as 'Appendix for Online Publication Only'. They should not be included as additional pages within the main document.

Submissions

Technical checklist before manuscript submission

Before submitting your paper, please, check whether your manuscript meets the following requirements:

Topic: Is suitable for *Journal of Vegetation Science*. It deals with plant communities or multispecies plant assemblages (not with single species); is of interest to international community of vegetation scientists.

Title: Is concise and attractive, catches the reader's attention with topical issues or an interesting hypothesis.

Abstract: Does not exceed to 350 words (fewer for a Forum or Report paper); does not contain references; is divided into named sections (except for a Forum or Report).

Author list: Follows the current format of the journal, e.g.:

John B. Bush, George Smith & E. Fred Coxon

Bush, J. B. (Corresponding author, jb_bush@lmu.ac.uk)¹

Coxon, E. F. (doughnut@herbicide.co.uk)^{1,2}

Smith, G. (g_smith@lmu.ac.uk)²

¹Ecology Department, Little Marsh University, 11 Main St., Little Marsh, Berkshire, UK;

²Botany Department, Herbicide Manufacturers, P. O. Box 2002, Southend-on-Sea, UK

E-mails given for all authors.

Keywords: Follow the journal format, e.g. *Abies* forest; Balkans; Community structure; Deer; Invasive species; Neutral model; Species richness; Zonation.

Nomenclature source and Abbreviations: Are given if relevant.

Logical structure: The Introduction states what topics will be addressed, and those

topics are addressed by the Methods, Results and Discussion.

Introduction: Explains why the topic is important or interesting; briefly provides the broader context of the current study; ends with questions, hypotheses or a clear statement of the paper's aims.

Results: The claims in the Results section text match what is in the figures and tables.

Table and Figure captions: Understandable without reading the text. On the same page as the table or figure.

Tables: Concise, with row and column labels as self-explanatory as possible; contain no vertical lines.

Figures: Not too many of them, and compact; supplied in the size they will be printed, with all details readable at this size; contain no unnecessary lines (e.g. across a graph, or frames around the graph; to the top and right of a graph); lines and symbols explained in direct language, e.g. * = Litter removed (*not*: * = LRT or * = Treatment LR or * = Treatment 3); symbol key in the figure itself, not a word key ('dashed line', 'open circles') in the caption.

Electronic appendices: All appendices (except mathematical ones), large figures & tables, extra photographs and raw data, go here. Format of PDF files prepared in a similar style to the printed/PDF issues of the journal using the journal's appendix template.

Manuscripts should be submitted at <http://mc.manuscriptcentral.com/jvsci>, as Word document (.doc or .docx) or RTF (.rtf), preferably with all tables and figures embedded in a single file. On submission, your paper will be considered by a Chief Editor who will make an initial decision whether to progress your paper. If so, one of the Associate Editors will be selected as Co-ordinating Editor to consider the submitted manuscript further, invite referees if appropriate, and make final decision on acceptance. If your paper is not assigned to a Co-ordinating Editor, you will be advised by email, usually within five days of submission.

In the cover letter please explain briefly why your paper is especially suitable for the *Journal of Vegetation Science*, e.g. whether it relates to the topics regularly published by the journal.

Conflict of Interest

All authors are required to disclose potential sources of conflict of interest upon submission. Click here for further information.

Accepted Papers

If a paper is eventually accepted, there are several technical and presentation issues that will need to be checked. Authors should check these when they receive the Co-ordinating Editor's response and make necessary modifications (the Co-ordinating Editor and Chief Editors may give directions on such issues). After the paper is accepted, it will be passed via the Editorial Office to the Production Editors. If only minor technical issues remain, the Production Editors may make the changes themselves, perhaps checking with the author first, or asking by a note on the proofs to check the changes. For major changes (e.g. if there are many language problems), the Production Editors will be unable to correct papers for authors, and authors will be given the choice of doing this work themselves, even at this late stage, or having it done at cost. Exceptions to these charges can be made only for ecologists from the developing world. It is quite possible that none of this will apply to a particular paper, but we warn all authors at the submission stage just in case it turns out that it does. Once a paper has been accepted, it will be forwarded to the publisher to proceed with the production

On acceptance, authors will be required to upload their manuscript as one text file and additional high resolution graphics files. The preferred formats are .EPS or .PDF for vector graphics (e.g. line artwork) and .TIFF for half-tone figures. TIFF files should be supplied at a minimum resolution of 300 dpi (dots per inch) at the final size at which they are to appear in the journal. For further information [click here](#).

Authors having colour figures have to fill in the form available [here](#) and post a hard copy to: Customer Services (OPI), John Wiley & Sons Ltd, European Distribution Centre, New Era Estate, Oldlands Way, Bognor Regis, West Sussex, PO22 9NQ. Financial support may be available to authors from developing countries who have figures for which colour is essential. For possible financial support contact the Editorial Office.

Graphical abstracts on tables of contents

The journal's online table of contents includes a summary of what is exciting about the paper in not more than 60 words. It is accompanied by a small, approximately square, image (a photograph, a graph or part of a graph) relevant to the paper. It can be from the paper itself, or related to it. Please ensure that the figure will make sense thumbnail-size, i.e. either with an interesting overall pattern or else a simple graph with large axis lettering. Graphical abstracts will be requested by the Editorial Office if your paper is accepted for publication.

Cover images

Electronic artwork/original photographs of high quality suitable for the cover are welcome. Potential cover images should be submitted to the Editorial Office. Images should be accompanied by a caption and include the name of the photographer or artist. Images should be related to accepted papers. Photographs submitted as cover images can be identical with those submitted for online Supporting Information. For each photograph, the author should make clear whether it is submitted for online Supporting

Information, journal cover, or both. Contributors are required to assign copyright of photographs to the International Association for Vegetation Science by UK law.

Full upload instructions and support are available online from the submission site via the 'Get Help Now' button. Please submit covering letters or comments to the editor when prompted online. In case of any problems with submission please send queries to Please send any general submission queries to jvsci@editorialoffice.co.uk.

Page charges and subscriptions

There are no page charges except for colour figures. However, please consider taking a subscription to Journal of Vegetation Science and/or Applied Vegetation Science: they carry important papers in your field. Subscriptions help us to avoid charges. The personal subscription rates are very reasonable and include membership of International Association for Vegetation Science (IAVS). For those in the developing world, assistance may be available through the IAVS: contact the Secretary (Secretary@iavs.org).

If a paper is accepted, the author identified as the formal corresponding author for the paper will receive an e-mail prompting her/him to login into Author Services, where via the Wiley Author Licensing Service (WALS) she/he will be able to complete the license agreement on behalf of all co-authors.

For authors signing the copyright transfer agreement

If the OnlineOpen option is not selected the corresponding author will be presented with the copyright transfer agreement (CTA) to sign. The terms and conditions of the CTA can be previewed in the samples associated with the Copyright FAQs below:

CTA Terms and Conditions http://authorservices.wiley.com/bauthor/faqs_copyright.asp