



## COMPETIÇÃO INTERESPECÍFICA NÃO É UM PROCESSO ESTRUTURADOR IMPORTANTE EM UMA COMUNIDADE ARBÓREA TROPICAL

*Kelly Fernandes de Oliveira Ribeiro*<sup>1\*</sup>, *Valéria Forni Martins*<sup>2,3</sup>,  
*Maurício Bonesso Sampaio*<sup>4</sup> & *Flavio Antonio Maës dos Santos*<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, CP 6109, CEP 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

<sup>2</sup> Universidade Federal de São Carlos, Centro de Ciências Agrárias, Departamento de Ciências da Natureza, Matemática e Educação, *campus* Araras, Rod. Anhanguera - SP330, km 174, CEP 13600-970, Araras, SP, Brasil.

<sup>3</sup> Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Vegetal, CP 6109, CEP 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

<sup>4</sup> Secretaria do Meio Ambiente e Bem-estar Animal, Prefeitura do Município de Maringá, Av. XV de Novembro, 701, CEP 87013-230, Maringá, PR, Brasil

E-mails: [kellyfeori@gmail.com](mailto:kellyfeori@gmail.com) (\*autor correspondente); [valeriafm@gmail.com](mailto:valeriafm@gmail.com); [mauriciobonesso@gmail.com](mailto:mauriciobonesso@gmail.com); [fsantos@unicamp.br](mailto:fsantos@unicamp.br)

**Resumo:** A competição interespecífica é um dos processos ecológicos mais importantes para a coexistência de espécies. Em comunidades arbóreas, a morte de indivíduos da espécie competitivamente mais fraca leva à relação espacial de dissociação entre populações de espécies competidoras. Além disso, pode haver redução no crescimento das plantas nas proximidades de competidores mais fortes. Normalmente, os efeitos da competição são mais intensos entre espécies filogeneticamente mais próximas devido à sua similaridade funcional. Para testar se a competição entre espécies arbóreas é um importante processo em uma área de Floresta Ombrófila Densa Submontana no sudeste do Brasil, utilizamos análises espaciais para determinar a relação espacial entre populações, a influência da proximidade de heteroespecíficos sobre o tamanho dos indivíduos de uma determinada espécie, a diferença entre a distância filogenética de espécies com populações com diferentes relações espaciais, e a relação entre distância filogenética e tamanho de heteroespecíficos em função da distância espacial entre eles. Poucos pares de espécies apresentaram populações dissociadas. Não encontramos redução no tamanho dos indivíduos de uma espécie em função da distância de heteroespecíficos, diferença entre a distância filogenética de espécies com populações com diferentes relações espaciais, e relação entre distância filogenética e redução no tamanho dos indivíduos em função da distância de competidores. Assim, não há evidências de que a competição interespecífica seja importante na estruturação da comunidade estudada. Isso difere dos resultados encontrados em outras florestas tropicais e aponta que outros processos, como competição intraespecífica, competição difusa e processos neutros, sejam mais importantes na estruturação da comunidade.

**Palavras-chave:** filogenia; Floresta Ombrófila Densa Submontana; função de correlação entre marcas; função de correlação entre pares; Teoria Neutra.

**INTERSPECIFIC COMPETITION IS NOT AN IMPORTANT STRUCTURING PROCESS IN A TROPICAL TREE COMMUNITY.** Interspecific competition is one of the most important ecological processes maintaining species coexistence. In tree communities, the death of individuals of competitively weaker

species results in the spatial relationship of dissociation between populations of competing species. Additionally, there may be a decrease in growth of plants located near strong competitors. Usually, the effects of interspecific competition are more intense in phylogenetically close species due to their functional similarity. To test whether competition among tree species is an important ecological process in an area of Submontane Atlantic Rainforest in SE Brazil, we used spatial analysis to determine the spatial relationship between populations, the influence of the proximity of heterospecifics on the size of individuals of a given species, the difference among the phylogenetic distance of species with populations with different spatial relationships, and the relationship between phylogenetic distance and the size of heterospecifics as a function of the spatial distance between them. Few pairs of species showed dissociated populations. We did not find reduced size of individuals located near heterospecifics, difference among the phylogenetic distance of species with populations with different spatial relationships, and relationship between phylogenetic distance and the size of individuals as a function of the distance from competitors. Therefore, there is no evidence that interspecific competition is important in structuring the community studied. This differs from results found in other tropical forests and suggests that other processes, such as intraspecific competition, diffuse competition and neutral processes, are more important in structuring the community.

**Keywords:** mark correlation function; Neutral Theory; pair correlation function; phylogeny; Submontane Atlantic Rainforest.

## INTRODUÇÃO

Entender os mecanismos que permitem a coexistência de espécies em comunidades megadiversas é uma questão fundamental em ecologia (Wright 2002). Os principais mecanismos são inclusos na teoria de nicho (Hutchinson 1957), teoria neutra (Hubbell 2001) e dependência negativa de densidade (Janzen 1970, Connell 1971). A teoria de nicho sugere que cada espécie apresenta melhor performance em uma dada combinação de recursos e condições ambientais (Hutchinson 1957). Assim, espécies que competem por recursos similares podem coexistir ao explorarem ambientes diferentes (MacArthur & Levins 1967). A teoria neutra assume que todas as espécies de um mesmo nível trófico são ecologicamente equivalentes em suas taxas demográficas, incluindo especiação. Em escala regional, a riqueza seria mantida pelo surgimento de novas espécies (Hubbell 2005). Localmente, dependeria de processos aleatórios de chegada das diferentes espécies na comunidade a partir do conjunto regional e de recrutamento estocástico dos novos indivíduos (Hubbell 2001). Por último, a dependência negativa de densidade reduz a sobrevivência de indivíduos pertencentes a espécies abundantes devido a competição

intraespecífica e ataque de inimigos naturais espécie-específicos. Ao morrerem, o espaço pode ser ocupado por espécies raras, levando à alta riqueza na comunidade (Lin *et al.* 2012).

A competição interespecífica, um dos processos baseados em nicho, está entre as interações mais importantes e bem estudadas (revisão em Gotelli & McCabe 2002), sendo considerada fundamental na estruturação de florestas tropicais (Wiegand *et al.* 2007, Zhu *et al.* 2015). A competição interespecífica tem efeitos significativos na composição de espécies arbóreas (Burns & Strauss 2011), nas características individuais das plantas, como tamanho (Shi & Zhang 2003) e fecundidade (Fedriani *et al.* 2015), e na estrutura espacial das populações (Wiegand *et al.* 2007).

Em ambientes com recursos limitados, a competição entre plantas é mais intensa na vizinhança dos indivíduos (Pacala & Silander 1985). Assim, plantas próximas competem intensamente pelo(s) recurso(s), *i.e.* água, luz e/ou nutrientes, e o indivíduo da espécie competitivamente superior naquele ambiente pode levar à morte do mais fraco (Mayfield & Levine 2010). Isso resulta no aumento da distância entre heteroespecíficos e em consequente dissociação espacial das populações das duas espécies (Nanami *et al.* 2011). Assim,

quando observamos dissociação espacial, inferimos a ocorrência de competição interespecífica no passado, *i.e.* “ghost of competition past” (Connell 1980).

No entanto, nem sempre a competição interespecífica leva à morte dos indivíduos pertencentes à espécie competitivamente inferior. As plantas podem responder à baixa disponibilidade de recursos diminuindo a taxa de crescimento, de maneira que heteroespecíficos competidores devem apresentar redução do tamanho conforme a distância entre eles diminui. Assim, os efeitos da competição são melhores detectados quando consideramos tanto as relações espaciais entre populações como o tamanho dos indivíduos de uma espécie em função da distância a partir de competidores heteroespecíficos (Getzin *et al.* 2008).

A habilidade de aquisição de recursos por uma espécie vegetal depende de seus atributos funcionais, como densidade da madeira, área foliar específica, porte e massa da semente (Westoby *et al.* 2002). Plantas normalmente apresentam muitos atributos conservados filogeneticamente (Chazdon *et al.* 2003, Judd *et al.* 2009), *i.e.* mais semelhantes do que o esperado segundo a presença de um ancestral comum (Losos 2008), bem como conservação de nicho (Wiens *et al.* 2010). Por isso, espécies mais próximas filogeneticamente devem competir mais intensamente por recursos do que espécies mais distantes (Burns & Strauss 2011). Assim, é esperado que os efeitos da competição sejam mais intensos conforme a distância filogenética entre espécies diminui.

Apesar de alguns trabalhos avaliarem a relação entre distância filogenética e sobrevivência de plântulas em diferentes florestas tropicais (*e.g.*, Paine *et al.* 2012, Lebrija-Trejos *et al.* 2014, Zhu *et al.* 2015), para jovens e adultos, a filogenia não é considerada (*e.g.*, Uriarte *et al.* 2004, Zhu *et al.* 2015). Além disso, a maioria dos estudos avaliou os efeitos da competição interespecífica na sobrevivência e/ou mortalidade (*e.g.*, Hubbell *et al.* 2001, PUNCHI-MANAGE *et al.* 2015), sem considerar a importante influência na variação do crescimento dos indivíduos (Getzin *et al.* 2008).

Para testar a hipótese de que a competição entre espécies arbóreas é um importante processo ecológico em uma floresta tropical megadiversa e

que sua intensidade tem relação negativa com a distância filogenética entre espécies, perguntamos: (1) como é a relação espacial entre populações de espécies simpátricas? (2) Há influência da proximidade de heteroespecíficos sobre o tamanho dos indivíduos de uma determinada espécie? (3) A distância filogenética difere entre espécies com populações que apresentam relação espacial de dissociação, independência ou associação? (4) Há relação entre distância filogenética e tamanho de heteroespecíficos em função da distância espacial entre eles? Se a competição interespecífica for um processo importante estruturando a comunidade e assumindo que espécies filogeneticamente próximas apresentam similaridade funcional, esperamos que haja dissociação espacial entre populações de espécies simpátricas, que o tamanho dos indivíduos de uma determinada espécie diminua com a proximidade de heteroespecíficos, que a distância filogenética seja menor entre espécies com populações dissociadas espacialmente e que o tamanho de heteroespecíficos em função da distância espacial entre eles diminua com a proximidade filogenética.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Área de estudo

Utilizamos dados coletados em quatro parcelas permanentes não-contíguas de 1 ha cada (G, H, I e J) instaladas em 2005 pelo Projeto Temático “Gradiente Funcional” (Biota/FAPESP 03/12595-7) na Floresta Ombrófila Densa Submontana (FODS) do Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (23°34’-23°17’S e 45°02’- 45°11’W), em Ubatuba-SP (Joly *et al.* 2012). A altitude média das parcelas varia entre 190 e 352 m (Alves *et al.* 2010, Leitold 2014). O clima da região é tropical chuvoso, com temperatura média anual de 21,9°C, variando de 18,4°C em julho a 25,5°C em fevereiro. A precipitação média anual é de 210 mm, variando entre 11 mm em julho e 376 mm em janeiro, sem estação seca marcada (EMBRAPA 2003). O solo é pobre, ácido e argiloso, formado pela sedimentação da erosão da Serra do Mar (Martins *et al.* 2015). A composição e estrutura da comunidade nas quatro parcelas são semelhantes, com média de 1.600 indivíduos arbóreos pertencentes a 170 espécies (Joly *et al.* 2012).

### ***Espécies estudadas***

A partir do inventário florestal (Joly *et al.* 2012), selecionamos espécies que apresentavam 30 ou mais indivíduos por parcela, já que amostras menores resultam em efeitos estocásticos na caracterização da estrutura espacial (Wiegand *et al.* 2016). Dentre essas espécies ( $N = 24$ ), selecionamos aquelas com informação de distância filogenética (Martins *et al.* 2018). O conjunto final foi de 19 espécies e 35 populações (Apêndice 1). Consideramos como uma população o conjunto de indivíduos de uma espécie dentro de uma parcela.

A partir do inventário florestal, também obtivemos o diâmetro na altura do peito (DAP) e a localização espacial em coordenadas  $xy$  (precisão de  $\pm 10$  cm) de cada indivíduo com  $DAP \geq 4,8$  cm (critério de inclusão; Joly *et al.* 2012). Obtivemos a distância filogenética para cada par de espécies a partir da árvore filogenética construída por Martins *et al.* (2018) com base na hipótese filogenética e nas estimativas de idade dos cladogramas propostas por Magallón *et al.* (2015). Posteriormente, os autores refinaram a árvore até o nível de gênero com base em estudos já publicados. Então, inseriram as espécies estudadas e construíram uma árvore final em que os ramos terminais correspondem às populações das diferentes espécies, as quais são a unidade amostral para a caracterização da estrutura espacial.

### ***Análise dos dados***

**Relações espaciais:** Para determinarmos se indivíduos de espécies diferentes repelem-se no espaço, utilizamos a função de correlação entre pares bivariada  $g_{12}(r)$  (Stoyan & Stoyan 1994). A função de correlação entre pares  $g(r)$  estima o número esperado de pontos dentro de um anel de raio  $r$  e largura  $dr$  com o centro localizado em um ponto focal arbitrário, dividido pela densidade de pontos em uma área correspondente. Assim, é uma densidade de vizinhança normalizada. Valores de  $g(r) = 1$  indicam que indivíduos são aleatoriamente distribuídos na área de estudo na classe de distância  $r$ , enquanto  $g(r) > 1$  e  $g(r) < 1$  indicam que há mais ou menos indivíduos do que o esperado na classe de distância, respectivamente. A função de correlação entre pares descreve as características dos pontos em múltiplas escalas espaciais, detectando padrões mistos, como

repulsão em pequenas escalas e associação em distâncias maiores (Wiegand & Moloney 2004). Por sua fácil interpretação e boa capacidade em descrever padrões espaciais,  $g(r)$  é considerada a estatística espacial para dados em padrão de pontos mais informativa (Illian *et al.* 2008). A função de correlação entre pares bivariada  $g_{12}(r)$  descreve a relação espacial entre pontos de dois tipos (*e.g.*, duas espécies arbóreas). Para isso, é estimado o número de pontos esperados do tipo 1 (*e.g.*, espécie 1) dentro dos anéis centralizados em um ponto focal arbitrário do tipo 2 (*e.g.*, espécie 2; Wiegand & Moloney 2004).

**Distribuição espacial do tamanho:** Para determinarmos se o tamanho dos indivíduos de uma espécie diminui nas proximidades de indivíduos de outra espécie, utilizamos uma função de correlação entre marcas bivariada com uma marca quantitativa. Aqui, a marca foi o DAP e a função usada foi a *r-mark correlation function*  $\kappa_{.m_2}(r)$ . Essa função resulta na marca média dos pontos do tipo  $j$  (*e.g.*, espécie 2) que estão a uma distância  $r$  de um ponto do tipo  $i$  (*e.g.*, espécie 1). O ponto no subscrito indica que as marcas do primeiro ponto ( $= m_1$ ) não são utilizadas na estimativa de  $\kappa_{.m_2}(r)$ . Essa função é normalizada por  $\mu_j$ , marca média dos pontos do tipo  $j$  na área de estudo (Wiegand & Moloney 2014).

**Significância dos padrões em relação aos modelos nulos:** Para avaliarmos a significância de  $g_{12}(r)$  e  $\kappa_{.m_2}(r)$  observadas, nós as comparamos com valores esperados segundo os modelos nulos de completa aleatoriedade espacial entre as espécies e de aleatorização das marcas dos pontos do tipo  $j$ , respectivamente. Para gerar os valores esperados, realizamos 199 simulações de Monte Carlo com alfa de 5% (Fedriani *et al.* 2010). Desvios acima do envelope de confiança em  $g_{12}(r)$  indicam que há mais indivíduos da espécie 2 na classe de distância  $r$  a partir de um indivíduo da espécie 1 (associação espacial) e desvios abaixo do envelope indicam que há menos indivíduos da espécie 2 no entorno de indivíduos da espécie 1 (segregação espacial). Em  $\kappa_{.m_2}(r)$ , os desvios acima do envelope indicam que as marcas  $m_2$  em escalas espaciais  $r$  são maiores em média do que as marcas selecionadas aleatoriamente na área de estudo e os desvios abaixo do envelope indicam que as marcas  $m_2$  são

menores, indicando competição interespecífica (Wiegand & Moloney 2014). Calculamos  $g_{12}(r)$  e  $\kappa_{.m2}(r)$  para todos os pares de espécies dentro de cada parcela. Para  $\kappa_{.m2}(r)$ , consideramos a influência da espécie 1 sobre a espécie 2 e vice-versa, pois os efeitos podem ser assimétricos. Realizamos todas as análises espaciais no *software* Programita (Wiegand & Moloney 2014; [www.programita.org](http://www.programita.org)).

Relação entre estrutura espacial e distância filogenética: Para investigarmos se espécies mais próximas filogeneticamente apresentam maior efeito da competição interespecífica nas relações espaciais entre populações, utilizamos o teste de Kruskal-Wallis (Zar 2010) para comparar a distância filogenética entre populações com relação de independência, dissociação e associação. Realizamos as comparações nas escalas espaciais 0,5 m, 4,5 m, 9,5 m, 19,5 m, 29,5 m, 39,5 m, e 49,5 m usando o Ambiente Estatístico R (R Core Team 2017).

Para determinarmos se espécies filogeneticamente próximas apresentam maior efeito da competição em termos de redução de tamanho nas proximidades de indivíduos heteroespecíficos, utilizamos modelos lineares generalizados mistos (Crawley 2007). A variável resposta foi o valor de  $\kappa_{.m2}(r)$  nas mesmas escalas espaciais descritas acima e a variável independente foi a distância filogenética. Como calculamos dois valores de  $\kappa_{.m2}(r)$  para cada par de espécies, criamos dois grupos de variável resposta: (1) espécie 1 recebendo a influência e (2) espécie 2 recebendo a influência, e consideramos a identidade dos grupos como fator aleatório. As parcelas também foram analisadas como fator aleatório para considerarmos a possível heterogeneidade entre elas. Fizemos uma análise para cada escala espacial incluindo os dados das quatro parcelas em cada modelo, usando a função 'lmer' do pacote 'lme4' (Bates *et al.* 2015) do ambiente estatístico R (R Core Team 2017). Essa função pressupõe distribuição normal dos dados (Bates *et al.* 2015), então fizemos inspeções visuais para confirmar a normalidade dos resíduos. Comparamos todos os modelos em relação ao modelo nulo, que gera valores aleatórios para a variável independente, utilizando o Critério de Informação de Akaike corrigido (AICc), sendo considerados os

melhores modelos aqueles com  $\Delta AICc < 2,0$  (Burnham & Anderson 2001). Realizamos as comparações com a função 'Ictab' do pacote 'bbmle' (Bolker *et al.* 2017) do ambiente estatístico R (R Core Team 2017).

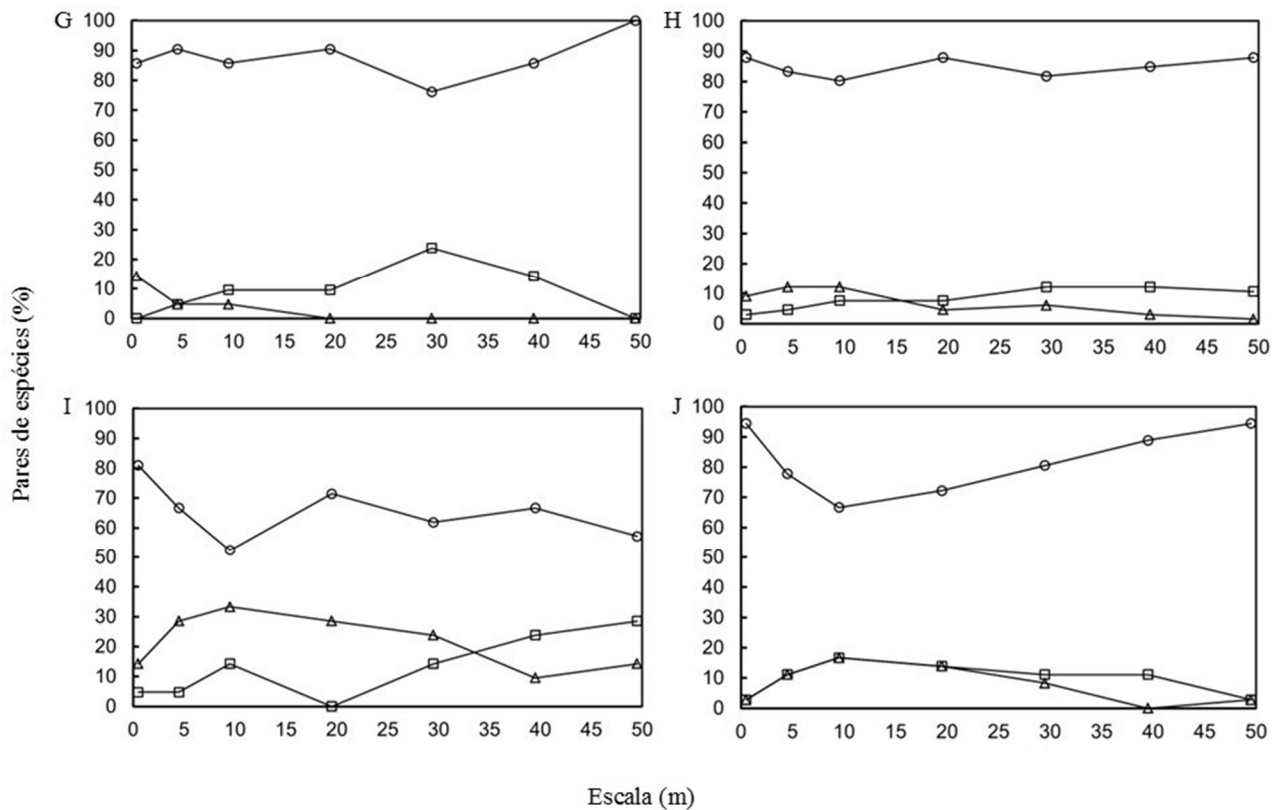
## RESULTADOS

Nas quatro parcelas, a maioria dos pares de espécies (82-88% em G, H e J, e 65% em I) apresentou populações com relação espacial independente em todas as escalas espaciais. Considerando as diferentes escalas, observamos similaridade na porcentagem média entre pares de espécies com populações associadas (9%) nas quatro parcelas e dissociadas (7,5%) em H e J. A porcentagem de dissociação foi menor em G (3,4%) e maior em I (21%). A dissociação ocorreu principalmente em classes de distância menores que 30 m, enquanto a associação espacial foi predominante em classes maiores (Figura 1).

O DAP dos indivíduos de uma espécie não diferiu do DAP médio da espécie em diferentes classes de distância a partir de heteroespecíficos, ou seja, não houve influência da proximidade de heteroespecíficos sobre o tamanho dos indivíduos de uma dada espécie (Figura 2). A distância filogenética não diferiu entre populações com relações espaciais de independência, dissociação e associação nas diferentes escalas espaciais testadas ( $p > 0,05$ ; Tabela 1); também não apresentou relação com  $\kappa_{.m2}(r)$  nas diferentes escalas, de forma que não detectamos influência da distância filogenética no tamanho de heteroespecíficos em função da distância entre eles (Tabela 2; Figura 3).

## DISCUSSÃO

Contrariamente aos estudos que mostram a importância da competição interespecífica na estruturação de comunidades arbóreas em florestas tropicais (*e.g.*, Wiegand *et al.* 2007, Zhu *et al.* 2015), essa interação não foi dominante na área de estudo. Se competição interespecífica fosse um processo estruturador importante, teríamos captado seu padrão resultante na estrutura espacial de grande parte das populações estudadas. Porém, poucos pares de espécies apresen-



**Figura 1.** Porcentagem de pares de espécies arbóreas e de palmeiras amostrados em quatro parcelas de 1 ha cada (G, H, I e J) localizadas na Floresta Ombrófila Densa Submontana do sudeste do Brasil que apresenta relação espacial de independência (círculos), dissociação (triângulos) e associação (quadrados) em diferentes escalas espaciais.

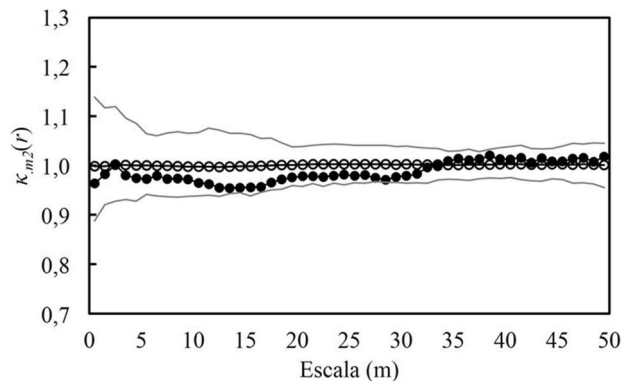
**Figure 1.** Percentage of pairs of tree and palm species sampled in four 1-ha plots (G, H, I and J) located at the Submontane Atlantic Rainforest in SE Brazil that presents spatial relationship of independence (circles), dissociation (triangles) and association (squares) at different spatial scales.

taram populações dissociadas e não encontramos redução no tamanho dos indivíduos de uma espécie em função da distância de heteroespecíficos. A dissociação espacial dos poucos pares ocorreu principalmente em escalas espaciais pequenas, padrão esperado devido à competição por recursos na vizinhança dos indivíduos (Pacala & Silander 1985, Ledo 2015). A associação espacial entre algumas populações observada em escalas espaciais maiores pode resultar da coocorrência de espécies em manchas com determinadas condições ambientais, *i.e.* filtragem ambiental. Assim como a competição interespecífica, a filtragem parece ser pouco importante na área de estudo, diferentemente de trabalhos que mostraram sua importância em outras florestas tropicais (*e.g.*, Kraft & Ackerly 2010, Baraloto *et al.* 2012). Apesar de algumas populações serem associadas ou dissociadas, não detectamos influência da distância filogenética nas relações espaciais, *i.e.* menor distância

filogenética entre espécies com populações dissociadas. Esse resultado sugere que a distância filogenética não é relacionada à variação dos atributos funcionais entre as espécies estudadas (Swenson & Enquist 2009).

A maioria dos pares de espécies avaliados apresentou populações com relação espacial independente, resultante de diferentes motivos. (1) Isso pode ocorrer se as espécies se aproximarem da equivalência funcional, assumida pela teoria neutra (Hubbell 2001). Nesse caso, uma espécie não é excluída nem recebe facilitação por outra, de maneira que indivíduos distribuem-se de forma independente no espaço em relação a outras espécies (Wang *et al.* 2016). (2) Em florestas tropicais, a alta diversidade é caracterizada pela baixa abundância relativa das espécies arbóreas, o que resulta em pequena chance de combinações específicas entre elas no espaço. Isso não favorece a evolução de respostas diretas de uma espécie em relação a outras da comunidade. Assim, a hipótese

da diluição estocástica tem como expectativa o aumento da proporção de populações hetero-específicas com relação espacial independente conforme a riqueza aumenta (Wiegand *et al.* 2012, Wang *et al.* 2016). (3) A independência espacial pode resultar de limitação de dispersão, impedindo que espécies competitivamente supe-



**Figura 2.** Diâmetro na altura do peito (DAP) médio, como calculado pela *r*-mark correlation function  $\kappa_{m2}(r)$ , de indivíduos de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) localizados a diferentes distâncias de indivíduos de *Eugenia prasina* O. Berg (Myrtaceae) em uma parcela de 1 ha (parcela H) instalada na Floresta Ombrófila Densa Submontana no sudeste do Brasil. Os valores observados estão representados por círculos fechados; os valores esperados segundo o modelo nulo de aleatorização do DAP de *G. opposita* estão representados por círculos abertos; o envelope de confiança está delimitado por linhas cinzas. Note que os valores observados de  $\kappa_{m2}(r)$  estão dentro do envelope de confiança, indicando que o tamanho dos indivíduos de *G. opposita* não difere do DAP médio da espécie em diferentes classes de distância a partir de indivíduos de *E. prasina*. O mesmo ocorre para todos os pares de espécies arbóreas e de palmeiras avaliados em quatro parcelas.

**Figure 2.** Mean diameter at breast height (DBH), as calculated by the *r*-mark correlation function  $\kappa_{m2}(r)$ , of individuals of *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) located at different distances from individuals of *Eugenia prasina* O. Berg (Myrtaceae) in a 1-ha plot (plot H) installed at the Submontane Atlantic Rainforest in SE Brazil. Observed values are represented by closed circles; expected values under the null model of randomization of *G. opposita*'s DBH are represented by open circles; the simulation envelope is delimited by gray lines. Note that the observed values of  $\kappa_{m2}(r)$  are within the simulation envelope, indicating that the size of *G. opposita* individuals does not differ from the species' mean DBH at different distance classes from *E. prasina* individuals. The same occurs for all pairs of tree and palm species evaluated in four plots.

riores ocupem todo o espaço disponível antes do estabelecimento de espécies competitivamente inferiores (Hurt & Pacala 1995). (4) Processos ecológicos com influências opostas também levam à independência espacial, apagando a assinatura espacial uns dos outros. Dessa forma, interações positivas e negativas entre indivíduos pertencentes a um par de espécies equilibram-se e eles parecem distribuir-se independentemente um do outro (McGill 2010, PUNCHI-MANAGE *et al.* 2015).

**Tabela 1.** Resultados de testes de Kruskal-Wallis (*H*) para comparação da distância filogenética entre pares de espécies arbóreas e de palmeiras que apresentam populações com relação espacial de independência, dissociação e associação em diferentes escalas espaciais. As populações foram amostradas em quatro parcelas de 1 ha cada, localizadas na Floresta Ombrófila Densa Submontana do sudeste do Brasil.

**Table 1.** Results of Kruskal-Wallis tests (*H*) for the comparison of phylogenetic distance between pairs of tree or palm species that present populations with spatial relationship of independence, dissociation and association at different spatial scales. Populations were sampled in four 1-ha plots located at the Submontane Atlantic Rainforest in SE Brazil.

Escala (m)	<i>H</i>	<i>p</i>
0,5	1,582	0,453
4,5	0,462	0,794
9,5	0,736	0,692
19,5	0,908	0,635
29,5	1,187	0,552
39,5	3,636	0,162
49,5	1,408	0,495

Além de detectarmos poucos efeitos da competição interespecífica nas relações espaciais entre populações, essa interação não influenciou o tamanho das plantas. A competição interespecífica pode ocorrer somente nas fases iniciais de desenvolvimento, em que as plantas têm raízes pouco desenvolvidas e baixa estatura, sendo pouco eficientes na captação de recursos (Wright 2002, Coomes & Allen 2007). Isso acarretaria na morte de heteroespecíficos localizados próximos no espaço e em dissociação espacial entre as populações, como observado para 3,4-21% dos pares de espécies estudados. Como os indivíduos grandes das duas espécies não se encontram no espaço, eles não competem (Zhu *et al.* 2015).

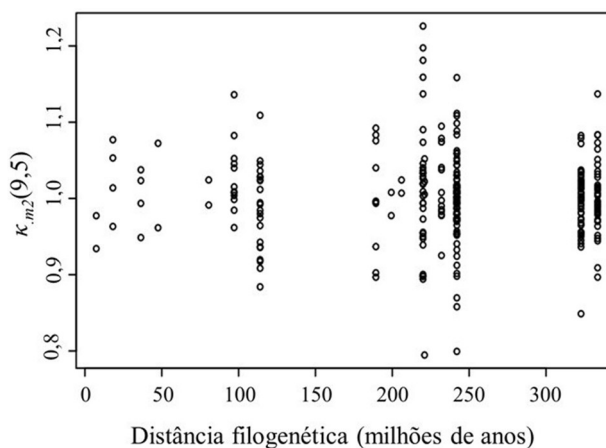
**Tabela 2.** Resultados de modelos lineares generalizados mistos, com os graus de liberdade (g.l.), usados para avaliar a influência da distância filogenética entre pares de espécies arbóreas e de palmeiras no diâmetro na altura do peito médio, como calculado pela *r-mark correlation function*  $\kappa_{m2}(r)$ , de indivíduos de uma espécie localizados a diferentes distâncias de indivíduos de outra espécie em quatro parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa Submontana do sudeste do Brasil.

**Table 2.** Results of generalized linear mixed models, with degrees of freedom (g.l.), built to evaluate the influence of phylogenetic distance between pairs of tree and palm species on the mean diameter at breast height, as calculated by the *r-mark correlation function*  $\kappa_{m2}(r)$ , for individuals of one species located at different distances from individuals of another species in four 1-ha plots located at the Submontane Atlantic Rainforest in SE Brazil.

Escala	Modelo	AIC	$\Delta$ AIC	g.l.
0,5	Nulo	-465,6	0	4
	Distância filogenética	-446,7	18,9	5
4,5	Nulo	-698,9	0	4
	Distância filogenética	-679,1	19,8	5
9,5	Nulo	-823,3	0	4
	Distância filogenética	-803,2	20,2	5
19,5	Nulo	-917,1	0	4
	Distância filogenética	-897,0	20,1	5
29,5	Nulo	-1075,2	0	4
	Distância filogenética	-1054,1	21,1	5
39,5	Nulo	-1032,5	0	4
	Distância filogenética	-1011,5	21,0	5
49,5	Nulo	-878,8	0	4
	Distância filogenética	-858,2	20,6	5

Outro motivo para não observarmos redução no tamanho de indivíduos de uma espécie nas proximidades de heteroespecíficos é que a competição intraespecífica pode ser mais importante do que a interespecífica, o que é esperado em comunidades onde a dependência negativa de densidade é o principal processo estruturador (Hubbell *et al.* 2001, Lin *et al.* 2012, Zhu *et al.* 2015). Além disso, a competição pode ser difusa, com efeitos entre indivíduos de diferentes espécies ao invés de somente entre pares de espécies (Hubbell *et al.* 2001, Ledo 2015),

como analisado neste estudo. Estudos futuros devem avaliar a competição intraespecífica e a difusa para determinarem a contribuição dessas interações na estruturação da comunidade.



**Figura 3.** Diâmetro na altura do peito médio, como calculado pela *r-mark correlation function*  $\kappa_{m2}(r)$ , de indivíduos de uma espécie localizados a 9,5 m de distância de indivíduos de outra espécie em função da distância filogenética entre elas. Cada círculo representa um par de espécies arbóreas e de palmeiras amostrado em quatro parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa Submontana do sudeste do Brasil.

**Figure 3.** Mean diameter at breast height, as calculated by the *r-mark correlation function*  $\kappa_{m2}(r)$ , of individuals of a species located at 9.5 m from individuals of another species as a function of the phylogenetic distance between them. Each circle represents a pair of tree and palm species sampled in four 1-ha plots located at the Submontane Atlantic Rainforest in SE Brazil.

Como a competição interespecífica não altera o tamanho das plantas, também não observamos relação entre distância filogenética e redução no tamanho dos indivíduos em função da distância espacial de heteroespecíficos. Isso pode resultar da exclusão competitiva de espécies próximas, restando na comunidade apenas espécies que não competem ou competem fracamente. De fato, a Mata Atlântica é uma floresta antiga, composta por espécies que evoluíram a partir daquelas presentes quando a América do Sul e a África estavam separando-se, há 65 milhões de anos (Raven & Axelrod 1974). Assim, haveria bastante tempo para que a exclusão competitiva ocorresse. Porém, há muitos pares de espécies estudados com distâncias filogenéticas pequenas em nosso conjunto de dados, o que pode indicar pouco



efeito de exclusão competitiva entre espécies próximas. Uma alternativa a essa explicação é que a competição interespecífica tenha levado à diferenciação de nicho entre espécies próximas, permitindo a coexistência (Connell 1980). Essa ideia está de acordo com a falta de relação entre distância filogenética e distância funcional apontada em nossa análise de comparação de distância filogenética entre populações com diferentes relações espaciais. Estudos futuros sobre a estrutura filogenética e funcional da comunidade são cruciais para entendermos as interações interespecíficas na área de estudo.

Embora nosso estudo se baseie na inferência de processos ecológicos por meio da observação da estrutura espacial das populações, acreditamos que a abordagem adotada permite avaliar a variação da importância de diferentes processos ecológicos contribuindo para o conhecimento sobre a estruturação de florestas tropicais. Assim como nós, Velázquez *et al.* (2015) mostraram que processos que levam à independência espacial entre populações heteroespecíficas são os mais importantes em Barro Colorado, Panamá. Por outro lado, interações espaciais positivas foram prevalentes na floresta nebulosa do Peru (Ledo 2015) e na floresta tropical do centro-norte do Vietnã (Nguyen *et al.* 2016), enquanto interações negativas foram predominantes na floresta de Dipterocarpaceae do Sri Lanka (Wiegand *et al.* 2007). Ainda são necessários mais estudos para se entender o que leva à variação da importância de diferentes mecanismos de coexistência entre florestas tropicais. Além disso, dentro da mesma comunidade, mais de um processo ecológico atua na manutenção da diversidade (Janzen 1970, Lan *et al.* 2012). Assim, propomos que estudos futuros incorporem múltiplas fases de desenvolvimento das plantas, realizem experimentos diretos para entender os padrões observados e usem técnicas analíticas que permitam quantificar a importância dos diferentes mecanismos de coexistência dentro de comunidades megadiversas.

## AGRADECIMENTOS

Aos pesquisadores do Projeto Temático “Gradiente Funcional” (Biota/FAPESP 03/12595-7) pelo conjunto de dados, especialmente Prof. Dr. Carlos

Alfredo Joly (coordenador), Dra. Luciana Ferreira Alves e Dra. Simone Aparecida Vieira. Aos dois revisores anônimos e à Profa. Dra. Marina Wolowski, Editora Associada da Oecologia Australis, que possibilitaram a melhoria do manuscrito com suas sugestões. Ao CNPq pelo auxílio financeiro ao projeto “Processos ecológicos espacialmente estruturados em uma floresta tropical megadiversa” (459941/2014-3) e pela bolsa de Produtividade em Pesquisa de F. Santos (306595/2014-1). À FAPESP pela bolsa de doutorado de K. Ribeiro (2016/21307-5).

## REFERÊNCIAS

- Alves, L. F., Vieira, S. A., Scaranello, M. A., Camargo, P. B., Santos, F. A. M., Joly, C. A., & Martinelli, L. A. 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management*, 26(5), 679–691. DOI: 10.1016/j.foreco.2010.05.023
- Baraloto, C., Hardy, O. J., Paine, C. E. T., Dexter, K. G., Cruaud, C., Dunning, L. T., Gonzalez, M. A., Molino, J. F., Sabatier, D., Savolainen, V., & Chave, J. 2012. Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. *Journal of Ecology*, 100, 690–701. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2012.01966.x
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. DOI: 10.18637/jss.v067.i01
- Bolker, B., & R Development Core Team (2017). *bbmle: Tools for General Maximum Likelihood Estimation*. R package version 1.0.19. <https://CRAN.R-project.org/package=bbmle>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. 2001. Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildlife Research*, 28, 111–119. DOI: 10.1071/WR99107
- Burns, J. H., & Strauss, S. Y. 2011. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(13), 5302–5307. DOI: 10.1073/pnas.1013003108
- Chazdon, R. L., Careaga, S., Webb, C., & Vargas, O. 2003. Community and phylogenetic structure of

- reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs*, 73(3), 331–348. DOI: 10.1890/02-4037
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: P. J. den Boer & G. Gradwell (Eds.), *Dynamics of Numbers in Populations*. pp. 298–312. Wageningen: Center for Agricultural Publication and Documentation.
- Connell, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35, 131–138. DOI: 10.2307/3544421
- Coomes, D. A., & Allen, R. B. 2007. Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology*, 95, 1084–1097. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2007.01280.x
- Crawley, M. J. 2007. *The R Book*. Chichester: John Wiley & Sons: p. 942.
- EMBRAPA. 2003. Banco de dados climáticos do Brasil. Retirado em 13 junho, 2017 de <http://www.bdclima.cnpm.embrapa.br/>
- Fedriani, J. M., Wiegand, T., Calvo, G., Suárez-Esteban, A., Jácome, M., Zywiec, M., & Delibes, M. 2015. Unravelling conflicting density- and distance-dependent effects on plant reproduction using a spatially explicit approach. *Journal of Ecology*, 103, 1344–1353. DOI: 10.1111/1365-2745.12454
- Fedriani, J. M., Wiegand, T., & Delibes, M. 2010. Spatial pattern of adult trees and the mammal-generated seed rain in the Iberian pear. *Ecography*, 33, 545–555. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2009.06052.x
- Getzin, S., Wiegand, K., Schumacher, J., & Gougeon, F. A. 2008. Scale-dependent competition at the stand level assessed from crown areas. *Forest Ecology and Management*, 255, 2478–2485. DOI: 10.1016/j.foreco.2008.01.007
- 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. DOI: 10.2307/3072040
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. New Jersey: Princeton University Press: p. 392.
- Hubbell, S. P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19, 166–172. DOI: 10.1111/j.0269-8463.2005.00965.x
- Hubbell, S. P., Ahumada, J. A., Condit, R., & Foster, R. B. 2001. Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. *Ecological Research*, 16, 859–875. DOI: 10.1046/j.1440-1703.2001.00445.x
- Hurt, G. C., & Pacala, S. W. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology*, 176, 1–12. DOI: 10.1006/jtbi.1995.0170
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427. DOI: 10.1101/SQB.1957.02.2.01.039
- Illian, J., Penttinen, A., Stoyan, H., & Stoyan, D. 2008. *Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns*. Chichester: Wiley: p. 560.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104(904), 501–528.
- Joly, C. A., Assis, M. A., Bernacci, L. C., Tamashiro, J. Y., Campos, M. C. R., Gomes, J. A. M. A., Lacerda, M. S., Santos, F. A. M., Pedroni, F., Pereira, L. S., Padgurschi, M. C. G., Prata, E. M. B., Ramos, E., Torres, R. B., Rochelle, A., Martins, F. R., Alvez, L. F., Vieira, S. A., Martinelli, L. A., Camargo, P. B., Aida, M. P. M., Eisenlohr, P. V., Simões, E., Villani, J. P., & Belinello, R. 2012. Florística e fitossociologia em parcelas permanentes da Mata Atlântica do sudeste do Brasil ao longo de um gradiente altitudinal. *Biota Neotropica*, 12(1), 123–145. DOI: 10.1590/S1676-06032012000100012
- Judd, W. S., Campbell, C. S., Kellogg, E. A., Stevens, P. F., & Donoghue, M. J. 2009. *Sistemática Vegetal: um enfoque filogenético*. Porto Alegre: Artmed: p. 418.
- Kraft, N. J. B., & Ackerly, D. D. 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 80(3), 401–422. DOI: 10.1890/09-1672.1
- Lan, G., Getzin, S., Wiegand, T., Hu, Y., Xie, G., Zhu, H., & Cao, M. 2012. Spatial distribution and interspecific associations of tree species in a tropical seasonal rain forest of China. *Plos One*, 7(9), e46074. DOI: 10.1371/journal.pone.0046074
- Lebrija-Trejos, E., Wright, S. J., Hernández, A., &

- Reich, P. B. 2014. Does relatedness matter? Phylogenetic density-dependent survival of seedlings in a tropical forest. *Ecology*, 95(4), 940–951. DOI: 10.1890/13-0623.1
- Ledo, A. 2015. Nature and age of neighbours matter: interspecific associations among tree species exist and vary across life stages in Tropical forests. *Plos One*, 10(11), e0141387. DOI: 10.1371/journal.pone.0141387
- Leitold, V. 2014. Airborne lidar-based estimates of tropical forest structure and ground topography in a mountainous area of the Brazilian Atlantic forest. Tese de mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. p. 102.
- Lin, L., Comita, L. S., Zheng, Z., & Cao, M. 2012. Seasonal differentiation in density-dependent seedling survival in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 100, 905–914. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2012.01964.x
- Losos, J. B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11, 995–1003. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x
- MacArthur, R., & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101(921), 377–385. DOI: 10.1086/282505
- Magallón, S., Gómez-Acevedo, S., Sánchez-Reyes, L. L., & Hernández-Hernández, T. 2015. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. *New Phytologist*, 207(2), 437–453. DOI: 10.1111/nph.13264
- Martins, S. C., Sousa-Neto, E., Piccolo, M. D. C., Almeida, D. Q. A., Camargo, P. B., Carmo, J. B., Porder, S., Lins, S. R. M., & Martinelli, L. A. 2015. Soil texture and chemical characteristics along an elevation range in the coastal Atlantic Forest of Southeast Brazil. *Geoderma Regional*, 5, 106–116. DOI: 10.1016/j.geodrs.2015.04.005
- Martins, V. F., Seger, G. D. S., Wiegand, T. & Santos, F. A. M. 2018. Phylogeny contributes more than site characteristics and traits to the spatial distribution pattern of tropical tree populations. *Oikos*, no prelo. DOI:10.1111/oik.05142
- Mayfield, M. M., & Levine, J. M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13, 1085–1093. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2010.01509.x
- McGill, B. J. 2010. Towards a unification of unified theories of biodiversity. *Ecology Letters*, 13(5), 627–642. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2010.01449.x
- Nanami, S., Kawaguchi, H., & Yamakura, T. 2011. Spatial pattern formation and relative importance of intra- and interspecific competition in codominant tree species, *Podocarpus nagi* and *Neolitsea aciculata*. *Ecological Research*, 26, 37–46. DOI: 10.1007/s11284-010-0750-y
- Nguyen, H. H., Uria-Diez, J., & Wiegand, K. 2016. Spatial distribution and association patterns in a tropical evergreen broad-leaved forest of north-central Vietnam. *Journal of Vegetation Science*, 27, 318–327. DOI: 10.1111/jvs.12361
- Pacala, S. W., & Silander, J. A. 1985. Neighborhood models of plant population dynamics. I. Single-species models of annuals. *The American Naturalist*, 125(3), 385–411. DOI: 10.1016/0040-5809(87)90012-8
- Paine, C. E. T., Norden, N., Chave, J., Forget, P. M., Fortunel, C., Dexter, K. G., & Baraloto, C. 2012. Phylogenetic density dependence and environmental filtering predict seedling mortality in a tropical forest. *Ecology Letters*, 15, 34–41. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01705.x
- Punchi-Manage, R., Wiegand, T., Wiegand, K., Getzin, S., Huth, A., Gunatilleke, C. V. S., & Gunatilleke, I. A. U. N. 2015. Neighborhood diversity of large trees shows independent species patterns in a mixed dipterocarp forest in Sri Lanka. *Ecology*, 96(7), 1823–1834. DOI: 10.1890/14-1477.1
- R Core Team 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Raven, P. H., & Axelrod, D. I. 1974. Angiosperm Biogeography and Past Continental Movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61(3), 539–673. DOI: 10.2307/2395021
- Shi, H., & Zhang, L. 2003. Local Analysis of Tree Competition and Growth. *Forest Science*, 49(6), 938–955. DOI: 10.1093/forestscience/49.6.938
- Stoyan, D., & Stoyan, H. 1994. *Fractals, Random Shapes and Point Fields. Methods of Geometrical Statistics*. Chichester: Wiley: p. 389.
- Swenson, N. G., & Enquist, B. J. 2009. Opposing

- assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: Implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 90(8), 2161–2170. DOI: 10.1890/08-1025.1
- Uriarte, M., Condit, R., Canham, C. D., & Hubbell, S. P. 2004. A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? *Journal of Ecology*, 92(2), 348–360. DOI: 10.1111/j.0022-0477.2004.00867.x
- Velázquez, E., Paine, C. E. T., May, F., & Wiegand, T. 2015. Linking trait similarity to interspecific spatial associations in a moist tropical forest. *Journal of Vegetation Science*, 26(6), 1068–1079. DOI: 10.1111/jvs.12313
- Wang, X., Wiegand, T., Kraft, N. J. B., Swenson, N. G., Davies, S. J., Hao, Z., Howe, R., Lin, Y., Ma, K., Mi, X., Su, S. H., Sun, I. F., & Wolf, A. 2016. Stochastic dilution effects weaken deterministic effects of niche-based processes in species rich forests. *Ecology*, 97(2), 347–360. DOI: 10.1890/14-2357.1
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. 2002. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452
- Wiegand, T., Grabarnik, P., & Stoyan, D. 2016. Envelope tests for spatial point patterns with and without simulation. *Ecosphere*, 7(6), e01365. DOI: 10.1002/ecs2.1365
- Wiegand, T., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., & Okuda, T. 2007. Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering. *Ecology*, 88(12), 3088–3102. DOI: 10.1890/06-1350.1
- Wiegand, T., Huth, A., Getzin, S., Wang, X., Hao, Z., Gunatilleke, C. V. S., & Gunatilleke, I. A. U. N. 2012. Testing the independent species' arrangement assertion made by theories of stochastic geometry of biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1741), 3312–3320. DOI: 10.1098/rspb.2012.0376
- Wiegand, T., & Moloney, K. A. 2004. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104, 209–229. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2004.12497.x
- Wiegand, T., & Moloney, K. A. 2014. *Handbook of Spatial Point Pattern Analysis in Ecology*. Boca Raton: CRC Press: p. 510.
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Davies, T. J., Grytnes, J.-A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M., & Stephens, P. R. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13, 1310–1324. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1–14. DOI: 10.1007/s004420100809
- Zar, J. H. 2010. *Bioestatistical Analysis*. New Jersey: Pearson: p. 944.
- Zhu, Y., Comita, L. S., Hubbell, S. P., & Ma, K. 2015. Conspecific and phylogenetic density-dependent survival differs across life stages in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 103, 957–966. DOI: 10.1111/1365-2745.12414

**Material suplementar 1.** Espécies arbóreas e de palmeiras amostradas em quatro parcelas de 1 ha cada (G, H, I e J) localizadas na Floresta Ombrófila Densa Submontana do sudeste do Brasil. As populações selecionadas tinham 30 ou mais indivíduos com diâmetro na altura do peito  $\geq 4,8$  cm por parcela.

*Submetido em: 14/07/2017*

*Aceito em: 06/06/2018*

*Editores Associados: Marina Wolowski & Vinícius L.G. Brito*