

Rafael Pelletti Fidelis Lopes

Padrões de raridade entre escalas espaciais

Rarity patterns across spatial scales

Universidade de São Paulo

Instituto de Biociências

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

São Paulo, 2022

Padrões de raridade entre escalas espaciais

Rarity patterns across spatial scales

Rafael Pelletti Fidelis Lopes

	<p>Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Mestre em Ecologia, na Área de Ecologia de Comunidades.</p> <p>Orientador(a): Paulo Inácio de Knegt López de Prado</p>
--	--

São Paulo, 2022

Pelletti, Rafael
Padrões de raridade entre escalas espaciais /
Rafael Pelletti ; orientador Paulo Inácio de Knegt
López de Prado -- São Paulo, 2022.
81 p.

Dissertação (Mestrado) -- Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo. Programa
de Pós-Graduação em Ecologia.

1. Raridade. 2. Escala. 3. Rabinowitz. 4.
Distribuição de abundâncias de espécies. 5. Ecologia
de comunidades. I. Inácio de Knegt López de Prado,
Paulo, orient. II. Título.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr.(a). Paulo Inácio de
Knegt López de Prado
Orientador(a)

Dedicatória

Dedico esta dissertação a todos que vieram antes de mim e contribuíram para a ciência, para o conhecimento humano a serviço de todos. Principalmente aqueles e aquelas que foram apagados da história oficial pelo racismo, sexismo, classismo e todas as formas de opressão.

Epígrafe

““Mas por que você me disse que, quando alguém não sabe qual o próximo passo, deve olhar para trás? Não é para encontrar o caminho de volta?”, perguntei.

“Não, uai”, responde o Velho Antonio. “Não pra encontrar o caminho. É pra ver onde você esteve antes e o que foi que aconteceu e o que você queria.”

“Como?”, pergunto já mais à vontade.

“É, uai. Virando para olhar pra trás você se dá conta de onde foi parar. Quer dizer, assim pode ver o caminho que você não fez bem. Se você olhar pra trás, se dá conta de que o que queria era voltar e o que aconteceu foi que você respondeu que precisava encontrar o caminho de volta. E aí está o problema. Cismou de buscar um caminho que não existe. Que precisava ser feito.””

Subcomandante Marcos, *Olhar para trás ajuda a encontrar o caminho*

Agradecimentos

Agradeço:

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES, pela bolsa de estudo concedida do início ao fim do mestrado.

Ao Instituto de Biociências e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de São Paulo pela formação que tive a oportunidade de receber nessa instituição, pelo apoio institucional, todos os esforços do programa em apoiar estudantes e por garantir um espaço de trabalho, formação de vínculos e aprendizado único.

Ao meu orientador Paulo Inácio pela parceria em todos esses anos, sua escuta atenta, todas as conversas sobre os mais variados assuntos que nos permitiram navegar pelo assunto desta dissertação e todos os dilemas que vivemos no mundo nesse meio tempo.

Aos professores e professora do meu comitê de acompanhamento, Glauco Machado, Tadeu Siqueira, Adriana Martini, pelas sugestões, críticas, elogios, e contribuições para que esse trabalho fosse o melhor possível. Muito obrigado por estarem junto comigo e me sentir acompanhado e apoiado, em todas as reuniões sempre senti um ambiente de compromisso coletivo em contribuir tanto com a minha formação quanto com a produção de conhecimento.

As discentes do Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de São Paulo que criam um ambiente coletivo, de apoio e de realização de projetos, inspirador. A todas as pessoas que juntas construíram o cursinho para a prova de ingresso, os EcoEncontros, a comissão PROEX, Café Existencial, e toda iniciativa auto-organizada que permite que esse espaço também seja nosso e também seja para todos.

As pessoas próximas da minha vida, que me deram o apoio necessário para viver, para trabalhar, as pessoas que basicamente são combustível de toda minha energia com seu afeto, carinho, cuidado e parceria. Em especial a Daniela Gomes que foi a primeira pessoa a acreditar em mim como um potencial ecólogo e me incentivar

a seguir esse caminho; as pessoas fãs de Harry Potter que me permitiram viver a Copa de Quadribol e a Armada de Dumbledore, me permitiram continuar sonhando em um mundo em que o cuidado e o afeto são a base das nossas interações, que tudo é possível quando estamos juntos; aos meus vizinhos e vizinhas do Bom Retiro e parcerias da Casa do Povo que preencheram minha vida de sentido e significado e companhia para celebrar e enlutar.

Índice

<u>Resumo</u>	09
<u>Abstract</u>	11
<u>Introdução</u>	13
<u>Materiais e Métodos</u>	
1. <u>Escala</u>	21
2. <u>Critérios de raridade</u>	22
3. <u>Relações alométricas</u>	27
4. <u>Conjuntos de dados</u>	30
<u>Resultados</u>	36
<u>Discussão</u>	60
<u>Conclusões</u>	72
<u>Referências Bibliográficas</u>	74
<u>Apêndices e Anexos</u>	
1. <u>Apêndice - 1</u>	80
2. <u>Glossário</u>	81

Resumo

A alta frequência de espécies raras em comunidades ecológicas é estudada em grande parte pelas curvas de distribuição de abundâncias de espécies (DAE). Porém as espécies podem ser raras de outras formas que não são capturadas pelas DAE's, como por suas distribuições geográficas. Rabinowitz (1981) propôs uma classificação de três critérios de raridade (abundância local, distribuição geográfica e especificidade de habitat) que contemplam outras formas em que espécies podem ser raras e a dependência de escala da classificação de raridade. Entretanto, os próprios critérios propostos são dependentes da escala espacial. Entender a relação entre a proporção de espécies raras em comunidades e a escala espacial é importante para a conservação da biodiversidade e o avanço teórico no entendimento de padrões e processos ecológicos que explicam a alta frequência de espécies raras em comunidades. Atualmente temos dois modelos mais aceitos para explicar a alta frequência de espécies raras: a hipótese core-ocasional (Magurran, 2003) e a teoria neutra da biodiversidade (Hubbell, 2001).

Neste trabalho propomos que a relação entre raridade e escala espacial pode ser investigada como uma relação alométrica. As relações alométricas foram analisadas como regressões lineares entre a quantidade de espécies raras e comuns de amostras de comunidades progressivamente maiores. As regressões geram coeficientes que nos dizem a taxa com que o número de espécies em cada categoria (rara ou comum). As relações alométricas foram aplicadas sobre dados empíricos e simulados com diferentes critérios de raridade com o objetivo de: descrever a relação entre a proporção de espécies raras e a escala espacial; compreender o efeito de diferentes critérios de raridade nessa relação; encontrar possíveis sinais de processos ecológicos da hipótese core-ocasional e teoria neutra na relação entre raridade e escala.

Nossos resultados indicam que a proporção de espécies raras é dependente de escala para todos os critérios testados e que a relação alométrica entre categorias depende do critério de raridade. Para as simulações encontramos relações de alometria similares entre comunidades dos diferentes modelos. A principal descoberta do

trabalho foi a presença de um padrão subjacente nas comunidades empíricas e simuladas, que permite a explicação de todas as relações alométricas encontradas. Esse padrão é a ocorrência de espécies hiperdominantes. Esse padrão indica que em escalas regionais as comunidades possuem uma frequência muito alta de espécies raras, que são agregadas, restritas e podem ser abundantes localmente mas possuem abundâncias relativas muito baixas comparadas com as espécies hiperdominantes, que são comuns em abundância e distribuição em todas escalas. Ambas as simulações reproduzem esse padrão, reforçando como vários processos podem gerar os mesmos padrões.

Abstract

The high frequency of rare species in ecological communities is largely studied by species abundance distribution (SAD) curves. However, species can be rare in other ways that are not captured by SADs, such as their geographic distributions. Rabinowitz (1981) proposed a classification of three rarity criteria (local abundance, geographic distribution and habitat specificity) that contemplate other ways in which species may be rare and the scale dependency of the rarity classification. However, the proposed criteria themselves are dependent on the spatial scale. Understanding the relationship between the proportion of rare species in communities and the spatial scale is important for biodiversity conservation and theoretical advancement in understanding the ecological patterns and processes that explain the high frequency of rare species in communities. Currently we have two most accepted models to explain the high frequency of rare species: the core-occasional hypothesis (Magurran, 2003) and the neutral theory of biodiversity (Hubbell, 2001).

In this work we propose that the relationship between rarity and spatial scale can be investigated as an allometric relationship. Allometric relationships were analyzed as linear regressions between the amount of rare and common species from samples of progressively larger communities. The regressions generate coefficients that tell us the rate at which the number of species in each category (rare or common) increase. The allometric relationships were applied to empirical data and simulated with different rarity criteria with the objective of: describing the relationship between the proportion of rare species and the spatial scale; understand the effect of different rarity criteria on this relationship; find possible signs of ecological processes from the core-occasional hypothesis and neutral theory in the relationship between rarity and scale.

Our results indicate that the proportion of rare species is scale-dependent for all tested criteria and that the allometric relationship between categories depends on the rarity criteria. For the simulations we found similar allometry relationships between communities of the different models. The main discovery of the work was the presence of an underlying pattern in the empirical and simulated communities, which

allows the explanation of all the allometric relationships found. This pattern is the occurrence of hyperdominant species. This pattern indicates that at regional scales communities have a very high frequency of rare species, which are aggregated, restricted and may be locally abundant but have very low relative abundances compared to hyperdominant species, which are common in abundance and distribution for all scales. Both simulations reproduce this pattern, reinforcing how multiple processes can generate the same patterns.

Introdução

Comunidades ecológicas são compostas de conjuntos de espécies que habitam um mesmo local ao mesmo tempo. Quando contamos o número de indivíduos de cada espécie em comunidades ecológicas encontramos um padrão muito frequente: muitas espécies possuem poucos indivíduos e poucas espécies possuem muitos indivíduos. A distribuição de abundâncias de comunidades ecológicas é assimétrica com prevalência de espécies raras (McGill, 2007). Esse padrão é frequente em diferentes comunidades, e se mantém apesar das diferenças entre regiões do globo ou organismos. Há pequenas diferenças desse padrão de “muitas com poucos e poucas com muito”, em relação às formas das curvas de distribuição de abundâncias, embora a predominância de raras se mantenha (Magurran, 2011).

O número e a frequência de espécies raras é estudado em ecologia de comunidades em geral pelo formato da curva de distribuição de abundâncias de espécies (Magurran, 2011). Além do número de indivíduos, a raridade das espécies também pode ser avaliada pela quantidade de locais em que espécies ocorrem e pela extensão da **distribuição geográfica** das espécies. Espécies que ocorrem em poucos locais e habitats ou em uma pequena extensão geográfica são raras. Quando consideramos a raridade em relação à quantidade de locais que espécies estão presentes, é comum que a maior parte das espécies ocupem poucos locais, novamente com prevalência de espécies raras (Gaston, 2003). A quantidade de locais ocupados pelas espécies está diretamente relacionada à extensão da distribuição geográfica, pois espécies que ocorrem em poucos locais em geral também possuem baixa extensão de distribuição geográfica (Gaston, 1994). Logo, a raridade também é frequente em relação a amplitude da distribuição geográfica.

É comum na literatura que a relação entre abundância e distribuição geográfica seja investigada pela correlação positiva entre esses dois aspectos das espécies (Borregaard, 2010). Porém, existem outras formas em que esses dois aspectos podem se relacionar. Espécies abundantes em um local podem ser raras regionalmente, por

possuir uma distribuição restrita, de forma que seus indivíduos estão concentrados em uma pequena área (Enquist, 2019). Ao mesmo tempo, uma espécie rara em um local pode ser abundante em outros locais, pela variação da sua abundância nos locais em que ocorre (Brown, 1995). Essa distinção entre abundância e distribuição geográfica faz com que a identidade das espécies que são raras ou comuns possa ser diferente entre escalas locais e regionais.

O fato das espécies poderem ser classificadas como raras em **escala local** e comuns em **escala regional**, e vice-versa, faz com que a própria proporção de espécies raras em comunidades mude com a escala. Por exemplo, quando olhamos apenas para critérios de abundância, o número de espécies com um indivíduo diminui com o aumento da escala espacial por haver muitas espécies que, com o aumento da escala, possuem mais indivíduos distribuídos no espaço que são incluídos na amostra (Coddington, 2009). Além disso, espécies com muitos indivíduos mas restritas a poucos locais podem ser consideradas raras com o aumento da escala por critérios de abundância relativa. Caso a maior parte das espécies comuns em escala local sejam restritas a proporção de espécies raras em escala regional deve aumentar com a escala espacial. Essas possibilidades demonstram como os padrões de raridade no nível da comunidade são dependentes de escala.

Rabinowitz (1981) propôs uma classificação das espécies, em raras e comuns, que leva em consideração a distinção entre abundância e distribuição geográfica e a escala de classificação de raridade das espécies. Por essa proposta temos 3 **critérios de raridade**, em que as espécies podem ser raras ou comuns: abundância local, distribuição geográfica e **especificidade de habitat**. A abundância local define como raras espécies com populações pequenas em todos os pontos de ocorrência, sendo um padrão das espécies em escala local. A distribuição geográfica se refere à extensão espacial dos locais de ocorrência das espécies, considerando as espécies como raras quando possuem distribuições restritas em uma dada região. A especificidade de habitat identifica as espécies em generalistas e especialistas, considerando as especialistas como raras, esse critério pode ser definido em qualquer escala em que

haja variação ambiental. Esses 3 critérios combinados formam 7 tipos de raridade (Rabinowitz, 1981).

A classificação proposta por Rabinowitz considera a possibilidade de espécies serem raras em alguns aspectos e comuns em outros. Isso permite a distinção de diferentes tipos de raridade, como espécies abundantes em algum lugar mas restritas geograficamente ou espécies pouco abundantes mas amplamente distribuídas, ou qualquer outra combinação dos três critérios. A classificação também leva em conta diferentes escalas em diferentes critérios, como tamanho populacional, que está na escala local, e distribuição geográfica, que está na escala regional. Porém, a proporção de espécies raras e comuns por cada um desses critérios também é sensível à escala. A depender da escala de amostragem da comunidade podemos ter diferentes proporções de espécies em cada forma de raridade (Oliveira, 2019).

Por exemplo, a abundância local depende diretamente da delimitação do local onde as espécies podem ser abundantes ou raras. Além disso, sabemos que muitas espécies possuem populações concentradas e são abundantes em uma pequena parte da sua distribuição (Brown 1995), caso o local onde a espécie é abundante não esteja incluído na amostra ela será considerada rara. Dessa forma, quanto maior a escala espacial de amostragem maior a chance de os centros de abundância das espécies estarem dentro da amostra, logo maior a proporção de espécies comuns para abundância local. A classificação de uma espécie como rara ou comum de acordo com sua distribuição geográfica também está intimamente relacionada à escala da amostra, espécies podem possuir uma ampla distribuição dentro de um país, mas serem restritas no continente. Ou seja, a área de ocorrência de todas as espécies está restrita em alguma escala, logo a proporção de espécies restritas depende da escala espacial escolhida para realizar a classificação. Por fim, a especificidade de habitat também é dependente de escala, pois as variáveis ambientais podem ser desde variações na composição do solo até formações florestais, o que muda a proporção de espécies consideradas especialistas e generalistas em cada um desses **gradientes ambientais**, além disso mesmo dentro de um gradiente ambiental, como temperatura, as espécies

podem parecer mais ou menos especializadas dependendo da escala em que se é analisada a especialização (Garzon-Lopez, 2014).

A escala espacial pode ter influência direta na proporção de espécies raras em comunidades ecológicas. Talvez a prevalência de espécies raras em escalas regionais seja menor do que em escalas locais, pois grande parte das espécies raras em um local são abundantes em outro (Murray, 2004). Por outro lado, é possível que a prevalência de espécies raras seja ainda maior em escalas regionais, pois as espécies têm sua dispersão limitada e logo distribuições restritas, o que aumenta a proporção de espécies raras em escalas regionais (Hubbell, 2013). O conhecimento da real prevalência de espécies raras em comunidades é de fundamental importância, pois espécies raras possuem chances maiores de extinção, seja por serem raras em tamanho populacional (Pimm, 1988) ou raras em distribuição geográfica (Harnik, 2012). Além do claro impacto para a conservação da biodiversidade, o conhecimento dos padrões de raridade entre escalas pode ser essencial para o avanço teórico em ecologia de comunidades (Wiens, 1989). Diferentes processos já foram hipotetizados para explicar os padrões de raridade em comunidades, muitos dos quais são capazes de reproduzir bem padrões empíricos. No entanto, poucas vezes vemos uma comparação sobre como os processos podem gerar padrões em diferentes escalas. Além disso, um certo processo pode gerar um padrão compatível com o que é observado na natureza em uma certa escala, mas não em outras escalas (McGill, 2010a). Dessa forma, entender como a prevalência da raridade muda com a escala e quais as previsões de diferentes hipóteses ecológicas sobre a relação entre raridade e escala é fundamental para investigação de mecanismos que atuam em comunidades alterando sua composição em diferentes escalas.

A relação entre raridade e escala espacial pode ser investigada como uma relação de **alometria** entre as espécies raras e comuns de amostras de comunidades, à medida que aumentamos o tamanho dessas amostras. Relações de alometria foram propostas originalmente para estudar como as características de organismos mudam com seu tamanho, por meio de regressões lineares em escala logarítmica (Huxley & Tessier, 1936). Se considerarmos que amostras podem ter diferentes tamanhos dentro

de uma mesma comunidade, ou em diferentes comunidades, que em cada tamanho de amostra podemos separar a comunidade em quantidades de espécies raras e comuns, então podemos tratar as comunidades de diferentes tamanhos amostrais de forma análoga a organismos de diferentes tamanhos e a proporção de espécies raras e comuns como características que mudam com o tamanho amostral de comunidades. Podemos então investigar relações alométricas que descrevem como a quantidade de espécies raras e comuns varia com o aumento da escala. As relações alométricas podem ser classificadas como: (a) **isometria**: a proporção de espécies raras em comunidades não muda com a escala; (b) **hipoalometria**: a proporção de espécies raras em comunidades aumenta com a escala; **hiperalometria**: a proporção de espécies raras em comunidades diminui com a escala.

Até aqui, descrevemos diferentes padrões de raridade e como eles podem mudar com a escala espacial. Para todos os padrões existem hipóteses de processos ecológicos capazes de gerá-los. As hipóteses mais conhecidas para explicar a prevalência de espécies raras em comunidades e que têm colecionado evidências ao seu favor ao longo do tempo são: a hipótese core-ocasional (Magurran, 2003) e teoria neutra da biodiversidade (Hubbell, 2011). A hipótese core ocasional é essencialmente uma hipótese de nicho enquanto a teoria neutra da biodiversidade é uma hipótese que parte da premissa da neutralidade. As hipóteses de nicho e neutras sugerem mecanismos que explicam a possibilidade de coexistência entre as espécies e a manutenção da biodiversidade, por vezes de forma integrada e por vezes de forma antagônica (Fisher, 2014).

A hipótese core ocasional (Magurran, 2003) propõe que espécies comuns são bem adaptadas às condições locais, e por isso possuem um alto número de indivíduos nesses locais e mantêm populações persistentes ao longo do tempo. Por outro lado, espécies raras num dado local estão em um ambiente desfavorável, não são bem adaptadas às condições locais, e por isso possuem poucos indivíduos e são ocasionais, com baixa persistência populacional ao longo do tempo. Portanto, a existência de espécies raras nas comunidades deve ser consequência da dispersão vinda de outros locais onde essas espécies são melhor adaptadas (Magurran, 2003). Essa hipótese

propõe que a prevalência de espécies raras em escala local se dê por haverem mais espécies migrantes ocasionais do que há espécies core. Logo, em escala local haverá poucas espécies especializadas, que serão core, e muitas espécies pouco adaptadas, que serão ocasionais. Extrapolando esse mecanismo para escalas regionais devemos observar para todas as espécies centros de abundância, em algum lugar onde o ambiente seja favorável para seu crescimento populacional, que seria seu centro de dispersão. Assim, em escalas regionais a diferença de abundância entre as espécies deve ser uma consequência da distribuição de condições e recursos na paisagem. Ou seja, espécies especializadas em condições comuns na paisagem devem ser mais comuns, possuir mais indivíduos e uma maior distribuição, do que espécies especializadas em recursos escassos.

A teoria neutra da biodiversidade (Hubbell, 2011) propõe uma dinâmica de comunidades formadas por espécies **demograficamente equivalentes**, e portanto os nascimentos e mortes dos indivíduos ocorrem por acaso e com igual probabilidade para todas as espécies, fazendo as abundâncias derivarem ao longo do tempo. Assume-se também que as espécies têm distribuições espaciais agregadas, por possuírem **limitação à dispersão**, e que uma fração dos indivíduos supera ocasionalmente esta limitação, chegando como migrantes às comunidades. Em escala local, as espécies novas colonizam as comunidades através da migração, oriunda de comunidades adjacentes, enquanto em escala regional as espécies novas surgem em **metacomunidades** pelo processo de **especiação**. Neste modelo a combinação dos processos de **deriva ecológica**, limitação a dispersão e especiação gera o padrão de poucas espécies com muitos e muitas com poucos indivíduos (Hubbell, 2011). Em escalas regionais, a curva de distribuição de abundâncias deveria ter uma frequência cada vez maior de espécies raras, pelo maior efeito da especiação nessa escala (Rosindell, 2013).

Neste trabalho buscamos investigar a relação entre raridade e escala espacial, qual o efeito de diferentes critérios de raridade sobre essa relação, e quais efeitos processos ecológicos podem ter sobre a relação entre raridade e escala espacial. Propomos uma nova maneira de descrever a relação entre raridade e escala espacial

como relações alométricas. Também propomos fazer essa análise com diferentes critérios de raridade baseados na proposta de Rabinowitz (1981), com o propósito de investigar os efeitos do critério de raridade na relação entre raridade e escala. Esse procedimento de investigação das relações alométricas com diferentes critérios de raridade foi aplicado a dados empíricos e dados simulados. Com os dados empíricos buscamos descrever padrões da relação entre raridade e escala em uma comunidade real. Com os dados simulados buscamos investigar as diferenças entre simulações da hipótese core ocasional e da teoria neutra da biodiversidade nos padrões de alometria e relação entre raridade e escala espacial investigados. Em resumo, os objetivos gerais deste trabalho são: a) descrever a relação entre raridade e escala espacial para comunidades empíricas por meio de relações alométricas; b) investigar os efeitos de diferentes critérios de raridade na relação entre raridade e escala espacial; c) investigar possíveis sinais de processos de nicho e neutros nos padrões de alometria de comunidades simuladas.

Materiais e Métodos

Este trabalho foi centrado na análise de relações alométricas entre espécies comuns e raras (figura 1). Por meio das relações alométricas descrevemos a relação entre raridade e escala, comparamos relações alométricas entre diferentes critérios de raridade, e comparamos relações de alometria de dados simulados por diferentes processos, buscando padrões indicadores dos processos que os geraram. Para começar a investigar as relações alométricas precisamos ter as definições dos critérios de raridade, o que separa as espécies entre raras e comuns. Os critérios de raridade precisam servir para classificar as espécies em diferentes escalas. Logo, precisamos definir as variáveis operacionais para a escala espacial e para os critérios de raridade e então, estabelecer a forma de análise das relações alométricas e investigar essas relações nos dados empíricos e dados simulados. Por isso escolhemos explicitar primeiramente nesta seção de métodos como a escala será incorporada no trabalho. Em seguida, apresentamos as definições dos critérios de raridade utilizados, e como as relações alométricas foram analisadas. Por fim descrevemos os dados utilizados para as análises, empíricos e simulados.

Relação alométrica entre raras e comuns

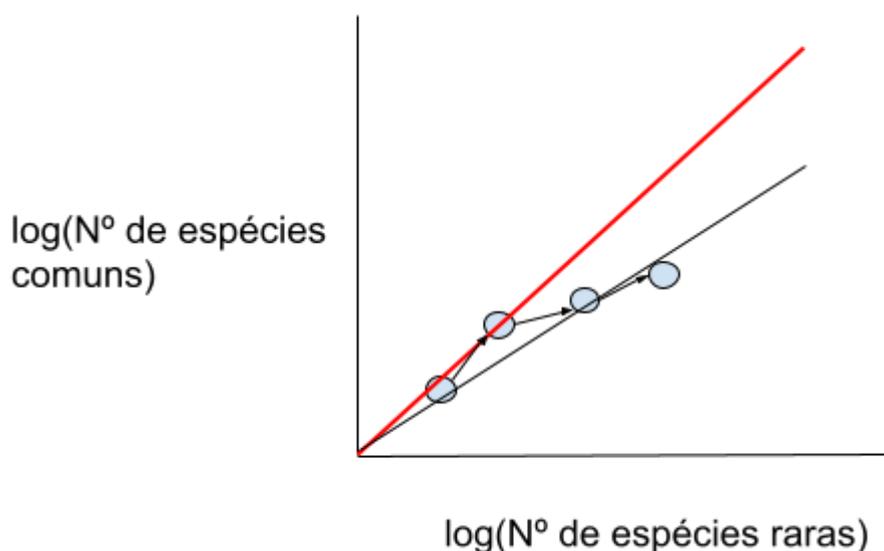


Figura 1. Relação de alometria entre o logaritmo do número de espécies raras e comuns em amostras de diferentes tamanhos. No eixo x o logaritmo do número de espécies classificadas como raras, no eixo y o logaritmo do número de espécies classificadas como comuns. Cada ponto é uma amostra de diferente tamanho, que cresce com o aumento no número de espécies. O número de espécies de cada amostra aumenta como consequência do acréscimo de unidades amostrais. Setas indicam o aumento sequencial do tamanho amostral. A linha vermelha representa a linha em que o número de espécies raras e comuns é o mesmo e há uma relação isométrica entre espécies raras e comuns (i.e. aumentam na mesma proporção). A linha preta representa uma regressão linear dessa relação alométrica.

Escala

Para este estudo definimos operacionalmente escala espacial como a quantidade de **unidades amostrais** vizinhas que compõem uma amostra de inventário de comunidades. Se supomos unidades amostrais de comunidades, nas quais se registra o número de indivíduos de cada espécie em cada uma, a amostra é composta pelo conjunto dessas unidades. Logo, o tamanho da amostra é definido pela quantidade de unidades amostrais. Neste estudo as unidades amostrais são parcelas permanentes em florestas (mais detalhes a seguir). Amostras com maior número de unidades amostrais possuem mais indivíduos e abrangem uma maior área. Portanto, a escala espacial aumenta com o acréscimo de unidades amostrais.

O acréscimo de unidades amostrais neste trabalho foi realizado a partir da unidade amostral mais próxima geograficamente de uma das unidades já incluídas na

amostra . Escolhemos aumentar a escala com este critério de vizinhança geográfica para diminuir o efeito do acúmulo aleatório de unidades amostrais, que tende a inflar o número de espécies raras (McGill, 2003a).

A classificação de espécies raras e comuns pode então ser aplicada a cada acréscimo de unidade amostral. Dessa forma, temos uma quantidade de espécies classificadas como raras e comuns em cada escala (aqui definida como amostras de cada tamanho). Como esse procedimento pode ser iniciado a partir de qualquer unidade amostral e a sequência de acréscimo de unidades amostrais difere para cada ponto de partida, realizamos a classificação de espécies em raras e comuns começando de todas as unidades amostrais possíveis para considerar o efeito da amostra inicial e sequência de acréscimo de unidades amostrais.

Crítérios de raridade

Escolhemos explorar as diferentes formas que uma espécie pode ser rara a partir de um critério baseado na abundância média na amostra e uma variação na operacionalização dos 3 critérios de raridade propostos por Rabinowitz (1981) - abundância local, distribuição geográfica e especificidade de habitat. Uma vez definidos os critérios de raridade, as espécies podem ser divididas em duas categorias: raras e comuns.

Crítério de raridade por abundância média na amostra

Para expressar a raridade em função do número de indivíduos de cada espécie na amostra, definimos como comuns as espécies mais abundantes que acumulam 50% dos indivíduos da amostra total e como raras as que estão nos 50% restantes da comunidade, este critério será chamado de “abundância total” ao longo do trabalho. Este critério pode ser visualizado com uma curva cumulativa de porcentagem da comunidade representada pela soma da abundância das espécies, ordenadas da mais abundante para a menos abundante.

Em comunidades com muita dominância essa curva tem um rápido crescimento com as espécies mais abundantes e logo chega em um patamar de baixo crescimento, nesse caso devemos ter poucas espécies comuns - as primeiras a somar 50% da comunidade - e muitas espécies raras - as que complementam o resto da comunidade, do 50% ao 100%. Em comunidades mais equitativas devemos ter uma curva com um crescimento mais gradual conforme a abundância das espécies são somadas, nesse caso devemos ter um número mais próximo de espécies comuns e raras (figura 2).

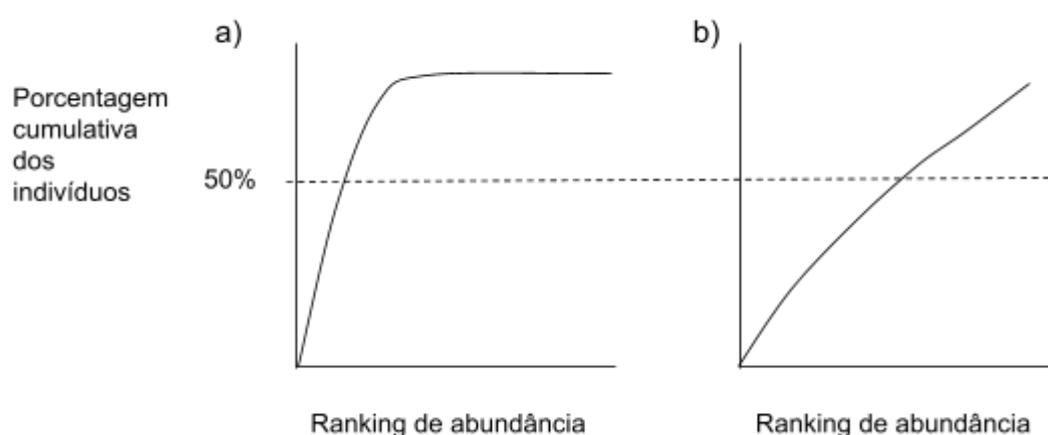


Figura 2. Gráficos com a porcentagem cumulativa do número de indivíduos da comunidade (eixo y) sobre o ranking de abundância das espécies, ordenadas da mais comum para a mais rara (eixo x). O gráfico a) representa uma comunidade assimétrica, em que poucas espécies mais abundantes acumulam os primeiros 50% da comunidade; o gráfico b) representa uma comunidade mais simétrica, que a abundância das espécies é mais equitativa, logo mais espécies compõem os primeiros 50% da comunidade.

Escolhemos 50% como uma porcentagem de separação entre espécies raras e comuns pois nos dados que usamos foi por volta do quantil de 50% da comunidade que parece haver uma desaceleração da curva de acúmulo da comunidade representada (ver figura 4, na seção dados empíricos da metodologia). O número de espécies que acumulam os 50% dos indivíduos da comunidade também é um critério de separação de espécies hiperdominantes na Amazônia (Ter Steege, 2013). Verificamos se esse critério seria muito diferente de adotar como critério a classificação das espécies comuns como as que possuem uma abundância relativa maior do que 1% (Hercos, 2013). Entendemos que os resultados seriam muito parecidos, pois com esse critério, abundância relativa acima de 1%, teríamos um

número pouco menor de espécies comuns e um número pouco maior de espécies raras (ver figura 4, na seção dados empíricos da metodologia para comparação). Considerando que nosso critério classifica um número menor de espécies como raras, entendemos como um critério mais conservador, por não favorecer uma alta frequência de espécies raras.

Critérios de raridade de Rabinowitz

Além do critério de abundância média na amostra descrito acima, elaboramos novas formas de operacionalizar os três critérios de raridade de Rabinowitz (1981), descritos a seguir.

Abundância local

Para operacionalizar este critério, utilizamos um método parecido com a definição de abundância média na amostra, explicada acima. Porém, o procedimento de separação das espécies entre raras e comuns foi realizado em cada parcela e as espécies abundantes localmente foram definidas como aquelas que são comuns em pelo menos uma unidade amostral. Chamamos esse critério de “abundância máxima” ao longo do trabalho.

O critério de abundância máxima foi definido a partir da abundância relativa das espécies em cada unidade amostral. Para cada unidade amostral, as espécies tiveram suas abundâncias transformadas em abundância relativa e então ordenadas das mais abundantes para as menos abundantes. As espécies mais abundantes que acumulam os primeiros 50% de todos os indivíduos da unidade amostral foram consideradas comuns, as espécies restantes foram consideradas raras para aquela unidade amostral. Para esse critério de raridade, as espécies raras no final da classificação foram apenas aquelas que estavam entre as menos abundantes em todas as unidades amostrais. Pela forma como definimos esse critério, uma espécie

considerada comum em qualquer escala deve permanecer comum, independentemente do tamanho da amostra, logo em qualquer escala.

Especificidade de habitat

Operacionalizamos este critério como agregação espacial das espécies, sem explicitar as variáveis ambientais que definiriam os habitats. A escolha de não medir variáveis ambientais deveu-se à dificuldade de estabelecer gradientes ambientais que sejam relevantes em diferentes escalas. Por exemplo, no caso de árvores, variáveis de solo podem ser muito importantes em escala local, mas para escalas regionais o período de seca pode ser mais importante, o que torna difícil a comparação entre raridade e escala para esse critério (Garzon-Lopez, 2014). Com agregação, podemos usar o mesmo critério em diferentes escalas espaciais, assumindo que a agregação se deve à **preferência de habitat**, que estão delimitados no espaço. Este pressuposto é análogo ao usado em métodos de ordenação indireta, em que associações entre espécies são usadas para inferir gradientes ambientais (Ter Braak, 1995).

O critério de agregação foi definido pela adequação da distribuição dos indivíduos de cada espécie nas unidades amostrais a uma distribuição binomial negativa, que representa uma distribuição agregada, ou a uma distribuição Poisson, que representa uma distribuição aleatória de indivíduos entre unidades amostrais. O melhor modelo para a distribuição de indivíduos entre unidades amostrais foi selecionado pelo menor AIC, considerando este o modelo que melhor aproxima a distribuição real (Burnham & Anderson, 2002). As espécies em que a binomial negativa foi a distribuição com menor AIC foram consideradas raras e as espécies em que a Poisson foi a distribuição com menor AIC foram consideradas comuns. Não houve empate entre os modelos.

Consideramos as espécies agregadas como raras pois a agregação representa uma restrição à distribuição espacial da espécie, de forma que seus indivíduos estão concentrados em determinados locais por alguma limitação. Já as espécies com distribuição aleatória, consideramos comuns pois não parece haver alguma restrição

para sua distribuição espacial. Esse procedimento de classificação foi feito com cada subconjunto de unidades amostrais, começando com 5 unidades amostrais (valor mínimo para os ajustes de modelos) até que todas as unidades amostrais estivessem incluídas na amostra. Com esse critério, as espécies podem mudar de classificação entre raras e comuns com o aumento da escala espacial sem nenhuma restrição.

Distribuição geográfica

O critério de distribuição geográfica busca classificar as espécies a partir da extensão da sua distribuição (Rabinowitz, 1981). A extensão pode ser medida pela área em que a distribuição dos indivíduos da espécie está restrita, o que define o endemismo da espécie (Anderson, 1994). Nossa proposta é fazer a classificação de raridade para distribuição geográfica pela restrição da ocorrência da espécie a amostra que está sendo classificada e ausência em outras unidades amostrais fora da amostra. O que implica na necessidade de dados de ocorrência das espécies fora da amostra classificada para comparação. Para este critério as espécies que ocorrem apenas dentro da amostra são raras e as espécies que possuem ocorrências fora da amostra são comuns.

Neste trabalho operacionalizamos esse critério da seguinte forma: começamos a classificação de espécies com uma unidade amostral, essa unidade é a amostra que está sendo classificada. As outras unidades amostrais representam o dado externo que dirá se a espécie está restrita à amostra, logo rara, ou ocorre em algum outro lugar, logo comum. O processo então é feito novamente com duas unidades amostrais compondo a amostra, e o restante das unidades amostrais sendo o dado externo, e assim sucessivamente até que todas as unidades amostrais tenham sido incorporadas a amostra e a cada passo e as espécies classificadas em raras e comuns.

Pela forma como definimos distribuição geográfica, uma espécie considerada rara em qualquer escala deve permanecer rara, independente do tamanho da amostra, devido ao fato de que já não há mais ocorrência da espécie em nenhuma unidade amostral na região. Outra consequência dessa definição é que todas as espécies devem

ser classificadas como raras em algum momento, quando não houver mais unidades amostrais para comparação e todas estiverem confinadas à amostra total. Por conta dessa restrição escolhemos parar a classificação com duas unidades amostrais de sobra, evitando uma mudança muito brusca na relação alométrica.

Relações alométricas

Estudos de alometria costumam investigar relações de escala entre características de organismos (Cheverud, 1982). Neste trabalho, propomos uma extensão do estudo de alometria para comunidades. Buscamos por meio da alometria investigar como as características de comunidades ecológicas mudam com seu tamanho, aqui expresso como o aumento do número de indivíduos e espécies, com o aumento da escala de observação.

Comunidades costumam ser estudadas a partir de amostras com informações sobre abundância das espécies de uma mesma região. As amostras de comunidades podem aumentar pelo número de indivíduos e área amostrada. A escala de observação das comunidades pode aumentar de tamanho pela inclusão de unidades amostrais, o que representa um aumento no número de indivíduos dentro da amostra e área amostrada. Com o aumento da área amostrada, sabemos que o número de espécies sempre irá aumentar (Condit, 1996). Assim, podemos usar o número de espécies de amostras de diferentes tamanhos como um indicador da escala dessa amostra. Esse número de espécies pode ser dividido entre as espécies classificadas como raras e comuns em cada amostra. Como o número de espécies raras e comuns são características da comunidade que calculamos a cada aumento da escala, podemos investigar a relação entre estas quantidades como uma relação de alometria.

Seguindo o padrão de análises alométricas, descrevemos a relação entre o número de espécies raras e comuns em escala log-log (Gayon, 2000). Podemos observar a predominância de espécies raras ou comuns na comunidade pela posição da linha de regressão em comparação com a isolinha, que expressa o esperado se o número de espécies raras e comuns fosse o mesmo, no gráfico da relação alométrica.

Quando a linha de regressão está abaixo da isolinha temos prevalência de espécies raras, quando a linha de regressão está acima da isolinha temos prevalência de espécies comuns.

Usamos uma regressão linear simples para investigar os padrões da relação raridade e escala. Os coeficientes de regressão na escala log-log permitem a distinção entre diferentes relações alométricas (Gayon, 2000). Quando as duas variáveis - número de espécies raras e comuns - crescem com o aumento da escala, temos três relações alométricas possíveis:

- a) hipoalometria: quando o coeficiente da regressão linear (coeficiente alométrico) é menor que 1, portanto o número de espécies raras aumenta a uma taxa maior do que o número de espécies comuns;
- b) hiperalometria: quando o coeficiente é maior que 1, portanto o número de espécies comuns aumenta a uma taxa maior do que o número de espécies raras;
- c) isometria: quando o coeficiente não difere de 1, indicando que o número de espécies raras e comuns cresce com a mesma taxa, mantendo a mesma proporção de espécies raras e comuns na amostra.

O número de espécies sempre irá aumentar com a escala (acréscimo de espécies e indivíduos com aumento do tamanho da amostra), porém o número de espécies em cada categoria - rara ou comum - não deve aumentar necessariamente com a escala. Portanto, podemos ter relações alométricas com coeficientes negativos, ou seja, com o aumento da escala enquanto uma variável cresce outra diminui (Eberhard, 2009). Para três dos quatro critérios de raridade que utilizamos - abundância total, abundância máxima, agregação - o número de espécies raras e comuns aumenta com a escala, porém para distribuição geográfica obtivemos uma relação alométrica em que o número de espécies comuns aumenta com a escala até um certo ponto e então passa a diminuir enquanto o número de espécies raras continua aumentando. Para estudar a relação alométrica para espécies classificadas dentro do critério de distribuição geográfica realizamos uma regressão linear segmentada (Toms, 2003). A regressão segmentada permite que a regressão possua duas inclinações diferentes e um ponto de quebra, onde essas inclinações mudam.

Como explicado anteriormente sobre a definição de escala espacial para esse trabalho, a escala aumenta a partir do acréscimo de unidades amostrais, que podem ser incrementadas a partir de qualquer unidade inicial. Por isso, há diversas sequências de acréscimos de unidades amostrais, e respectivas relações alométricas entre as espécies raras e comuns com a escala para cada sequência. Para analisar o efeito da sequência de acréscimo de unidades amostrais realizamos a regressão linear com cada uma das sequências. Para estimarmos a relação alométrica média entre todas as sequências amostrais, ajustamos um modelo linear de efeitos mistos (LMM). Com LMMs, podemos estimar efeitos fixos, efeitos aleatórios e erros aleatórios independentes (Verbeke, 2000). Nesse caso, o efeito fixo é o efeito do aumento da escala espacial e os efeitos aleatórios são as variações do coeficiente por conta dos efeitos das sequências de adição de unidades amostrais. O coeficiente de efeito fixo da regressão alométrica gerado pelo LMM representa o efeito médio do aumento no número de espécies raras sobre o aumento do número de espécies comuns. Para os LMMs calculamos também o pseudo-R², que permite particionar o R² da regressão entre a fração que é explicada pelo efeito fixo e a fração que é explicada pelo efeito aleatório.

Mudanças de categorias com a escala

Com o aumento da escala, as espécies podem mudar de classificação de raras para comuns e vice-versa. A relação alométrica nos mostra apenas como as quantidades de espécies raras e comuns aumentam com a escala. Para visualizar de onde vêm as espécies acrescidas a cada categoria - raras e comuns - produzimos um gráfico que registra a quantidade de espécies raras e comuns a cada 5 unidades amostrais acrescidas. As espécies em cada categoria foram classificadas de acordo com sua categoria na escala anterior (isto é, na amostra com 5 unidades a menos). Estas categorias de situação anterior são: espécies que estavam ausentes na amostra anterior e ingressaram na amostra, espécies que eram raras anteriormente e espécies que eram comuns anteriormente. Com esse gráfico conseguimos explorar como o aumento de espécies em cada categoria ocorre com a escala. Por exemplo, podemos

verificar se as espécies raras são espécies que eram comuns anteriormente ou ausentes na amostra.

Conjuntos de dados

Utilizamos dados empíricos e simulados para realizar a classificação de raridade das espécies em diferentes escalas e explorar as relações alométricas. Os dados empíricos foram utilizados para investigar a relação entre raridade e escala espacial em comunidades empíricas e os efeitos de diferentes critérios de raridade nessa relação. Enquanto os dados simulados foram utilizados para investigar possíveis sinais de processos de nicho e neutros nos padrões de alometria de comunidades simuladas. Nessas simulações conhecemos os processos que geraram os padrões observados. Em simulações com processos distintos podemos observar diferenças nos padrões gerados por cada simulação em busca de sinais dos processos no padrão observado (Chave, 2002).

Dados empíricos

Neste trabalho, os dados empíricos foram de árvores em parcelas de floresta tropical. Escolhemos como dados empíricos um conjunto de 57 parcelas no Panamá (figura 3), em que todas as árvores com diâmetro à altura do peito (DAP) acima de 10 cm foram identificadas a nível de espécies e sua posição na parcela registrada. Cada parcela possui informação de sua localização, área, número de indivíduos, elevação, pluviosidade e período de seca (Condit, 2013). A escolha por esse banco de dados se deu porque as árvores são organismos sésseis e formam comunidades com distribuições de abundâncias confiáveis dentro das parcelas. Adicionalmente, existem muitos estudos sobre a raridade de árvores em várias regiões do planeta (Gaston, 1994), o que permite uma discussão mais ampla com a literatura.

Os dados das parcelas do Panamá foram usados para a classificação de raridade, construção dos padrões de relações alométricas e como base para os

parâmetros das simulações que geraram os dados de cenários hipotéticos. Para investigação das relações alométricas as parcelas são unidades amostrais que são usadas para compor as amostras sequenciais, para a classificação de raridade em diferentes escalas.



Figura 3. Mapa da distribuição das parcelas no Panamá. Retirado de: (Condit, 2013)

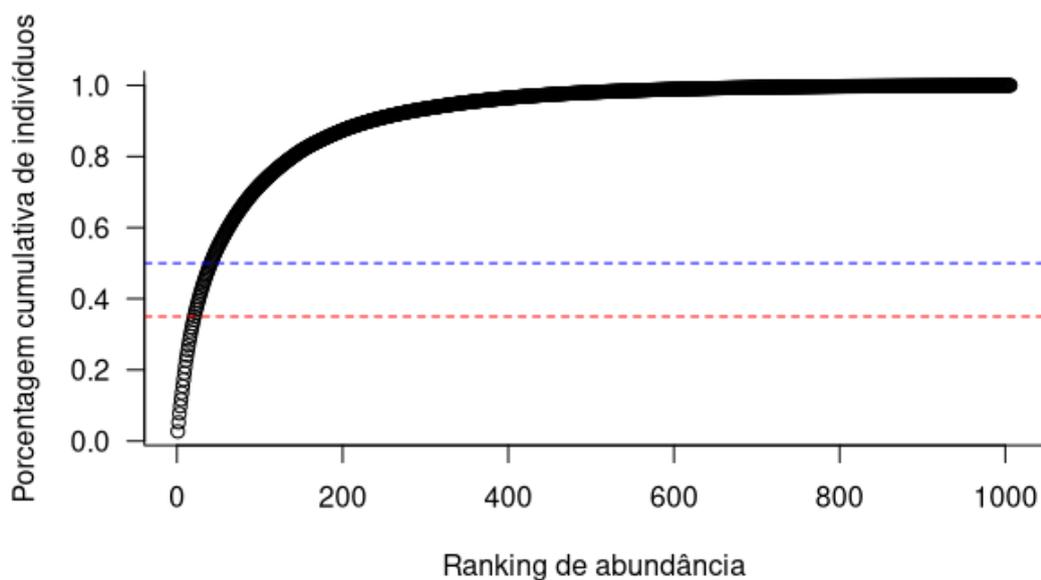


Figura 4. Gráfico com a percentagem cumulativa do número de indivíduos da comunidade de árvores das 57 parcelas do Panamá (eixo y) sobre o ranking de abundância das espécies, ordenadas da mais comum para a mais rara (eixo x). Linha azul representa o acúmulo de 50% da comunidade, linha vermelha o ponto de acúmulo de indivíduos somando as espécies com abundância relativa acima de 1%.

Dados simulados

Utilizamos o pacote MCSim (Sokol, 2017) de simulações no ambiente R (R Core Team, 2022) para gerar dados de abundância de espécies por sítio. O MCSim é um pacote que simula metacomunidades por dinâmicas baseadas em loteria, por meio de parâmetros que definem a paisagem que a metacomunidade está inserida, as características das espécies com dinâmicas de dispersão e **recrutamento**. As simulações retornam dados de abundância de cada espécie em **manchas** a cada geração. Geramos dados de simulações que representam a hipótese core ocasional (Magurran, 2003) e simulações que representam a teoria neutra da biodiversidade (Hubbell, 2011). As hipóteses são representadas nas simulações pelos parâmetros que definem as dinâmicas de dispersão e recrutamento. Para realizar as simulações com este pacote, são necessários três componentes: (1) paisagem, (2) metacomunidade inicial e (3) parâmetros que determinam as dinâmicas de dispersão e recrutamento em cada passo da simulação.

A paisagem foi definida pelas informações das 57 parcelas do Panamá. Cada parcela é tomada por uma mancha da metacomunidade na simulação. Para cada mancha extraímos das parcelas as informações sobre as coordenadas geográficas, número de indivíduos, área, posição em um gradiente ambiental univariado e taxa de migração. O gradiente ambiental foi definido pela altitude média acima do mar de cada parcela. A taxa de migração foi definida como a taxa de entrada de novas espécies necessárias para manter a riqueza e a distribuição de abundâncias de cada parcela (Munoz, 2008).

A metacomunidade inicial foi definida pela abundância total das espécies na soma das 57 parcelas. Cada espécie começa a simulação com a abundância relativa da metacomunidade inicial, e a abundância relativa na metacomunidade define a chance da espécie ocupar cada uma das manchas por dinâmicas de dispersão da metacomunidade. A partir de então as dinâmicas dentro da mancha definem a variação na abundância das espécies ao longo do tempo.

Os parâmetros que determinam as dinâmicas de dispersão e recrutamento foram estabelecidos de acordo com cada cenário hipotético que a simulação buscou representar. Para a teoria neutra, entendemos que os parâmetros necessários para estabelecer uma dinâmica neutra seriam: (a) abrangência de nicho maior do que a variação do gradiente ambiental e igual para todas as espécies, pois não há restrição ambiental impedindo a ocorrência das espécies em nenhuma parcela; (b) limitação à dispersão, que define a distância de dispersão das espécies na paisagem e (c) a taxa de especiação, que define a frequência com que novas espécies surgem na metacomunidade.

Para a hipótese core ocasional, as condições necessárias são: (a) abrangência de nicho restrita, na qual há um ponto ótimo no gradiente ambiental para cada espécie e uma queda de aptidão a partir desse ponto ótimo, de forma que a abundância e a chance de ocorrência da espécie deve ser cada vez menor à medida que se afasta desse ótimo e (b) a limitação à dispersão branda, permitindo a dispersão das espécies para diferentes locais distantes do seu **ótimo ambiental**. O ótimo ambiental de cada espécie foi definido por um único valor no gradiente ambiental, sorteado de uma distribuição uniforme com amplitude igual à do gradiente ambiental. A abrangência de nicho na simulação foi definida por uma curva normal em que a probabilidade de recrutamento diminui com a distância do ótimo ambiental. A abrangência de nicho é igual para todas as espécies e foi definida como uma fração do desvio padrão do gradiente ambiental observado. Além desses parâmetros que definem a dinâmica core ocasional, ainda temos a taxa de especiação da simulação que determina a frequência com que novas espécies surgem na metacomunidade.

Buscamos um cenário realista de simulação para cada hipótese, buscando um conjunto de parâmetros capazes de manter a essência da hipótese e que produzisse um conjunto de dados semelhantes aos dados empíricos. Então, experimentamos diferentes combinações de parâmetros (tabela 1) que, por meio da simulação, geram matrizes de espécies por sítio. Portanto, para cada conjunto de parâmetros de cada hipótese temos uma matriz simulada. Estas matrizes foram comparadas com a matriz dos dados empíricos por meio do cálculo de pseudo qui-quadrado, que mede a

distância da diversidade das simulações com a diversidade dos dados empíricos (Sokol, 2020). Essa estimativa é feita com base nas diferenças das riquezas alfa, beta e gama, calculadas a partir da partição da diversidade multiplicativa, considerando espécies equivalentes (Jost, 2007). Por fim, selecionamos o melhor conjunto de parâmetros das simulações de cada hipótese pela matriz de menor qui-quadrado (tabela 2). O menor quiquadrado representa a matriz simulada com a diversidade mais próxima dos dados empíricos (tabela 3).

Com a matriz de cada hipótese simulada e a matriz dos dados empíricos, classificamos as espécies em raras e comuns, com diferentes sequências de acréscimo de unidades amostrais e construímos as relações de alometria, como já descrito nas seções anteriores.

Tabela 1. Parâmetros das simulações e os valores usados em cada cenário hipotético. Dentro de abrangência de nicho: $sd(A)$ se refere ao desvio padrão do gradiente ambiental. Valores não especificados quanto à hipótese foram usados em ambas as simulações.

Parâmetros da simulação	Valores testados
Abrangência de nicho	Teoria neutra: $1.000 * sd(A)$ <i>Core</i> ocasional: $sd(A)$, $sd(A)/2$, $sd(A)/4$, $sd(A)/8$, $sd(A)/16$, $sd(A)/32$
Curva do kernel de dispersão	10 , 10^2 , 10^3 , 10^4 , 10^5 , 10^6
Taxa de especiação	10^{-6} , 10^{-5} , 10^{-4} , 10^{-3} , 10^{-2} , 10^{-1}

Tabela 2. Parâmetros das simulações que melhor aproximam a riqueza dos dados empíricos.

	Abrangência de nicho	Curva do kernel de dispersão	Taxa de especiação
Teoria neutra	$sd(A) * 10^3$	10	10^{-3}
<i>Core</i> ocasional	$sd(A) * 1$	10^2	10^{-1}

Tabela 3. Valores de diversidade alfa, beta e gama e desvio qui-quadrado para os dados empíricos e as simulações de dinâmica neutra e core-ocasional que melhor aproximaram as riquezas alfa, beta e gama empíricas.

	Alfa	Beta	Gama	Quiquadrado
Neutra	53,72	3,7	203,07	28,51
<i>Core</i> ocasional	37,83	6,8	260,10	1,62
Dados empíricos	40,31	6,56	264,66	0

Para verificar se os resultados do processo de simulação e seleção de matriz estavam coerentes com as hipóteses originais (i.e., core ocasional e teoria neutra), comparamos a concordância entre o ótimo ambiental e o pico da abundância relativa das espécies mais abundantes nas duas simulações. O esperado pela teoria neutra é que não haja uma coincidência do ótimo ambiental com o pico da abundância relativa, enquanto a hipótese core ocasional prediz o oposto, que o pico da abundância relativa deve ser no ponto onde a espécie está em seu ótimo ambiental. Como podemos ver as simulações realmente seguem o esperado pela teoria, pois na simulação core ocasional temos apenas um pico de abundância das espécies, próximos ao ótimo ambiental, enquanto na simulação neutra as espécies possuem mais de um pico de abundância e que não possuem concordância com o ótimo ambiental das espécies (figura 5).

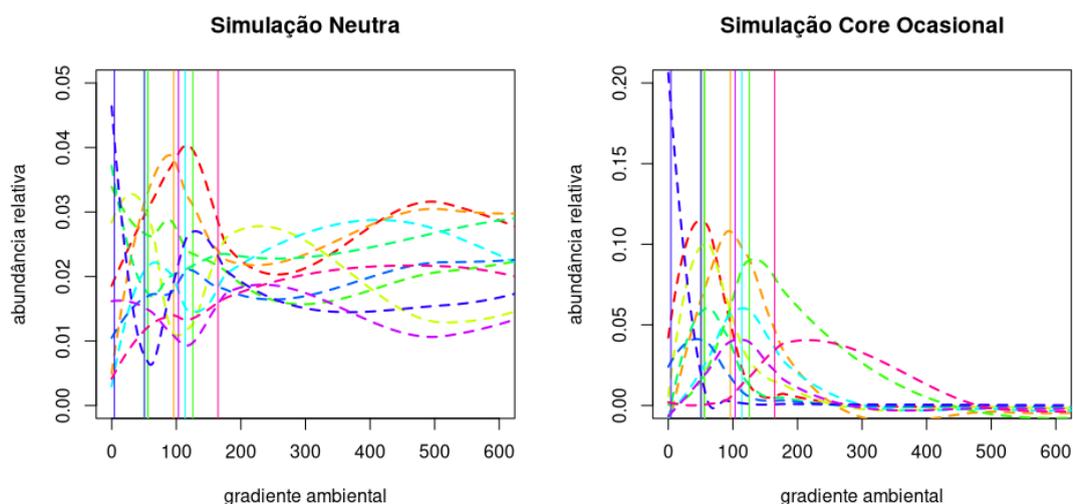


Figura 5. Distribuição da abundância relativa das espécies dentro do gradiente ambiental para cada simulação. Cada cor representa uma espécie. Linhas verticais são os ótimos ambientais de cada espécie, linha tracejada os valores de abundância relativa dentro do gradiente ambiental. Estão representadas as 10 espécies mais abundantes de cada simulação - neutra e core ocasional.

Resultados

Dados empíricos

Abundância total

Para o critério de raridade de abundância total aplicada houve uma prevalência de espécies raras em todas as sequências de acréscimo de unidades amostrais e escalas (figura 6). Essa prevalência aumenta com a escala. As retas ajustadas às diferentes sequências em geral foram hipoalométricas, indicando que o número de espécies raras aumentou a uma taxa maior do que o número de espécies comuns. A relação hipoalométrica foi confirmada pelo valor do coeficiente da regressão média (0,67), e dos coeficientes das regressões lineares das sequências (entre 0,12 e 1,05, com 98% dos coeficientes abaixo de 1, figura 6, painel à direita). A relação alométrica variou pouco entre as sequências de acréscimos de unidades amostrais, pois o R^2 dos efeitos aleatórios das sequências foi de apenas 0,05, enquanto o R^2 dos efeitos fixos foi de 0,83.

O aumento desproporcional no número de espécies raras, para abundância total, com o aumento da escala espacial ocorreu porque as espécies ausentes na amostra foram incluídas na amostra em sua maioria como raras (figura 7). A entrada desproporcional de raras oriundas de espécies ausentes nas amostras menores ocorreu em todas as escalas. O número de espécies comuns pelo critério de abundância total aumentou muito pouco com o aumento da escala espacial, oscilando entre seis e quatro espécies apenas (figura 7). Além disso, quase nenhuma espécie ausente nas amostras menores ingressou nas amostras maiores na categoria de comum, pouquíssimas espécies raras passaram a comuns e pouquíssimas passaram de comuns para raras. Estes resultados indicam que as espécies que são classificadas como comuns em uma escala seguem sendo as únicas e poucas abundantes nas escalas seguintes.

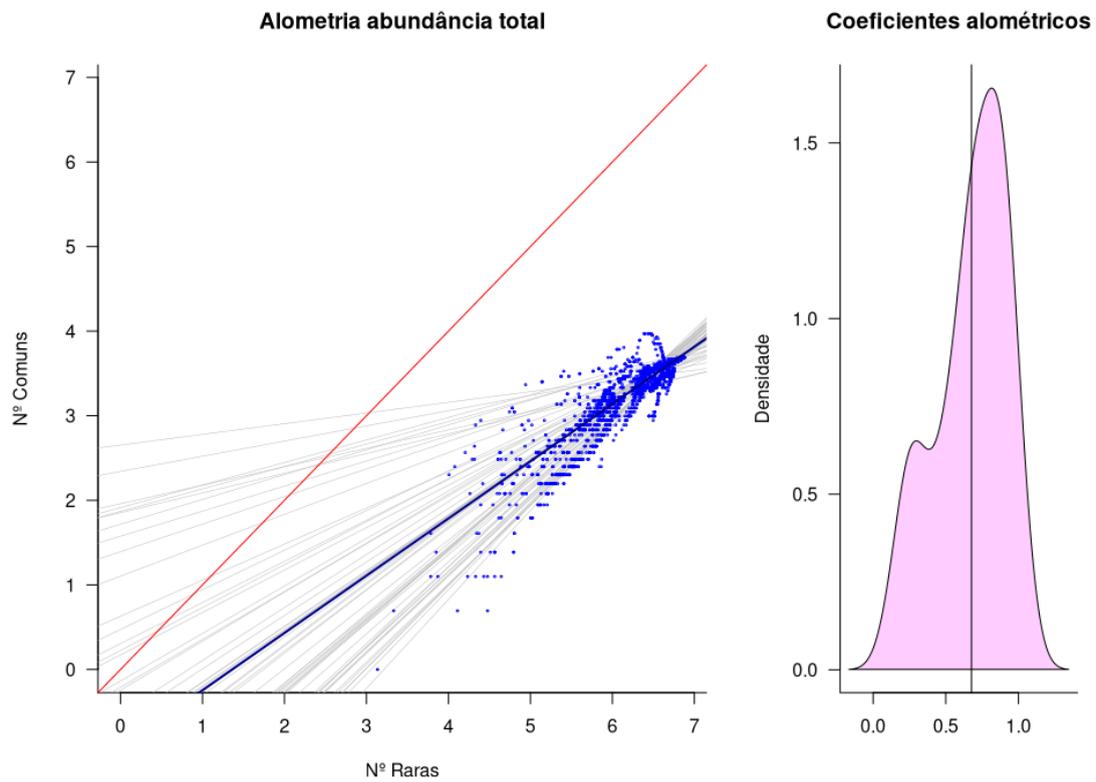


Figura 6. Relação entre raridade e escala para **abundância total** em dados empíricos. No painel da esquerda o gráfico da relação alométrica, em escala log-log, entre número de espécies raras (eixo x) e comuns (eixo y) em amostras de diferentes tamanhos. Pontos azuis: valores observados; linhas cinzas: regressões lineares para cada sequência de acréscimo de unidades amostrais; linha azul: regressão média de todas as sequências; linha vermelha: reta de relação isométrica e equitativa. No painel da direita a curva de densidade dos coeficientes alométricos, obtidos pelas inclinações das regressões lineares das sequências de acréscimo de unidades amostrais; linha sólida vertical representa o coeficiente alométricos obtido pela regressão média de todas as sequências pelo modelo misto de efeitos aleatórios.

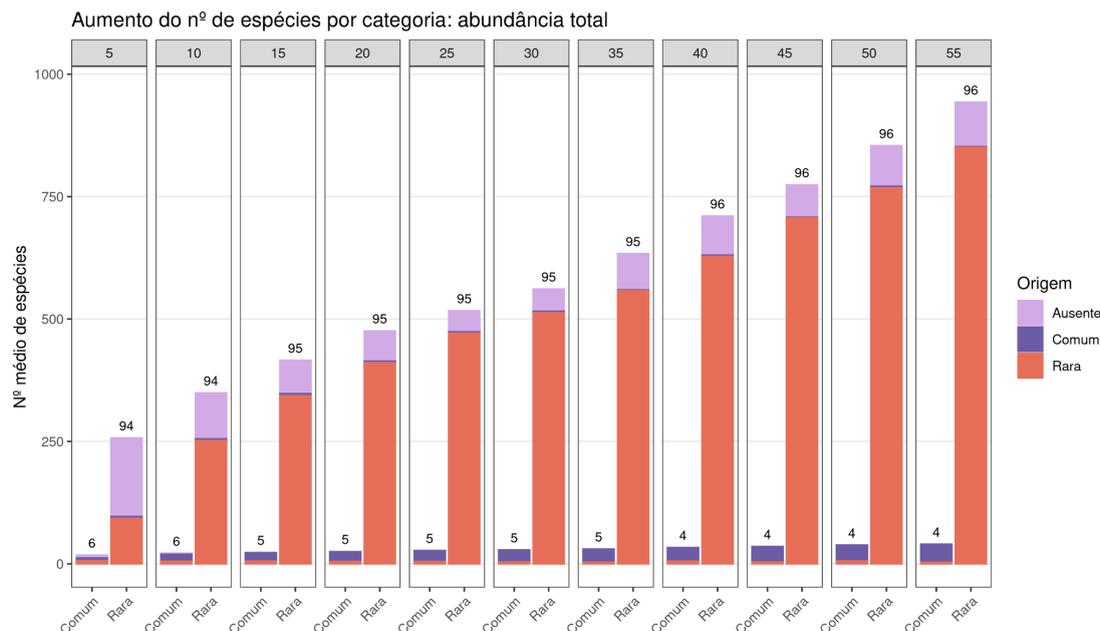


Figura 7. Número médio de espécies em cada categoria de **abundância total** com o aumento de unidades amostrais nos **dados empíricos**. Cada par de barras, delimitadas por um retângulo, mostra os dados das amostras compostas por um certo número de parcelas, com acréscimos de 5 parcelas ao conjunto de unidades amostrais a cada passo. As duas barras em cada retângulo indicam o número médio de espécies comuns (C) e raras (R) para cada um dos tamanhos amostrais. As cores dentro das barras representam os números médios das espécies que estavam em cada categoria de abundância total no passo anterior: raras (R), comuns (C), ou ausentes na amostra (A) no tamanho amostral anterior. Os números em cima das barras são as porcentagens de espécies em cada categoria para aquela escala.

Crítérios de raridade de Rabinowitz

Para o critério de abundância máxima houve prevalência de espécies raras em todas as sequências de acréscimo de unidades amostrais, em todas as escalas (figura 8). No entanto, essa prevalência diminuiu com a escala. A relação observada foi hiperalométrica, ou seja, o número de espécies comuns cresce a uma taxa maior do que o número de espécies raras com o aumento da escala. A relação hiperalométrica foi confirmada pelo valor do coeficiente da regressão média (1,52), e pelos coeficientes das regressões lineares das sequências entre 1,11 e 1,87 (figura 8). A relação alométrica foi pouco afetada pelo efeito das sequências de acréscimos de unidades amostrais, pois o R^2 dos efeitos aleatórios das sequências foi de apenas 0,02, enquanto o R^2 dos efeitos fixos foi de 0,95.

A relação hiperalométrica observada para o critério de abundância máxima explica-se porque uma parte das espécies raras mudou de categoria para comum com

o aumento da escala espacial (figura 9), enquanto que, por definição do critério, nenhuma espécie classificada como comum pode mudar de categoria para rara. Outro fator que contribuiu para a hiperalometria foi um aumento no número de espécies ausentes que são incluídas na amostra como comuns com o aumento da escala espacial, enquanto o número de espécies ausentes que entram como raras com o aumento da escala espacial diminuiu.

Para o critério de raridade devido a agregação houve prevalência de espécies raras em todas as escalas para a maioria das sequências de acréscimo de unidades amostrais. Em poucas sequências de acréscimo de unidades amostrais houve uma prevalência de espécies comuns em escalas pequenas (amostras pequenas, com poucas espécies), porém com o aumento da escala e aumento do número de espécies nas amostras, a prevalência passa a ser de espécies raras (figura 8). A relação observada foi hipoalométrica, ou seja, o número de espécies raras cresce a uma taxa maior do que o número de espécies comuns. A relação hipoalométrica foi confirmada pelo valor do coeficiente da regressão média (0,11), e também pelos coeficientes das regressões lineares das sequências, que ficaram entre -0,61 e 0,57 (figura 8). Coeficientes negativos representam uma relação entre raridade e escala em que o número de espécies raras aumenta e o número de espécies comuns diminui, o que ocorreu em algumas sequências amostrais. Esta grande variação de comportamentos das sequências amostrais mostra um efeito muito grande das sequências de acréscimo de unidades amostrais na variação das relações alométricas. De fato, o R^2 dos efeitos aleatórios das sequências foi de 0,75, enquanto o R^2 dos efeitos fixos foi neste caso de 0,03.

O aumento desproporcional no número de espécies raras, para agregação, com o aumento da escala espacial ocorreu porque as espécies ausentes na amostra foram incluídas em sua grande maioria como raras, e uma boa parte das espécies comuns em escalas menores mudou de categoria para raras com o aumento da escala, ao passo que quase nenhuma rara em escalas menores mudou de categoria para comum com o aumento da escala (figura 10).

Para o critério de raridade por distribuição geográfica vemos que nas escalas (e amostras) menores houve uma prevalência de espécies comuns, porém com o aumento da escala (e aumento do número de espécies amostradas), a prevalência de comuns diminuiu ao ponto em que a prevalência passou a ser de espécies raras em grandes escalas espaciais. A relação alométrica para distribuição geográfica é segmentada em duas partes. Em escalas menores houve uma relação hipoalométrica, com o número de espécies raras aumentando a uma taxa maior que o número de comuns. A partir de uma certa escala, a relação foi de crescimento do número de espécies raras e diminuição do número de espécies comuns, uma hipoalometria com coeficientes negativos (figura 8). O coeficiente médio para o segmento inicial do gráfico de alometria é de 0.19, enquanto os coeficientes correspondentes para as sequências de acréscimo de unidades amostrais estão entre 0.12 e 2.34, porém com 96% dos coeficientes abaixo de 1 (figura 8). Para a regressão segmentada não conseguimos ajustar modelos de efeitos mistos, então não estimamos os efeitos aleatórios das sequências.

O aumento desproporcional no número de espécies raras, para distribuição geográfica, com o aumento da escala espacial ocorreu porque com o aumento da escala espacial uma parte cada vez maior das espécies comuns mudou de categoria para raras, e uma parte cada vez maior das espécies ausentes nas escalas menores foram incluídas na amostra como raras, ao passo que uma parte cada vez menor das ausentes foram incluídas como comuns (figura 11).

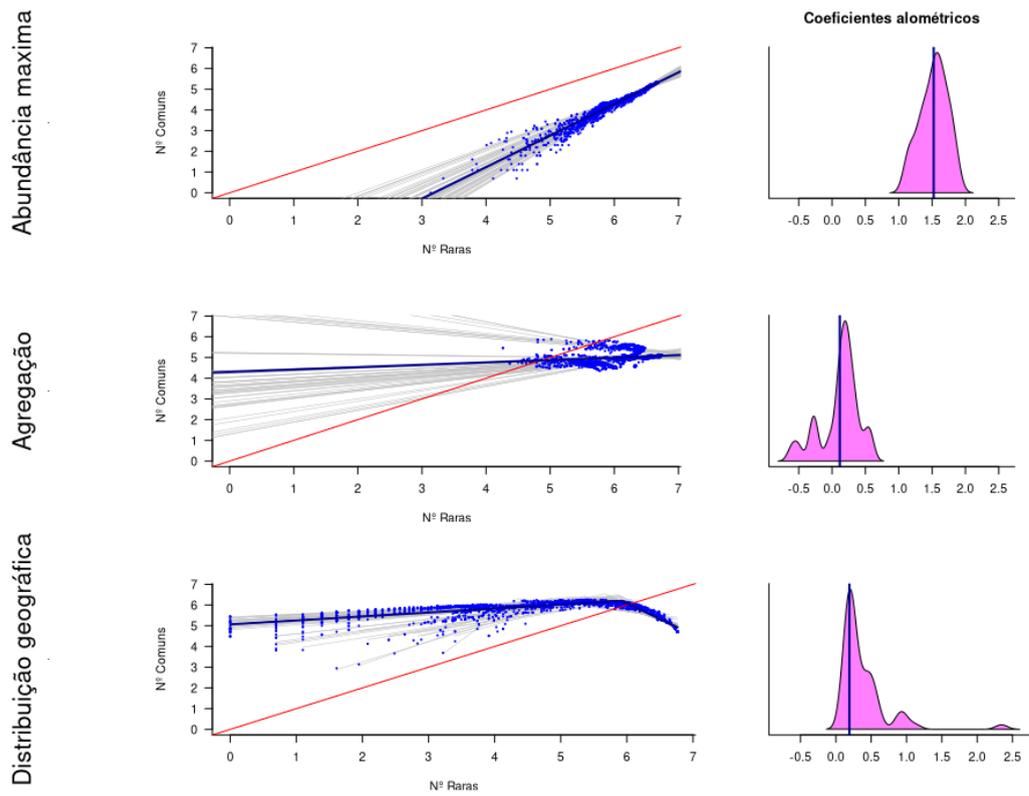


Figura 8. Relação entre raridade e escala para 3 critérios de raridade em dados empíricos. Cada linha contém os resultados de um critério de raridade: abundância máxima, agregação e distribuição geográfica. Dentro da linha à esquerda do painel temos o gráfico da relação alométrica, em escala log-log, entre número de espécies raras (eixo x) e comuns (eixo y) em amostras de diferentes tamanhos. Pontos azuis: valores observados; linhas cinzas: regressões lineares para cada sequência de acréscimo de unidades amostrais; linha azul: regressão média de todas as sequências; linha vermelha: reta de relação isométrica e equitativa. A direita do painel a curva de densidade dos coeficientes alométricos, obtidos pelas inclinações das regressões lineares das sequências de acréscimo de unidades amostrais; linha sólida vertical representa o coeficientes alométrico obtido pela regressão média de todas as sequências pelo modelo misto de efeitos aleatórios.

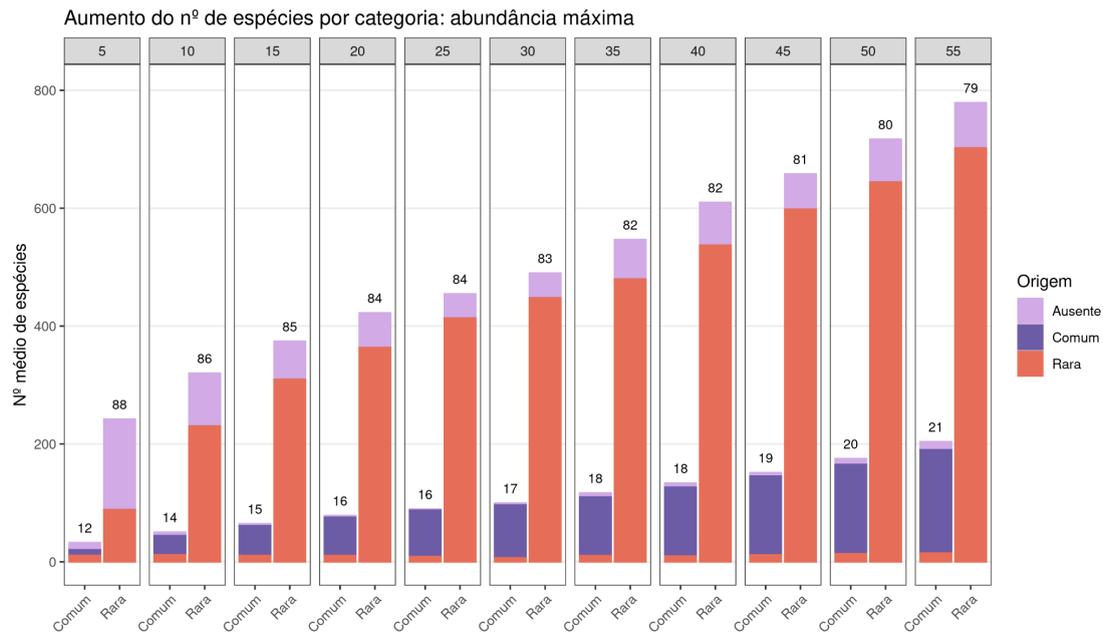


Figura 9. Número médio de espécies em cada categoria **abundância máxima** com o aumento de unidades amostrais nos **dados empíricos**. Cada par de barras, delimitadas por um retângulo, mostra os dados das amostras compostas por um certo número de parcelas, com acréscimos de 5 parcelas ao conjunto de unidades amostrais a cada passo. As duas barras em cada retângulo indicam o número médio de espécies comuns (C) e raras (R) para cada um dos tamanhos amostrais. As cores dentro das barras representam os números médios das espécies que estavam em cada categoria de abundância máxima no passo anterior: raras (R), comuns (C), ou ausentes na amostra (A) no tamanho amostral anterior. Os números em cima das barras são as porcentagens de espécies em cada categoria para aquela escala.

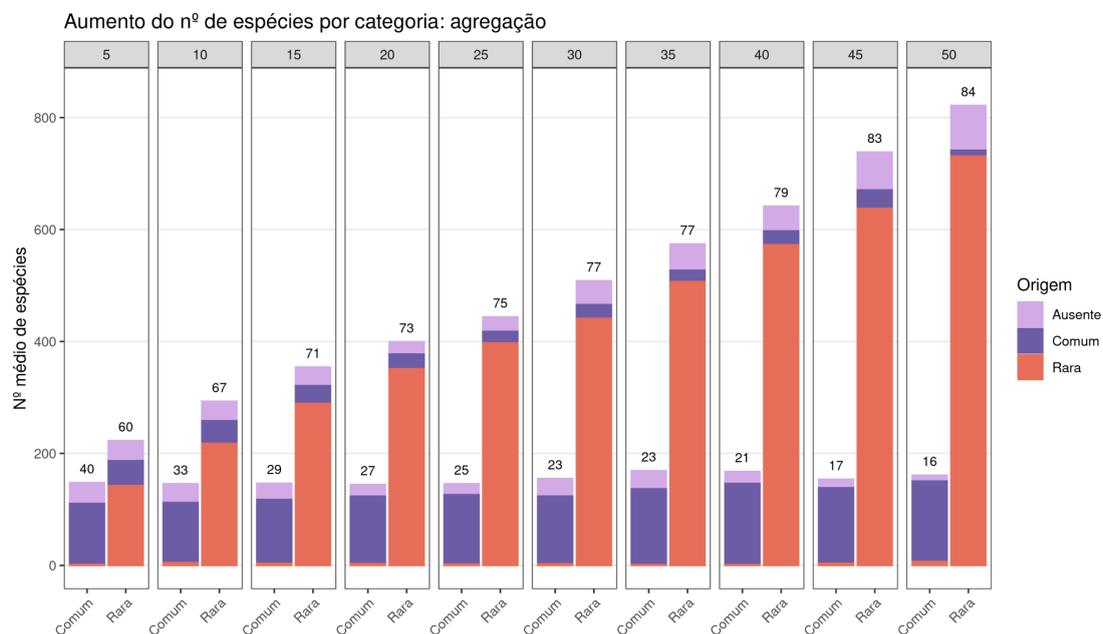


Figura 10. Número médio de espécies em cada categoria de **agregação** com o aumento de unidades amostrais nos **dados empíricos**. Cada par de barras, delimitadas por um retângulo, mostra os dados das amostras compostas por um certo número de parcelas, com acréscimos de 5 parcelas ao conjunto de unidades amostrais a cada passo. As duas barras em cada retângulo indicam o número médio de espécies comuns (C) e raras (R) para cada um dos tamanhos amostrais. As cores dentro das barras representam os números médios das espécies que estavam em cada categoria de agregação no passo anterior: raras (R), comuns (C), ou ausentes na amostra (A) no tamanho amostral anterior. Os números em cima das barras são as porcentagens de espécies em cada categoria para aquela escala.

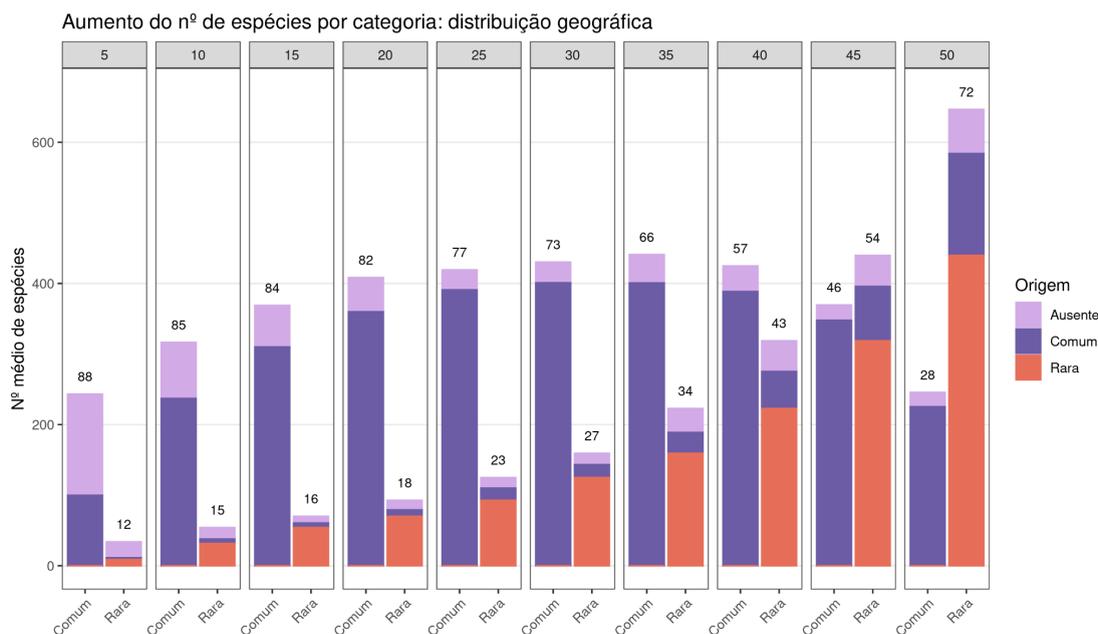


Figura 11. Número médio de espécies em cada categoria de **distribuição geográfica** com o aumento de unidades amostrais nos **dados empíricos**. Cada par de barras, delimitadas por um retângulo, mostra os dados das amostras compostas por um certo número de parcelas, com acréscimos de 5 parcelas ao conjunto de unidades amostrais a cada passo. As duas barras em cada retângulo indicam o número médio de espécies comuns (C) e raras (R) para cada um dos tamanhos amostrais. As cores dentro das barras representam os números médios das espécies que estavam em cada categoria de distribuição geográfica no passo anterior: raras (R), comuns (C), ou ausentes na amostra (A) no tamanho amostral anterior. Os números em cima das barras são as porcentagens de espécies em cada categoria para aquela escala.

Simulações

Abundância total

Para abundância total, as simulações dos dois modelos mostraram uma tendência geral semelhante. Em ambas, a prevalência de espécies raras se manteve em todas as escalas e aumentou com a escala espacial (figura 12). Ou seja, em ambas houve uma relação hipoalométrica, com o coeficiente da regressão média em valores semelhantes (core ocasional: 0,49 e teoria neutra: 0,51). A maior diferença das relações alométricas entre os dois modelos de simulação foi na distribuição dos coeficientes das regressões lineares das sequências de acréscimo de unidades amostrais. Os coeficientes das sequências amostrais das simulações da hipótese core ocasional ficaram entre -0,67 e 1,48, com 91% dos coeficientes abaixo de 1. Já os

coeficientes da teoria neutra ficaram entre 0,22 e 0,81 (figura 12). Por consequência, a fração da variação total devido a variação entre sequências foi muito maior na simulação do modelo core-ocasional. Para a hipótese core ocasional o R^2 dos efeitos aleatórios é de 0,48 e dos efeitos fixos de 0,38, para a teoria neutra o R^2 dos efeitos aleatórios é de 0,09 e dos efeitos fixos de 0,82.

As mudanças entre categorias de ambas as simulações são muito semelhantes para abundância total. Em ambas vemos que o número de raras cresceu com taxa maior que de espécies comuns pois as espécies ausentes foram incluídas nas amostras como raras em grande maioria, e não houve um acréscimo importante no número de espécies comuns em nenhuma escala, assim como não houve mudança de categoria da espécies comuns com aumento da escala (figuras 13 e 14). O padrão de poucas mudanças de categoria de comum para raras e baixa inclusão de espécies ausentes como comuns sugere que as espécies abundantes são, em sua maioria, as mesmas em todas as escalas.

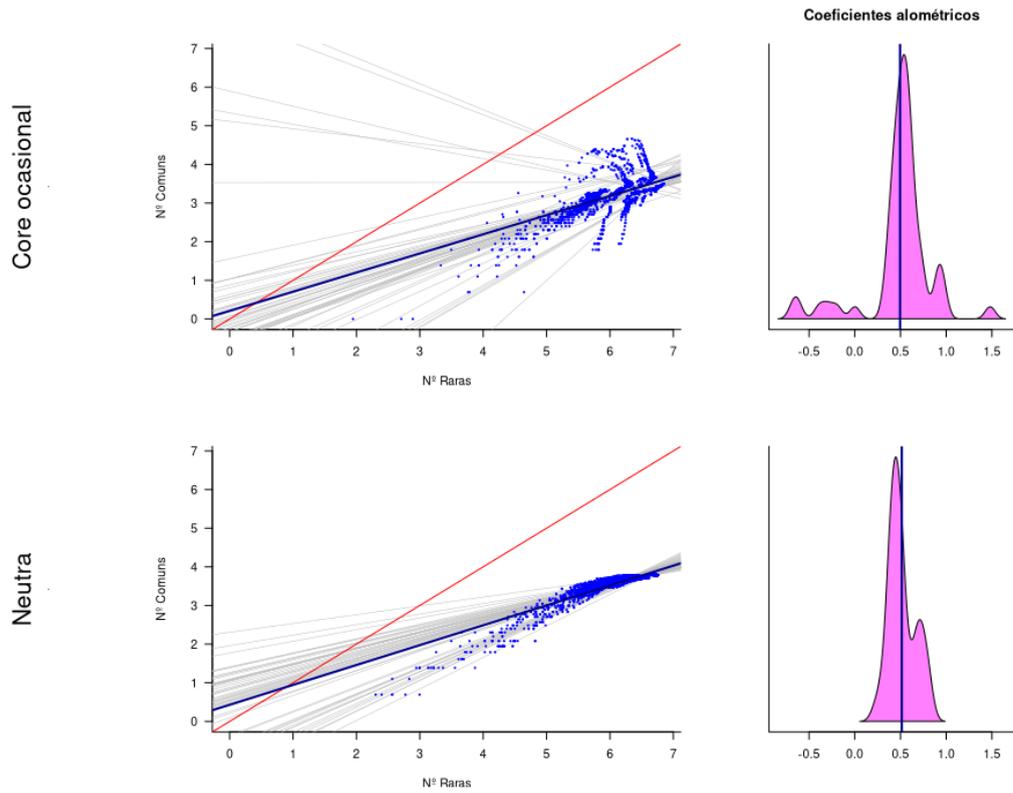


Figura 12. Relação entre raridade e escala espacial para o critério de **abundância total** em dados simulados. Cada linha contém os resultados de uma simulação: core ocasional e teoria neutra. Dentro da linha à esquerda do painel temos o gráfico da relação alométrica, em escala log-log, entre número de espécies raras (eixo x) e comuns (eixo y) em amostras de diferentes tamanhos. Pontos azuis: valores observados; linhas cinzas: regressões lineares para cada sequência de acréscimo de unidades amostrais; linha azul: regressão média de todas as sequências; linha vermelha: reta de relação isométrica e equitativa. A direita do painel a curva de densidade dos coeficientes alométricos, obtidos pelas inclinações das regressões lineares das sequências de acréscimo de unidades amostrais; linha sólida vertical representa o coeficientes alométrico obtido pela regressão média de todas as sequências pelo modelo misto de efeitos aleatórios.

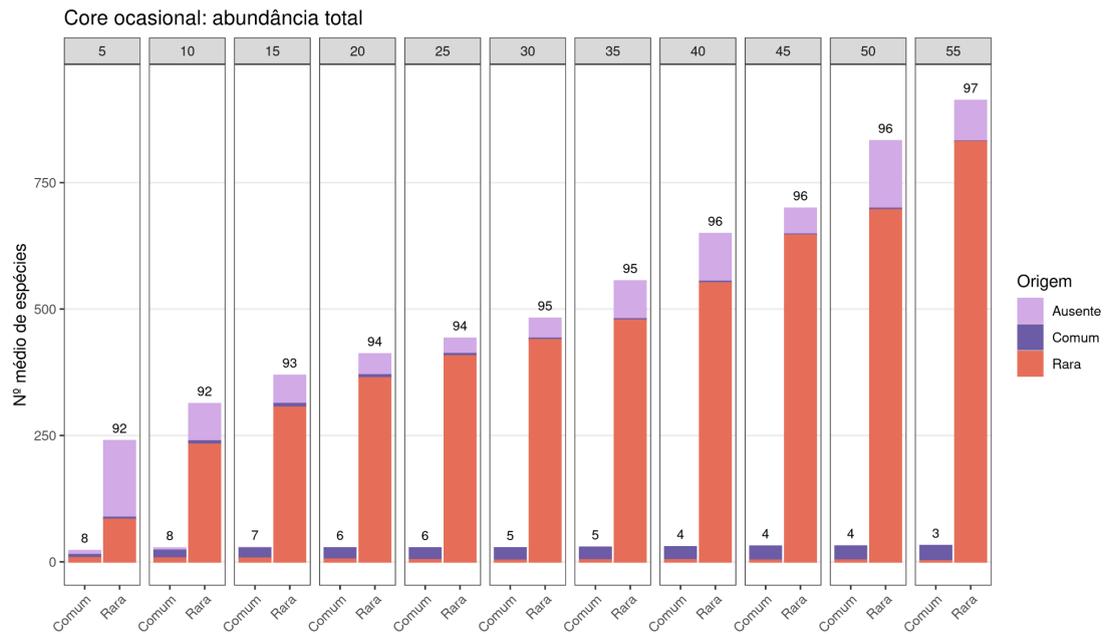


Figura 13. Número médio de espécies em cada categoria de **abundância total** com o aumento de unidades amostrais na simulação **core ocasional**. Cada par de barras, delimitadas por um retângulo, mostra os dados das amostras compostas por um certo número de parcelas, com acréscimos de 5 parcelas ao conjunto de unidades amostrais a cada passo. As duas barras em cada retângulo indicam o número médio de espécies comuns (C) e raras (R) para cada um dos tamanhos amostrais. As cores dentro das barras representam os números médios das espécies que estavam em cada categoria de abundância total no passo anterior: raras (R), comuns (C), ou ausentes na amostra (A) no tamanho amostral anterior. Os números em cima das barras são as porcentagens de espécies em cada categoria para aquela escala.

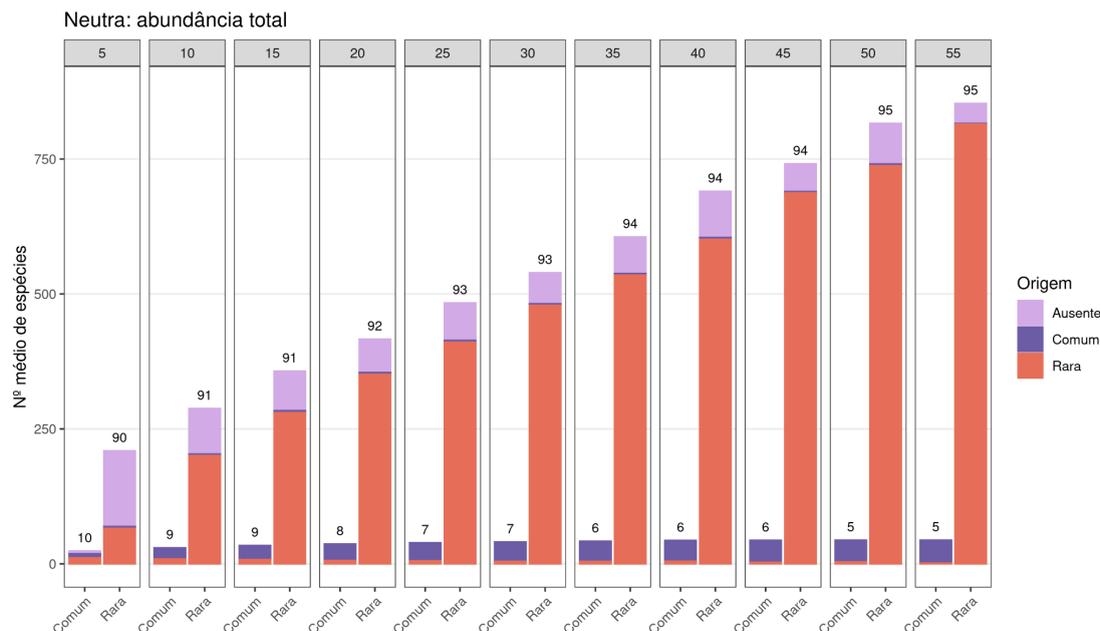


Figura 14. Número médio de espécies em cada categoria de **abundância total** com o aumento de unidades amostrais na simulação **neutra**. Cada par de barras, delimitadas por um retângulo, mostra os dados das amostras compostas por um certo número de parcelas, com acréscimos de 5 parcelas ao conjunto de unidades amostrais a cada passo. As duas barras em cada retângulo indicam o número médio de espécies comuns (C) e raras (R) para cada um dos tamanhos amostrais. As cores dentro das barras representam os números médios das espécies que estavam em cada categoria de abundância total no passo anterior: raras (R), comuns (C), ou ausentes na amostra (A) no tamanho amostral anterior. Os números em cima das barras são as porcentagens de espécies em cada categoria para aquela escala.

CrITÉRIOS de raridade de Rabinowitz

Para o critério de raridade por **abundância máxima**, as simulações mostraram tendência geral semelhante. Em ambas a prevalência de espécies raras se manteve em todas as escalas, porém a prevalência diminuiu com a escala espacial (figura 15). Portanto, para as simulações dos dois modelos houve uma relação hiperalométrica, a proporção de espécies raras diminuiu com a escala, com coeficientes da regressão média de 1,85 para hipótese core ocasional e 1,14 para a teoria neutra. Os coeficientes da hipótese core ocasional estão entre 1,27 e 3,84, já os coeficientes da teoria neutra estão entre 0,9 e 2,52, com 76% dos coeficientes acima de 1 (figura 15). Para a hipótese core ocasional o R^2 dos efeitos aleatórios é de 0,01 e dos efeitos fixos de 0,94, e para a teoria neutra o R^2 dos efeitos aleatórios é de 0,06 e dos efeitos fixos de 0,85. A principal diferença entre as simulações é que os valores dos coeficientes, da regressão média e regressões lineares para cada sequência, da hipótese core ocasional estão deslocados para valores maiores.

As mudanças entre categorias de abundância máxima são diferentes entre as simulações. A primeira diferença é em relação à proporção de espécies em cada categoria. Na maior escala espacial, a simulação core-ocasional teve 68% de espécies raras e 32% de espécies comuns. Já a simulação neutra teve 79% de raras e 21% de comuns. A segunda diferença é que para a hipótese core ocasional, o número de espécies comuns aumentou a uma taxa maior do que raras pois com frequência uma quantidade de espécies comuns que mudou de categoria para rara com o aumento da escala, e um número cada vez maior de espécies ausentes que foram incluídas como comuns, quando se aumenta a escala (figura 16). Já para a teoria neutra, o número de espécies comuns aumentou à uma taxa maior do que raras apenas devido à mudança de categoria de espécies raras nas amostras em escala menores para a categoria de comuns com o aumento da escala espacial, sendo que esse aumento de comuns oriundas de espécies raras diminuiu com o aumento da escala espacial (figura 17).

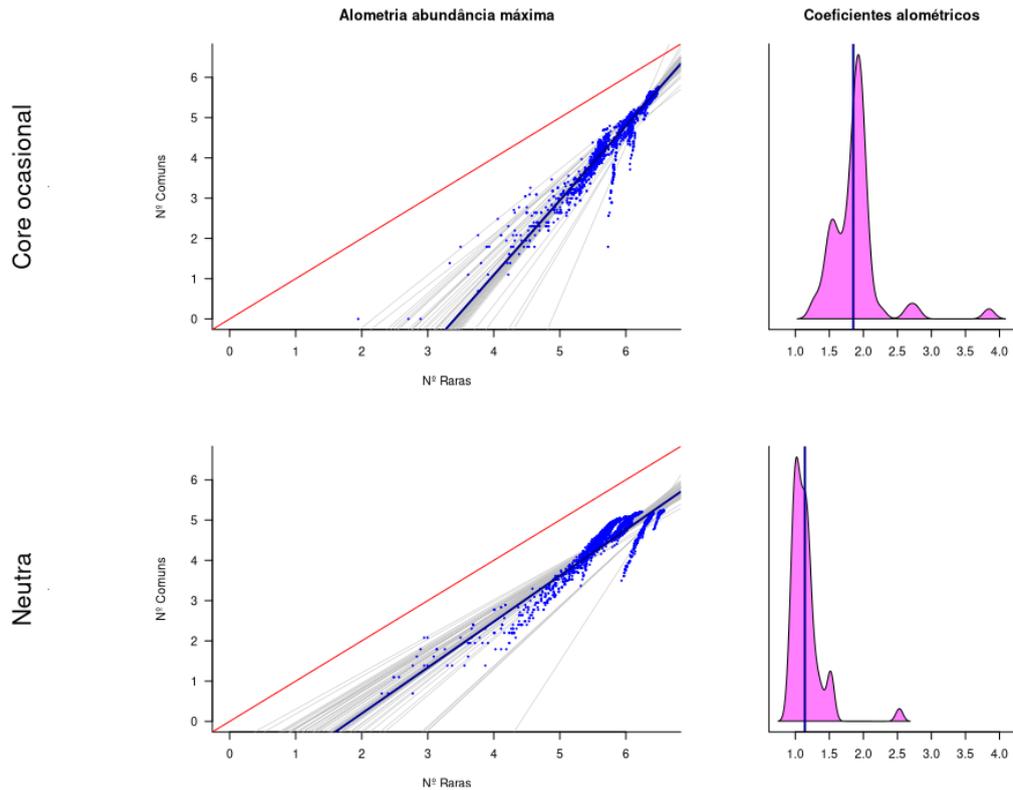


Figura 15. Relação entre raridade e escala espacial para o critério de **abundância máxima** em dados simulados. Cada linha contém os resultados de uma simulação: core ocasional e teoria neutra. Dentro da linha à esquerda do painel temos o gráfico da relação alométrica, em escala log-log, entre número de espécies raras (eixo x) e comuns (eixo y) em amostras de diferentes tamanhos. Pontos azuis: valores observados; linhas cinzas: regressões lineares para cada sequência de acréscimo de unidades amostrais; linha azul: regressão média de todas as sequências; linha vermelha: reta de relação isométrica e equitativa. A direita do painel a curva de densidade dos coeficientes alométricos, obtidos pelas inclinações das regressões lineares das sequências de acréscimo de unidades amostrais; linha sólida vertical representa o coeficientes alométrico obtido pela regressão média de todas as sequências pelo modelo misto de efeitos aleatórios.

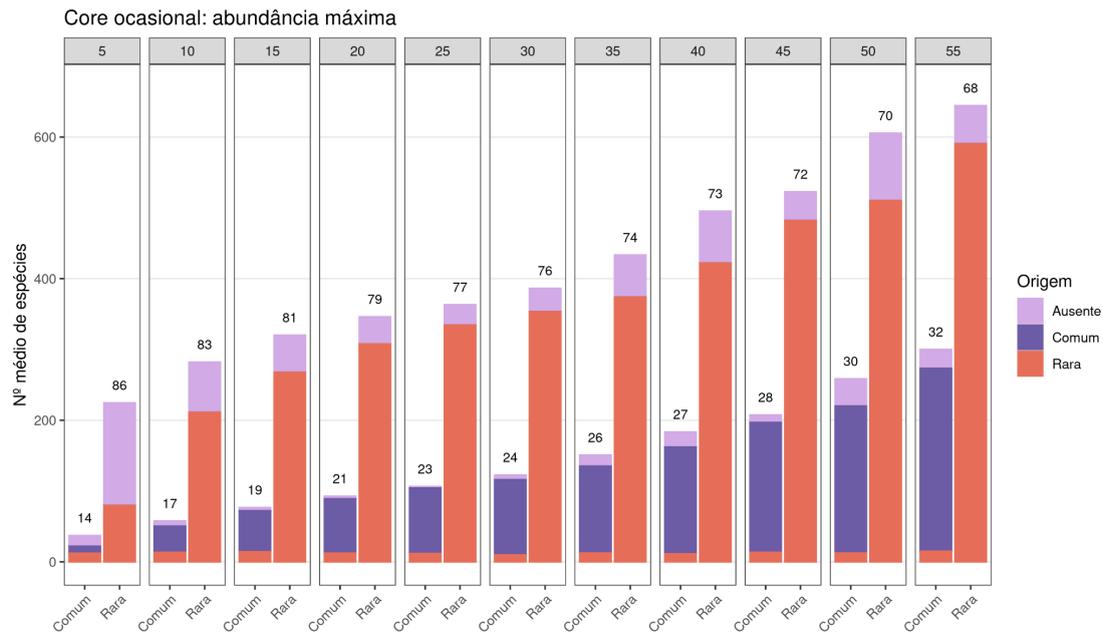


Figura 16. Número médio de espécies em cada categoria de **abundância máxima** com o aumento de unidades amostrais na simulação **core ocasional**. Cada par de barras, delimitadas por um retângulo, mostra os dados das amostras compostas por um certo número de parcelas, com acréscimos de 5 parcelas ao conjunto de unidades amostrais a cada passo. As duas barras em cada retângulo indicam o número médio de espécies comuns (C) e raras (R) para cada um dos tamanhos amostrais. As cores dentro das barras representam os números médios das espécies que estavam em cada categoria de abundância total no passo anterior: raras (R), comuns (C), ou ausentes na amostra (A) no tamanho amostral anterior. Os números em cima das barras são as porcentagens de espécies em cada categoria para aquela escala.

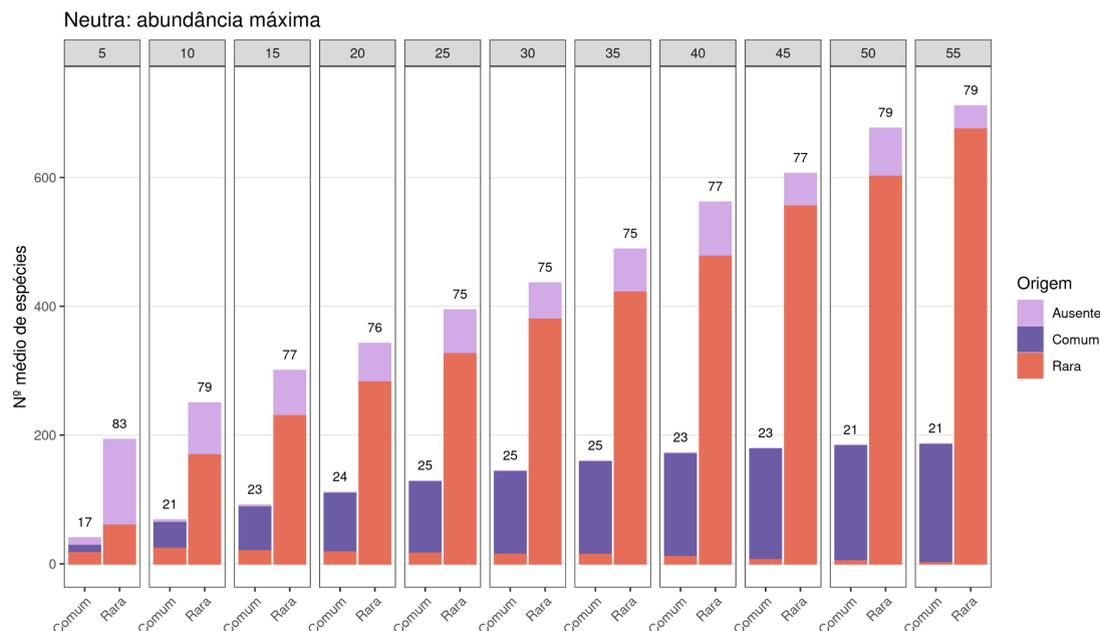


Figura 17. Número médio de espécies em cada categoria de **abundância máxima** com o aumento de unidades amostrais na simulação **neutra**. Cada par de barras, delimitadas por um retângulo, mostra os dados das amostras compostas por um certo número de parcelas, com acréscimos de 5 parcelas ao conjunto de unidades amostrais a cada passo. As duas barras em cada retângulo indicam o número médio de espécies comuns (C) e raras (R) para cada um dos tamanhos amostrais. As cores dentro das barras representam os números médios das espécies que estavam em cada categoria de abundância total no passo anterior: raras (R), comuns (C), ou ausentes na amostra (A) no tamanho amostral anterior. Os números em cima das barras são as porcentagens de espécies em cada categoria para aquela escala.

Para o critério de raridade por **agregação**, em ambas simulações houve prevalência de espécies raras, que aumentou com a escala. Porém as relações alométricas das simulações foram nitidamente distintas (figura 18). Ambas hipoalométricas, dado que o número de espécies raras cresce a uma taxa maior do que o número de espécies comuns e a proporção de raras aumenta com a escala, porém para core ocasional os coeficientes das regressões foram negativos e para a teoria neutra os coeficientes das regressões foram positivos. Para a hipótese core ocasional o coeficiente de regressão média foi negativo (-0,33), e os coeficientes de regressão linear para as sequências de acréscimo de unidades amostrais também foram negativos, entre -1,16 e -0,01. Para a teoria neutra o coeficiente de regressão média foi positivo (0,69), os coeficientes de regressão linear para as sequências de acréscimo de unidades amostrais também foram em sua maioria positivos (98%), variando entre -0,01 e 0,91 (figura 18). Para a hipótese core ocasional o R^2 dos efeitos aleatórios foi de 0,64 e dos efeitos fixos de 0,22, e para a teoria neutra o R^2 dos efeitos aleatórios foi

de 0,08 e dos efeitos fixos de 0,66. Mostrando um efeito muito maior das sequências de acréscimo de unidades amostrais na hipótese core ocasional.

Nas duas simulações o número de espécies raras aumentou com a escala espacial, em parte por conta de espécies comuns que mudaram de categoria para raras com o aumento da escala espacial. No entanto, para simulações da teoria neutra, o número de espécies comuns que mudaram de categoria para raras diminuiu com o aumento da escala espacial (figuras 19 e 20). Além disso, a maior parte das espécies ausentes na amostra foram incluídas como raras em ambas as simulações, porém na hipótese core ocasional houve uma diferença muito maior entre o número de espécies ausentes incluídas nas amostras como raras e o número de espécies ausentes incluídas como comuns (figura 19). Em ambas simulações quase não houve mudanças de categoria de espécies raras para comuns (cerca de 6% de todas as mudanças de categoria para ambas as simulações).

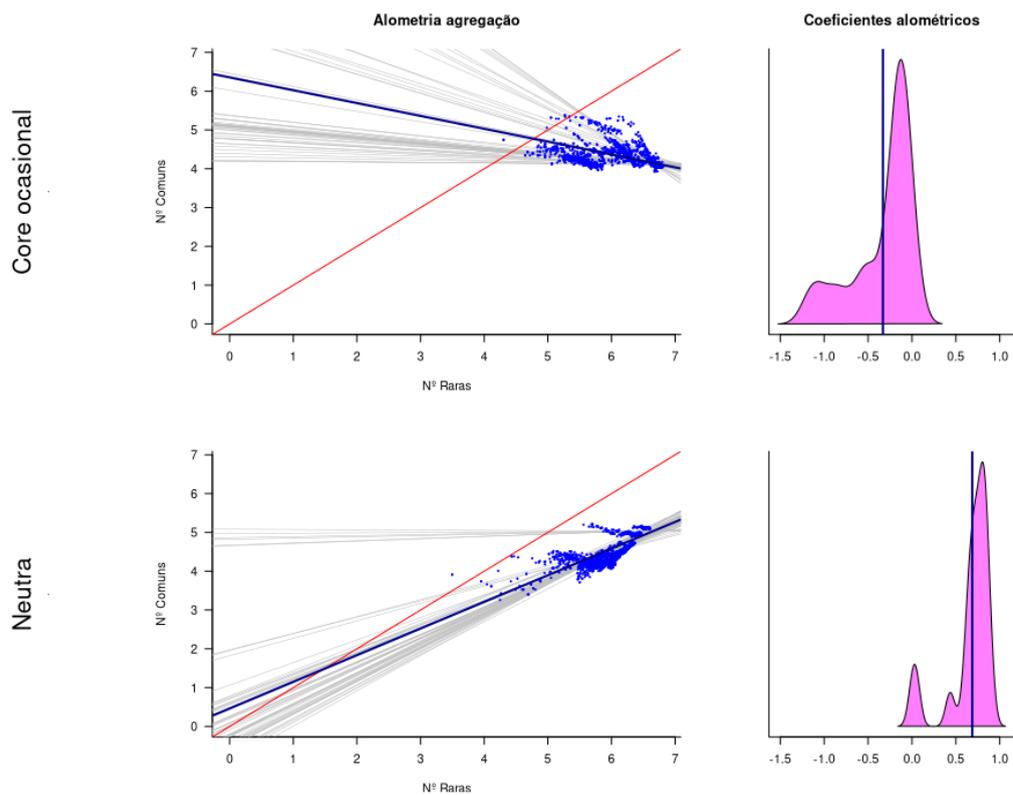


Figura 18. Relação entre raridade e escala para o critério de **agregação** em dados simulados. Cada linha contém os resultados de uma simulação: core ocasional e teoria neutra. Dentro da linha à esquerda do painel temos o gráfico da relação alométrica, em escala log-log, entre número de espécies raras (eixo x) e comuns (eixo y) em amostras de diferentes tamanhos. Pontos azuis: valores observados; linhas cinzas: regressões lineares para cada sequência de acréscimo de unidades amostrais; linha azul: regressão média de todas as sequências; linha vermelha: reta de relação isométrica e equitativa. A direita do painel a curva de densidade dos coeficientes alométricos, obtidos pelas inclinações das regressões lineares das sequências de acréscimo de unidades amostrais; linha sólida vertical representa o coeficientes alométrico obtido pela regressão média de todas as sequências pelo modelo misto de efeitos aleatórios.

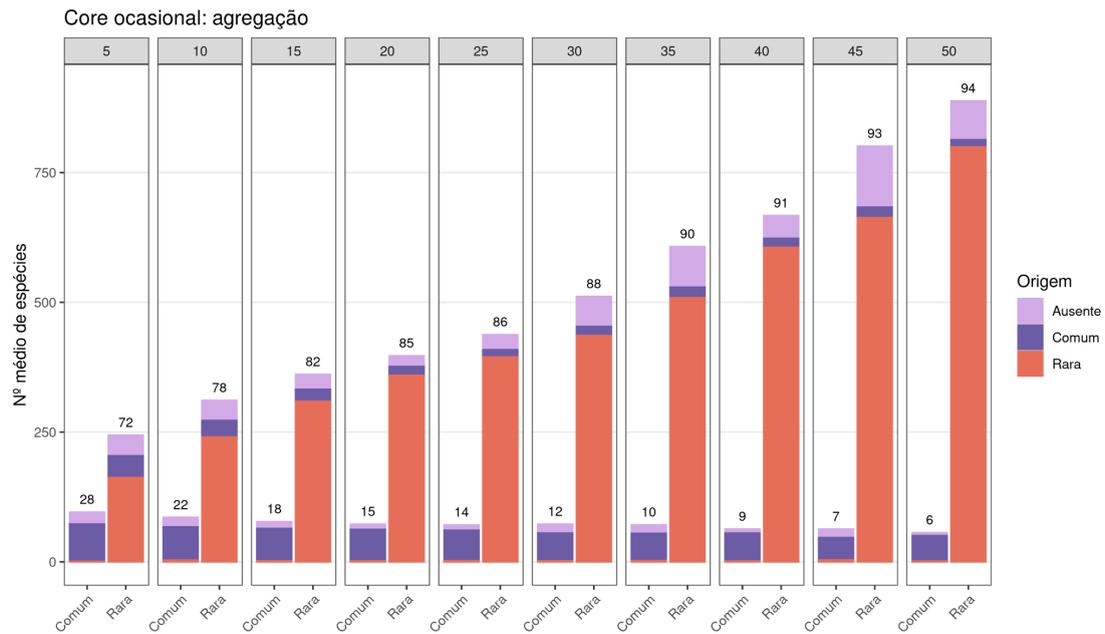


Figura 19. Número médio de espécies em cada categoria de **agregação** com o aumento de unidades amostrais na simulação **core ocasional**. Cada par de barras, delimitadas por um retângulo, mostra os dados das amostras compostas por um certo número de parcelas, com acréscimos de 5 parcelas ao conjunto de unidades amostrais a cada passo. As duas barras em cada retângulo indicam o número médio de espécies comuns (C) e raras (R) para cada um dos tamanhos amostrais. As cores dentro das barras representam os números médios das espécies que estavam em cada categoria de agregação no passo anterior: raras (R), comuns (C), ou ausentes na amostra (A) no tamanho amostral anterior. Os números em cima das barras são as porcentagens de espécies em cada categoria para aquela escala.

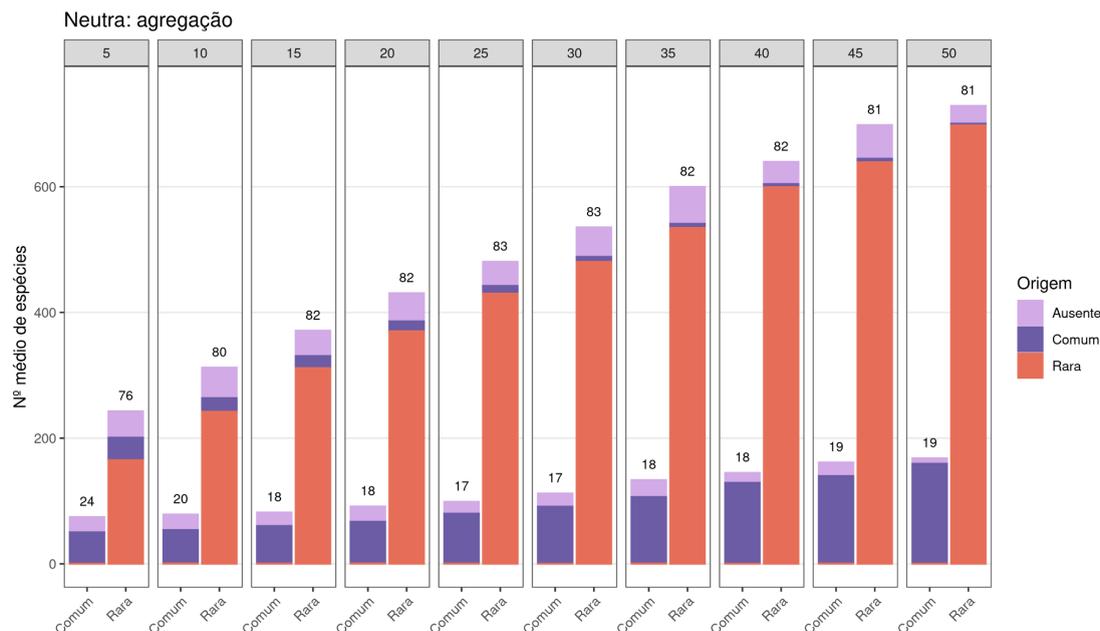


Figura 20. Número médio de espécies em cada categoria de **agregação** com o aumento de unidades amostrais na simulação **neutra**. Cada par de barras, delimitadas por um retângulo, mostra os dados das amostras compostas por um certo número de parcelas, com acréscimos de 5 parcelas ao conjunto de unidades amostrais a cada passo. As duas barras em cada retângulo indicam o número médio de espécies comuns (C) e raras (R) para cada um dos tamanhos amostrais. As cores dentro das barras representam os números médios das espécies que estavam em cada categoria de agregação no passo anterior: raras (R), comuns (C), ou ausentes na amostra (A) no tamanho amostral anterior. Os números em cima das barras são as porcentagens de espécies em cada categoria para aquela escala.

Para o critério de raridade por distribuição geográfica, em ambas as simulações houve uma prevalência de espécies comuns em escalas espaciais menores, que diminuiu com o aumento da escala espacial até que a prevalência mudou para ser de espécies raras, que passa a ser cada vez maior com o aumento da escala (figura 21). No entanto, para distribuição geográfica temos uma relação alométrica que não é descrita por uma regressão linear. A relação alométrica foi uma relação positiva até um certo aumento da escala espacial e depois passa a a uma relação negativa em função da escala. Para descrever este padrão, foi ajustada uma regressão linear segmentada, que resultou em coeficientes alométricos positivos em escalas espaciais menores e coeficientes negativos em escalas espaciais maiores.

Em ambas as simulações tanto os coeficientes positivos como os coeficientes negativos indicaram uma relação de hipoalometria, pois a taxa de crescimento (ou redução) do número de espécies raras é sempre maior que a de comuns, pois os coeficientes sempre estão abaixo de 1 em módulo. Para os coeficientes positivos

vemos pouca diferença entre as simulações. Os coeficientes de regressão média foram 0,11 para core ocasional e 0,17 para a teoria neutra, e a distribuição dos coeficientes das sequências também foi bem semelhante. O ponto onde a regressão muda de coeficientes positivos para coeficientes negativos, chamado ponto de quebra, é mais distinto entre as simulações, com valor médio de 5,8 para as simulações do modelo core ocasional e de 6,4 para simulações da teoria neutra. Os coeficientes negativos são os que apresentaram maior diferença entre as simulações, com coeficientes médios -1,4 para core ocasional e -9,4 para a teoria neutra (figura 22).

A taxa de crescimento do número de espécies raras foi maior do que de comuns nas simulações pois o número de espécies ausentes incluídas como raras nas amostras foi cada vez maior com aumento da escala espacial, e o número de espécies ausentes incluídas como comuns foi cada vez menor com o aumento da escala espacial. Ao mesmo tempo, houve um número cada vez maior de espécies comuns que mudaram de categoria para raras com o aumento da escala espacial (figuras 23 e 24).

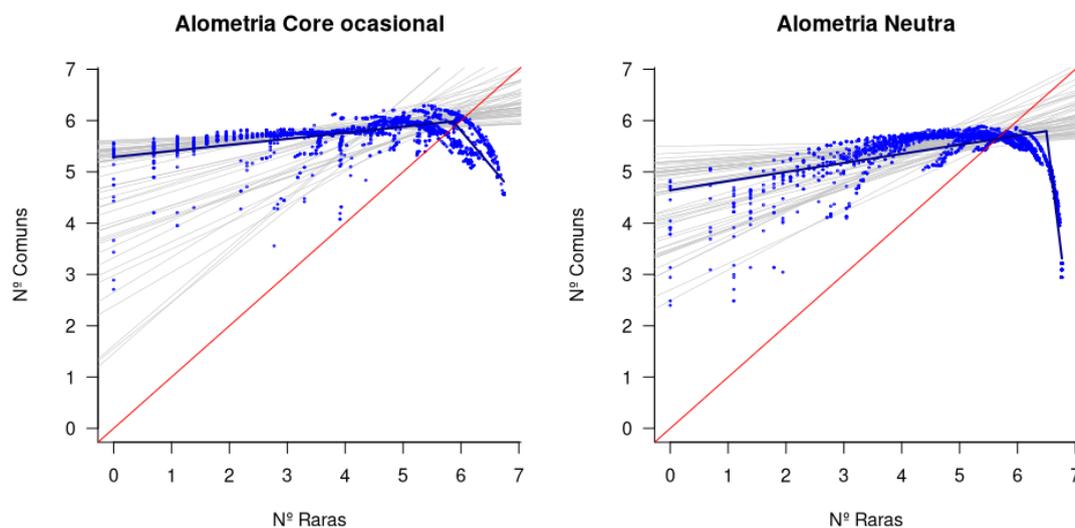


Figura 21. Relação entre raridade e escala para **distribuição geográfica** em simulações. Gráficos da relação alométrica, em escala log-log, entre número de espécies raras (eixo x) e comuns (eixo y) em amostras de diferentes tamanhos. Pontos azuis: valores observados; linhas cinzas: regressões segmentadas para cada sequência de acréscimo de unidades amostrais; linha azul: regressão média de todas as sequências; linha vermelha: reta de relação isométrica e equitativa. A esquerda relação alométrica para distribuição geográfica da simulação core ocasional a direita relação alométrica para distribuição geográfica da simulação neutra.

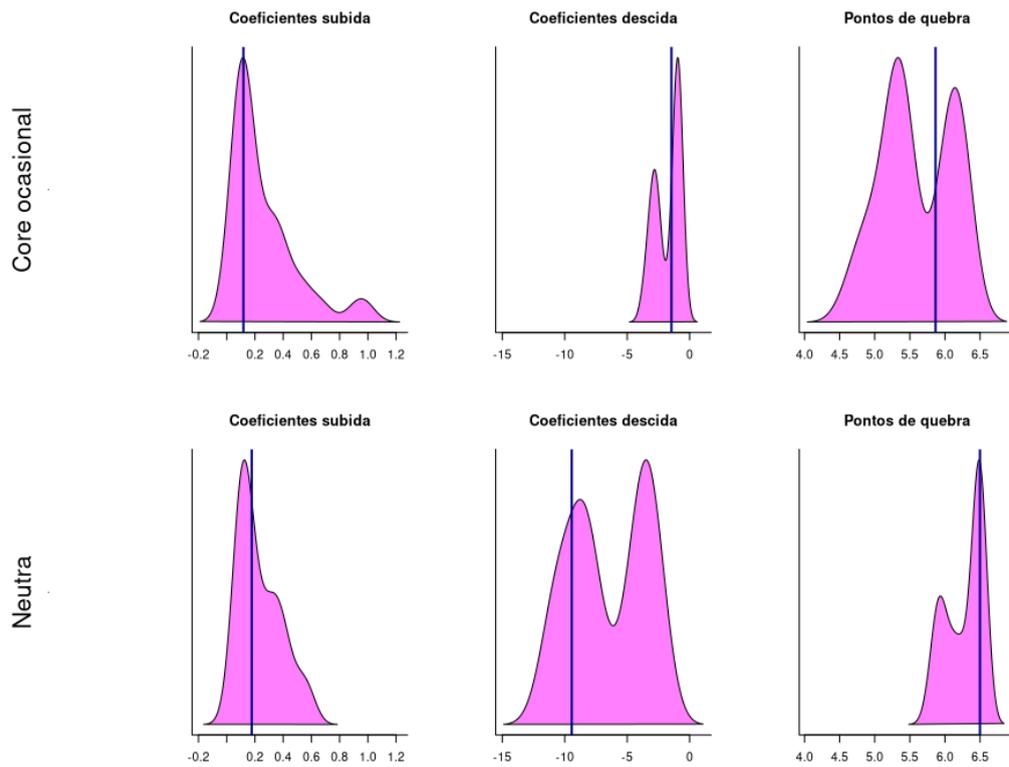


Figura 22. Curvas de densidade dos coeficientes alométricos de cada simulação, obtidos pelas inclinações das regressões segmentadas das sequências de acréscimo de unidades amostrais; linha sólida vertical representa o coeficientes alométrico obtido pela regressão média de todas as sequências. Cada linha representa os resultados para dados de uma simulação: core ocasional e neutra. Colunas são coeficientes de subida, descida e ponto de quebra, respectivamente.

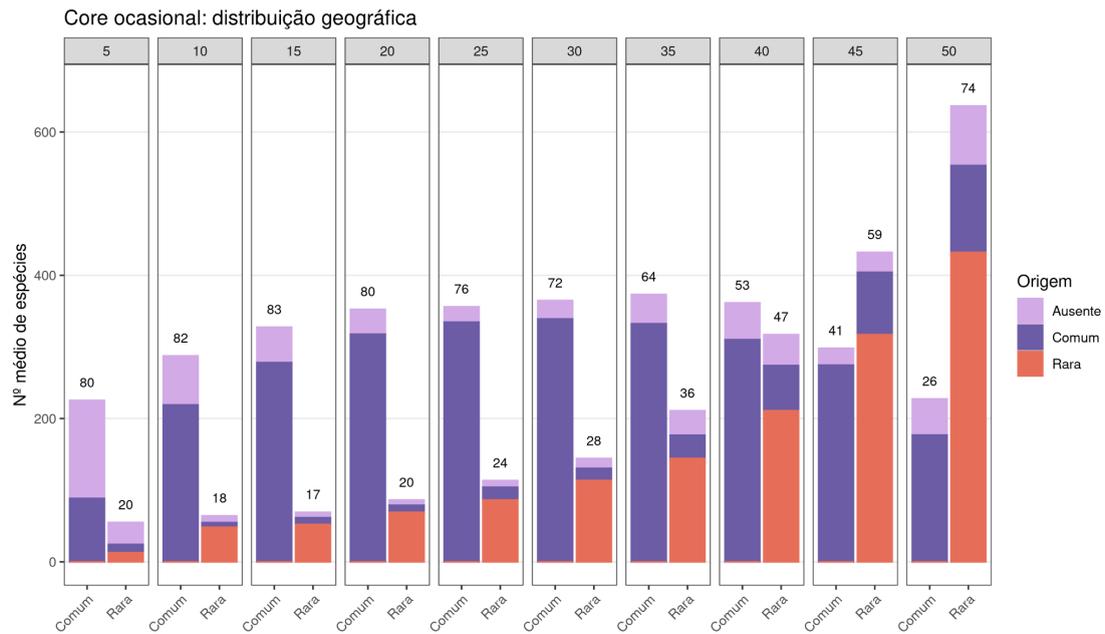


Figura 23. Número médio de espécies em cada categoria de **distribuição geográfica** com o aumento de unidades amostrais na simulação **core ocasional**. Cada par de barras, delimitadas por um retângulo, mostra os dados das amostras compostas por um certo número de parcelas, com acréscimos de 5 parcelas ao conjunto de unidades amostrais a cada passo. As duas barras em cada retângulo indicam o número médio de espécies comuns (C) e raras (R) para cada um dos tamanhos amostrais. As cores dentro das barras representam os números médios das espécies que estavam em cada categoria de distribuição geográfica no passo anterior: raras (R), comuns (C), ou ausentes na amostra (A) no tamanho amostral anterior. Os números em cima das barras são as porcentagens de espécies em cada categoria para aquela escala.

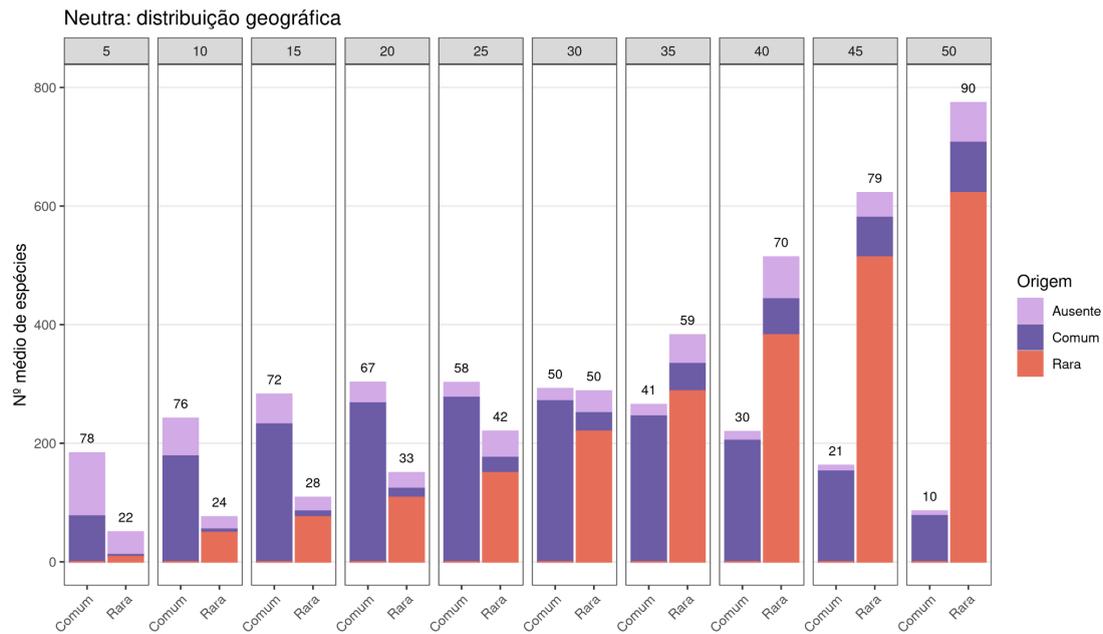


Figura 24. Número médio de espécies em cada categoria de **distribuição geográfica** com o aumento de unidades amostrais na simulação **neutra**. Cada par de barras, delimitadas por um retângulo, mostra os dados das amostras compostas por um certo número de parcelas, com acréscimos de 5 parcelas ao conjunto de unidades amostrais a cada passo. As duas barras em cada retângulo indicam o número médio de espécies comuns (C) e raras (R) para cada um dos tamanhos amostrais. As cores dentro das barras representam os números médios das espécies que estavam em cada categoria de distribuição geográfica no passo anterior: raras (R), comuns (C), ou ausentes na amostra (A) no tamanho amostral anterior. Os números em cima das barras são as porcentagens de espécies em cada categoria para aquela escala.

Discussão

Nossos resultados para os dados empíricos mostram como os padrões de raridade em comunidades ecológicas são dependentes de escala e como a relação entre raridade e escala espacial deve ser dependente do critério que separa as espécies em raras e comuns. Encontramos diferentes relações alométricas entre diferentes critérios de raridade, sendo elas: hipoalométricas para abundância total, agregação e distribuição geográfica - a proporção de espécies raras aumentou com a escala espacial - e hiperalométricas para abundância máxima - a proporção de raras diminuiu com o aumento da escala espacial. As relações alométricas apontam na direção de que as comunidades ecológicas devem possuir uma proporção maior de espécies raras em escalas regionais do que escalas locais, considerando critérios de abundância e distribuição das espécies em escala regional (Hubbell, 2013). Para as simulações encontramos as mesmas relações alométricas para cada critério de raridade. Mostrando como diferentes processos podem gerar os mesmos padrões.

Pela investigação das mudanças de categoria em cada critério de raridade vemos que a classificação de algumas espécies não parece variar com a escala. Espécies comuns para abundância total parecem ser as mesmas em todas as escalas e espécies raras para agregação parecem não mudar de categorias com aumento de escala, embora o contrário aconteça - espécies comuns mudando para raras. Essas invariâncias de aspectos das espécies com a escala espacial parecem indicar um padrão de estrutura de comunidades ecológicas subjacente aos padrões de raridade e escala, esses padrões foram encontrados tanto para os dados empíricos quanto para os dados simulados.

Ao longo dos próximos parágrafos aprofundamos a discussão sobre as relações alométricas encontradas nos dados empíricos, o que essas relações nos ajudam a entender em relação a discussão já colocada na literatura sobre raridade e escala, e aprofundamos na discussão sobre o padrão que parece ser indicado pela

invariância das espécies comuns para abundância total. Então discutimos os resultados das simulações, as semelhanças e diferenças entre simulações da hipótese core ocasional e teoria neutra.

Dados empíricos

A hipoalometria para abundância total, agregação e distribuição geográfica, parece ser uma relação esperada para florestas tropicais no Panamá (Hubbell, 2013), a adequação da distribuição de abundâncias a uma logsérie e o aumento do alfa de Fisher com o tamanho da amostra parecem ser evidências de que em escalas regionais as espécies possuem baixas populações, agregadas com distribuições restritas (Hubbell, 2013). A estimativa da distribuição de abundâncias para árvores na Amazônia também indica que a grande maioria das espécies parecem ser regionalmente raras e agregadas (Ter Steege, 2020). As relações de alometria encontradas indicam que a prevalência de espécies raras em escala regional é uma realidade e tende a aumentar com a escala espacial.

Alguns estudos sugerem que a prevalência de espécies raras deve ser consequência de um viés de amostragem (Nee, 1991). Porém assim como outros trabalhos já mostraram para grandes bases de dados a alta frequência de espécies muito raras parece ser parte da estrutura de comunidades (Straatsma, 2012).

Para o critério de abundância máxima encontramos uma relação hiperalométrica, onde a proporção de espécies raras diminui com o aumento da escala espacial. A hiperalometria destoa das relações encontradas para os outros critérios de raridade, mas também é esperada pelas evidências de que uma parte das espécies raras em um local são abundantes em outros locais (Murray, 2004). A diminuição na proporção de espécies raras para esse critério provavelmente é consequência do critério ser definido a partir de aspectos de abundância em escala local, em que a informação para definir as espécies como raras ou comuns continua vindo da escala local mesmo com o aumento da escala espacial. É possível que muitas dessas espécies comuns para abundância máxima sejam raras para abundância total, agregação e

distribuição geográfica. De forma que mesmo com muitos indivíduos concentrados, em escala regional essas espécies são raras (Enquist, 2019).

Na literatura encontramos duas ideias comuns que estão relacionadas aos resultados do nosso trabalho; 1- espécies raras são abundantes em outros locais (Murphy, 2006); que está relacionada a hiperalometria para abundância máxima. 2- Em escalas regionais temos uma proporção ainda maior de espécies raras (Hubbell, 2013); que está relacionada a hipoalometria para abundância total, agregação e distribuição geográfica. Essas assertivas parecem contraditórias por vezes, pois as previsões da primeira assertiva - espécies raras são abundantes em outros locais - é de que a distribuição de abundâncias em escala regional seria mais equitativa (Nee, 1991), enquanto a segunda assertiva prevê que a distribuição de abundâncias será mais assimétrica, com um excesso de espécies raras (Hubbell, 2013). Porém com este trabalho mostramos que as duas assertivas não são contraditórias e podem ser simultaneamente verdadeiras. O número de espécies que são abundantes em algum lugar da sua distribuição aumenta com a escala espacial, porém muitas dessas espécies também são raras para abundância total, agregação e distribuição geográfica em escalas regionais. As espécies comuns para abundância máxima serem raras para os outros critérios implica que elas podem possuir uma quantidade grande de indivíduos mas apenas em escala local e concentrados (Enquist, 2019). Dessa forma, o aumento na quantidade de espécies abundantes em algum lugar não significa que a distribuição de abundâncias regional é mais equitativa ou com uma proporção menor de espécies raras.

O critério de raridade parece ser determinante para a proporção de espécies raras na comunidade e a relação entre a proporção de espécies raras e a escala espacial. Diferentes critérios de raridade resultam em diferentes proporções de espécies raras e diferentes relações alométricas. As diferentes relações alométricas entre critérios de raridade e a diferença entre os coeficientes alométricos de cada critério evidenciam como a raridade das espécies é um fenômeno complexo em comunidades ecológicas, que depende da definição do que é uma espécie rara e da escala espacial. Logo, a raridade não é uma característica intrínseca das espécies, mas

uma forma de descrever aspectos da abundância e distribuição das espécies em comunidades, condicionada aos critérios que escolhemos e a escala em que esse critério é definido.

Apesar das relações de alometria indicarem em todos os critérios como a raridade é dependente de escala, para alguns critérios de raridade algumas mudanças de categoria não ocorrem mesmo com o aumento da escala espacial, indicando aspectos da abundância ou distribuição das espécies que não são sensíveis à escala espacial. Para abundância total vemos que uma boa parte das espécies classificadas como comuns são as mesmas em todas as escalas, pois quase nenhuma espécie ausente é incluída na amostra como comum com o aumento da escala espacial e também não há mudanças de categoria de espécies comuns para raras com o aumento da escala espacial. Para o critério de raridade por agregação, também não houve quase nenhuma mudança de categoria de espécies raras para comuns.

O resultado de que as espécies comuns para o critério de abundância total são poucas e são as mesmas em diferentes escalas indica que para as árvores do Panamá temos um padrão de espécies hiperdominantes, como o reportado para a Amazônia (Ter Steege, 2013). Espécies hiperdominantes são poucas espécies que possuem muitos indivíduos, representam sozinhas a maior parte da comunidade, são abundantes na maioria dos locais em que ocorrem, possuem ampla distribuição, e são abundantes em mais de uma escala (Ter Steege, 2013). Para as 57 parcelas do Panamá encontramos que 4% das espécies de árvores representam 50% de todos os indivíduos da comunidade, enquanto no conjunto de parcelas da Amazônia é estimado que 1,4% das espécies de árvores representam 50% da comunidade. A discrepância entre a quantidade de hiperdominantes pode ser inclusive por conta da diferença de escala entre os trabalhos. Neste trabalho utilizamos apenas 57 parcelas, dentro do Panamá, enquanto para a Amazônia foram utilizadas amostras de 1170 parcelas em toda a floresta amazônica (Ter Steege, 2013). Considerando a relação hipométrica encontrada para abundância total, a previsão é de que se continuássemos aumentando a escala com mais parcelas a proporção de espécies raras iria aumentar e de comuns iria diminuir.

A hiperdominância é um padrão já descrito para árvores em outros biomas, como cerrado (De Souza, 2022), mata atlântica (Rodrigues, 2019) e África central (Bastin, 2015) e para outras espécies além de árvores, como pequenos mamíferos (Bovendorp, 2017) e morcegos (Muylaert, 2017), ambos na mata atlântica. Até agora todas as evidências de hiperdominância se restringem a biomas tropicais, seria interessante investigar esse padrão em florestas temperadas, além de outros organismos em regiões não tropicais diversas.

A ocorrência de espécies hiperdominantes não era a investigação central deste trabalho, mas foi um padrão encontrado como consequência de outras questões. Entretanto, a ocorrência de poucas espécies hiperdominantes nos ajuda a explicar as tendências alométricas encontradas neste trabalho - hipoalometria para abundância total, agregação e distribuição geográfica e hiperalometria para abundância máxima. Se considerarmos que as hiperdominantes formam um conjunto muito pequeno de espécies que é comum para todos os critérios de raridade, com uma ampla distribuição e com muitos indivíduos na maior parte dos locais que ocorrem, e o resto das espécies são restritas e agregadas em poucos locais, quando a riqueza das comunidades aumenta é essencialmente pelo acréscimo de espécies raras, logo quando aumentamos a escala o número de espécies raras irá aumentar a uma taxa maior do que o número de espécies comuns. Porém entre espécies agregadas e restritas temos espécies que possuem um número alto de indivíduos em escala local, embora sua abundância relativa comparada às hiperdominantes seja ínfima, e por isso são raras para abundância em escala regional. A proporção de espécies comuns pelo critério de abundância máxima é a única que aumenta, pois esse critério considera apenas a abundância em cada local, onde essas espécies agregadas e restritas podem ser tão comuns quanto as espécies que são hiperdominantes. Logo, dentro da categoria de espécies comuns pelo critério de abundância máxima, há as espécies hiperdominantes e as espécies que são abundantes apenas em uma ou algumas localidades. Sob esse padrão, é esperado que com poucas parcelas já tenhamos amostrado a maior parte das espécies comuns, então as espécies dessa categoria não mudam com o aumento da escala e não há inclusão de espécies ausentes na amostra nesta categoria.

O padrão de hiperdominância também foi encontrado nas simulações. Para a simulação core ocasional 3% das espécies representam 50% da comunidade e para a simulação neutra 5% das espécies representam 50% da comunidade na maior escala, em ambas simulações as espécies comuns para abundância total são praticamente as mesmas em todas as escalas. O resultado de que as simulações também geraram comunidades com espécies hiperdominantes indica que a hiperdominância parece ser um padrão base para que as comunidades tenham essa combinação de diversidade alfa, beta e gama, condizentes com os dados empíricos. Talvez comunidades com alta diversidade, como são as comunidades de biomas tropicais, tenham padrões de hiperdominância. Logo, a alta riqueza nos trópicos deve ser principalmente por conta de espécies raras regionalmente (Tovo, 2017).

Como nas simulações os processos ecológicos que geraram as comunidades são conhecidos, podemos inferir os mecanismos que levam a ocorrência de espécies hiperdominantes. A hipótese core ocasional sugere que as espécies comuns são aquelas especializadas nas condições e recursos de um determinado ambiente. Espécies hiperdominantes podem ocorrer em dois casos, sob este cenário: 1- espécies especializadas em uma diversidade muito grande de condições e recursos, sem que haja um custo dessa amplitude de nicho para a capacidade competitiva dessa espécie em relação às outras; 2- espécies especializadas em condições e recursos que são muito comuns na paisagem, o que depende de: a) uma desigualdade na proporção de diferentes tipos de condições ambientais ou habitats; b) da abundância e distribuição espacial das espécies responderem a essa assimetria (Gregory, 2000). No caso da simulação core ocasional deste trabalho as espécies hiperabundantes devem ser especializadas em recursos muito comuns, pois não há variação na abrangência de nicho das espécies na simulação e o gradiente ambiental utilizado para a seleção de nicho é de fato assimétrico, com 75% das parcelas entre 0 a 200 metros de altitude média acima do mar, em um gradiente de 0 a 800 metros (figura A1; ver também Apêndice).

Sob a teoria neutra, podemos esperar espécies hiperdominantes pela interação entre abundância e dispersão em metacomunidades - conjuntos de manchas ligados por dispersão. Considerando que não há restrição ambiental e todas as manchas estão trocando propágulos, as espécies que aumentam em abundância por deriva ecológica também aumentam sua taxa de dispersão, por conta de mais indivíduos produzindo propágulos. Como a probabilidade de dispersão é a mesma para cada propágulo, haverá maior probabilidade de dispersão de espécies abundantes em uma mancha ou parcela, o que aumenta as chances de que se tornem abundantes também nas parcelas vizinhas. Ou seja, as espécies aumentam de abundância em cada mancha da metacomunidade não apenas pela reprodução local, mas também pela dispersão vinda de outras manchas (efeito resgate ou efeito de massa; Leibold, 2004). Essa dinâmica cria um mecanismo de retroalimentação: quanto mais parcelas a espécie se torna comum, mais parcelas ela pode ocorrer e se tornar comum (Collins, 1991). Essa dinâmica leva a um cenário em que poucas espécies estão em quase todos os lugares e são abundantes na maioria deles, enquanto a maioria das espécies são restritas e raras. O processo de interação entre abundância e dispersão sob dinâmica neutra gera outras previsões que poderíamos testar em nossos dados, como por exemplo: as espécies hiperdominantes devem ser classificadas como comuns para agregação também, pois devem estar dispersas entre várias parcelas e não devem possuir uma distribuição espacial agregada.

Os processos e mecanismos levantados pelas simulações deste trabalho não esgotam as possibilidades de mecanismos que podem levar a ocorrência de espécies hiperdominantes. Espécies hiperdominantes podem ser espécies generalistas que não sofrem com a restrição ambiental, sem comprometer sua habilidade competitiva (Brown, 1984), como já mencionado como uma possibilidade mesmo dentro de um cenário core ocasional. Outra possibilidade é de que espécies hiperdominantes não sofram com efeitos de densidade dependência negativa (Ter Steege, 2013). Esses outros mecanismos não poderiam ser testados por limitações da simulação. Mas com outras simulações e com outras formas de testes de hipóteses (experimentos, estudos observacionais), esses mecanismos poderiam ser testados pela sua importância para a ocorrência de espécies hiperdominantes. Os mecanismos levantados pelas simulações

deste trabalho também precisariam passar por outros testes de hipótese para corroborar a importância de cada um para a ocorrência de hiperdominantes. Cabe ressaltar que os mecanismos levantados não são necessariamente excludentes.

Simulações

Ambas as simulações reproduzem um padrão de espécies hiperdominantes, e como já foi mencionado esse padrão de hiperdominância pode explicar as relações alométricas encontradas. Logo, não é surpresa que em ambas as simulações encontramos relações alométricas com correlações médias semelhantes para quase todos os critérios de raridade. Essa coincidência de padrões nas simulações com processos distintos reforça o argumento de que muitos processos podem levar aos mesmos padrões (Chave, 2002). Mesmo que por vias bem diferentes, tanto modelos de nicho quanto modelos neutros podem reproduzir padrões de raridade observados em comunidades empíricas - dado que as relações alométricas também foram semelhantes entre simulações e dados empíricos. Provavelmente os padrões são semelhantes, pois os processos de nicho e neutros são concebidos a partir de possíveis mecanismos que efetivamente podem explicar a prevalência de espécies raras.

Apesar da semelhança entre os padrões gerais das simulações, os mecanismos de nicho e neutro geram padrões semelhantes com parâmetros diferentes. Os parâmetros de limitação a dispersão e especiação possuem valores distintos para cada simulação (tabela 3), mostrando como para cada simulação reproduzir um cenário realista são necessárias dinâmicas diferentes. Como, por exemplo, a maior taxa de especiação da simulação core ocasional mostra como é necessário que tenha um surgimento de espécies novas na metacomunidade de forma mais frequente do que na simulação neutra para reproduzir os padrões empíricos. Em alguns casos os valores de certos parâmetros podem ser estimados empiricamente e comparados com os parâmetros de modelos necessários para reproduzir os padrões observados (Condit, 2012), esse parece ser um caminho mais promissor do que a comparação direta de padrões para distinguir processos relevantes em comunidade, ou pelo menos eliminar possibilidades de processos.

As simulações possuem semelhanças nas relações alométricas médias, mas podemos observar diferenças entre as simulações. As principais diferenças são: a variação dos coeficientes alométricos entre diferentes sequências amostrais de cada simulação, reveladas pelos valores de variância explicada (R^2) pelos efeitos aleatórios usados para captar esta variação nos modelos mistos de regressão. A simulação core ocasional resultou em uma variação devido a estes efeitos aleatórios muito maior que a simulação neutra; e a relação alométrica para o critério de agregação de cada simulação. Os coeficientes alométricos para a simulação core ocasional são majoritariamente negativos, enquanto os coeficientes alométricos para a simulação neutra são majoritariamente positivos.

O R^2 dos efeitos aleatórios na simulação core ocasional mostra como as sequências de acréscimo de unidades amostrais têm um efeito muito maior sobre a relação alométrica para a simulação core ocasional, podendo inclusive mudá-la de hiper para hipoalométrica, ou mesmo tornar o coeficiente alométrico negativo. Este efeito observado para o modelo core-ocasional evidencia como os padrões de comunidades não dependem apenas da seleção ambiental mas também da configuração espacial das variáveis ambientais (Smith, 2010). Como as variáveis ambientais não estão espalhadas de forma aleatória ou equitativa, a posição da parcela inicial no gradiente ambiental altera a forma como percebemos a relação entre raridade e escala. Por exemplo, se a classificação de raridade começar em uma parcela com ambiente muito distinto do restante da paisagem, as espécies comuns devem ser as espécies especializadas nesses habitats pouco frequentes, logo não são as hiperdominantes, o que deve mudar a relação entre raridade e escala quando as parcelas com habitats mais comuns entram na amostra. O efeito das sequências de acréscimo de unidades amostrais altera o coeficiente da regressão de cada sequência, mas não altera a correlação média para o critério de raridade. A correlação média continuou em valores semelhantes entre as simulações core-ocasional e neutra para o critério de abundância total, que é o critério que temos uma maior diferença do efeito das sequências, evidenciado pela diferença dos R^2 .

Os coeficientes alométricos da simulação core ocasional para agregação serem majoritariamente negativos indica que o número de espécies comuns deve diminuir com o aumento da escala espacial. Enquanto na simulação neutra o número de espécies comuns não deve diminuir, mas apenas o número de raras aumentar a uma taxa maior. Isso deve ocorrer pois na simulação core ocasional todas as espécies devem ser agregadas em alguma escala devido a restrição ambiental. Enquanto na simulação neutra não há restrição ambiental, pela ausência de restrição ambiental as espécies hiperdominantes podem se dispersar para diferentes locais e ter uma distribuição espacial diferente de uma distribuição agregada mesmo em escalas espaciais grandes.

As principais diferenças entre as simulações estão em padrões associados à estrutura espacial da comunidade - efeito das sequências de acréscimo de unidades amostrais e critério de raridade de agregação. O que reforça a ideia de que as principais diferenças entre processos de nicho e neutros estão em padrões espaciais (Diniz-Filho, 2012). Processos neutros geram previsões sobre a distribuição espacial das espécies que não dependem da identidade das espécies e que não dependem de como as variáveis ambientais estão distribuídas na paisagem, como: a distribuição aleatória no espaço das espécies uma relação a outra e a queda de similaridade com a distância no espaço das comunidades (Bell, 2001). Enquanto processos de nicho geram uma estrutura espacial em que as espécies possuem correlações nas suas distribuições espaciais e as comunidades variam de composição de acordo com o gradiente ambiental (Diniz-Filho, 2012).

Limitações

Podemos colocar algumas ressalvas quanto aos nossos resultados. A primeira ressalva envolve os critérios de raridade. Escolhemos formas de operacionalizar dois critérios - abundância máxima e distribuição geográfica - que não permitem algumas mudanças de categoria com o aumento da escala espacial, o que pode enviesar a relação alométrica observada. Seria possível pensar em outras formas de operacionalizar os mesmos critérios de uma forma que sejam permitidas mudanças de

categoria. Porém escolhemos formas de operacionalizar os critérios que estejam coerentes com o que o critério pretende medir. Para abundância máxima entendemos que é uma medida de abundância local, que não importa quanto a escala aumenta, se a espécie é abundante em um local e apenas nesse local, ela não deixa de ser abundante localmente. Para distribuição geográfica também entendemos que se a espécie é restrita a uma área, ela só deixará de ser restrita caso haja alguma ocorrência da espécie em outro local que não está sendo considerado na amostra e passaria a ser considerado. Seria interessante avaliar entre as espécies raras para distribuição geográfica quantas possuem ocorrência fora do Panamá, o que seria um indicador da precisão do critério para capturar espécies que são restritas geograficamente.

Outra ressalva seria a própria escala espacial utilizada neste trabalho, pois as parcelas do Panamá representam uma amostra de extensão pequena se pensarmos em representatividade de uma região biogeográfica. Não temos dados em extensão geográfica suficientes para representar a diversidade de habitats possíveis dentro da região de florestas do entorno do Panamá. Além da área pequena em relação à região biogeográfica, a área da amostra que utilizamos neste trabalho também parece pequena se comparada a distribuição geográfica total da maioria das espécies presentes no Panamá. É estimado que entre as árvores do Panamá apenas 16% tenham uma distribuição restrita ao Panamá, enquanto 47% das espécies possuem distribuições amplas do norte da Costa Rica até a Colômbia (Dick, 2005).

A exploração das simulações também possui ressalvas e limitações. A primeira ressalva está relacionada à escolha de parâmetros da simulação, em que muitos parâmetros são estimados dos dados empíricos. De forma que a simulação pode não ter muita possibilidade de variação nos padrões gerados. Logo, os resultados semelhantes entre as simulações seriam mais uma consequência de muitos parâmetros retirados dos dados empíricos do que uma coincidência de padrões gerados por diferentes processos. Além disso, a própria simulação possui limitações. Uma limitação é a premissa de soma zero imposta pela simulação, que pode favorecer uma dinâmica neutra (Etienne, 2007). Outra limitação é a impossibilidade de implementação de demandas conflitantes entre as espécies, como abrangência de

nicho e especialização. A forma como a seleção é implementada na simulação é por um processo de filtro de habitat que favorece o recrutamento de espécies com o ótimo ambiental condizente com a posição no gradiente ambiental da parcela. Sabemos que seleção pode ocorrer de diversas outras formas, como consequência de interações interespecíficas, diferenças de mortalidade, e dinâmicas de densidade dependência (Vellend, 2016). Todas as outras formas de seleção diferentes de filtro de habitat não podem ser implementadas na simulação utilizada neste trabalho. Por fim, as simulações são baseadas em uma dinâmica de dispersão entre manchas, considerando que as parcelas seriam como ilhas isoladas. Enquanto as parcelas utilizadas como dados empíricos, que serviram como parâmetros para os dados simulados, estão imersas em florestas contínuas. Considerando que a dispersão das espécies entre manchas é ponderada pela distância entre as parcelas, a simulação diminui a chance de ocorrência de uma série de espécies em manchas aparentemente distantes, mas que podem receber propágulos das espécies que estão em florestas entre as parcelas.

O estudo das simulações e seus padrões alométricos pode ser avançado pela investigação dos efeitos da variação de parâmetros no resultado final encontrado. Além disso, seria possível realizar investigações semelhantes com outros pacotes de simulação ou algoritmos diferentes, que permitam incluir tipos diferentes de seleção, não tenham a limitação de soma zero, e permitam uma dinâmica de dispersão entre manchas que considere a matriz em que as manchas estão imersas.

Conclusões

Entendemos que o método proposto neste trabalho como forma de investigar a relação entre raridade e escala espacial pode contribuir para o entendimento de padrões de raridade em comunidades ecológicas. O método pode ser utilizado com quaisquer organismos e não se limita a amostras de parcelas, podendo se adequar a outros desenhos amostrais com diferentes organismos em diferentes sistemas. Entre diferentes grupos de espécies podemos ter relações diferentes entre raridade e escala como consequência das capacidades de dispersão e respostas a gradientes ambientais das espécies. Mesmo dentro do estudo de árvores seria interessante investigar os padrões alométricos entre espécies raras e comuns em florestas de diferentes zonas geográficas, florestas tropicais e temperadas, que possuem diferentes composições e diferentes proporções de espécies raras, considerando ainda que padrões de hiperdominância foram descritos apenas para biomas tropicais.

Com a investigação das relações alométricas para os diferentes critérios de raridade (abundância total, abundância máxima, agregação e distribuição geográfica) para as parcelas do Panamá, entendemos que a raridade é um fenômeno dependente de escala e sua relação com a escala é dependente da definição de raridade. Porém encontramos um padrão comum que permite explicar as relações entre raridade e escala de todos os critérios utilizados neste trabalho. Esse padrão é a ocorrência de poucas espécies hiperdominantes que são comuns em todos os critérios de raridade em diferentes escalas, enquanto a maioria das espécies são agregadas, restritas geograficamente, possivelmente abundantes localmente, mas mesmo assim pouco abundantes em escala regional. O excesso de espécies raras parece ser a consequência de uma dominância extrema de poucas espécies, de forma que a riqueza em comunidades aumenta pelo acréscimo de espécies raras.

Com a investigação das relações alométricas nos dados simulados reforçamos a ideia de que muitos processos podem levar aos mesmos padrões. Mesmo com dinâmicas distintas, a simulação da hipótese core ocasional e teoria neutra ambas

reproduziram o padrão de espécies hiperdominantes, e por consequência todas as relações alométricas entre espécies raras e comuns sob os diferentes critérios de raridade. Ainda assim encontramos diferenças entre as simulações, principalmente referentes a padrões espaciais, o que indica um possível caminho para compreender a importância desses processos em diferentes escalas.

Por fim entendemos que a prevalência de espécies raras é um fenômeno real, que com o aumento de escala espacial temos uma frequência cada vez maior de espécies raras regionalmente. As hipóteses correntes na literatura, principalmente a hipótese core ocasional e a teoria neutra da biodiversidade, articulam explicações para a prevalência de espécies raras, porém sem considerarem de forma explícita a ocorrência de espécies hiperdominantes. A ocorrência de hiperdominantes parece ser um fenômeno extremamente importante para compreendermos o alto número de espécies raras em escalas regionais e permite o entendimento das diferentes relações entre raridade e escala observados na literatura - aumento da quantidade de espécies abundantes em algum lugar e aumento da frequência de espécies raras em escala regional. Então entendemos que um próximo passo fundamental para a compreensão da raridade em comunidades ecológicas é a investigação dos mecanismos que levam a ocorrência de espécies hiperdominantes e como essas espécies afetam o resto da comunidade.

Referências Bibliográficas

- Anderson, S. (1994). Area and endemism. *The quarterly review of biology*, 69(4), 451-471.
- Bell, G. (2001). Neutral macroecology. *Science*, 293(5539), 2413-2418.
- Borregaard, M. K., & Rahbek, C. (2010). Causality of the relationship between geographic distribution and species abundance. *The Quarterly review of biology*, 85(1), 3-25.
- Brown, J. H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *The american naturalist*, 124(2), 255-279.
- Brown, J. H., Mehlman, D. W., & Stevens, G. C. (1995). Spatial variation in abundance. *Ecology*, 76(7), 2028-2043.
- Burnham, K. P., and Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd Edn. New York, NY: Springer.
- Chave, J., Muller-Landau, H. C., & Levin, S. A. (2002). Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *The American Naturalist*, 159(1), 1-23.
- Cheverud, J. M. (1982). Relationships among ontogenetic, static, and evolutionary allometry. *American Journal of Physical Anthropology*, 59(2), 139-149.
- Coddington, J. A., Agnarsson, I., Miller, J. A., Kuntner, M., & Hormiga, G. (2009). Undersampling bias: the null hypothesis for singleton species in tropical arthropod surveys. *Journal of animal ecology*, 573-584.
- Collins, S. L., & Glenn, S. M. (1991). Importance of spatial and temporal dynamics in species regional abundance and distribution. *Ecology*, 72(2), 654-664.
- Condit, R., Hubbell, S. P., Lafrankie, J. V., Sukumar, R., Manokaran, N., Foster, R. B., & Ashton, P. S. (1996). Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *Journal of ecology*, 549-562.
- Condit, R., Chisholm, R. A., & Hubbell, S. P. (2012). Thirty years of forest census at Barro Colorado and the importance of immigration in maintaining diversity. *PloS one*, 7(11), e49826.

- Condit, R., Pérez, R., Aguilar, S., Lao, S. (2013). Data from Tree Censuses and Inventories in Panama. DOI <http://dx.doi.org/10.5479/data.stri.2016.0622>
- Condit, R., Engelbrecht, B. M., Pino, D., Pérez, R., & Turner, B. L. (2013). Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(13), 5064-5068.
- Dick, C. W., Condit, R., & Bermingham, E. (2005). Biogeographic history and the high beta-diversity of rainforest trees in Panamá. In *The Río Chagres, Panama* (pp. 259-269). Springer, Dordrecht.
- Diniz-Filho, J. A. F., Siqueira, T., Padial, A. A., Rangel, T. F., Landeiro, V. L., & Bini, L. M. (2012). Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. *Oikos*, 121(2), 201-210.
- Eberhard, W. G. (2009). Static allometry and animal genitalia. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 63(1), 48-66.
- Enquist, B. J., Feng, X., Boyle, B., Maitner, B., Newman, E. A., Jørgensen, P. M., ... & McGill, B. J. (2019). The commonness of rarity: Global and future distribution of rarity across land plants. *Science advances*, 5(11), eaaz0414.
- Etienne, R. S., Alonso, D., & McKane, A. J. (2007). The zero-sum assumption in neutral biodiversity theory. *Journal of theoretical biology*, 248(3), 522-536.
- Fisher, C. K., & Mehta, P. (2014). The transition between the niche and neutral regimes in ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(36), 13111-13116.
- Garzon-Lopez, C. X., Jansen, P. A., Bohlman, S. A., Ordonez, A., & Olf, H. (2014). Effects of sampling scale on patterns of habitat association in tropical trees. *Journal of Vegetation Science*, 25(2), 349-362.
- Gaston, K. J. (1994). What is rarity?. In *Rarity* (pp. 1-21). Springer, Dordrecht.
- Gaston, K. J. (2003). *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press on Demand.
- Gayon, J. (2000). History of the concept of allometry. *American Zoologist* 40, 748-758.

- Gregory, R. D., & Gaston, K. J. (2000). Explanations of commonness and rarity in British breeding birds: separating resource use and resource availability. *Oikos*, 88(3), 515-526.
- Harnik, P. G., Simpson, C., & Payne, J. L. (2012). Long-term differences in extinction risk among the seven forms of rarity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1749), 4969-4976.
- Hercos, A. P., Sobansky, M., Queiroz, H. L. D., & Magurran, A. E. (2013). Local and regional rarity in a diverse tropical fish assemblage. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1751), 20122076.
- Hubbell, S. P., He, F., Condit, R., Borda-de-Água, L., Kellner, J., & Ter Steege, H. (2008). How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct?. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(supplement_1), 11498-11504.
- Hubbell, S. P. (2011). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32). In *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32)*. Princeton University Press.
- Hubbell, S. P. (2013). Tropical rain forest conservation and the twin challenges of diversity and rarity. *Ecology and evolution*, 3(10), 3263-3274.
- Huxley, J. S., & Teissier, G. (1936). Terminology of relative growth. *Nature*, 137(3471), 780-781.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427-2439.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., ... & Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology letters*, 7(7), 601-613.
- Magurran, A. E., & Henderson, P. A. (2003). Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature*, 422(6933), 714-716.
- Magurran, A. E., & Henderson, P. A. (2011). Commonness and rarity. *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford University Press: Oxford, 97-104.
- McGill, B. J. (2003a). Does Mother Nature really prefer rare species or are log-left-skewed SADs a sampling artefact?. *Ecology Letters*, 6(8), 766-773.

- McGill, B. (2003b). Strong and weak tests of macroecological theory. *Oikos*, 102(3), 679-685.
- McGill, B. J., Etienne, R. S., Gray, J. S., Alonso, D., Anderson, M. J., Benecha, H. K., ... & White, E. P. (2007). Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology letters*, 10(10), 995-1015.
- McGill, B. J. (2010a). Matters of scale. *Science*, 328(5978), 575-576.
- McGill, B. J. (2010b). Towards a unification of unified theories of biodiversity. *Ecology letters*, 13(5), 627-642.
- Munoz, F., Couteron, P., & Ramesh, B. R. (2008). Beta diversity in spatially implicit neutral models: a new way to assess species migration. *The American Naturalist*, 172(1), 116-127.
- Murphy, H. T., VanDerWal, J., & Lovett-Doust, J. (2006). Distribution of abundance across the range in eastern North American trees. *Global Ecology and Biogeography*, 15(1), 63-71.
- Murray, B. R., & Lepschi, B. J. (2004). Are locally rare species abundant elsewhere in their geographical range?. *Austral Ecology*, 29(3), 287-293.
- Nee, S., Harvey, P. H., & May, R. M. (1991). Lifting the veil on abundance patterns. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 243(1307), 161-163.
- Oliveira, L. Z., de Gasper, A. L., Lingner, D. V., Sevegnani, L., & Vibrans, A. C. (2019). Secondary subtropical Atlantic forests shelter a surprising number of rare tree species: outcomes of an assessment using spatially unbiased data. *Biodiversity and Conservation*, 28(3), 751-768.
- Pimm, S. L., Jones, H. L., & Diamond, J. (1988). On the risk of extinction. *The American Naturalist*, 132(6), 757-785.
- Pitman, N. C., Terborgh, J., Silman, M. R., & Nuñez V, P. (1999). Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology*, 80(8), 2651-2661.
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

- Rabinowitz, D. (1981). Seven forms of rarity. In 'The biological aspects of rare plant conservation'. (Ed. H Synge) pp. 205–217.
- Rosindell, J., and Cornell, S. J. (2013). Universal scaling of species-abundance distributions across multiple scales. *Oikos* 122, 1101–1111.
- Sgarbi, L. F., & Melo, A. S. (2018). You don't belong here: explaining the excess of rare species in terms of habitat, space and time. *Oikos*, 127(4), 497-506.
- Smith, T. W., & Lundholm, J. T. (2010). Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography*, 33(4), 648-655.
- Sokol, E. R., Brown, B. L., and Barrett, J. E. (2017). A simulation-based approach to understand how metacommunity characteristics influence emergent biodiversity patterns. *Oikos* 126, 723–737. doi: 10.1111/oik.03690
- Sokol, E. R., Barrett, J. E., Kohler, T. J., McKnight, D. M., Salvatore, M. R., & Stanish, L. F. (2020). Evaluating alternative metacommunity hypotheses for diatoms in the McMurdo Dry Valleys using simulations and remote sensing data. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 521668.
- Straatsma, G., & Egli, S. (2012). Rarity in large data sets: Singletons, modal values and the location of the species abundance distribution. *Basic and Applied Ecology*, 13(4), 380-389.
- Ter Braak, C. J. F. (1995). Ordination. In *Data analysis in community and landscape ecology* (pp. 91-274). Cambridge University Press.
- Ter Steege, H., Pitman, N. C., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R. P., Guevara, J. E., ... & Silman, M. R. (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342(6156), 1243092.
- Ter Steege, H., Prado, P. I., de Lima, R. A., Pos, E., de Souza Coelho, L., de Andrade Lima Filho, D., ... & Junqueira, A. B. (2020). Biased-corrected richness estimates for the Amazonian tree flora. *Scientific reports*, 10(1), 1-13.
- Toms, J. D., & Lesperance, M. L. (2003). Piecewise regression: a tool for identifying ecological thresholds. *Ecology*, 84(8), 2034-2041.
- Tovo, A., Suweis, S., Formentin, M., Favretti, M., Volkov, I., Banavar, J. R., ... & Maritan, A. (2017). Upscaling species richness and abundances in tropical forests. *Science advances*, 3(10), e1701438.

Vellend, M. (2016). The theory of ecological communities (MPB-57). In *The Theory of Ecological Communities (MPB-57)*. Princeton University Press.

Verbeke, G. & Molenberghs, G. (2000). *Linear mixed models for longitudinal data*. Springer-Verlag, New-York.

Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional ecology*, 3(4), 385-397.

Anexos e Apêndices

Apêndice - 1

Gradiente ambiental

O gradiente ambiental univariado utilizado para as simulações foi baseado na elevação das parcelas do Panamá. Como podemos ver entre as parcelas possuímos uma alta frequência de parcelas com elevação entre 0 e 200 metros acima do nível do mar (figura A1).

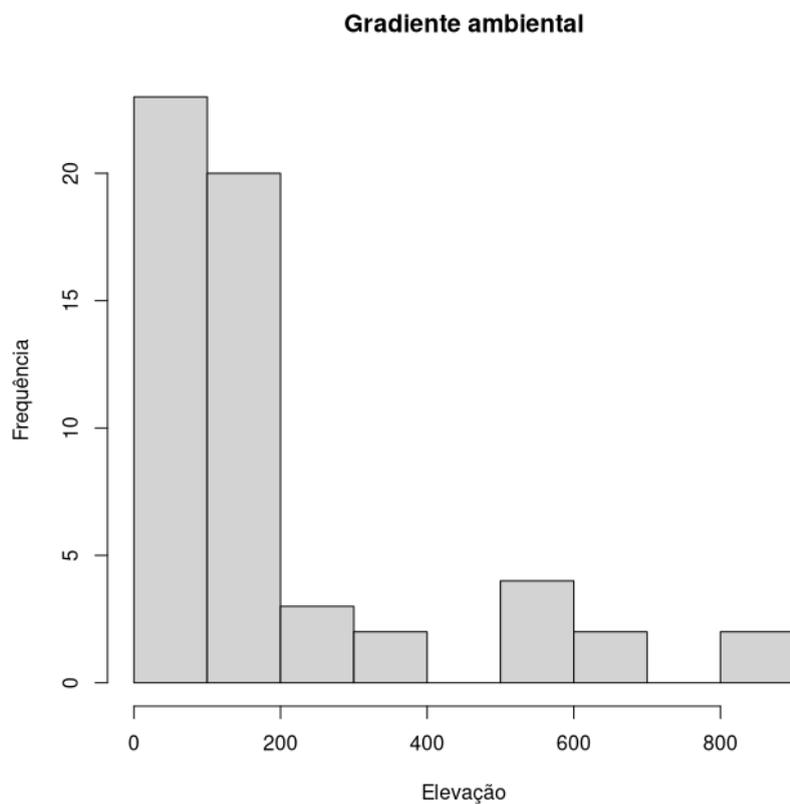


Figura A1. Histograma da frequência de elevações encontradas nas parcelas do Panamá.

Anexo - 1

Glossário

Agregação: Padrão espacial de concentração de indivíduos.

Alometria: Relação que descreve como características mudam com o tamanho de organismos

Amostra: Dados sobre abundância e/ou distribuição das espécies que compõem uma comunidade.

Comunidade ecológica: Conjunto de espécies que coexistem em um mesmo local ao mesmo tempo.

Critério de raridade: Definição de aspectos da abundância e distribuição das espécies que permite classificá-las em raras e comuns.

Deriva ecológica: Processo de flutuação estocástica nas abundâncias de espécies de uma comunidade.

Diferenciação de nicho: Diferença na resposta das espécies ao gradiente ambiental.

Disponibilidade de habitat: Frequência e distribuição de variáveis ambientais no espaço.

Distribuição de abundâncias: Valores de abundância de cada espécie de uma comunidade ecológica.

Distribuição Geográfica: Área em que está contida a distribuição espacial dos indivíduos de uma espécie. Pode ser composta por várias populações.

Equivalência demográfica: Quando todos os indivíduos de todas espécies possuem as mesmas chances de se reproduzir ou morrer.

Equivalência ecológica: Semelhança na forma como as espécies respondem ao gradiente ambiental.

Escala local: Escala que contém uma comunidade ecológica em uma área definida.

Escala regional: Conjunto de comunidades ecológicas que compõem uma metacomunidade.

Especificidade de habitat: Mede o grau de especialização de espécies a ambientes.

Especiação: Processo no qual surgem novas espécies em metacomunidades.

Especialização de habitat: Processo em que uma espécie tem uma restrição ambiental por ter características cada vez mais adaptadas ao habitat.

Formas de raridade: Tipos de raridade entre as espécies que envolvem a combinação de um ou mais critérios de raridade.

Gradiente ambiental: Eixo de variação de uma ou mais características do ambiente, como temperatura, pluviosidade, período de seca, PH do solo.

Hipoalometria: Quando a variável dependente cresce sobre uma taxa maior que a variável independente com o aumento da escala em uma relação alométrica.

Hiperálometria: Quando a variável independente cresce sobre uma taxa maior que a variável dependente com o aumento da escala em uma relação alométrica.

Isometria: Quando ambas variáveis de uma relação alométrica crescem sobre uma mesma taxa com o aumento da escala.

Limitação a dispersão: Processo no qual as espécies são limitadas a se dispersar em um raio definido por questões físicas.

Mancha: Área delimitada por um conjunto de características ambientais que define o habitat onde espécies podem ocorrer.

Metacomunidade: Conjunto de comunidades ligadas por dispersão.

Ótimo ambiental: Ponto no gradiente ambiental onde a espécie possui as maiores populações e/ou maior taxa de crescimento populacional pela adequação das suas características com o ambiente.

Preferência de habitat: Crescimento e persistência diferencial das populações de espécies em determinadas condições ambientais.

Recrutamento: Processos que adicionam novos indivíduos a população de uma espécie.

Restrição ambiental: Ocorrência restrita de uma espécie a uma determinada condição ambiental.

Unidade amostral: Dados sobre abundância e/ou distribuição de espécies de um local específico.