

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS RURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENGENHARIA FLORESTAL**

Thomas Schröder

**ANÁLISE DOS FATORES INFLUENTES SOBRE O CRESCIMENTO DE
IPÊ – ROXO (*Handroanthus heptaphyllus* Vell. (Mattos)) – UM ESTUDO
DE CASO**

**Santa Maria, RS
2017**

Thomas Schröder

**ANÁLISE DOS FATORES INFLUENTES SOBRE O CRESCIMENTO DE IPÊ – ROXO
(*Handroanthus heptaphyllus* Vell. (Mattos)) – UM ESTUDO DE CASO**

Tese de doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de **Doutor em Engenharia Florestal**

Orientador: Frederico Dimas Fleig

Santa Maria, RS
2017

Thomas Schröder

ANÁLISE DOS FATORES INFLUENTES SOBRE O CRESCIMENTO DE IPÊ – ROXO
(*Handroanthus heptaphyllus* Vell. (Mattos)) – UM ESTUDO DE CASO

Tese de doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de **Doutor em Engenharia Florestal**

Aprovado em 20 de janeiro de 2017:



Frederico Dimas Fleig
(Presidente/Orientador)



Jean Paolo Gomes Minella, Dr. (UFSM)



João Eduardo da Silva Pereira, Dr. (UFSM)



Tiago Georg Pikart, Dr. (UFAC)



Hélio Tonini, Dr. (EMBRAPA Agrosilvipastoril)

Santa Maria, RS.
2017

RESUMO

ANÁLISE DOS FATORES INFLUENTES SOBRE O CRESCIMENTO DE IPÊ – ROXO (*Handroanthus heptaphyllus* Vell. (Mattos)) – UM ESTUDO DE CASO

AUTOR: Thomas Schröder
ORIENTADOR: Frederico Dimas Fleig

O Ipê – Roxo é uma das espécies de madeira com maior valor de mercado, sendo considerado, juntamente com o Mogno, o 'ouro verde' em áreas de exploração de florestas naturais. Assim sendo, o objetivo deste estudo foi analisar os diferentes fatores que influem no crescimento desta espécie, levando em consideração a dependência espacial e temporal inerente aos dados. Foi realizado um censo dos indivíduos de Ipê – Roxo em um fragmento natural de Floresta Estacional Decidual com aproximadamente 13 hectares. Foram levantados dados morfométricos e de incremento em diâmetro de cada uma das árvores desta espécie. Os competidores definidos por parcelas de Bitterlich foram medidos e identificados e, uma grade regular com pontos de preenchimento para amostras de solo foram avaliados. Os padrões espaciais de distribuição das árvores de Ipê – Roxo e suas dimensões se adequaram à completa aleatoriedade espacial. A riqueza de espécies amostradas como competidores foi de 60 espécies e a competição por estas gerada também teve padrão espacial aleatório. A modelagem da relação hipsométrica das árvores utilizando *Generalized Additive Mixed Models* (GAMM) obteve melhor ajuste quando o padrão espacial latente foi incluso no modelo. Os padrões espaciais de disponibilidade dos nutrientes foram afetados pelo relevo da área e pela distância da borda dos ambientes florestal e campestre. Nutrientes aniônicos foram fortemente influenciados pela dinâmica espacial entre os dois tipos vegetais enquanto cátions foram influenciados principalmente pelo processo pedogênico. O modelo espaço – temporal Bayesiano de incremento em diâmetro desenvolvido para as árvores de Ipê – Roxo mostrou que existe considerável variação inter - anual do crescimento. A variação espacial do crescimento também se mostrou relacionada com o processo pedogênico da área sob estudo, sendo que menores incrementos foram observados em áreas onde o solo apresentou sinais de hidromorfismo. A utilização de estimadores de sítio baseados em índices geocêntricos, fitocêntricos e dendrocêntricos foi capaz de levar em consideração a variação espacial do crescimento de árvores de Ipê – Roxo e, todos podem ser utilizados para a construção de modelos de crescimento.

Palavras – Chave: Relação hipsométrica. Efeito de borda. Sítio florestal.

ABSTRACT

ANALYSIS OF FACTORS INFLUENCING THE GROWTH OF RED LAPACHO (*Handroanthus heptaphyllus* Vell. (Mattos)) – A CASE STUDY

AUTHOR: Thomas Schröder
ADVISOR: Frederico Dimas Fleig

Red Lapacho is timber species with largest market value, considered along with Mahogany, as 'green gold' in areas of natural forest logging. Therefore, the objective of this study was to analyze the different factors that influence the growth of this species, taking into consideration the spatial and temporal dependence inherent to the data. A census of Red Lapacho individuals was carried out in a natural fragment of Subtropical Deciduous Forest with approximately 13 hectares of area. Quantitative morphological and diameter increment data were obtained for each tree of this species. Competitors defined by Bitterlich plots were measured and identified, and a regular grid with infill points of soil sampling were also analyzed. Spatial patterns of distribution of Red Lapacho and its dimensions had completely spatial randomness patterns. Sampled species richness from competitors was of 60 species and the competition generated by them had a random spatial pattern as well. A model for the height – diameter relationship using Generalized Additive Mixed Models (GAMM) produced better results when the latent spatial pattern was included in the model. The spatial patterns of nutrient availability were influenced by relief of the area and distance from the edge of the forest and grassland environments. Anionic nutrients were strongly influenced by the spatial dynamics of the two vegetation types while cations were influenced mainly by pedogenesis. The spatio-temporal Bayesian diameter increment model developed for the Red Lapacho trees showed that there was considerable inter – annual variation in tree growth. The spatial variation in tree growth was closely related to the pedogenesis of the area under study, more specifically, lower increments were observed in areas where the soil had signals of water influence in its formation. Using site proxies based on geocentric, phytocentric and dendrocentric approaches was able to take into consideration the spatial variation in the growth of Red Lapacho trees and, all approaches may be utilized in the development of growth models.

Keywords: Height-diameter relationship; Edge effects; Forest site.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	9
2. OBJETIVOS.....	10
2.1. Objetivo Geral.....	10
2.2. Objetivos Específicos.....	10
3. REVISÃO DE LITERATURA.....	11
3.1. Caracterização da espécie.....	11
3.1.1. Botânica.....	11
3.1.2. Silvicultura.....	11
3.1.3. Madeira.....	12
3.1.4. Sanidade.....	13
3.2. Estimativa do crescimento de árvores individuais em florestas naturais. 13	
3.2.1. Obtenção dos dados de crescimento.....	15
3.3. Detecção das tendências de crescimento de árvores individuais.....	16
3.4. Modelagem do crescimento de árvores.....	19
3.4.1. Modelo linear geral.....	19
3.4.2. Modelos não – lineares.....	20
3.4.3. Modelo linear generalizado.....	21
3.4.4. Modelo linear misto.....	21
3.4.5. Modelos não lineares mistos.....	22
3.4.6. Modelos generalizados lineares mistos.....	23
3.4.7. Modelos generalizados aditivos.....	23
3.4.8. Modelos generalizados aditivos mistos.....	23
3.4.9. Organização concisa dos modelos apresentados.....	24
3.5. Abordagem Bayesiana.....	25
4. ARTIGO 1: TENDÊNCIAS ESPACIAIS E TEMPORAIS DO CRESCIMENTO E RELAÇÃO HIPSOMÉTRICA DO IPÊ-ROXO.....	27
5. ARTIGO 2: Spatial patterns and edge effects on soil nutrients in a forest fragment of southern Brazil.....	64
6. ARTIGO 3: SITE PROXIES FOR HANDROANTHUS HEPTAPHYLLUS IN A SUBTROPICAL FOREST OF SOUTHERN BRAZIL.....	87
7. DISCUSSÃO.....	110
REFERÊNCIAS.....	114

1. INTRODUÇÃO

As exportações brasileiras de madeira serrada de Ipê representaram mais de US\$ 35 milhões no ano de 2013 (à um preço médio de US\$ 1240/Mg), correspondendo a 12% das exportações brasileiras totais de madeira serrada com mais de 6 mm de espessura (SECRETARIA DE COMÉRCIO EXTERIOR, 2014), mas não existem informações específicas sobre o Ipê – Roxo. Além de sua madeira, a casca desta espécie específica é bastante valiosa no mercado internacional, podendo ser considerada uma *commodity* (GÓMEZ-CASTELLANOS; PRIETO; HEINRICH, 2009). Vista a importância econômica do Ipê – Roxo é surpreendente a escassez de trabalhos relacionados ao estudo do manejo desta espécie.

O manejo adequado de espécies florestais depende do entendimento e predição dos processos de crescimento das mesmas, uma vez que os investimentos na área florestal são de longo prazo. A predição do crescimento depende da modelagem do mesmo a partir de variáveis facilmente coletadas em uma floresta. Em florestas naturais de alta diversidade essa modelagem se torna complicada devido aos intensos processos de interação de uma árvore com o ambiente biótico e abiótico (FORRESTER, 2014). Assim sendo, a escolha de um método de modelagem adequado para essas necessidades é fundamental.

Os métodos de modelagem devem ser capazes de levar em consideração os diversos fatores que afetam o crescimento, além disso seus resultados devem ser válidos dadas as suposições teóricas de cada método. Mais especificamente, o método deve ser capaz de levar em consideração o efeito da dimensão (HUANG; TITUS, 1995), do sítio (FAJARDO; MCINTIRE, 2007; FOX; BI; ADES, 2007a) e das interações bióticas (FORRESTER, 2014) sobre o crescimento. Os resultados obtidos por cada método não podem ser tendenciosos, levando em consideração os efeitos da correlação temporal e espacial dos dados (BASCOMPTE; SOLÉ, 1995).

Esta tese está organizada em cinco partes: revisão de literatura, descrição dos dados, dois artigos específicos e uma discussão geral. A revisão de literatura trata de uma breve abordagem de aspectos relacionados à botânica da espécie, tendências de crescimento e métodos de modelagem do crescimento de árvores individuais. O

primeiro artigo trata de uma exploração dos dados através de uma análise de seus aspectos distribucionais univariados, de sua distribuição espacial e da modelagem da relação hipsométrica de indivíduos de Ipê – Roxo. O segundo artigo trata de uma exploração da distribuição espacial da disponibilidade de nutrientes das camadas superiores do solo e, mais especificamente, dos efeitos de borda da floresta e da tendência espacial destas variáveis e corresponde à um artigo aceito na revista *Soil Research*. O último artigo aborda um método de modelagem espaço-temporal explícita do crescimento do Ipê – Roxo e, da utilidade de candidatos de estimadores de sítio como forma de simplificação desta relação e corresponde à um artigo científico a ser submetido em revista competente. Por fim, uma discussão geral é apresentada como forma de indicar as ligações entre as partes da tese e comentar os avanços científicos alcançados pela pesquisa.

OBJETIVOS

Objetivo Geral

O objetivo deste trabalho foi modelar o crescimento do Ipê – Roxo, levando em consideração a estrutura temporal e espacial dos dados, através de diferentes procedimentos estatísticos e comparar a acurácia e plausibilidade biológica dos mesmos.

Objetivos Específicos

- Analisar os padrões espaciais do crescimento do Ipê – Roxo e a diversidade do componente arbóreo do fragmento florestal sob estudo;
- Construir um modelo hipsométrico para Ipê – Roxo usando um GAMM (*Generalized Additive Mixed Model*) como meio de modelar a dependência espacial dos dados;
- Avaliar os padrões espaciais de distribuição dos nutrientes do solo e o efeito da bordadura florestal na concentração desses nutrientes;
- Gerar um modelo Bayesiano de crescimento em diâmetro para Ipê – Roxo capaz de levar em consideração as correlações espaciais e temporais dos dados;
- Testar diferentes estimadores de sítio para a produção de árvores individuais de Ipê – Roxo em uma floresta de alta diversidade.

REVISÃO DE LITERATURA

Caracterização da espécie

1.1.1. Botânica

A *Handroanthus heptaphyllus* (Vell.) Mattos (LOZANO; ZAPATER, 2008; OLMSTEAD; ZJHRA, 2009) é uma árvore caducifólia, comumente atinge 10 a 35 m de altura, e 30 a 40 cm de diâmetro (1,3 m de altura). O tronco é reto, cilíndrico e, por vezes, tortuoso. A casca externa é grisácea, levemente áspera, com sulcos longitudinais pouco profundos e fissuras horizontais curtas e irregulares, desprendendo-se em escamas retangulares e grossas. A casca interna é fibrosa, marrom-claro e levemente rosada. As folhas são opostas digitadas, apresentando pecíolo de até 11 cm de comprimento, geralmente com cinco folíolos, com margem inteira ou levemente serrada. Os folíolos apresentam mechas de pelos na axila da nervura principal com as secundárias. As flores são grandes, rosadas a lilás, tubulares, vistosas, reunidas em panícula terminal. O fruto é silíquo, cilíndrico estreito, deiscente, com numerosas sementes. As sementes são cordiformes, tendendo à oblonga plana, apresentam superfície lisa lustrosa de cor marrom-claro, com presença de asa membranácea nas duas extremidades de cor marrom-claro transparente de até 3 cm de comprimento, sendo sua dispersão anemocórica (CARVALHO, 1994; KLEIN; REIS; REITZ, 1988).

1.1.2. Silvicultura

O ipê-roxo é uma espécie semi-heliófila (ORTEGA, 1995), que tolera sombreamento de média intensidade no estágio jovem (ENGEL; POGGIANI, 1990). Ele é medianamente tolerante as temperaturas baixas. Possui hábito irregular, com dominância apical não definida e bifurcações a várias alturas e próximas entre si. Apresenta desrama natural deficiente, necessitando de podas frequentes de condução e dos galhos, para aumentar sua altura comercial (CARVALHO, 2003).

O ipê-roxo pode ser plantado a pleno sol, em plantio puro, com desenvolvimento

satisfatório quando plantado em solos férteis, mas com forma inadequada; em plantio misto, associado com espécies pioneiras e secundárias, visando melhoria na forma do fuste, e em vegetação matricial arbórea, em faixas, na vegetação secundária e plantado em linhas (CARVALHO, 2003). Espécie que brota da touça, após corte.

1.1.3. Madeira

A madeira do ipê-roxo é densa (0,90 a 1,07 g.cm⁻³), a 15% de umidade (HORA; ZEEUW, 1979; PAULA; ALVES, 1997). O alburno é de coloração branco-amarelada ou creme. Cerne amarelo-escuro a marrom-oliva ou amarelo, até castanho-esverdeado. Madeira difícil de ser trabalhada, textura fina, grã oblíqua e entrelaçada, com aparência suave, alta durabilidade e resistente ao ataque de cupins (CARVALHO, 2003). Inclusões minerais são comuns na madeira desse gênero botânico (PACE et al., 2014). A madeira do ipê-roxo (serrada e roliça) é usada em construção civil e naval, carpintaria, marcenaria, e na confecção de tacos de assoalho e de bilhar, pontes, parquetes, vigas, postes, dormente, mourões e em outras aplicações (CARVALHO, 2003). Produz lenha de boa qualidade e é usada na fabricação de carvão (CONCEIÇÃO; PAULA, 1986).

A forragem do ipê-roxo apresenta 21% de proteína bruta e 8,8% de tanino (LEME; DURIGAN; RAMOS, 1994). O ipê-roxo é muito usado em medicina popular: a entrecasca é usada na forma de chá, no tratamento de gripes e depurativo do sangue: as folhas são utilizadas contra úlceras sifilíticas e blenorragias (CARVALHO, 2003). Essa espécie tem também propriedades anticancerígenas, anti-reumáticas e anti-anêmicas (BERG, 1986). Um pedaço do cerne, com espessura de 3 a 4 cm, triturado e deixado em infusão na água, é um remédio indicado para a cura do câncer (FRANCO; FONTANA, 1997).

O ipê-roxo é indicado para restauração de mata ciliar em locais sem inundações (SALVADOR; OLIVEIRA, 1989). Indivíduos de ipê-roxo são encontrados em matas ciliares somente em barrancos, não sendo atingidos diretamente pela inundação; isso sugere que os indivíduos jovens teriam seu crescimento afetado por longos períodos de alagamento, não sobrevivendo nas áreas com grande flutuação da coluna d'água

durante o período de cheia dos rios (DAVANSO-FABRO, 1998). As exportações de madeira de ipê da Amazônia Legal brasileira forma de mais de 80 milhões de dólares no ano de 2004, concretizando um crescimento de valor comercializado de 500% no período de 1998-2004 (SCHULZE et al., 2008).

1.1.4. Sanidade

O Ipê-Roxo é atacado no viveiro pelas doenças comuns nesse ambiente de produção de plantas, como fungos de semente caudados pela coleta e armazenamento inadequados bem como por fungos causadores de tombamento (AUER, 2001). O controle destas doenças é de amplo domínio de produtores de mudas.

Em sua fase adulta o Ipê é atacado por fungos causadores de manchas escuras no limbo foliar, *Asteromidium tabebuiae* e *Phaeoramularia tabebuiae* são as espécies causadoras destas manchas (AUER, 2001). Seu controle é limitado pelo porte das plantas a serem tratadas, sendo a aplicação de fungicida a medida comum para o controle. Seleção de plantas resistentes à esses patógenos seria uma medida mais eficiente de controle. Outras doenças comuns são a fumagina e a mancha de alga (AUER, 2001), no entanto essas doenças não chegam a ser causadores de grandes perdas produtivas.

Um grande número de insetos está associado ao Ipê-Roxo (SANTANA et al., 2005), mas a praga que mais se destaca é o *Trioza tabebuiae* causadora do enrolamento das folhas em espécies do gênero *Tabebuia spp.* Essa praga pode causar grandes prejuízos principalmente na fase de viveiro e, como não existem inimigos naturais, em grandes infestações faz-se necessário a aplicação de inseticidas sistêmicos (QUEIROZ et al., 2009).

Estimativa do crescimento de árvores individuais em florestas naturais

O crescimento de árvores individuais é definido como a mudança em dimensões de uma árvore ao longo do tempo (WEISKITTEL et al., 2011). As dimensões básicas de uma árvore são seu diâmetro, altura e volume. O volume de uma árvore consiste na

variável mais importante para fins de manejo florestal e determinação da biomassa de uma floresta. No entanto, determinações diretas (logicamente mais acuradas) de volume dependem de amostragem destrutiva (derrubada) e de várias medidas de comprimento e diâmetro de fuste e ramos. desta forma, estimativas diretas do volume se tornam caras e, muitas vezes, indisponíveis devido à limitações legais quanto à derrubada de árvores.

A altura é uma variável que possui grande implicações ecológicas em florestas naturais, estando relacionada com a sucessão e dinâmica florestal (CLARK; CLARK, 2001), e está diretamente relacionada com a produtividade de diferentes sítios, permitindo a construção de índices de sítio, que ordenam diferentes locais de acordo com sua produtividade (JAYARAMAN; LAPPI, 2001; VANCLAY, 1994). No entanto, em menor escala que o volume, a obtenção da altura também se configura em uma atividade demandante de tempo e recursos em levantamentos florestais (LEI et al., 2009). Além disso, a necessidade de utilização de distâncias e ângulos na estimativa da altura, torna a obtenção desta variável sujeita à erros, especialmente, em florestas naturais com sub-bosques densos (CRECENTE-CAMPO et al., 2010).

O diâmetro, por sua vez, se constitui em uma variável dimensional de árvores que facilmente obtida e relativamente pouco sujeita à erros em sua estimativa. Dada a correlação existente entre a diferentes variáveis, o diâmetro é utilizado para estimativas indiretas da altura e do volume. A relação estabelecida entre diâmetro e altura é chamada de relação hipsométrica. Os modelos de relação hipsométrica tem forma semelhante aos modelos de crescimento sigmoidal (em forma se 'S'), apresentando as fases de crescimento, inflexão e assíntota desta relação (ADAME; RÍO; CAÑELLAS, 2008). Apesar da relação hipsométrica ser influenciada pela idade e densidade de povoamentos, a utilização desta relação para classificação de sítios para florestas naturais não pode ser descartada (HUANG; TITUS, 1993; SCHMIDT; KIVISTE; GADOW, 2010; SKOVSGAARD; VANCLAY, 2013; TEMESGEN; HANN; MONLEON, 2007; VANCLAY, 1992). Por último, diâmetro e altura podem ser utilizadas para estimar o volume de árvores individuais, constituindo modelos volumétricos.

Obtenção dos dados de crescimento

Existem dois métodos básicos para obtenção do crescimento em diâmetro de árvores, nomeadamente: a utilização de parcelas permanentes e a dendrocronologia (BOWMAN et al., 2013). A utilização de parcelas permanentes requer apenas habilidades para medir o diâmetro de uma árvore e reencontrar a mesma árvore em uma subsequente remedição. No entanto, esse método é o mais demandante em termos de recursos financeiros e humanos para a medição do crescimento. Isto se deve à necessidade de estabelecer as parcelas e do tempo necessário para se obter o incremento. Além disso, taxas de crescimento lentas e erros de medição, comumente, levam à estimativas negativas de incremento (CLARK et al., 2007), um processo impossível biologicamente.

A dendrocronologia por sua vez depende do reconhecimento de anéis de crescimento em discos ou verrumas. Esse método se configura em um método rápido para construção de tendências de crescimento e de diretrizes para o manejo de florestas naturais (SCHÖNGART, 2008). Atualmente, existe demanda para madeira de alta qualidade provinda de florestas naturais, com extensas áreas florestais sendo exploradas para suprir essa demanda. No entanto, existe pouca informação sobre o crescimento de diversas espécies arbóreas exploradas e exploráveis, assim sendo, as diretrizes para manejo sustentado são insipientes, criando um paradoxo em que o manejo de florestas naturais de alta diversidade é desenvolvido ao mesmo tempo em que é realizado. A utilização da dendrocronologia para o planejamento de atividades florestais pode evitar ou reduzir o paradoxo de aprender - fazendo em ecossistemas tão importantes como florestas naturais (DOREMUS, 2007; STANKEY et al., 2003).

A existência de anéis de crescimento em árvores fora de zonas temperadas, foi questionada durante muito tempo devido à inexistência de períodos de forte limitação ao crescimento (LIEBERMAN et al., 1985). Apesar de os anéis de crescimento serem menos visíveis em áreas tropicais e subtropicais, a existência desses não é mais questionada (ROZENDAAL; ZUIDEMA, 2010), sendo uma metodologia utilizada inclusive para estudos da dinâmica de florestas naturais (ROZENDAAL; SOLIZ-GAMBOA; ZUIDEMA, 2010; SOLIZ-GAMBOA et al., 2010). No caso do Ipê – Roxo, a

existência de anéis de crescimento pode ser confirmada na literatura, com a própria espécie ou espécies filogeneticamente muito próximas (BOTOSSO; MATTOS, 2002; LISI et al., 2008; SCHNEIDER; SCHNEIDER; FINGER, 2000; VOLLAND-VOIGT et al., 2010). No entanto, a veracidade das estimativas de incremento obtidas por dendrocronologia dependem de datação cruzada (BOWMAN et al., 2013), baseada em curvas regionais padronizadas (NEHRBASS-AHLES; BABST, 2014), que são inexistentes ou insipientes para o sul do Brasil. Desta forma, a anuidade dos anéis de crescimento depende muito da experiência do pesquisador na identificação visual dos anéis de crescimento de determinada espécie.

Um outro problema da utilização da dendrocronologia é o viés que as estimativas de crescimento podem apresentar de acordo com a metodologia de amostragem escolhida (BOWMAN et al., 2013; NEHRBASS-AHLES; BABST, 2014). A estimativa do crescimento tende a ser tendenciosa quando a amostra se resume à árvores acima de um determinado diâmetro limite. Isso acontece pois árvores que, mesmo de diâmetros iguais, possuem idades diferentes, além disso, árvores que crescem mais lentamente tendem a viver mais tempo que árvores que crescem mais rapidamente (BIGLER; VEBLEN, 2009; BLACK; COLBERT; PEDERSON, 2008; BRIENEN; GLOOR; ZUIDEMA, 2012; ESPER et al., 2003). Ademais, a inclusão de somente árvores saudias exclui árvores em estado de senescência, o que superestima o crescimento de árvores de maior diâmetro (BOWMAN et al., 2013). Os métodos capazes de superar esse viés de amostragem são o censo e a amostragem completamente aleatória das árvores (NEHRBASS-AHLES; BABST, 2014).

Deteção das tendências de crescimento de árvores individuais

O crescimento de árvores individuais é resultado de duas forças: uma tendência ao aumento ilimitado das dimensões de uma árvore e restrições impostas pelo ambiente e pelo envelhecimento ontogenético desta mesma árvore (ZEIDE, 1993). No nível celular esses dois processos podem ser resumidos ao anabolismo e catabolismo. Para árvores crescendo em ambientes semelhantes o incremento em diâmetro tende a se correlacionar positivamente com o diâmetro, mas tende a diminuir uma vez que um

pico de incremento for atingido, devido à idade (BOWMAN et al., 2013). Assim sendo, uma função de incremento em diâmetro em função do diâmetro deve assumir uma forma de sino, semelhante à função de distribuição de probabilidade normal de Gauss (unimodal) e, igual ao comportamento da primeira derivada de funções de crescimento de forma sigmoidal.

Algumas outras variáveis podem ser listadas como candidatas à variáveis dependentes na modelagem do crescimento. O diâmetro futuro de uma árvore possui alta correlação com o diâmetro passado da mesma, no entanto, devido à essa alta correlação os efeitos ambientes sobre o crescimento são difíceis de detectar em processos de modelagem que se utilizam desta variável, assim sendo, o diâmetro futuro, salvo algumas exceções (KIERNAN; BEVILACQUA; NYLAND, 2008), é dificilmente utilizada como variável dependente. Outras alternativas são a transformação do crescimento em diâmetro ou em área basal (área transversal do fuste à 1,3 m de altura) de cada árvore, em taxas relativas de crescimento em relação à dimensão anterior. Essas taxas de crescimento relativo são matematicamente iguais à taxas absolutas de crescimento, no entanto, podem levar à estimativas mais tendenciosas quando comparadas à taxas absolutas de crescimento (MACFARLANE; KOBE, 2006).

O incremento em área basal é muito utilizado na detecção de tendências de crescimento de árvores individuais (ANDREASSEN; TOMTER, 2003; BUDHATHOKI; LYNCH; GULDIN, 2008; CONTRERAS; AFFLECK; CHUNG, 2011; FROESE; ROBINSON, 2007), e deve possuir o mesmo comportamento que as tendências de incremento em diâmetro (PARRESOL, 1995). Além disso, esses modelos tendem a possuir um maior coeficiente de determinação que modelos baseados no incremento em diâmetro (VANCLAY, 1992, 1994; WEISKITTEL et al., 2011). No entanto, o pico de incremento em área basal ocorre em dimensões maiores que o pico de incremento em diâmetro devido à relação quadrática entre as variáveis. Desta forma, é necessário amostrar árvores de diâmetro extremamente grande para se detectar essa tendência no incremento em área basal, o que é um fator limitante em termos práticos.

Uma característica na detecção de tendências de crescimento de árvores se refere à autocorrelação inerente aos dados (BRIENEN; ZUIDEMA; DURING, 2006;

FORTIN et al., 2008; FOX; ADES; BI, 2001; FOX; BI; ADES, 2007a, 2007b). A correlação entre as observações se dá de duas formas: no tempo (correlação temporal) e no espaço (correlação espacial). Quando presente nas análises de crescimento essas autocorrelações (daqui em diante chamadas apenas de correlações), tornam os resultados das análises e interpretação das mesmas inválidas (BENNINGTON; THAYNE, 1994; DE-MIGUEL et al., 2012; DE-MIGUEL; GUZMÁN; PUKKALA, 2013; GELMAN, 2005; NAVARRO-CERRILLO et al., 2013). A correlação temporal dos dados é um fenômeno bastante estudado na análise de séries temporais (GELMAN, 2007; LITTELL; STROUP; FREUND, 2002; PINHEIRO; BATES, 2000). Essa correlação acontece quando mais de uma observação de incremento de uma árvore é utilizada na detecção de tendências de crescimento. A correlação temporal pode ser facilmente detectada, quantificada e modelada das análises de tendências de crescimento com os métodos estatísticos hoje disponíveis (PINHEIRO; BATES, 2000).

A correlação espacial é uma característica de mais complexa detecção e descrição. Variogramas (ou semivariogramas) são os meios mais utilizados na descrição de dados espaciais (BIVAND; PEBESMA; GÓMEZ-RUBIO, 2008; FAJARDO; MCINTIRE, 2007). No entanto, correlogramas possuem um grande poder exploratório e descritivo dos dados espaciais (FOX; BI; ADES, 2007a, 2007b), da mesma forma, análises de padrão pontual também podem ser utilizadas na detecção da correlação espacial (LEDO et al., 2014). Além disso, existe um grande número de processos disponíveis para a modelagem da correlação espacial (DORMANN et al., 2007). A existência de um grande leque de opções levou à classificação da modelagem espacial como 'voo doo' por alguns cientistas (MERKS, 1992). De fato, a modelagem espacial pode ser considerada como uma forma de estimar o efeito de variáveis não observadas no campo (BIVAND; PEBESMA; GÓMEZ-RUBIO, 2008).

Uma utilização da correlação espacial é o uso da mesma para a modelagem espacial contínua de índices de sítio obtidos à partir de observações discretas no espaço (SCHMIDT; KIVISTE; GADOW, 2010). Além disso, dentro de um mesmo povoamento padrões espaciais da relação entre as árvores podem ser comprovados pela modelagem espacial. Árvores tendem a ter um crescimento espacial aleatório em períodos próximos à instalação do povoamento (FAJARDO; MCINTIRE, 2007),

posteriormente árvores próximas umas às outras tendem a ter um crescimento correlacionado positivamente no espaço, explicitando um efeito de micro - sítio sobre o crescimento (FAJARDO; MCINTIRE, 2007; FOX; BI; ADES, 2007a, 2007b). Uma fase de transição pode ocorrer até um período em que árvores próximas possuem crescimento correlacionado negativamente, devido ao efeito da competição (FAJARDO; MCINTIRE, 2007; FOX; BI; ADES, 2007a, 2007b).

Apesar de esses padrões serem identificáveis em florestas plantadas, florestas naturais de alta diversidade possuem um fator complicador durante a interação entre espécies, uma vez que não somente competição é fator, mas também a facilitação entre espécies (BERTNESS; CALLAWAY, 1994; CALLAWAY, 1995, 1997; CALLAWAY; BROOKER; CHOLER, 2002; LORTIE et al., 2004). Competição ocorre quando uma planta ou espécie exerce efeito negativo sobre o crescimento de outra e, facilitação ocorre quando pelo menos uma planta ou espécie se favorece da existência de outra planta (FORRESTER, 2014). Assim sendo, em florestas naturais, a correlação espacial é determinada por três fatores: micro – sítio, competição e facilitação. A quantificação e modelagem desses três efeitos em florestas de alta diversidade se configura em um desafio amostral e estatístico.

Modelagem do crescimento de árvores

Muitos processos estatísticos são candidatos para a modelagem do crescimento de árvores em florestas naturais, cada um apresentando um ambiente limitado para seu uso devido às assunções que cada um faz. Aqui serão apresentados os métodos frequencialistas mais comuns e simples utilizados na área florestal, dando-se ênfase para a capacidade de determinado método em levar em consideração a existência de correlações temporais e espaciais entre as observações.

Modelo linear geral

Modelos lineares são a base da estatística clássica aplicada (VENABLES; RIPLEY, 2002). Esse fato é particularmente verdadeiro na experimentação vegetal e

animal. O modelo é composto por uma variável resposta de interesse (Y_i), um número determinado de variáveis explanatórias candidatas (x_j) associadas aos seus coeficientes (β) e, um componente estocástico chamado de erro (ε_i). Assim o modelo fica especificado da seguinte forma:

$$Y_i = x_i\beta + \varepsilon_i, \text{ onde } \varepsilon_i \sim N(0, \sigma^2)$$

Deve ser ressaltado que o erro não é simplesmente adicionado na predição, mas é gerado pela distribuição da resposta, nesse caso, normal (VENABLES; DICHMONT, 2004). A segunda parte da equação significa que os erros do modelo devem possuir distribuição aproximadamente normal e devem ser independentemente e identicamente distribuídos (DORMANN et al., 2007). Desta forma o componente de erro pode ser reescrito da seguinte forma:

$$Y_i = x_i\beta + \varepsilon_i, \text{ onde } \varepsilon_i \sim \text{NIID}$$

O modelo acima descrito é bastante simples mas é inaplicável na maioria das situações e sua utilização leva, muitas vezes, à resultados enganosos. Primeiramente, é pouco provável que relações ecológicas apresentem uma relação linear. Variáveis resposta que não sejam contínuas, dificilmente irão gerar erros com distribuição normal, desta forma os intervalos de confiança da resposta média não é válida. Além disso, a violação da independência e da identidade dos erros faz com que os testes de significância dos coeficientes relacionados á diferentes variáveis resposta seja inválido.

Modelos não – lineares

A não linearidade de relações é um fato muito comum na área florestal, sendo que muitos modelos foram desenvolvidos para descrever diferentes relações (ZEIDE, 1989, 1993). Os modelos não lineares são muito semelhantes aos modelos lineares na sua definição:

$$Y_i = f(x_i\beta) + \varepsilon_i, \text{ onde } \varepsilon_i \sim N(0, I\sigma^2)$$

Outra forma de modelar relações não lineares é a utilização de modelos de suavização (WOOD, 2006a). Esses modelos se utilizam de funções de suavização (geralmente *splines*) para explicar diferentes relações entre variáveis resposta e explanatórias. Esses modelos podem ser definidos da seguinte forma:

$$Y_i = s(x_i\beta) + \varepsilon_i, \text{ onde } \varepsilon_i \sim N(0, I\sigma^2)$$

Modelo linear generalizado

Modelos lineares generalizados (NELDER; WEDDERBURN, 1972) diferem dos modelos lineares por assumirem uma função de distribuição de probabilidade prévia para a variável dependente que é distinta da Gaussiana. Além disso, uma função de ligação ($g(Y_i)$) é estabelecida entre os preditores lineares e a média da variável resposta. Desta forma, o modelo linear geral é apenas um tipo específico de um modelo linear generalizado. Assim sendo, modelos lineares generalizados podem ser definidos da seguinte forma:

$$g(Y_i) = x_i\beta$$

O modelo linear generalizado generaliza a regressão linear permite que a variância em cada ponto seja uma função da média estimada. Assim sendo, o modelo linear geral é apenas um caso específico de aplicação do modelo linear generalizado.

1.1.5. Modelo linear misto

Modelos lineares mistos (Modelos Hierárquicos, Modelos Multinível, *Nested Models*) (HENDERSON, 1953) são modelos em que os parâmetros variam em mais de um nível. Nesse caso, a matriz de covariância dos erros pode ser modelada em função de fatores e coeficientes aleatórios. Assim sendo, a estrutura dos erros é definida pelo

modelador em função dos resultados empíricos e experiência. No entanto, esse processo de modelagem é capaz de lidar com apenas uma das correlações inerentes ao crescimento de árvores, ou a correlação espacial ou a correlação temporal. O modelo é definido da seguinte forma:

$$\mathbf{Y} = \mathbf{X} \boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z} \mathbf{u} + \varepsilon_i, \text{ onde } \mathbf{u} \sim N(0, \mathbf{G}) \text{ e } \varepsilon_i \sim N(0, \mathbf{R} \sigma^2)$$

Esse modelo possui um componente semelhante ao modelo linear geral, que aqui é chamado de BLUE (*Best Linear Unbiased Estimator*), e um componente aleatório (\mathbf{u}), chamado de BLUP (*Best Linear Unbiased Predictor*). Esses termos (BLUE e BLUP) que foram utilizados na concepção do método de estimativa dos modelos lineares mistos estão caindo em desuso (HADFIELD et al., 2010). A utilização de modelos mistos na área florestal é uma necessidade visto a existência da correlação temporal e espacial dos dados, que pode ser modelada com a utilização desse processo estatístico.

1.1.6. Modelos não lineares mistos

Uma extensão natural dos modelos não lineares é a inclusão dos componentes aleatórios dos modelos lineares mistos, gerando modelos não lineares mistos (BATES; WATTS, 1988). Esses modelos apesar de muito úteis são pouco utilizados na área florestal, devido aos recursos computacionais e conhecimento necessários para sua estimativa. Esses modelos são definidos da seguinte forma:

$$\mathbf{Y} = f(\mathbf{X} \boldsymbol{\beta}) + \mathbf{Z} \mathbf{u} + \varepsilon_i, \text{ onde } \mathbf{u} \sim N(0, \mathbf{G}) \text{ e } \varepsilon_i \sim N(0, \mathbf{R} \sigma^2)$$

Os modelos não lineares mistos poderiam apresentar resultados semelhantes à modelos lineares mistos que se utilizem de polinômios. No entanto, esses polinômios possuem apenas poder descritivo comparados a modelos não lineares já estabelecidos que possuem considerações teóricas e mecânicos sobre os processos sendo analisados.

1.1.7. Modelos generalizados lineares mistos

Os modelos lineares generalizados mistos (GLMM – *Generalized Linear Mixed Models*) seguem modelos lineares mistos da mesma forma que modelos lineares generalizados seguem modelos lineares (BOLKER et al., 2009; BRESLOW; CLAYTON, 1993). O modelo fica assim definido:

$$g(\mathbf{Y}) = \mathbf{X} \boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z} \mathbf{u}, \text{ onde } \mathbf{u} \sim N(0, \mathbf{G})$$

1.1.8. Modelos generalizados aditivos

Modelos generalizados aditivos (GAM – *Generalized Additive Models*) (HASTIE; TIBSHIRANI, 1990, 1986) são modelos generalizados com um predito linear envolvendo a soma de funções de suavização de variáveis (WOOD, 2006a). Esses modelos além de permitirem a liberdade de se trabalhar com variáveis independentes de qualquer distribuição exponencial, através do uso de funções de suavização, são capazes de revelar padrões a partir de variáveis explicativas das quais não se tem conhecimento do seu comportamento mecânico (DORMANN et al., 2007).

$$g(\mathbf{Y}) = \mathbf{X} \boldsymbol{\beta} + s_1(\mathbf{x}_1) + s_2(\mathbf{x}_2, \mathbf{x}_3) + \dots + \varepsilon_i, \text{ onde } \varepsilon_i \sim N(0, \mathbf{R} \sigma^2)$$

1.1.9. Modelos generalizados aditivos mistos

A extensão de modelos generalizados aditivos denominada de modelos generalizados aditivos mistos (GAMM – *Generalized Additive Mixed Models*) (WOOD, 2006a) são capazes de levar em consideração relações não lineares entre variáveis e correlação temporal dos dados. Além disso, pode levar em consideração a correlação espacial através do ajuste bi – dimensionais nas coordenadas geográficas. Talvez esse seja o método mais flexível para levar em consideração a correlação espacial e temporal dos dados ao mesmo tempo (SCHMIDT; KIVISTE; GADOW, 2010) sem entrar no campo da estatística Bayesiana (CRESSIE; WIKLE, 2011). O modelo é assim

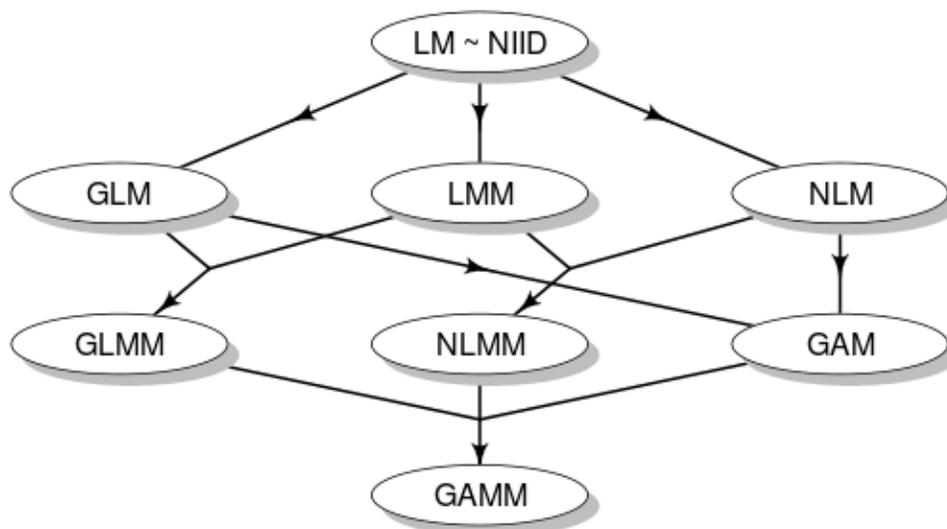
definido:

$$g(\mathbf{Y}) = \mathbf{X} \boldsymbol{\beta} + s_1(\mathbf{x}_1) + s_2(\mathbf{x}_2, \mathbf{x}_3) + \dots + \mathbf{Z} \mathbf{u} + \varepsilon_i, \text{ onde } \mathbf{u} \sim N(0, \mathbf{G}) \text{ e } \varepsilon_i \sim N(0, \mathbf{R} \sigma^2)$$

1.1.10. Organização concisa dos modelos apresentados

Um meio mais simples de visualizar os diferentes tipos de modelos e as suas extensões é organizá-los em um diagrama (Figura 1). Apesar de o entendimento (capacidades e limitações) dos quatro primeiros modelos apresentados no diagrama ser suficiente para o conhecimento das aplicações dos modelos seguintes, existem vários fatores complicantes na estimativa de cada um. Um exemplo claro são os GLMMs que possuem pelo menos quatro algoritmos disponíveis para sua estimativa (BOLKER et al., 2009). Esses fatores complicadores fogem do escopo deste trabalho mas podem ser facilmente acessados na bibliografia citada.

Figura 1 – Organograma dos diferentes métodos mais simples de modelagem disponíveis para a modelagem do crescimento de árvores em florestas naturais.



Onde: LM ~ NIID representa o modelo linear geral que assume a linearidade

entre a variável dependente e a(s) variável(is) independente(s) e que seus erros são identicamente e independentemente distribuídos, seguindo uma distribuição normal; NLM = modelos não lineares; LMM = modelos lineares mistos; GLM = modelos lineares generalizados; NLMM = modelos não lineares mistos; GLMM = modelos lineares generalizados mistos; GAM = modelos aditivos generalizados; e GAMM = modelos generalizados aditivos mistos.

Durante a elaboração desta tese diversos métodos foram utilizados, no entanto, não é o fim deste trabalho a comparação de diferentes métodos de estimativa para os dados coletados. Isto se deve, em parte, ao paradigma *no free lunch* (sem almoço grátis) que estabelece que um dado método de análise quando considerado o melhor para a análise de um dado conjunto de dados não necessariamente será o melhor para outro conjunto de dados. O outro aspecto para a não comparação de métodos estatísticos nesta tese se refere a imperfeição dos dados, ou seja, inerentemente a coleta de informações é a existência de erros neste processo, o que torna qualquer comparação de métodos de estimativa condicionada ao conjunto de dados. A comparação efetiva de métodos de estimativa deve ser feita através de dados simulados (artificiais), nos quais se conhecem os parâmetros e a magnitude dos erros.

No entanto, é evidente, que dentre os métodos supracitados existe um *crescendo* de flexibilidade. Assim sendo, para cada conjunto de dados utilizados nesta tese foi escolhido o método que mais se adaptava as necessidades do mesmo. Desta forma, as soluções aqui apresentadas podem ser consideradas não ótimas e condicionadas às escolhas do autor, assim como qualquer outra pesquisa de modelagem e predição.

1.2. Abordagem Bayesiana

Na abordagem frequencialista (ou Fisheriana), cada repetição de um conjunto de dados (y_i) e o parâmetro desconhecido estimado (β_i) do modelo usado na análise desse conjunto de dados são vistos como desvios aleatórios do valor do parâmetro real. Na abordagem Bayesiana, as incertezas sobre a magnitude do parâmetro real são feitas

condicionadas aos valores observados no conjunto de dados (agora considerados fixos) e uma distribuição formalmente assumida *a priori* (prior). Desta forma, a inferência Bayesiana não depende de uma hipotética replicação assintótica do conjunto de dados. Desta forma, as inferências Bayesianas sobre o valor dos parâmetros são válidas para qualquer tamanho amostral (DORAZIO, 2016).

O embasamento da teoria Bayesiana foi desenvolvida no Século XVIII de forma independente por Thomas Bayes e Simon Pierre Laplace, este aplicou a teoria em estudos demográficos (BLANGIARDO; CAMELETTI, 2015). Mais especificamente, as inferências são baseadas no teorema de Bayes, que pode ser descrito da seguinte forma:

$$P(\beta|Y) = \frac{P(Y|\beta) \cdot P(\beta)}{P(Y)}$$

Onde o termo à esquerda representa a densidade posterior que expressa quantitativamente como os priors sobre a magnitude de β mudam dado um modelo para os dados e as informações no conjunto de dados (DORAZIO, 2016).

No entanto, a utilização dos métodos Bayesianos para análise de problemas práticos é limitada devido à dificuldade de integração de intervalos associados à variáveis contínuas. Assim sendo, a utilização de métodos frequencialistas para a análise de dados foi predominante durante o Século XX. Porém, o advento de recursos computacionais relativamente baratos e o desenvolvimento dos métodos de *Markov Chain Monte Carlo* (MCMC) (GELFAND; SMITH, 1990) vem permitindo a utilização dos métodos Bayesianos em larga escala. Quiçá o Século XXI será o período de combinação da utilização de métodos Bayesianos e frequencialistas (LITTLE, 2006).

Apesar de poder ser aplicado em todos os casos existentes, o método de MCMC é computacionalmente intenso se comparado com os métodos frequencialistas, com muitas análises tomando horas uso de um computador pessoal (ZUUR; SAVELIEV; IENO, 2014). Como forma de superar essa limitação, nos últimos anos foram desenvolvidos diversos métodos para a aplicação do teorema de Bayes na análise de conjunto de dados cada vez maiores e modelos de crescente complexidade,

conhecidos como *Approximate Bayesian Computation* (ABC) (GREEN et al., 2015). Um desses métodos com maior visibilidade e potencial é o INLA (*Integrated Nested Laplace Approximation*) (RUE; MARTINO; CHOPIN, 2009), que possui codificação simples mesmo em casos que o número de parâmetros é grande como é o caso da análise de dados espaço-temporais (BLANGIARDO; CAMELETTI, 2015).

As vantagens dos métodos Bayesianos em estimativas espaço-temporais se devem a intuitividade deste método. Para qualquer que seja a condição dos dados e o modelo utilizado a fórmula de estimativa sempre se refere ao teorema de Bayes. Desta forma, qualquer que seja a dependência entre os dados, a especificação desta dependência representa apenas mais um *prior* a ser aplicado à esta fórmula. A utilização de *splines* pelo INLA confere à este algoritmo uma flexibilidade para a estimativa de relação de qualquer formato. Por último, cabe ressaltar a natureza probabilística das estimativas Bayesianas, que leva em consideração a natureza aleatória dos dados.

2. ARTIGO 1: TENDÊNCIAS ESPACIAIS DO CRESCIMENTO E RELAÇÃO HIPSOMÉTRICA DO IPÊ-ROXO

RESUMO

Os padrões espaciais são característica inerente ao crescimento de árvores e florestas. O objetivo deste trabalho foi descrever os padrões espaciais de crescimento de Ipê – Roxo em floresta natural. Para tanto, em um fragmento de Floresta Estacional Decidual foi realizado censo das arvores de Ipê – Roxo, sendo medido as dimensões destas árvores e seus competidores definidos por parcelas de Bitterlich. Os padrões de distribuição espacial não diferiram da completa aleatoriedade espacial quando avaliados pela função K de Ripley. As parcelas Bitterlich foram insuficientes para caracterizar a diversidade devido a utilização do fator de área basal igual à 2. No entanto, o conjunto das parcelas se mostrou capaz de descrever a comunidade que se mostrou bastante diversa com um total de 60 espécies arbóreas amostradas. A altura das árvores de Ipê – Roxo foi modelada em função do diâmetro, Índice de Ocupação de Copa e padrão espacial latente através de *Generalized Additive Mixed Models* (GAMM) e, o modelos mais complexos se mostraram mais eficientes em termos de ajuste na caracterização desta variável. A relação hipsométrica estimada por *splines* do GAMM mostraram conformidade com as tendências biologicamente plausíveis.

Palavras – Chave: Padrões pontuais; Suavização espacial; Diversidade.

ABSTRACT

Spatial patterns are an inherent feature of trees and forests growth. The objective of this research is to describe spatial growth patterns of Red Lapacho in a natural forest. Therefore, in a Subtropical Deciduous Forest fragment a census of Red Lapacho trees was carried out, with the dimensions of these trees and their competitors defined by Bitterlich plots being measured. Patterns of spatial distribution did not differ from complete spatial randomness when evaluated by Ripley's K function. The Bitterlich plots were not able to characterize forest diversity due to the utilization of basal area factor of 2. However, the grouping of plots was able to describe a very diverse forest community comprising a total of 60 sampled tree species. The height of Red Lapacho trees was modeled as a function of diameter, Crown Occupancy Index and latent spatial pattern using Generalized Additive Mixed Models (GAMM) and, the more complex models were shown to be more efficient in terms of fit when describing this variable. The height – diameter relationship estimated by splines from GAMM showed conformity with the biologically plausible trends.

Keywords : Point patterns; Spatial smoothing; Diversity.

1. INTRODUÇÃO

Padrões espaciais são componentes importantes do crescimento de florestas. Em plantações florestais, a uniformidade de distribuição das plantas é fundamental para a obtenção de estimativas do crescimento bem como para o planejamento de atividades de desbaste e colheita. O espaçamento homogêneo das árvores garante que todas essas tenham iguais condições de disponibilidade de recursos e que variações do seu crescimento sejam devidas apenas à variação genética entre plantas. Estatisticamente, esse padrão espacial é denominado regular e em análise de padrões espaciais pontuais significa que existe uma repulsão entre árvores em distâncias fixas (BADDELEY et al., 2014).

No entanto, esta homogeneidade se mantém apenas em pequenas distâncias, uma vez que variações de solo, clima e relevo levam a variações consideráveis da produtividade florestal. A quantificação desta variação sofre do muito comum problema de dimensionalidade, uma vez que a avaliação de todos os fatores que influenciam essa variação é de custo muito elevado quando não inacessível. Desta forma, indicadores de produtividade com baixo custo de obtenção são comumente utilizados na área florestal. O mais comum desses índices é o chamado índice de sítio, que se baseia na altura média das maiores árvores de uma região de uma plantação (BONTEMPS; BOURIAUD, 2013).

Em florestas naturais, a distribuição espacial das árvores é influenciada por fatores sincológicos e autoecológicos de uma dada espécie. A distância de dispersão, relações de predação e a disponibilidade de ambiente adequado para o desenvolvimento de uma espécie são os fatores mais importantes para sua distribuição espacial. Desta forma, as espécies arbóreas tendem a ter distribuição espacial agregada em florestas naturais, embora um padrão aleatório também é comum (CONDIT et al., 2000). Tendências espaciais de crescimento florestal em maiores distâncias também existem, no entanto, sua quantificação é de maior dificuldade devido à natureza heterogênea de florestas naturais (VANCLAY, 1992).

A quantificação do crescimento de florestas naturais tem se tornado mais fácil porque os recursos computacionais são cada vez de mais fácil acesso, permitindo o

desenvolvimento de modelos de crescimento para cada espécie comercial. Um exemplo disso é o SYMFOR (PHILLIPS; GARDINGEN, [s.d.]), um modelo espacialmente explícito para simulação do crescimento de florestas naturais baseado em árvores individuais. Esse modelo foi desenvolvido no leste asiático para florestas de Dipterocarpaceae que ocorrem nessa região. Este modelo foi testado com algum sucesso no Brasil (GARDINGEN; VALLE; THOMPSON, 2006), no entanto possui como limitação a incapacidade de levar em consideração as variações espaciais de crescimento devido ao sítio.

Uma das espécies madeireiras comerciais de maior valor no Brasil é o Ipê, sendo que várias espécies do gênero botânico *Handoanthus spp.* tem sua madeira comercializada sob a designação de Ipê. No sul do Brasil ocorre a espécie *Handroanthus heptaphyllus*, ou Ipê – Roxo, também conhecida pela qualidade de sua madeira e propriedades medicinais de sua casca (SCHULZE et al., 2008). Apesar de seu apelo comercial, a quantidade de pesquisas sobre o crescimento desta espécie é pequena e nenhum leva em consideração os padrões espaciais de crescimento.

Desta forma, o objetivo deste estudo foi descrever os padrões espaciais de crescimento de Ipê – Roxo em um fragmento de floresta natural em Santa Maria, RS. Também foram objetivos, a avaliação estatística da distribuição espacial de árvores de Ipê – Roxo e de suas dimensões deve ser realizada, bem como a caracterização do ambiente sinecológico. Por último, buscar avaliar indiretamente a variação espacial do crescimento através da altura das árvores.

2. METODOLOGIA

2.1. Descrição do local de estudo

A Depressão Central do Rio Grande do Sul está localizada no coração do Estado e se configura como um importante entroncamento ferroviário e rodoviário. A região de Santa Maria – RS está inserida na unidade morfoestrutural da Bacia Sedimentar do Paraná, formada por sobreposições de derrames de lava e deposição sedimentar de camadas vermelhas (SARTORI, 2009). A Depressão Central se formou a partir de processos de dissecação fluvial e erosão. Assim o relevo fica marcado por ondulações e a presença da Serra Geral ao norte. Este processo formou neossolos nas encostas da Serra Geral, partes planas dominadas por argissolos e, em áreas onde há excesso de umidade, formam - se planossolos e gleissolos, ambos hidromórficos (DALMOLIN; PEDRON, 2009).

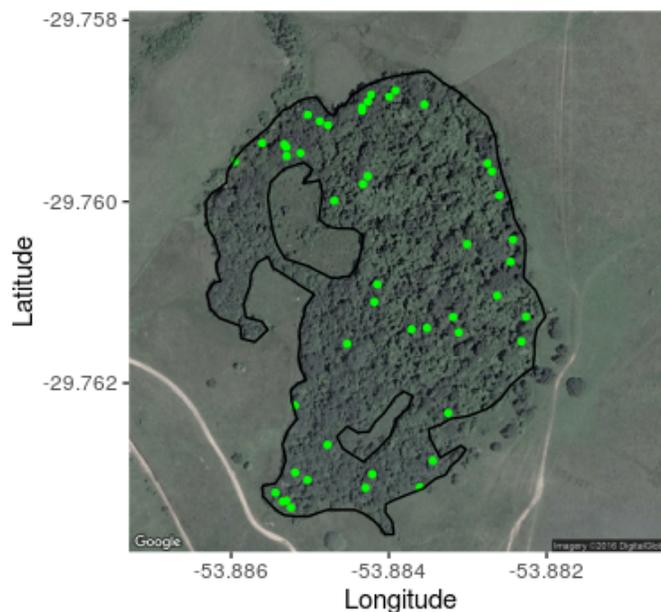
O clima da Depressão Central é mesotérmico úmido (Cfa segundo a classificação de Köppen), sem estação seca definida. No entanto, é uma das regiões mais quentes do Rio Grande do Sul e sujeito à geadas moderadas no inverno, período no qual são registrados excessos hídricos. Apesar de as médias de precipitação não apresentar um período de seca, os déficits hídricos duram em torno de sete meses e períodos de seca aleatórios são comuns (HELDWEIN; BURIOL; STRECK, 2009).

A vegetação da região é governada pela transição de relevo, nas encostas da Serra Geral ocorre e Floresta Estacional Decidual, limite austral da Floresta Atlântica. À medida que diminui a altitude ocorre uma transição lenta para o Bioma do Pampa. Este extremamente degradado pela bovinocultura e pela cultura do arroz irrigado. Já as serras da região apresentam grandes extensões florestadas que se regeneraram a partir do êxodo rural e abandono de terras ocorrido nas últimas décadas. Esta floresta apresenta baixo valor econômico e grande variabilidade estrutural e florística, devido à exploração de espécies madeireiras e da agricultura migratória (MARCHIORI, 2009). Como o restante da Floresta Atlântica, este bioma encontra-se extremamente fragmentado. Estima-se que quase metade de toda a Floresta Atlântica esteja a menos de cem metros de uma bordadura (RIBEIRO et al., 2009), causando grandes mudanças

no ambiente e estrutura da floresta (BRANCALION et al., 2013; TABARELLI et al., 2010).

A área de estudo (Figura 1) está inserida no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM) pertencente ao Exército Brasileiro, e está localizada a oeste da cidade de Santa Maria, no bairro Boi Morto. O CISM possui uma área total de 5866,99 hectares destinado a proporcionar apoio necessário à instrução dos quadros e da tropa das Organizações Militares da região. O fragmento sob estudo é apenas uma das muitas áreas florestadas do CISM, e nesse local, a floresta do local apresenta estrutura diversificada, com áreas densas e de grande área basal, até áreas dominadas por cipós com baixa densidade de árvores. O local é sujeito à pastoreio de pouca intensidade por bovinos.

Figura 1 – Localização da área de estudo sobre crescimento de Ipê – Roxo em Santa Maria, Rio Grande do Sul. As árvores individuais analisadas são indicadas com pontos de cor verde clara, os limites de bordadura do fragmento são indicados pelas linhas pretas.



Fonte: Google Earth

2.2. Coleta de Dados

O fragmento florestal utilizado nesta pesquisa possui área de aproximadamente 13,3 hectares. Os dados foram coletados entre os anos de 2013 e 2015. Foram analisados 48 árvores de Ipê – Roxo (*Handroanthus heptaphyllus* (Vell.) Mattos), esta figura representa o censo dos indivíduos presentes no fragmento sob estudo. As árvores tiveram sua circunferência na altura do peito (CAP), 1,3 metros de altura, medidos com uma fita métrica, sua altura comercial e total obtida com um Vertex IV e, o diâmetro na altura comercial estimado com um Criterion. Quando existia visibilidade do fuste à altura do peito do mesmo ponto em que foi possível estimar o diâmetro na altura comercial, como forma de se comparar os dois métodos de estimativa do diâmetro, foi estimado o diâmetro na altura do peito (DAP) com o Criterion. Por último foi avaliada visualmente a competição por cipós através do índice de ocupação de copa (IOC) (HEIJDEN et al., 2010). As coordenadas geográficas de cada árvore foram obtidas com um GPS (*Global Positioning System*) Garmin, a partir de no mínimo 300 observações para construção da posição média, com o sistema de coordenadas UTM (Universal Transversa de Mercator) e *datum* WGS84 (*World Geodetic System* – 1984).

A densidade do povoamento foi obtida através de estimativas pontuais de densidade (BITTERLICH, 1947; SPURR, 1962). Para tanto, foram estimadas as distâncias, com ajuda de um Vertex IV, e a CAP de cada árvore dentro de um fator de área basal (FAB) igual à 2, este fator foi escolhido por ser o número inteiro mais próximo ao FAB ideal determinado por pesquisas anteriores (DANIELS et al., 1979). A escolha de um critério objetivo para determinação quais árvores devem ser incluídas em uma estimativa pontual de densidade da floresta é fundamental para a comparação entre diferentes estudos de crescimento. Além disso, todas as árvores incluídas nas parcelas de área variável foram identificadas ao nível de espécie botânica.

Para a estimativa do crescimento das árvores de Ipê – Roxo foram retirados dois rolos de incremento posicionados transversalmente entre si à 1,3 metros de altura do fuste. Estas coletas foram realizadas entre setembro de 2013 e outubro de 2015. Estes rolos foram secos ao ar e posteriormente colados em bases de madeira. Para a visualização dos anéis de crescimento os rolos de incremento foram desgastados com

lixas de grã progressivamente menores até apresentarem um brilho homogêneo na sua superfície. A identificação dos anéis de crescimento foi feita com ajuda de um microscópio. Os padrões de formação de vasos, lenho tardio e anéis de crescimento (BOTOSSO; MATTOS, 2002; LISI et al., 2008; VOLLAND-VOIGT et al., 2010) foram inicialmente visualizados em discos retirados da base do fuste de árvores de Ipê – Roxo com idade conhecida, posteriormente partiu-se para a identificação dos anéis de crescimento nas verrumas. Os anéis foram marcados com lápis e os incrementos medidos com ajuda do *software* Image Pro – Plus (CYBERNETICS, 2002).

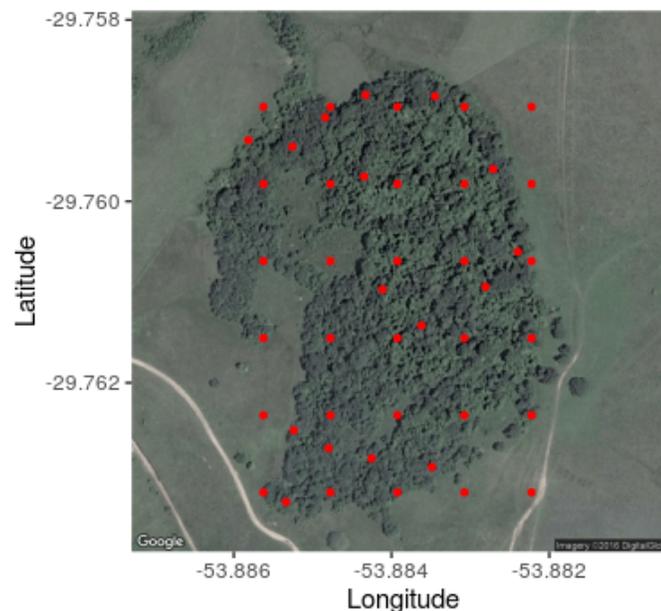
Como forma de avaliar o componente edáfico da área sob estudo, foi estabelecida uma grade regular com 30 pontos adicionados outros 16 pontos de coleta de solo em áreas próximas à árvores ou grupos de árvores de Ipê – Roxo (Figura 2). Nesses locais de coleta, o solo foi trado até uma profundidade de 1 metro, e o perfil do solo foi reconstruído e fotografado em uma canaleta de plástico. Concomitantemente, foram coletadas 3 sub – amostras de solo até a profundidade de 20 centímetros, essas amostras foram misturadas e todos resíduos orgânicos destas foram removidos. As amostras compostas foram acondicionadas em sacos plásticos e levadas até o Laboratório de Solos da UFSM, onde foram submetidos ao procedimento padrão de análise de solos.

2.3. Análise estatística

2.3.1. Descrição dos dados

Histogramas de frequência foram gerados como forma de descrição da distribuição univariada das variáveis quantitativas, a esses histogramas foram adicionadas linhas para indicação da média de seus valores e seus quartis: primeiro quartil (25% dos dados), mediana e terceiro quartil (75% dos valores). Todos os histogramas foram gerados utilizando um critério objetivo de divisão de classes (STURGES, 1926). Para a intensidade do processo pontual da distribuição espacial das árvores de Ipê – Roxo foi computada a estimativa de kernel da intensidade com correção de efeito de bordadura pelo método de Diggle. A comparação da distribuição

Figura 2 – Localização da área de estudo sobre crescimento de Ipê – Roxo em Santa Maria, Rio Grande do Sul. Os pontos de coleta de amostras de solo são indicadas com pontos de cor vermelha.



Fonte: Google Earth

espaical da árvores foi comparada com a completa aleatoriedade espacial através de um envelope de 99 simulações deste processo seguindo a função K de Ripley (BADDELEY et al., 2013).

Os processos pontuais marcados (diâmetro, altura e área basal estimada por Bitterlich) foi usada a suavização de kernel Gaussiana novamente com a correção de bordadura pelo método de Diggle. Para o teste da dependência espacial dos processos pontuais marcados foi utilizada a correlação marcada de Stoyan, que computa a estimativa condicional de valores dado um distância entre esses. Os valore de comparação com a completa aleatoriedade espacial foram feitas com 99 simulações (nível de significância = 0,01) usando a função K de Ripley e a correção de bordadura de Ohser, que é capaz de se adaptar à todas as geometrias de bordadura (BADDELEY et al., 2013).

Foi realizada comparação entre os métodos de estimativas de diâmetro (fita métrica e *Criterion*) através das diferenças absolutas entre estes valores e teste de Shapiro – Wilk de adequação destas diferenças à distribuição Gaussiana. Esta

comparação foi realizada pela distinta natureza dos métodos de estimativa do diâmetro, com o Criterion o diâmetro é estimado de forma indireta através da triangulação entre uma dada distância e um ângulo e, com fita métrica o diâmetro é estimado de forma direta, dividindo-se o valor de uma observação de circunferência por π . Os fatores de forma gerados pela diferentes estimativas foram analisados através de um histograma e sua plausibilidade avaliada na discussão. O volume total presente na floresta foi calculado a partir dos valores previamente estimados e discutidos.

Em levantamentos florísticos muitas espécies não são detectadas pelo método amostral. Para o cálculo do número de espécies não observadas existem vários métodos que se baseiam na incidência de espécies raras em uma coleção de parcelas. Destes métodos se destacam o Jackknife de primeira e segunda ordem, que calculam o número assintótico de espécies baseados em espécies que aparecem em apenas uma parcela ou espécies que aparecem em uma ou duas parcelas, respectivamente (CARREÑO-ROCABADO et al., 2012). Este é um procedimento que pode ser utilizado como meio de avaliação da suficiência amostral florística.

Outro método mais comumente utilizado nessa avaliação de suficiência é o estudo da relação espécies – área (PLOTKIN et al., 2000). Para avaliação da suficiência de cada amostra pelo método de Bitterlich foram construídas curvas de rarefação (número de espécies para cada árvore amostrada) para cada uma das parcelas. A curva de acumulação de espécies em função da área amostrada, ou número de parcelas no caso de parcelas de área variável, é o método mais utilizado para avaliar se o número de parcelas é suficiente para representar a comunidade. Para evitar que a construção desta curva seja tendenciosa, foi construída uma curva média e seu desvio padrão a partir de 1000 permutações aleatórias, ou subamostragem sem reposição, a partir do número de espécies de cada parcela.

Para a análise de diversidade foi calculado o índice de Shannon – Wiener e a equabilidade de Pielou. Para a partição da diversidade total (gamma) em componentes independentes de diversidade entre parcelas (beta) e das parcelas (alpha), foi utilizada a metodologia de *bootstrap* com 100 realizações que permite a comparação com diferentes áreas (JOST, 2007). Estes valores foram transformados em valores de diversidade efetiva, ou números de Hill, que também permitem a comparação com

estudos usando índices de diversidade distintos do Shannon – Wiener.

As espécies identificadas tiveram sua nomenclatura padronizada através da base de dados disponível no endereço eletrônico tropicos.org. Para cada espécie foram calculados a densidade e área basal estimada por hectare através da transformação de valores obtidos com as parcelas de Bitterlich (GORENSTEIN, 2002). Estes valores foram utilizados para o cálculo de índices fitossociológicos de dominância, densidade, frequência e valor de importância para todas as espécies encontradas.

2.3.2. Relação hipsométrica

A relação hipsométrica (altura total em função do diâmetro) foi modelada por ser considerado um indicativo de sítio em florestas naturais (JAYARAMAN; LAPPI, 2001; VANCLAY, 1995) e por corresponder à uma relação básica no estudo do crescimento de árvores e florestas (ASSMANN, 1970). Foram testados 3 modelos básicos com crescente grau de complexidade. No modelo 1, a altura foi modelada em função do diâmetro usando TPRS (*thin-plate regression splines*) com penalizações por um produto tensor. As *splines* tendem a realizar um super ajuste dos dados, o que leva à um modelo com bons valores de ajuste mas sem interpretabilidade biológica e, portanto, sem utilidade preditiva. Para evitar este problema o critério de ajuste utilizado foi o REML (*Restricted Maximum Likelihood*) (WOOD, 2006a). Utilizando o mesmo procedimento, o modelo 2 foi ajustado com a adição do IOC como variável discreta. Para o modelo 3 foi adicionado um produto tensor espacial em função das coordenadas de cada árvore, novamente utilizando TPRS, pois este método possui boas propriedades preditivas em ambientes bi-dimensionais (WOOD, 2006b). Para evitar o super ajuste desta suavização espacial foi adicionada uma estrutura de covariância espacial esférica.

Todos os modelos citados foram ajustados usando GAMM como método de ajuste. Os 3 modelos base foram ajustados assumindo distribuição Gaussiana e Gamma da variável dependente, utilizando função de ligação de identidade e logarítmica, respectivamente. A comparação dos modelos foi realizada utilizando os critérios de ajuste do AIC (*Akaike information criteria*) e BIC (*Bayesian information*

criteria), nos quais quanto menor o valor do critério de ajuste, melhor é a performance do modelo. Para o modelo com melhor ajuste foram gerados gráficos da relação altura – diâmetro para verificar sua plausibilidade biológica. Também foram gerados gráficos de resíduo (para verificar a existência de heterocedasticidade) e QQ (para verificar a normalidade dos resíduos). A normalidade dos resíduos foi testada utilizando o método de Shapiro – Wilk. Por último, foi analisado o gráfico de níveis gerado pelo ajuste espacial do modelo escolhido. Todas as análises estatísticas foram realizadas se utilizando do programa computacional R (R CORE TEAM, 2016).

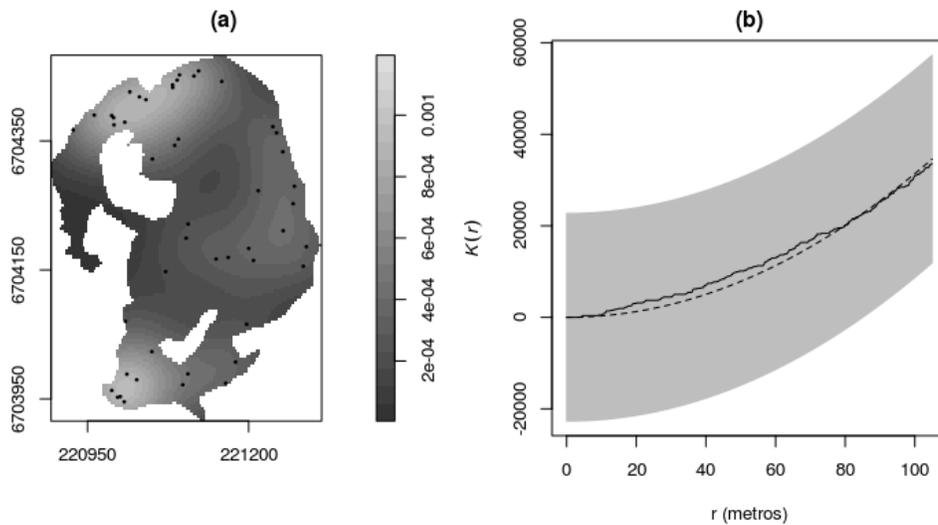
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Descrição dos dados

3.1.1. Densidade e distribuição diamétrica

Foram encontradas 48 árvores de Ipê – Roxo (*Handroanthus heptaphyllus*) (Figura 3) no fragmento sob estudo. Isto representa um valor alto de quase 4 indivíduos/ha comparado com outros estudos. Em um inventário de larga escala realizado no estado vizinho de Santa Catarina a densidade média combinada de diferentes espécies do mesmo gênero foi de 0,4 indivíduos/ha na Floresta Ombrófila Densa (VIBRANS et al., 2012a), 0,2 indivíduos/ha na Floresta Ombrófila Mista (VIBRANS et al., 2012a) e apenas 0,04 indivíduos/ha (VIBRANS et al., 2012b) na mesma formação vegetal do presente estudo. Na Floresta Amazônica a densidade agregada de diferentes espécies de Ipê variam de 0,4 até 3 indivíduos/ha (SCHULZE et al., 2008). Desta forma, apesar de a densidade apresentada neste estudo poder ser considerada alta em relação à maioria dos estudos não existe um indício claro de que estas densidades sejam extremas, podendo facilmente ocorrer manchas florestais em que a densidade de espécies do gênero *Handroanthus spp.* é maior que as aqui observadas.

Figura 3 – (a) Distribuição espacial de indivíduos de Ipê – Roxo (*Handroanthus heptaphyllus*) em um fragmento de Floresta Estacional Decidual em Santa Maria – RS. A escala do mapa indica a densidade de indivíduos por metro quadrado estimada por uma função de kernel suavizada. (b) Estimativa da função K de Ripley dos dados observados com envelopes de simulação para a completa aleatoriedade espacial.



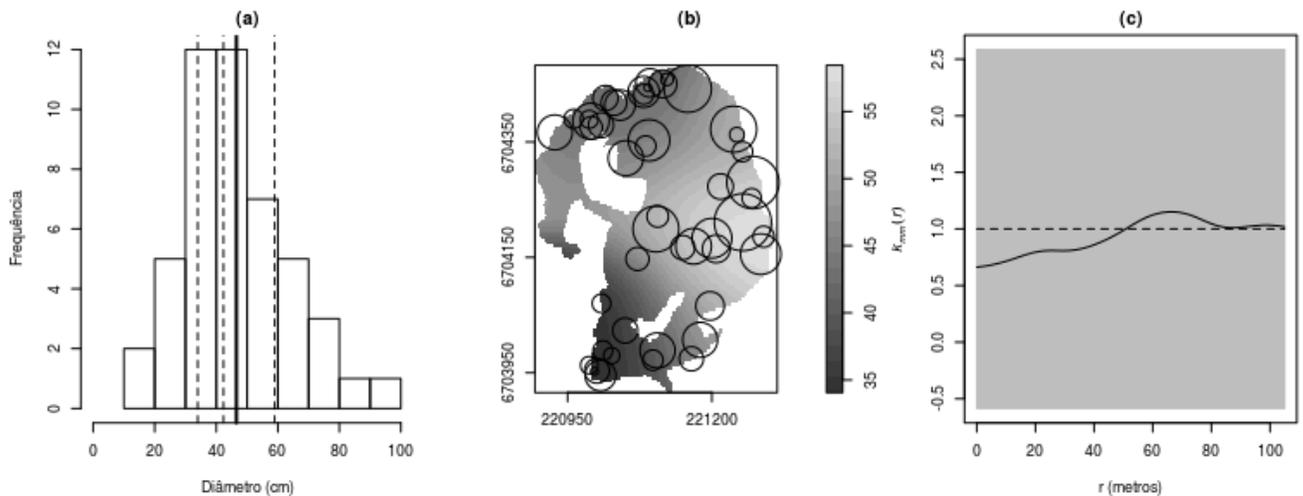
Fonte: Arquivo pessoal

A distribuição espacial das árvores de Ipê – Roxo não diferiu significativamente da aleatoriedade de acordo com a função K de Ripley (Figura 4). O padrão espacial mais comum de distribuição espacial em florestas naturais é o agrupado (CONDIT et al., 2000), sendo que o tamanho dos grupos possui relação direta com o método de dispersão de propágulos da espécie (SEIDLER; PLOTKIN, 2006). No entanto, outros padrões espaciais ocorrem ocasionalmente (PERRY; MILLER; ENRIGHT, 2006). O padrão espacial aleatório ocorre com maior frequência quando apenas indivíduos maiores que uma determinada dimensão são amostrados (CAPRETZ et al., 2012). No fragmento sob estudo, apesar de não haver limite de diâmetro para inclusão na amostragem, a maioria das árvores possuía grandes diâmetros.

O diâmetro médio observado foi de 47 centímetros com desvio padrão de 18 centímetros. Observando o histograma de distribuição diamétrica do Ipê – Roxo (Figura 4) observa-se que o padrão apresentado difere significativamente do padrão exponencial negativo geralmente apresentado por espécies em florestas naturais. Essas tendências distintas de distribuição de em classes de tamanho não são incomuns para espécies próximas filogeneticamente (SCHULZE et al., 2008) ou outras mais distantes (KAMMESHEIDT, 2000). De fato, espécies com maior exigência de luz tendem a possuir distribuições menos inclinadas que os padrões de espécies umbrófilas e de uma floresta natural como um todo (KAMMESHEIDT, 2000). Isso se

deve à dependência da formação de clareiras para regeneração destas espécies pois suas plântulas são incapazes de sobreviver por longos tempos no sub – bosque (GROGAN et al., 2013).

Figura 4. – (a) Distribuição diamétrica de indivíduos de Ipê – Roxo (*Handroanthus heptaphyllus*) em um fragmento de Floresta Estacional Decidual em Santa Maria – RS. Onde a linha contínua vertical representa a média das observações. As linhas tracejadas representa o primeiro quartil, mediana e terceiro quartil da distribuição dos dados. (b) Distribuição espacial dos diâmetros. A escala do mapa indica diâmetro médio estimado por uma função de kernel suavizada. O tamanho dos círculos indica a magnitude observada da variável de interesse. (c) Estimativa da função K de Ripley marcada dos diâmetros observados com envelopes de simulação para a completa aleatoriedade espacial.



Fonte: Arquivo pessoal

Apesar disso, o padrão de distribuição de tamanho apresentado no fragmento sob estudo mostra uma tendência preocupante, uma vez que o número de indivíduos nas classes menores de tamanho é muito pequeno, desta forma não existe um estoque de indivíduos futuros para repor as árvores de grande dimensão enquanto estas

atingem a senescência ao longo do tempo. Uma causa plausível seria que a população atual é fruto de um período de grandes perturbações no dossel da floresta que permitiram a regeneração de um grande número de indivíduos em um dado tempo. Provavelmente o fragmento sob estudo foi sujeito a exploração madeireira em períodos de colonização dado sua topografia que permite fácil acesso, o que explicaria um período de grandes perturbações no dossel da floresta. A área pertence ao Exército Brasileiro desde a década de 50, não sendo sujeito à colheita de madeira desde então.

Outra explicação para a atual distribuição de tamanho de árvores de Ipê – Roxo é a existência de um fator que impeça a regeneração de plântulas desta espécie. A inexistência e perturbações no dossel pode representar um destes fatores, outro provável fator é a presença de bovinos no fragmento sob estudo, que é um fator de perturbação do sub-bosque e é conhecido por dificultar a regeneração de espécies arbóreas (FISCHER et al., 2009). A combinação destes dois últimos fatores citados são as prováveis causas da distribuição diamétrica de Ipê – Roxo apresentada, portanto, a reposição de indivíduos de menor dimensão desta espécie através da regeneração natural depende da redução ou eliminação do pastoreio por bovinos (FISCHER et al., 2009) e da implantação de um sistema adequado de manejo do estoque de madeira capaz de criar espaços no dossel da floresta sem danificar a regeneração (GOURLET-FLEURY et al., 2013; PUTZ et al., 2012; SCHWARTZ et al., 2012; VILLEGAS et al., 2009).

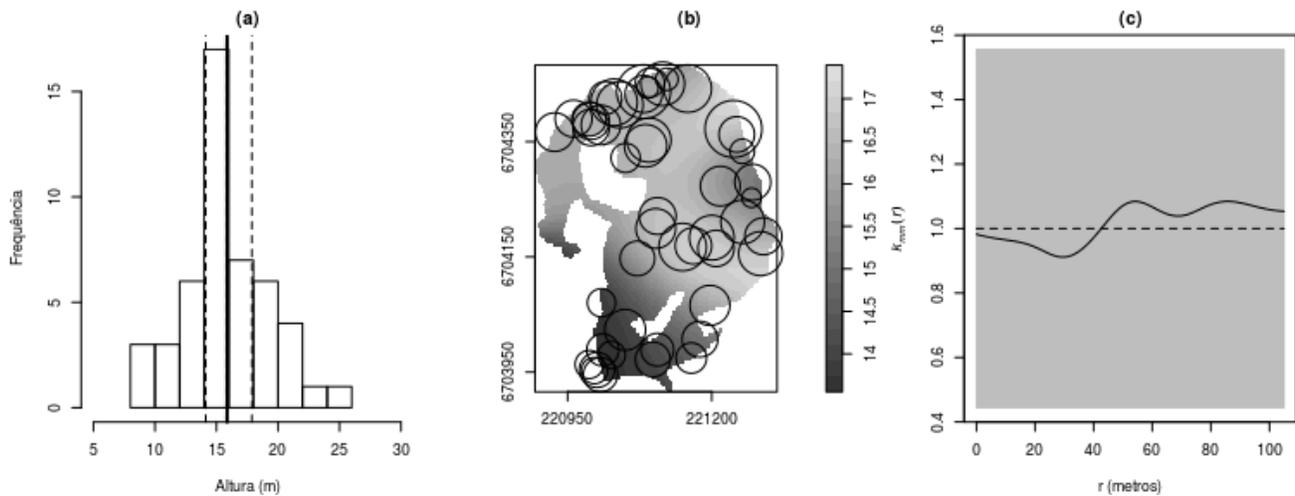
A distribuição espacial dos diâmetros das árvores de Ipê – Roxo não diferiu significativamente da aleatoriedade de acordo com a função K de Ripley (Figura 5). Apesar de um grande número de árvores de maior porte estarem na parte central do fragmento, este tipo de árvore também ocorreu nas partes sul e norte do fragmento. Esta falta de padrão indica que existiram múltiplas fontes de propágulos para o estabelecimento desta população de Ipê – Roxo, caso contrário, existiria uma segregação espacial definida da dimensão entre os primeiros indivíduos a colonizar o fragmento e os provenientes da sua reprodução.

3.1.2 Distribuição espacial das alturas

A altura média observada foi de 15,86 metros com uma amplitude considerável das observações entre 8,4 e 24,6 metros. A distribuição das mesmas (Figura 5) mostrou um padrão unimodal, assim como a distribuição diamétrica, o que é esperado dada a dependência entre as duas variáveis. A concentração de alturas maiores no centro do fragmento foi menos conspícua do que com os diâmetros. Isso se deve à tendência assintótica da relação entre diâmetro e altura das árvores.

O padrão espacial de distribuição das alturas de Ipê – Roxo não diferiu da completa aleatoriedade espacial. Em florestas plantadas é comum a segregação de áreas produtivas pela altura, sendo que quanto mais produtivo é o sítio do plantio, maior será a altura das árvores neste local. Em florestas naturais não ocorre esta clara segregação devido à heterogeneidade das idades das árvores, com diferentes estágios do desenvolvimento ontogenético das plantas ocorrendo num mesmo recorte espacial. Desta forma, a segregação espacial por produtividade em florestas naturais não é aparente em testes globais como o K de Ripley.

Figura 5 – (a) Histograma das alturas de indivíduos de Ipê – Roxo (*Handroanthus heptaphyllus*) em um fragmento de Floresta Estacional Decidual em Santa Maria – RS. A linha contínua vertical representa a média das observações. As linhas tracejadas representa o primeiro quartil, mediana e terceiro quartil da distribuição dos dados. (b) Distribuição espacial das alturas. A escala do mapa indica a média da altura estimada por uma função de kernel suavizada. O tamanho dos círculos indica a magnitude observada da variável de interesse. (c) Estimativa da função K de Ripley marcada das alturas observadas com envelopes de simulação para a completa aleatoriedade espacial.

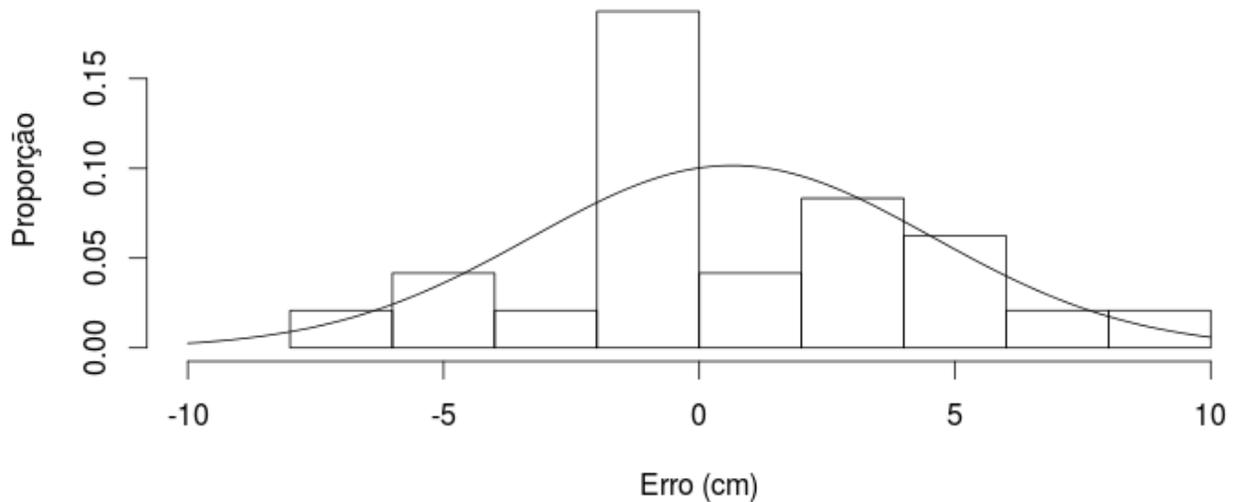


Fonte: Arquivo pessoal

3.1.3. Diferenças das observações entre Criterion e fita métrica e consequências para estimativa do fator de forma e volume

Foi possível obter 25 observações de diâmetro com o Criterion do mesmo local em que foi obtida o diâmetro na altura comercial da árvore. A proporção das diferenças entre as estimativas de diâmetro obtidas com o Criterion e a fita métrica tiveram comportamento semelhante à curva normal (Figura 6), de fato, a distribuição amostral não diferiu da distribuição teórica normal pelo teste de Shapiro – Wilk ($p > 0,85$). Além disso, a média dos erros foi de 0,69 centímetros e a mediana foi de -0,15 centímetros, isto significa que a estimativa do diâmetro obtida pelo Criterion é um estimador não tendencioso do diâmetro estimado pela fita métrica. No entanto, existem diferenças dos valores estimados de ± 10 centímetros, o que é preocupante dado que este valor representa em torno de 10% da amplitude diamétrica da amostra.

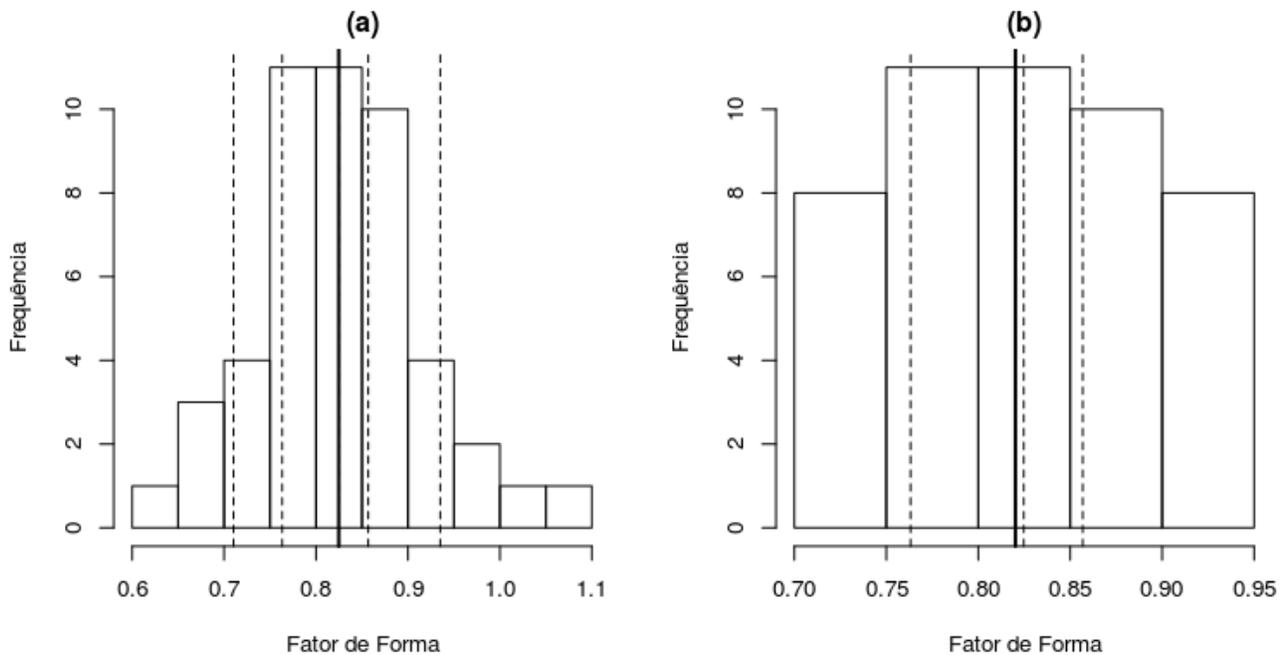
Figura 6 – Distribuição dos erros (diferenças absolutas) entre as observações feitas com o Criterion e a fita métrica de diâmetro de árvores de Ipê – Roxo (*Handroanthus heptaphyllus*) em Santa Maria – RS. A linha contínua representa a distribuição normal esperada baseada nos valores de média e desvio – padrão da amostra.



Fonte: Arquivo pessoal

As causas destas diferenças extremas entre os diferentes métodos de observação podem ser causa de variações transversais e longitudinais da forma do fuste. Como consequência são estimados valores de fator de forma que podem ser tendenciosos (Figura 7 (a)).

Figura 7 – Distribuição de frequência dos fatores de forma obtidos através das estimativas de diâmetro por fita métrica e diâmetro na altura comercial obtido por Criterion para árvores de Ipê – Roxo, em Santa Maria – RS. A linha vertical contínua representa a média da amostra. As linhas verticais tracejadas representam o quantil a 10%, primeiro quartil, mediana, terceiro quartil e quantil a 90% da distribuição da amostra.



Fonte: Arquivo pessoal

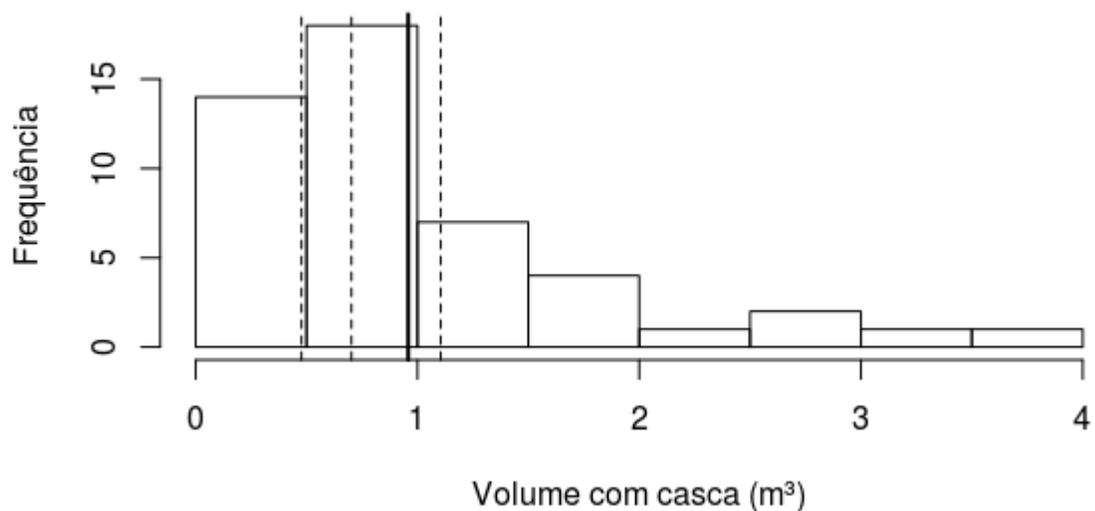
Pode ser argumentado que o diâmetro obtido com o Criterion é menos preciso que o obtido pela fita métrica devido à natureza direta de obtenção do diâmetro do segundo método. E que fatores de forma mais próximos a realidade seriam obtidos através da escalada de árvores e remedição do diâmetro na altura comercial com fita métrica. No entanto, a transformação de circunferência para diâmetro utilizada comumente se baseia na assunção de que o fuste é perfeitamente cilíndrico, o que é implausível biologicamente. Esta transformação leva a super – estimativas sistemáticas dos diâmetros das árvores, sendo que quanto mais elipsoidal é o fuste da árvore maiores serão estas super – estimativas. A saída utilizada nesta pesquisa foi calcular novos fatores de forma, limitando a distribuição destes entre os quantis de 10 e 90% das observações originais (Figura 7 (b)).

Os efeitos deste recálculo do fator de forma sobre o volume total comercial com casca de Ipê – Roxo no fragmento sob estudo são insignificantes. A estimativa de volume gerada pelo fator de forma original foi de 45,99 m³ e a estimativa gerada pelo novo fator de forma foi de 45,98 m³. Apesar de não representar uma situação ideal, este recálculo do fator de forma expõe uma questão sobre os métodos de estimativa de volume destrutiva e não destrutiva, que são muitos vezes considerados exatos, mas

possuem erros intrínsecos que são, muitas vezes, de natureza sistemática.

O volume médio estimado foi de 0,96 m³ por árvore, sendo que o maior volume estimado foi de 3,64 m³ com casca. O padrão de distribuição dos volumes (Figura 8) assemelhou-se a uma tendência exponencial negativa, resultado esperado dada a distribuição unimodal dos diâmetros e a relação entre essas duas variáveis. Das árvores observadas, 18 apresentaram volume maior que 1 m³ e a soma destes volumes representou 29,5 m³. Assim sendo, aproximadamente dois terços do volume de madeira de Ipê – Roxo está concentrado em pouco mais de um terço das árvores.

Figura 8 – Histograma dos volumes de indivíduos de Ipê – Roxo (*Handroanthus heptaphyllus*) em um fragmento de Floresta Estacional Decidual em Santa Maria – RS. A linha contínua vertical representa a média das observações. As linhas tracejadas representa o primeiro quartil, mediana e terceiro quartil da distribuição dos dados.



Fonte: Arquivo pessoal

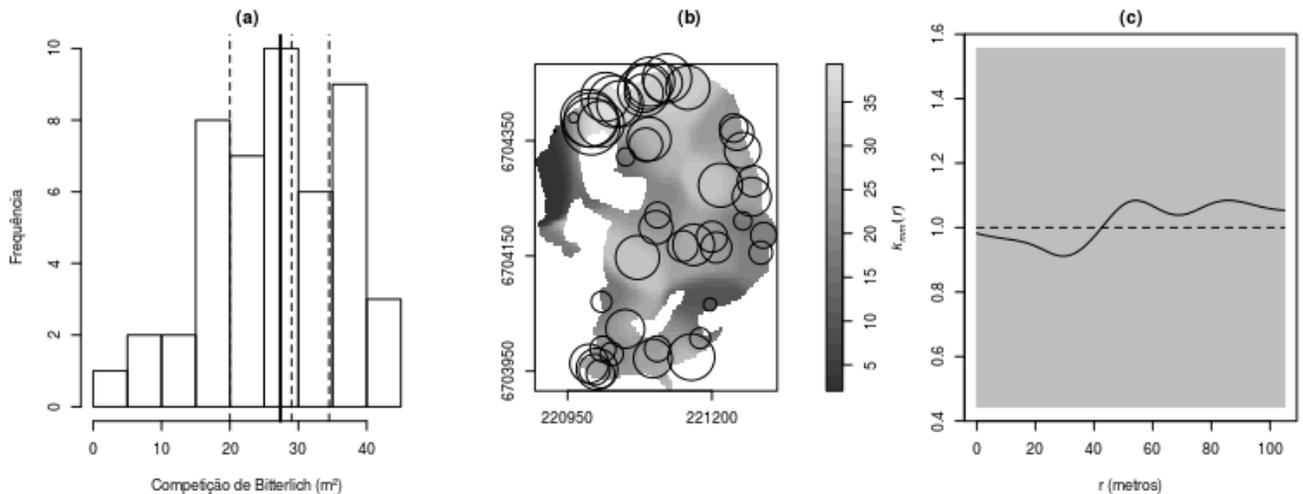
3.2. Competição e diversidade

A área basal média estimada pelo método de Bitterlich foi de 27,38 m²/ha, com valores variando entre 2 e 44 m²/ha. Essa média é equivalente aos valores encontrados em levantamentos realizados com o método de parcelas de área fixa em diversas regiões de Santa Catarina e do Rio Grande do Sul com vegetação caracterizada como Florestas Estacional Decidual (VIBRANS et al., 2012b). Apenas 5 pontos amostrais tiveram áreas basais menores que 15 m²/ha (Figura 9) o que mostra a capacidade deste método, usando o fator de área basal de 2, em incluir competidores na sua amostragem mesmo dada a grande prevalência de árvores ocorrendo em ambiente de bordadura.

Não puderam ser identificados tendências espaciais da área basal nos pontos onde a amostragem foi minimamente significativa. Numa análise *in loco*, existem na floresta locais que podem ser considerados de floresta mais aberta, no entanto, nesse locais os diâmetros das árvores é maior o que faz com que a área basal estimada por um método de área variável seja comparável com a observada em locais de floresta mais fechada. Apesar de esses padrões existirem, eles não são identificáveis por um método que representa a soma das árvores individuais, e isso reflete também na não diferenciação da distribuição das áreas basais da completa aleatoriedade espacial (Figura 9).

Figura 9 – (a) Histograma das áreas basais estimadas por parcelas de Bitterlich centradas em indivíduos de Ipê – Roxo (*Handroanthus heptaphyllus*) em um fragmento de Floresta Estacional Decidual em Santa Maria – RS. A linha contínua vertical representa a média das observações. As linhas tracejadas representa o primeiro quartil, mediana e terceiro quartil da distribuição dos dados. (b) Distribuição espacial das áreas basais. A escala do mapa indica a média espacial da área basal estimada por uma função de kernel suavizada. O tamanho dos círculos indica a magnitude observada da variável de interesse. (c) Estimativa da função K de Ripley

marcada das áreas basais observadas com envelopes de simulação para a completa aleatoriedade espacial.



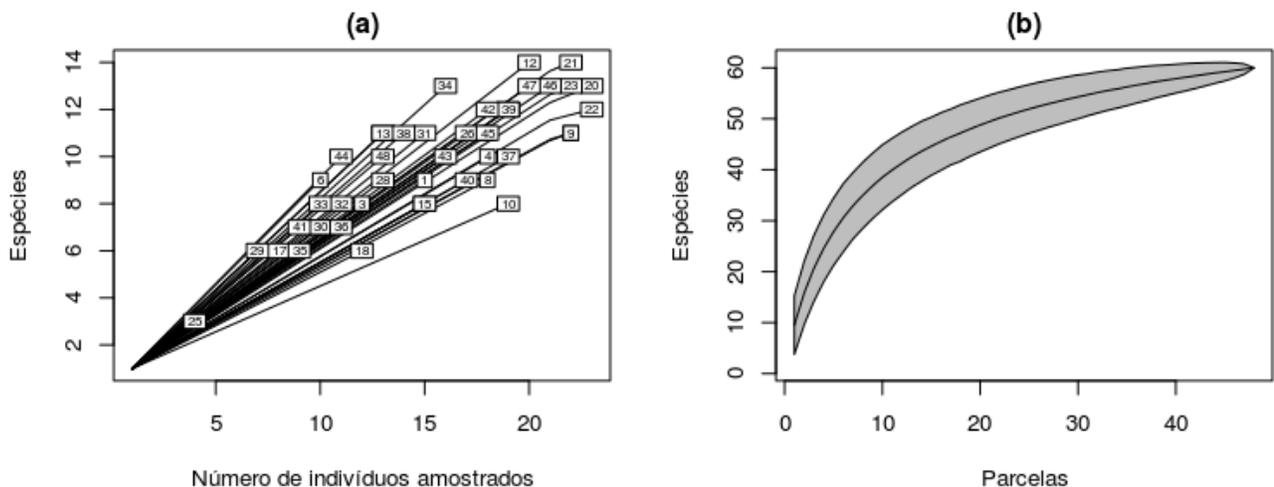
Fonte: Arquivo pessoal

A identificação botânica de 723 competidores resultou em 60 espécies, 48 gêneros e 26 famílias. Esses valores são semelhantes aos encontrados em levantamentos realizados em diversas regiões de Santa Catarina e do Rio Grande do Sul com vegetação caracterizada como Florestas Estacional Decidual (VIBRANS et al., 2012b). A riqueza extrapolada de espécies pelo método de Jackknife foi de 72 espécies pelo Jackknife 1 (considera apenas singletons, ou seja, espécies que ocorrem apenas uma vez) e de 78 espécies pelo método de Jackknife 2 (considera singletons e doubletons). Isto demonstra que uma intensidade maior de amostragem é necessária para caracterizar a comunidade em termos de riqueza florística. No entanto, isso pode ser um efeito do próprio método amostral de Bitterlich, no qual as espécies do dossel da floresta são mais intensamente amostradas e espécies de sub – bosque são constantemente ignoradas. Mas como as espécies do dossel da floresta são responsáveis pela maior parte da biomassa e conseqüentemente da ciclagem de nutrientes da floresta, pode ser afirmado que a riqueza funcional da floresta é melhor representada pelo método amostral utilizado nesse estudo.

Outra forma de avaliar a suficiência amostral em termos de riqueza florística é por curvas de rarefação e a relação espécies – área (Figura 10). As curvas de rarefação

mostram que não existe um ponto de inflexão claro na relação entre número de espécies e número de indivíduos amostrados nas parcelas de Bitterlich. Isso mostra que o FAB escolhido foi muito grande para uma adequada quantificação da riqueza de espécies por cada parcela. Apesar disso, a coleção de todas as parcelas pela relação espécies – área mostrou uma gradual estabilização desta relação após a vigésima parcela amostrada. Apesar de insuficiente para quantificar a riqueza total de espécies, os retornos por um aumento da intensidade amostral seriam pequenos no caso do fragmento sob estudo.

Figura 10 – Curvas de rarefação (a) e curva de acumulação de espécies (b) obtidas de parcelas de Bitterlich centradas em indivíduos de Ipê – Roxo (*Handroanthus heptaphyllus*) em um fragmento de Floresta Estacional Decidua em Santa Maria – RS.



Fonte: Arquivo pessoal

A diversidade alpha (diversidade média por parcela) estimada pelo índice de Shannon – Wiener foi de 2,07 nats/indivíduo ($\pm 0,03$ de erro padrão), a diversidade beta (diversidade entre parcelas) de 1,31 ($\pm 0,04$) e a diversidade total ou gamma (em que, $\text{gamma} = \text{alpha} + \text{beta}$) foi de 3,38 nats/indivíduo ($\pm 0,04$). A equabilidade de Pielou estimada para todas as amostras foi de 0,82. Esses valores são semelhantes aos

encontrados em levantamentos realizados em diversas regiões de Santa Catarina e do Rio Grande do Sul com vegetação caracterizada como Florestas Estacional Decidual (VIBRANS et al., 2012b). A conversão desses valores em diversidade real, ou números de Hill (JOST, 2006), corresponde a uma diversidade alpha de 7,9 espécies ($\pm 0,14$), diversidade beta de 3,7 espécies ($\pm 0,20$) e diversidade gamma de 29,1 espécies ($\pm 1,13$). Ou seja, a comunidade florestal amostrada equivale à uma comunidade de 29,1 espécies de igual proporção.

A análise fitossociológica das amostras (Tabela 1) indicou que a vegetação do fragmento é dominada por duas espécies: *P. americana* e *L. divaricata*. De fato, na análise *in loco* do fragmento é possível perceber a dominância do dossel da floresta por estas duas espécies. As duas espécies foram encontradas em mais de 75% das parcelas e possuem áreas basais estimadas de aproximadamente 4 m²/ha, desta forma, apenas estas espécies representam quase um terço da biomassa vegetal do fragmento. No outro extremo da abundância de espécies, 10 espécies foram representadas por apenas um indivíduo enquanto outras 6 foram representadas por apenas dois indivíduos.

Tabela 1 – Parâmetros fitossociológicos obtidos de parcelas de Bitterlich centradas em indivíduos de Ipê – Roxo (*Handroanthus heptaphyllus*) em um fragmento de Floresta Estacional Decidual em Santa Maria – RS.

Espécie	N	DA	DoA	FA	VI
<i>Patagonula americana</i> L.	95	158,72	3,96	77,08	10,74
<i>Luehea divaricata</i> Mart.	98	101,06	4,08	91,67	10,05
<i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Moldenke	50	128,80	2,08	54,17	7,18
<i>Chomelia obtusa</i> Cham. & Schltldl.	22	134,22	0,92	20,83	4,86
<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk	38	48,91	1,58	47,92	4,55
<i>Handroanthus heptaphyllus</i> (Vell.) Mattos	32	33,07	1,33	41,67	3,69
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	30	20,06	1,25	43,75	3,37
<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	28	22,39	1,17	43,75	3,33
<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll. Arg.	8	110,92	0,33	8,33	3,24
<i>Annona neosalicifolia</i> H. Rainer	25	35,16	1,04	35,42	3,20

<i>Strychnos brasiliensis</i> (Spreng.) Mart.	18	52,70	0,75	22,92	2,85
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	18	47,09	0,75	25,00	2,79
<i>Plinia rivularis</i> (Cambess.) Rotman	14	56,59	0,58	18,75	2,61
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	20	13,30	0,83	29,17	2,24
<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.B. Sm. & Downs	13	48,82	0,54	12,50	2,17
<i>Helietta apiculata</i> Benth.	15	24,00	0,62	25,00	2,12
<i>Nectandra lanceolata</i> Nees & Mart.	18	17,61	0,75	20,83	1,96
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	12	21,70	0,50	25,00	1,93
<i>Myrsine laetevirens</i> (Mez) Arechav.	10	31,65	0,42	16,67	1,78
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl.	9	13,78	0,38	18,75	1,39
<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	8	21,34	0,33	14,58	1,37
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	7	21,31	0,29	14,58	1,32
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> Mart. ex O. Berg	10	5,94	0,42	16,67	1,18
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	8	9,32	0,33	16,67	1,16
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	8	9,05	0,33	16,67	1,16
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	8	8,12	0,33	16,67	1,14
<i>Eugenia involucrata</i> DC.	7	13,52	0,29	12,50	1,07
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerm. & Frodin	7	14,28	0,29	10,42	1,02
<i>Ficus organensis</i> Miq.	7	6,01	0,29	14,58	0,97
<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C. Burger, Lanj. & Wess. Boer	3	25,36	0,12	6,25	0,94
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	7	7,76	0,29	10,42	0,86
<i>Pisonia zapallo</i> Griseb.	5	8,11	0,21	10,42	0,78
<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	5	5,51	0,21	10,42	0,72
<i>Diospyros inconstans</i> Jacq.	4	9,24	0,17	8,33	0,69
<i>Myrcianthes pungens</i> (O. Berg) D. Legrand	3	14,02	0,12	6,25	0,68
<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	4	6,91	0,17	8,33	0,63
<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	1	17,37	0,04	2,08	0,52
<i>Sideroxylon obtusifolium</i> (Humb. ex Roem. & Schult.) T.D. Penn.	4	5,11	0,17	6,25	0,52
<i>Eugenia rostrifolia</i> D. Legrand	3	6,39	0,12	6,25	0,50
<i>Banara tomentosa</i> Clos	4	3,91	0,17	6,25	0,49
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	4	6,27	0,17	4,17	0,47
<i>Calypttranthes concinna</i> DC.	2	10,10	0,08	4,17	0,47
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	3	4,72	0,12	6,25	0,47
<i>Erythroxylum deciduum</i> A. St.-Hil.	3	3,68	0,12	6,25	0,44
<i>Inga vera</i> Willd.	1	12,50	0,04	2,08	0,41

<i>Myrcia palustris</i> DC.	1	11,57	0,04	2,08	0,39
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	3	1,13	0,12	6,25	0,38
<i>Phytolacca dioica</i> L.	3	2,94	0,12	4,17	0,35
<i>Citrus limonum</i> Risso	2	4,12	0,08	4,17	0,33
<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	1	8,35	0,04	2,08	0,31
<i>Jacaranda micrantha</i> Cham	2	1,84	0,08	4,17	0,28
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.	2	1,66	0,08	4,17	0,28
<i>Faramea montevidensis</i> (Cham. & Schltld.) DC.	1	6,75	0,04	2,08	0,28
<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	2	3,59	0,08	2,08	0,25
<i>Eugenia uniflora</i> L.	1	5,31	0,04	2,08	0,24
<i>Randia ferox</i> (Cham. & Schltld.) DC.	1	4,46	0,04	2,08	0,22
<i>Citronella gongonha</i> (Mart.) R.A. Howard	2	1,45	0,08	2,08	0,20
<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R.A. Howard	1	1,96	0,04	2,08	0,16
<i>Trichilia clausenii</i> C. DC.	1	1,59	0,04	2,08	0,16
<i>Lithraea molleoides</i> (Vell.) Engl.	1	1,01	0,04	2,08	0,14

Fonte: Arquivo pessoal

Onde: N = Número de indivíduos amostrados; DA = Densidade Absoluta, corresponde ao número de indivíduos por hectare estimado; DoA = Dominância Absoluta, corresponde a área basal (m²) por hectare estimada para cada espécie; FA = Frequência Absoluta, corresponde a porcentagem do número de parcelas na qual a espécie foi encontrada; VI = Valor de Importância, corresponde à um terço da soma dos valores anteriores relativos ao total.

3.3. Relação hipsométrica

Os modelos testados para descrição da relação hipsométrica das árvores de Ipê – Roxo (Tabela 2) apresentaram ajuste variáveis de acordo com o modelo utilizado, a família distributiva e do método de avaliação do ajuste. O ajuste dos modelos teve uma melhora progressiva acompanhando o grau de complexidade dos modelos, sendo que quando mais complexo o modelo melhor o ajuste do mesmo. Isso se deve à uma melhor explicação do processo biológico envolvendo o desenvolvimento da relação hipsométrica pelos modelos mais complexos. A assunção de distribuição dos erros seguindo a família Gamma, por exemplo, é mais plausível biologicamente pois assume

a impossibilidade de existência de valores negativos de altura, gerando assim melhores ajuste na relação hipsométrica. As distintas avaliações de qual modelo possui o melhor ajuste pelos diferentes métodos são irrelevantes quando a diferença entre os valores de AIC ou BIC de dois modelos é pequena. No entanto, é importante reportar o valor de diferentes métodos de avaliação de ajuste quando são desconhecidos os parâmetros da população (BREWER; BUTLER; COOKSLEY, 2016). Neste estudo, a assunção de distribuição dos erros pela família Gamma com o modelo 3 foi avaliado como o melhor meio de descrição dos dados pelo dois métodos de avaliação de ajuste.

Tabela 2 – Parâmetros de avaliação do ajuste de modelos para relação hipsométrica de indivíduos de Ipê – Roxo (*Handroanthus heptaphyllus*) em um fragmento de Floresta Estacional Decidual em Santa Maria – RS.

Família	Modelo	AIC	BIC
Gaussiana	1	240,4	232,9
	2	241,2	226,5
	3	231,7	207,1
Gamma	1	241,8	233,1
	2	237,2	221,1
	3	-7,6	-35,3

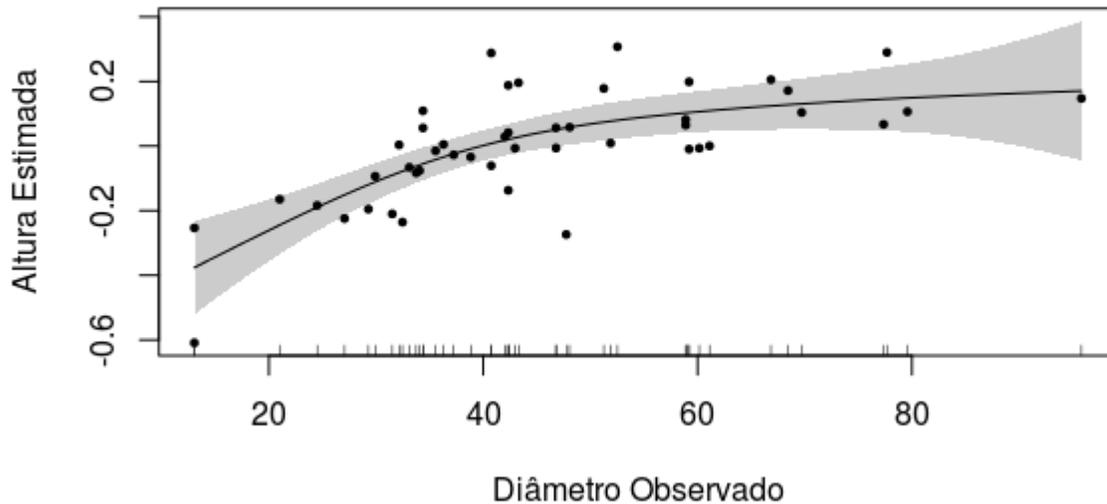
Fonte: Arquivo pessoal

Apesar de não ser comentada na metodologia, foi testada a inclusão da competição estimada pela área basal de Bitterlich nos modelos, no entanto, esta variável foi sempre insignificante e por vezes mostrou tendência contrária ao esperado pela teoria biológica. Existem vários índice de competição e comportamentos anormais dos mesmos não é incomum durante a modelagem de crescimento (CONTRERAS; AFFLECK; CHUNG, 2011; WEIGELT et al., 2003). Os modelos que incluíram o IOC tiveram melhor ajuste que o modelo baseado apenas no diâmetro da árvore. Isto ocorre pois a competição por cipós, especialmente nas maiores classes de ocupação de copa, impede o crescimento vertical das árvores (-5,9 metros em média para a maior classe

de IOC), pois estas plantas emitem ramos que crescem muito rapidamente em extensão e diminuem a insolação disponível para os ramos das árvores que crescem mais lentamente. Desta forma, as árvores tendem a emitir mais ramos laterais como forma de manter uma área foliar disponível para produzir carboidratos. Outra causa da menor ralação hipsométrica de árvores com altos níveis de IOC é que estas árvores muitas vezes tem seus ramos superiores quebrados devido ao peso exercido pelos cipós. Esta relação já foi observada com *Parapiptadenia rigida* (SCHRÖDER; FLEIG; SPADETTO, 2013), uma espécie que apresenta uma arquitetura de copa distinta da espécie sob estudo (HALLÉ; OLDEMAN; TOMLINSON, 1978).

O comportamento da *spline* para a estimativa da altura em função do diâmetro apresentou o comportamento assintótico dos modelos não lineares comumente utilizados para a modelagem da relação hipsométrica (Figura 11). Essa tendência se deve à existência de forças que limitam mais o crescimento em altura de um árvore do que o crescimento em diâmetro. O vento e a gravidade por meio da possibilidade de cavitação são os principais fatores que limitam o crescimento vertical das árvores (KOCH et al., 2004).

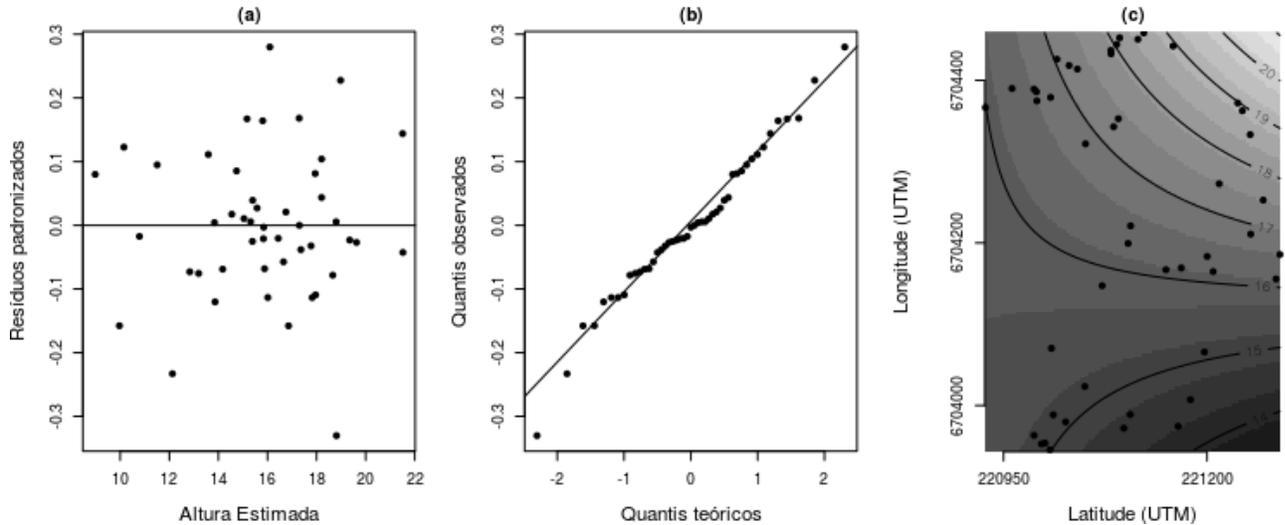
Figura 11 – Relação hipsométrica para indivíduos de Ipê – Roxo (*Handroanthus heptaphyllus*) em um fragmento de Floresta Estacional Decidual em Santa Maria – RS.



A análise do gráfico de resíduos (Figura 12) demonstra que não é necessária a inclusão de mais um componente não linear e que não existem indícios de heterocedasticidade, uma característica comum da modelagem de relações hipsométricas. Isso se deve à inclusão de descritores do padrão espacial da relação altura – diâmetro no GAMM. O gráfico Q-Q mostra uma relação linear quase perfeita entre os quantis teóricos e empíricos. Isto representa que os resíduos possuem distribuição aproximadamente normal. Esta hipótese foi corroborada pelo teste de Shapiro – Wilk ($W = 0,98$, $p = 0,76$). Desta forma, o valor de precisão do modelo é válido não é tendencioso e pode ser utilizado para estimar intervalos de confiança para as estimativas médias.

Figura 12 – (a) Resíduos do modelo para relação hipsométrica de indivíduos de Ipê – Roxo (*Handroanthus heptaphyllus*) em um fragmento de Floresta Estacional Decidual em Santa Maria – RS; (b) Gráfico de quartis (Q – Q) dos resíduos do modelo hipsométrico; (c) Tendência espacial suavizada de um GAMM (*Generalized Additive Mixed Model*) para relação

hipsométrica de Ipê – Roxo.



Fonte: Arquivo pessoal

A tendência espacial suavizada (Figura 12) mostra que as maiores alturas médias ajustadas estão na parte nordeste do fragmento florestal, que corresponde à região de maior altitude e de solo claramente classificável como Argissolo. As outras regiões de menor altura ajustada são em geral de solos com maior grau de hidromorfismo. Ensaios em condições controladas já demonstraram que o Ipê – Roxo possui sem crescimento reduzido quando exposto à condições de inundação (DAVANSO-FABRO, 1998). Assim sendo, uma limitação do crescimento em altura em ambientes com relativo excesso de água pode ser esperado. Essas observações corroboram com a utilidade de GAMM's para a modelagem de processos de natureza espacial.

4. CONCLUSÕES

- Os padrões espaciais pontuais de localização das árvores de Ipê – Roxo e de suas marcas quantitativas não diferiram da completa aleatoriedade espacial;
- A riqueza de espécies e diversidade floresta mostram que essa é bastante diversa, porém, a análise foi obtida pelo método de Bitterlich, que é tendencioso e limitado na análise florística;
- O GAMM desenvolvido para estimar a relação hipsométrica de Ipê – Roxo foi capaz de levar em consideração a correlação espacial dos resíduos;
- O modelo de relação hipsométrica desenvolvido mostrou conformidade com os padrões biológicos esperados e não violou nenhuma assunção estatística.

REFERÊNCIAS

- ASSMANN, E. **Principles of forest yield study**. Oxford: Pergamon Press, 1970.
- BADDELEY, A. et al. **Package “spatstat”**, 2013.
- BADDELEY, A. et al. On tests of spatial pattern based on simulation envelopes. **Ecological Monographs**, v. 84, n. 3, p. 477–489, 2014.
- BITTERLICH, W. Measurement of basal area per hectare by means of angle measurement. **Allg. Forest. Holzwirtschaft, Ztg**, v. 58, p. 94–96, 1947.
- BONTEMPS, J.-D.; BOURIAUD, O. Predictive approaches to forest site productivity: recent trends, challenges and future perspectives. **Forestry**, v. 0, n. November 2013, p. 1–20, 2013.
- BOTOSSO, P.; MATTOS, P. DE. **Conhecer a idade das árvores: importância e aplicação** Embrapa Documentos. Colombo: [s.n.]. Disponível em: <http://www.floraefauna.com/artigos/01_07_04_Conhecer_a_Idade_das_arvores_Importancia_e_Aplicacao.PDF>.
- BRANCALION, P. et al. Biodiversity persistence in highly human-modified tropical landscapes depends on ecological restoration. **Tropical Conservation Science**, v. 6, n. 6, p. 705–710, 2013.
- BREWER, M. J.; BUTLER, A.; COOKSLEY, S. L. The relative performance of AIC, AIC_c and BIC in the presence of unobserved heterogeneity. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, n. 6, p. 679–692, 2016.
- CAPRETZ, R. et al. Padrão espacial de quatro formações florestais do estado de São Paulo, através da função K de Ripley. **Ciência Florestal**, v. 22, n. 3, p. 551–565, 2012.
- CARREÑO-ROCABADO, G. et al. Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 6, p. 1453–1463, 3 nov. 2012.
- CONDIT, R. et al. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. **Science**, v. 288, n. 5470, p. 1414–1418, 26 maio 2000.
- CONTRERAS, M. A.; AFFLECK, D.; CHUNG, W. Evaluating tree competition indices as predictors of basal area increment in western Montana forests. **Forest Ecology and Management**, v. 262, p. 1939–1949, 2011.
- CYBERNETICS, M. **Image-Pro Plus - application notes** Silver Spring: Media Cybernetics, , 2002. Disponível em: <<http://www.mediacy.com/action.htm>>

DALMOLIN, R. S. D.; PEDRON, F. DE A. Solos do município de Santa Maria. **Ciência & Ambiente**, v. 38, p. 59–78, 2009.

DANIELS, R. F. et al. **Methods for modeling individual tree growth and stand development in seeded loblolly pine stands**. [s.l: s.n.]. Disponível em: <<http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:methods+for+modeling+individual+tree+growth+and+stand+development+in+seeded+loblolly+pine+stands#0>>. Acesso em: 22 jun. 2013.

DAVANSO-FABRO, V. M. **Tolerância à inundaç o: aspectos morfo-anatômicos e ecofisiológicos do desenvolvimento de *Tabebuia avellaneda* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae)** Dissertação de mestrado. Universidade Estadual de Maringá, Maringá, , 1998.

FISCHER, J. et al. Reversing a tree regeneration crisis in an endangered ecoregion. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 106, n. 25, p. 10386–10391, 2009.

GARDINGEN, P. R.; VALLE, D.; THOMPSON, I. Evaluation of yield regulation options for primary forest in Tapaj s National Forest, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 231, n. 1–3, p. 184–195, ago. 2006.

GORENSTEIN, M. R. **M todos de amostragem no levantamento da comunidade arb rea em Floresta Estacional Semidecidual**. [s.l: s.n.].

GOURLET-FLEURY, S. et al. Tropical forest recovery from logging: a 24 year silvicultural experiment from Central Africa. **Philosophical transactions of the Royal Society of London**, v. 368, p. 1–10, jan. 2013.

GROGAN, J. et al. Big-leaf mahogany *Swietenia macrophylla* population dynamics and implications for sustainable management. **Journal of Applied Ecology**, v. 51, n. 3, p. 664–674, 4 jun. 2013.

HALL , F.; OLDEMAN, R. A. A.; TOMLINSON, P. B. **Tropical trees and forests: an architectural analysis**. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag., 1978.

HEIJDEN, G. M. F. et al. Calibrating the liana crown occupancy index in Amazonian forests. **Forest ecology and Management**, v. 260, n. 4, p. 549–555, jul. 2010.

HELDWEIN, A. B.; BURIOL, G. A.; STRECK, N. A. O clima de Santa Maria. **Ci ncia & Ambiente**, v. 38, p. 43–58, 2009.

JAYARAMAN, K.; LAPPI, J. Estimation of height–diameter curves through multilevel models with special reference to even-aged teak stands. **Forest ecology and management**, v. 142, n. 1, p. 155–162, 2001.

JOST, L. Entropy and diversity. **Oikos**, v. 113, p. 363–375, 2006.

_____. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. **Ecology**, v. 88, n. 10, p. 2427–2439, 2007.

KAMMESHEIDT, L. Some autecological characteristics of early to late successional tree species in Venezuela. **Acta Oecologica**, v. 21, n. 1, p. 37–48, 2000.

KOCH, G. W. et al. The limits to tree height. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 851–4, 22 abr. 2004.

LISI, C. et al. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. **Iawa Journal**, v. 29, n. 2, p. 189–207, 2008.

MARCHIORI, J. N. C. A vegetação em Santa Maria. **Ciência & Ambiente**, v. 38, p. 93–112, 2009.

PERRY, G. L. W.; MILLER, B. P.; ENRIGHT, N. J. A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. **Plant Ecology**, v. 187, n. 1, p. 59–82, 2006.

PHILLIPS, P. D.; GARDINGEN, P. R. VAN. The SYMFOR Framework for Modelling the Effects of Silviculture on the Growth and Yield of Tropical Forests. p. 1–12, [s.d.].

PLOTKIN, J. B. et al. Species-area Curves, Spatial Aggregation, and Habitat Specialization in Tropical Forests. **Journal of Theoretical Biology**, v. 207, p. 81–99, 2000.

PUTZ, F. E. et al. Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: the attained and the attainable. **Conservation Letters**, v. 5, n. 4, p. 296–303, 16 ago. 2012.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. **R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria**, 2016. Disponível em: <<https://www.r-project.org/>>

RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141–1153, jun. 2009.

SARTORI, P. L. P. Geologia e geomorfologia de Santa Maria. **Ciência & Ambiente**, v. 38, p. 19–42, 2009.

SCHRÖDER, T.; FLEIG, F. D.; SPADETTO, V. Liana community ecology and interaction with *Parapiptadenia rigida* (Bentham) Brenan in a fragment of secondary forest. **Forest Ecology and Management**, v. 307, p. 84–89, nov. 2013.

SCHULZE, M. et al. Evaluating ipê (*Tabebuia*, Bignoniaceae) logging in Amazonia:

Sustainable management or catalyst for forest degradation? **Biological Conservation**, v. 141, n. 8, p. 2071–2085, ago. 2008.

SCHWARTZ, G. et al. Mid-term effects of reduced-impact logging on the regeneration of seven tree commercial species in the Eastern Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 274, p. 116–125, 2012.

SEIDLER, T. G.; PLOTKIN, J. B. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. **PLoS Biology**, v. 4, n. 11, p. 2132–2137, 2006.

SPURR, S. H. A measure of point density. **Forest Science**, v. 8, n. 1, p. 85–96, 1962.

STURGES, H. The choice of a class interval. **Journal of the American Statistical Association**, v. 21, n. 153, p. 65–66, 1926.

TABARELLI, M. et al. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2328–2340, out. 2010.

VANCLAY, J. Assessing site productivity in tropical moist forests: a review. **Forest Ecology and Management**, v. 54, p. 257–287, nov. 1992.

VANCLAY, J. K. **Growth models for tropical forests: A synthesis of models and methods.** [s.l.: s.n.].

VIBRANS, A. C. et al. **Inventário Florestal florístico de Santa Catarina - Floresta Ombrófila Densa.** [s.l.: s.n.].

VIBRANS, A. C. et al. **Inventário Florestal florístico de Santa Catarina - Floresta Estacional Decidual.** [s.l.: s.n.].

VILLEGAS, Z. et al. Silvicultural treatments enhance growth rates of future crop trees in a tropical dry forest. **Forest Ecology and Management**, v. 258, n. 6, p. 971–977, set. 2009.

VOLLAND-VOIGT, F. et al. Radial stem variations of *Tabebuia chrysantha* (Bignoniaceae) in different tropical forest ecosystems of southern Ecuador. **Trees**, v. 25, n. 1, p. 39–48, 25 jul. 2010.

WEIGELT, A. et al. Indices of plant competition. **Journal of Ecology**, v. 91, p. 707–720, 2003.

WOOD, S. **Generalized additive models: an introduction with R.** [s.l.] CRC press, 2006a.

_____. Low-Rank Scale-Invariant Tensor Product Smooths for Generalized Additive Mixed Models. **Biometrics**, v. 62, n. 4, p. 1025–1036, 2006b

5. ARTIGO 2: Spatial patterns and edge effects on soil nutrients in a forest fragment of southern Brazil

RESUMO

A distinção entre os efeitos de borda e padrões espaciais na disponibilidade de nutrientes tem uma grande influência na produtividade florestal e estoque global de carbono. Uma grade regular com pontos de preenchimento do solo foram amostrados em um fragmento florestal de 13 hectares da Floresta Atlântica cercada por campo no Sul do Brasil e, a influência do padrão espacial latente da disponibilidade de nutrientes e a influência dos efeitos de borda nesse padrão foram testados utilizando *Generalized Additive Models* (GAM). A disponibilidade de fósforo foi controlado pela dinâmica espacial da vegetação. Magnésio e potássio tiveram sua disponibilidade controlada pelo material de origem e a pedogênese, enquanto o cálcio e matéria orgânica foram influenciados pelos dois processos. A profundidade do efeito de borda foi estimado em 50 m para o interior da floresta e 25 m de distância da borda na área de campo. Estas estimativas contínuas de efeitos de borda em transição de campo – floresta possuem papel fundamental na determinação do funcionamento do ecossistema global, ainda mais à medida que que a paisagem de áreas florestais se torna cada vez mais fragmentada.

Palavras – Chave: Matéria orgânica do solo; superfície de tendência; profundidade de efeitos de borda; Floresta Atlântica; pedogênese.

Abstract

The discerning of edge effects and spatial patterns in availability of soil nutrients exerts a great influence in forest productivity and the global carbon pool. We sampled a regular grid with infill points of topsoil in a 13 hectare Atlantic forest fragment and surrounding grassland in southern Brazil, and tested the influence of the underlying spatial nutrient availability and edge effects influence in this pattern using Generalized Additive Models (GAM). Soil phosphorus was controlled by vegetation dynamics. Magnesium and potassium were controlled by parent material and pedogenesis, while calcium and soil organic matter were influenced by both processes. The depth of edge influence was estimated at 50 m inside the forest and at 25 m distance from forest edge in the grassland. These continuous estimates of forest-grassland edge effects in soil nutrient availability play a major role in determining global ecosystem functioning, as forests and landscapes become even more fragmented.

Keywords: soil organic matter; trend surface; depth of edge effect; Atlantic forest; pedogenesis.

Introduction

Forest edges are an increasingly important feature of terrestrial landscapes (Wade *et al.* 2003). They occur naturally in forest-grassland transitions due to climatic or soil limitation to tree growth. However, most of the scientific interest in forest edges is due to increasing forest fragmentation, mostly by human-induced reasons (Wade *et al.* 2003). Yet, the long-term effects of such landscape change remain not fully known. In Brazil, most attention has been given to the recent forest fragmentation due to deforestation and logging in the Amazon (Laurance *et al.* 2000; Vasconcelos and Luizão 2004; Pellegrini *et al.* 2014). At the same time, the Atlantic forest, an ecosystem with large rates of endemism, has been shown to have more than 20% of its area in small fragments and almost 50% located in less than 100 m from a forest edge (Ribeiro *et al.* 2009; Tabarelli *et al.* 2010).

Edge effects may be defined as changes in the ecosystem that occur at the boundaries of two habitats (Levin *et al.* 2009). In forest ecology these effects are commonly related to forests adjacent to man-made grasslands or agriculture, but may be also extended to a managed/unmanaged forest matrix (Baker *et al.* 2016). The main effect on these edges is due to a microclimatic gradient, with moisture and temperature variation perpendicular to the edge (Bergès *et al.* 2013). This causes differences in the production of litter and its nutrient composition (Vasconcelos and Luizão 2004) and, consequently, in its decomposition and soil fauna (Riutta *et al.* 2012). Forest edges may also be prone to larger rates of nutrients and pollutants deposition via throughfall (Weathers *et al.* 2001; Wuyts *et al.* 2008). Furthermore, these changes alter tree forest composition (Harper *et al.* 2005; Ziter *et al.* 2014; Benchimol and Peres 2015) and fauna (Saunders *et al.* 1991; Gibson *et al.* 2013; Vetter *et al.* 2013).

Soil fertility is an important driver in forest productivity and the above-ground forest biomass

(Fernández-Martínez *et al.* 2014). Therefore, the nutrient pool variation from forest edge to forest interior might have large consequences on forest carbon sequestration capability in a fragmented landscape (Laurance 1997; Laurance *et al.* 2000). Studies generally focus on soil organic matter or other biological indicators of soil fertility (Bergès *et al.* 2013), but very few studies have assessed the availability of a wide array of mineral nutrients (Johnson and Wedin 1997), even though phosphorus (Laurance *et al.* 1999; Cleveland *et al.* 2011) or potassium (Wright *et al.* 2011) might be the most limiting nutrients for forest growth and accumulation of above-ground forest biomass.

Edge effects are subject to the influences by a large number of variables which are dynamic in space and time (Ewers and Didham 2006a; Laurance *et al.* 2007). The changes in a forest edge must be viewed and analyzed as a continuous gradient from the matrix of surrounding habitat to the forest interior instead of as an abrupt change (Laurance 2000; Ewers and Didham 2006b). The depth of edge influence (Harper *et al.* 2005) might be viewed as the distance from edge that is influenced by the edge effects which, in turn causes significant alterations in the ecosystem. Theoretical models expect edge effects to produce three types of responses: neutral, positive or negative (Ries *et al.* 2004). Positive and negative responses are expected to exhibit sigmoid shaped tendencies for a given variable in a depth of edge influence analysis, but other shapes of tendencies may also be observed (Ewers and Didham 2006b).

Edge effects are a spatial phenomenon *per se* (Ewers and Didham 2006a), however, there are other underlying spatial effects on edge ecology. Tree species composition is also subject to spatial variation and complicate unbiased quantification of edge effects on plant community (Ewers and Didham 2006a; Laurance *et al.* 2007). Soil nutrients are also subject to spatial variation (Ayoubi *et al.* 2007; Yuan *et al.* 2013) and may present a large variation in short distances due to diverging pedogenesis processes (Barthold *et al.* 2013; Laliberté *et al.* 2013;

Oueslati *et al.* 2013). Failing to account for this underlying correlation in soil processes may lead to biased estimation (Isaak *et al.* 2014) of edge effects on soil variables. There are several methods to detect and model spatial processes (Dormann *et al.* 2007). Generalized Additive Models (GAM) trend surfaces are powerful exploratory and predicting tool that accounts for trends in space and can produce results as good as the more traditional methods (Aalto *et al.* 2013; Drexler and Ainsworth 2013; Grüss *et al.* 2014).

The aims of this study were to quantify the change in availability of topsoil nutrient in a continuous gradient from grassland to forest interior and to identify the depth of edge influence in both habitats. We also aimed to evaluate the underlying spatial influence on these soil characteristics due to topography and pedogenesis, and to determine if the edge effect or the spatial variation on soil properties are dominant in determining availability of nutrients in a forest fragment of the Atlantic forest in southern Brazil.

Methods

Site description

The study was carried out in Santa Maria county, Rio Grande do Sul State. Climate is classified as Cfa (humid subtropical) (Alvares *et al.* 2013) with a mean annual temperature of around 19° C, with mean temperatures exceeding 30° C in the summer and some occurrence of temperatures below freezing during the winter. Mean annual rainfall is 1600 mm with no dry season, although experiencing water deficits stretching for as long as 7 months during summer and common random droughts (Heldwein *et al.* 2009). The region is included in the Paraná sedimentary basin composed of sedimentary and igneous rocks and was formed through fluvial erosions that

generated rolling hills and slopes (Sartori 2009). Soils are very heterogeneous with dominance of ultisols (U.S. Soil Taxonomy) on top of the hills and by alfisols and entisols near water streams (Dalmolin and Pedron 2009).

The forest fragment under study is approximately between 105 and 150 m above sea level, with a clear ultisol-entisol east-west gradient. The forested area is around 13.3 hectares surrounded by grassland, with a fragment-shape index (Cochrane and Laurance 2002) of 3.8, in a scale in which an index equal to 1 is for perfect circular fragments and 8 or higher is for very irregular fragments. No visual changes in shape or size of the fragment could be observed in the Landsat satellite imagery from 1975 and no logging has been reported since the 1960's, therefore, forest structure and edges might be considered to be stabilized. The vegetation is classified as a subtropical moist deciduous forest with the canopy dominated by *Luehea divaricata* Mart. (Malvaceae) and *Patagonula americana* L. (Boraginaceae). Both forest and grassland are subject to light grazing by cattle.

Data collection

A regular 80 x 80 m sample grid comprising 30 points was chosen to provide a full coverage of the study area. However, this approach might limit estimation of close range variation in soil properties (Diggle and Ribeiro 2007). To address this problem we added 16 infill sampling points, resulting in a 46 points sampling grid total (Figure 1). The distance from forest edge were calculated based on planar coordinates of points and forest polygon observed from Google Earth data. Sampling points outside the forest were given negative values to its estimated distance from the edge. The resulting distance from edge sampling intensity had a clear unimodal shape (Figure 1). This sampling scheme provides better estimates for soil parameters changes at a position near

to the forest edge, where the most marked differences should occur.

The sampling points were located on the field by using a GPS. At each sample location, the litter layer was removed and three subsamples (0.5 m sample point radius) to a depth of 20 cm using a 10 cm diameter cylinder were obtained. The subsamples were mixed in sterile plastic bags to ensure the sample was representative. All remaining twigs or roots in the sample were carefully removed. Samples were dried, P (mg/L) and K (mg/L) were determined using Mehlich I extractant solution, Ca (cmol_c/L) and Mg (cmol_c/L) were determined using KCl extractant. Soil pH was determined in water solution and soil organic matter (SOM) (%) measured using a strong oxidizing agent (K₂Cr₂O₇) in the presence of H₂SO₄.

Data analysis

GAMs are extensions of Generalized Linear Models in which the total variance is explained through a link function and a sum of parametric covariates or local smoothers (Hastie and Tibshirani 1990). The main reason why GAMs were used is its flexibility in identifying non-linear trends that are common in edge effects and ecology in general (Ries *et al.* 2004; Ciannelli *et al.* 2008). Spatial effects modeling was accomplished by fixed-effects two-dimensional thin plate regression splines (Wood 2003). Tensor product were set to explain the edge distance effect on soil variables as they produce relatively low rank and more interpretable smooths (Wood 2006a). The number of degrees of freedom for each smooth was estimated by generalized cross-validation, a leave-one-out method to estimate predictive square error (Wood 2006b). To guarantee that the model was identifiable each function estimate was constrained to a zero average over the entire data set (Ciannelli *et al.* 2008). All estimates were obtained through *mgcv* package (Wood 2006b) of the R statistical environment (R Core Team 2016).

We tested three models assuming normal distribution for each of the soil variables. Firstly we fitted a full model in the following way:

$$\text{Soil variable} = c + f_1(\text{Latitude, Longitude}) + f_2(\text{Distance from edge}) + \varepsilon \quad (1)$$

where c is the constant representing the mean of the dependent variable, f_1 is a thin plate regression spline, f_2 is a tensor product and ε a random error term. In order to test the influence of both spatial variables in the model, we fitted individual models exclusively with the spatial trend and the edge effect distance. GAM assumes only additivity among covariates events, though this is a limitation in ecological studies (Ciannelli *et al.* 2008) where covariates are never really orthogonal. However, we preferred this limitation to dividing the variables into classes and analyzing its class interactions.

The models were compared through plots of the estimated relationships and by comparing their shapes with each other and the possible theoretical shapes (Laurance 2000; Ries *et al.* 2004; Ewers and Didham 2006b). Also, we compared the models' overall fit by Akaike Information Criteria (AIC), where the model with the lowest AIC is best supported by the data. We used a likelihood ratio test to answer if the inclusion or exclusion of one of the variables provided a model with better fit (Bolker *et al.* 2009; Brewer *et al.* 2016). However, as the aim is to compare how models would perform in the presence or absence of the underlying spatial trend and edge effects we did not use these statistics as a means to build the 'best model' serving only as tools to evaluate the ecological process (Johnson and Omland 2004; Mundry and Nunn 2009).

Results

The east-west changes in availability of nutrient were clear in trend surface models (Figure 2), as expected due to the ultisol-entisol gradual transition, except for P, which showed a concentric trend in the spatial trend-only model. Lower pH, SOM and cations (K, Ca, Mg) values were observed in soil with higher water influence, although there was a higher availability of P in such sites. We observed considerable changes in the modeled spatial trend surfaces comparing full models with the spatial trend-only models. The spatial patterns for SOM, pH and P changed drastically with the inclusion of the edge distance variable but cations trend surface were visually little affected by this variable.

There was a clear edge effect on soil nutrient availability (Figure 3) as sites tend to be increasingly more fertile under the forest than under grassland. As further from the forest edge the better it was for plant development were the soil variables, nutrient availability and pH, and were higher in the forest interior. The shape of edge distance and nutrient availability relationships were unchanged for P (sigmoid) and Mg (linear) between the full and edge effects only models. But for SOM, K and Ca a linear relationship was observed in the edge effects only model and a sigmoid curve was observed in the full model. The clearest change in the edge distance relationship was observed for soil pH, where the edge effects-only model predicted a negative quadratic curve, which is not biologically plausible. This pH relationship with edge distance was linear in the full model. The sigmoidal relationships in the data indicate that the depth of edge influence is about 50 m, and that there are effects in the availability of nutrient in the soil of the grassland near a forest fragment.

The best model fits evaluations through AIC were obtained either with the full models or the spatial trend surface models (Table 1). This indicates that underlying spatial trends are more important in determining availability of nutrient than vegetation dynamics. But when the best model was trend surface it was never significantly better than the full model. The P spatial-only

model showed a trend surface that resembles the grassland to forest interior change (Figure 2), but it had a marginally better fit than the full model. This shows the importance of evaluating ecological processes not only through the 'best model' fit, which might generate misleading conclusions. We believe that the shapes of the relationships in space were better represented in the full models than the other options, and that the higher AIC values observed in some instances are products of the higher number of model parameters, which AIC does penalize for in such instances.

Discussion

The 'best model' approach might give misleading information about data in ecology and other sciences (Bates *et al.* 2015), even if it represents a development in comparison with pure hypothesis testing (Johnson and Omland 2004; Nakagawa and Cuthill 2007). Although a parsimonious estimation is important to yield an easily interpretable inference, selections among models based solely on statistics have disadvantages (Bolker *et al.* 2009). These are clear in our analysis including two spatial effects, when one is ignored in building a model the results are drastically changed. Therefore, full models, including underlying spatial trends, in transversal studies should be preferred over simpler models (Whittingham *et al.* 2006). In quantifying the continuous edge effects, we found that the theoretical shape of the relationships, with biological meaning, were mostly uncovered when the spatial variation in soil heterogeneity was taken into account.

The east-west spatial pattern is related to the pedogenesis in the area as there is a topographic trend in this direction in the study area. Nutrient variation is a result of the movement of water and soil on hillslopes (Yoo *et al.* 2009), but the shape of the hills might have influence on the

patterns of nutrient availability (Chadwick and Asner 2016). Our results show reverse trends for P, K, Ca and Mg as those observed (Chadwick and Asner 2016) in areas with more marked erosion patterns, where there are plateaus and then 'ravines' formed by water flow. But our SOM patterns resemble those found in more gentle slopes (Yoo *et al.* 2009; Weintraub *et al.* 2014). This topographic control of availability of nutrients was not the aim of this study, and is accounted for as an underlying spatial effect. Furthermore, our study area is heterogeneous in its relief, with a gentle relief dominance except for the south-western part, where 'ravine' relief is found. We believe that studies related to topographic control over availability of nutrients would profit from considering underlying spatial effects in its models as a method to reduce unexplained errors, as even in a relatively small spatial scale (as in our study) there was a strong underlying spatial effect.

Besides the spatial effects, there is a strong relationship of vegetation structure and availability of soil nutrient (Pellegrini *et al.* 2014). One mechanism behind this trend is the higher net primary production of N-fixing trees compared to its herbaceous counterparts. The resulting lower C:N relationship of the forest litter compared to the nutrient cycling in grasslands, would provide higher SOM in forests, and therefore, a higher effective cation exchange capacity, allowing for a higher overall nutrient availability (Pellegrini *et al.* 2014). Our results showed this trend, with a higher Ca, P, SOM content and soil pH in the forest soil compared to the grassland soil. The larger biomass of forest ecosystems compared to grasslands depends on a larger nutrient cycling pool in such conditions, which would explain the abundant availability of soil nutrients since the presence of *Fabaceae* trees in the fragment under study was very low.

This higher availability of nutrients seems to increase from the forest edge up to 50 m inside the forest, after that P, Ca and SOM levels reach a stable level of concentration in the soil. This is the depth of edge influence commonly reported in edge effects studies (Ewers and Didham 2008).

However, our pH model had a linear shape of reduced soil acidity from grassland to forest interior, this might be due to our sampling being limited to 100 m from the forest edge, as there is evidence that there are increasing pH values in forests at longer distances from the forest edge (Bergès *et al.* 2013). Besides a higher availability of nutrients inside forest borders, there is better soil fertility in grasslands closer to the forest edge. Samples of grassland soil taken at distances less than 25 m from the forest edge had a slightly higher concentration of P, Ca and SOM than those taken farther away from the forest edge. This is due to reduced wind in areas closer to forest fragments, which reduces soil desiccation and allows for higher biological activity in the soil. Thus, edge effects occur on both sides of the forest-grassland landscape matrix.

However, there was no evident change in soil availability of Mg and K between forest and grassland samples. These nutrients lack a gaseous phase and are mostly rock-derived in the soil. This explains why trend surface-only models had a better fit than the full model in our analysis, suggesting that variation in the availability of these nutrients is controlled by soil parent material and is little influenced by vegetation dynamics. On the other side of this spectrum would be the soil concentration of P, the availability of which is strongly controlled by vegetation dynamics. But determining if soil nutrients control plant biomass and diversity (John *et al.* 2007; Ceulemans *et al.* 2013), or if composition of vegetation and species control availability of soil nutrients (Binkley and Giardina 1998) is difficult, mainly because all these variables have synergistic correlations (Vitousek *et al.* 2010). Therefore, it may be impossible to determine a cause-effect relationship in the soil-plant interaction by empirical methods, and we may only quantify the effects of this relationship.

These soil nutrients/vegetation/parent material patterns may have a large influence on global carbon quantification as forests become fragmented across landscapes. Especially, soil carbon estimates which constitute a large part of total carbon (Lal 2004), will be affected by the forest

edge patterns in soil carbon concentration. How much forest productivity and total biomass is affected by edge effects and soil nutrient patterns may have to be defined in each ecosystem (Laurance 1997; Ziter *et al.* 2014). It can be hypothesized that in lower latitudes the higher biological productivity may produce more marked relationships in ecosystems relationships, even to a deleterious effect (Keeling and Phillips 2007). This would explain the lower depth of edge effects observed in our study comparing them with those observed in tropical areas.

References

- Aalto J, Pirinen P, Heikkinen J, Venlinen A (2013) Spatial interpolation of monthly climate data for Finland: Comparing the performance of kriging and generalized additive models. *Theoretical and Applied Climatology* **112**, 99–111. doi:10.1007/s00704-012-0716-9.
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, de Moraes Gonçalves JL, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* **22**, 711–728. doi:10.1127/0941-2948/2013/0507.
- Ayoubi S, Zamani SM, Khormali F (2007) Spatial variability of some soil properties for site specific farming in northern Iran. *International Journal of Plant Production* **1**, 225–236.
- Baker TP, Jordan GJ, Baker SC (2016) Microclimatic edge effects in a recently harvested forest: Do remnant forest patches create the same impact as large forest areas? *Forest Ecology and Management* **365**, 128–136. doi:10.1016/j.foreco.2016.01.022.
- Barthold FK, Wiesmeier M, Breuer L, Frede HG, Wu J, Blank FB (2013) Land use and climate control the spatial distribution of soil types in the grasslands of Inner Mongolia. *Journal of Arid Environments* **88**, 194–205. doi:10.1016/j.jaridenv.2012.08.004.
- Bates DM, Kliegl R, Vasishth S, Baayen H (2015) Parsimonious mixed models. *arXiv preprint arXiv:150604967* 1–27.
- Benchimol M, Peres CA (2015) Edge-mediated compositional and functional

- decay of tree assemblages in Amazonian forest islands after 26 years of isolation. *Journal of Ecology* **103**, 408–420. doi:10.1111/1365-2745.12371.
- Bergès L, Pellissier V, Avon C, Verheyen K, Dupouey JL (2013) Unexpected long-range edge-to-forest interior environmental gradients. *Landscape Ecology* **28**, 439–453. doi:10.1007/s10980-012-9841-1.
- Binkley D, Giardina C (1998) Why Do Tree Species Affect Soils? The Warp and Woof of Tree-Soil Interactions. *Biogeochemistry* **42**, 89–106. doi:10.1023/A:1005948126251.
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White J-SS (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution* **24**, 127–35. doi:10.1016/j.tree.2008.10.008.
- Brewer MJ, Butler A, Cooksley SL (2016) The relative performance of AIC, AIC_c and BIC in the presence of unobserved heterogeneity. *Methods in Ecology and Evolution* **7**, 679–692. doi:10.1111/2041-210X.12541.
- Ceulemans T, Merckx R, Hens M, Honnay O (2013) Plant species loss from European semi-natural grasslands following nutrient enrichment - is it nitrogen or is it phosphorus? *Global Ecology and Biogeography* **22**, 73–82. doi:10.1111/j.1466-8238.2012.00771.x.
- Chadwick KD, Asner GP (2016) Tropical soil nutrient distributions determined by biotic and hillslope processes. *Biogeochemistry* **127**, 273–289. doi:10.1007/s10533-015-0179-z.
- Ciannelli L, Fauchald P, Chan KS, Agostini VN, Dingsør GE (2008) Spatial fisheries ecology: Recent progress and future prospects. *Journal of Marine Systems* **71**, 223–236. doi:10.1016/j.jmarsys.2007.02.031.
- Cleveland CC, Townsend AR, Taylor P, Alvarez-Clare S, Bustamante MMC, Chuyong G, Dobrowski SZ, Grierson P, Harms KE, Houlton BZ, Marklein A, Parton W, Porder S, Reed SC, Sierra C a., Silver WL, Tanner EVJ, Wieder WR (2011) Relationships among net primary productivity, nutrients and climate in tropical rain forest: A pan-tropical analysis. *Ecology Letters* **14**, 939–947. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01658.x.
- Cochrane M a., Laurance WF (2002) Fire as a large-scale edge effect in Amazonian forests. *Journal of Tropical Ecology* **18**, 311–325. doi:10.1017/S0266467402002237.

- Dalmolin RSD, Pedron F de A (2009) Solos do município de Santa Maria. *Ciência & Ambiente* **38**, 59–78.
- Diggle P, Ribeiro PJ (2007) 'Model-based geostatistics.' (Springer)
- Dormann CF, M. McPherson J, B. Araújo M, Bivand R, Bolliger J, Carl G, G. Davies R, Hirzel A, Jetz W, Daniel Kissling W, Kühn I, Ohlemüller R, R. Peres-Neto P, Reineking B, Schröder B, M. Schurr F, Wilson R (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: A review. *Ecography* **30**, 609–628. doi:10.1111/j.2007.0906-7590.05171.x.
- Drexler M, Ainsworth CH (2013) Generalized Additive Models Used to Predict Species Abundance in the Gulf of Mexico: An Ecosystem Modeling Tool. *PLoS ONE* **8**,. doi:10.1371/journal.pone.0064458.
- Ewers R, Didham R (2006a) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **81**, 117–142. doi:10.1017/s1464793105006949.
- Ewers R, Didham R (2006b) Continuous response functions for quantifying the strength of edge effects. *Journal of Applied Ecology* **43**, 527–536. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01151.x.
- Ewers RM, Didham RK (2008) Pervasive impact of large-scale edge effects on a beetle community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**, 5426–9. doi:10.1073/pnas.0800460105.
- Fernández-Martínez M, Vicca S, Janssens I a., Sardans J, Luysaert S, Campioli M, Chapin III FS, Ciais P, Malhi Y, Obersteiner M, Papale D, Piao SL, Reichstein M, Rodà F, Peñuelas J (2014) Nutrient availability as the key regulator of global forest carbon balance. *Nature Climate Change* **4**, 471–476. doi:doi:10.1038/nclimate2177.
- Gibson L, Lynam a. J, Bradshaw CJ a., He F, Bickford DP, Woodruff DS, Bumrungsri S, Laurance WF (2013) Near-Complete Extinction of Native Small Mammal Fauna 25 Years After Forest Fragmentation. *Science* **341**, 1508–1510. doi:10.1126/science.1240495.
- Grüss A, Drexler M, Ainsworth CH (2014) Using delta generalized additive models to produce distribution maps for spatially explicit ecosystem models. *Fisheries Research* **159**, 11–24. doi:10.1016/j.fishres.2014.05.005.

- Harper K a., Macdonald SES, Burton PJ, Chen J, Brosofske KD, Saunders SC, Euskirchen ES, Roberts D, Jaiteh MS, Esseen PA (2005) Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* **19**, 768–782. doi:10.1111/j.1523-1739.2005.00045.x.
- Hastie TJ, Tibshirani R (1990) Generalized additive models. *Stat. Sci.* **1**, 297–318. doi:10.1016/j.cstda.2010.05.004.
- Heldwein AB, Buriol GA, Streck NA (2009) O clima de Santa Maria. *Ciência & Ambiente* **38**, 43–58.
- Isaak DJ, Peterson EE, Ver Hoef JM, Wenger SJ, Falke JA, Torgersen CE, Sowder C, Steel EA, Fortin M-J, Jordan CE, Ruesch AS, Som N, Monestiez P (2014) Applications of spatial statistical network models to stream data. *WIREs Water* **1**, 277–294. doi:10.1002/wat2.1023.
- John R, Dalling JW, Harms KE, Yavitt JB, Stallard RF, Mirabello M, Hubbell SP, Valencia R, Navarrete H, Vallejo M, Foster RB (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**, 864–869. doi:10.1073/pnas.0604666104.
- Johnson J, Omland K (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution* **19**, 101–108. doi:10.1016/j.tree.2003.10.013.
- Johnson NC, Wedin DA (1997) Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. *Ecological Applications* **7**, 171–182. doi:10.1890/1051-0761(1997)007[0171:SCNAMD]2.0.CO;2.
- Keeling HC, Phillips OL (2007) The global relationship between forest productivity and biomass. *Global Ecology and Biogeography* **16**, 618–631. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00314.x.
- Lal R (2004) Soil Carbon Sequestration Impacts on Global Climate Change and Food Security. *Science* **304**, 1623–1627. doi:10.1126/science.1097396.
- Laliberté E, Grace JB, Huston M a., Lambers H, Teste FP, Turner BL, Wardle D a. (2013) How does pedogenesis drive plant diversity? *Trends in Ecology and Evolution* **28**, 331–340. doi:10.1016/j.tree.2013.02.008.
- Laurance WF (1997) Biomass Collapse in Amazonian Forest Fragments. *Science* **278**, 1117–1118. doi:10.1126/science.278.5340.1117.
- Laurance WF (2000) Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends*

in Ecology and Evolution **15**, 134–135. doi:10.1016/S0169-5347(00)01838-3.

Laurance WF, Delamônica P, Laurance SG, Vasconcelos HL, Lovejoy TE (2000) Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* **404**, 836. doi:10.1038/35009032.

Laurance WF, Fearnside PM, Laurance SG, Delamonica P, Lovejoy TE, Rankin-De Merona JM, Chambers JQ, Gascon C (1999) Relationship between soils and Amazon forest biomass: A landscape-scale study. *Forest Ecology and Management* **118**, 127–138. doi:10.1016/S0378-1127(98)00494-0.

Laurance WF, Nascimento HEM, Laurance SG, Andrade A, Ewers RM, Harms KE, Luiz??o RCC, Ribeiro JE (2007) Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *PLoS ONE* **2**,. doi:10.1371/journal.pone.0001017.

Levin SA, Carpenter SR, Godfray HCJ, Kinzig AP, Loreau M, Losos JB, Walker B, Wilcove DS (2009) 'The Princeton guide to ecology.' (Princeton University Press)

Mundry R, Nunn CL (2009) Stepwise Model Fitting and Statistical Inference: Turning Noise into Signal Pollution. *The American Naturalist* **173**, 119–123. doi:10.1086/593303.

Nakagawa S, Cuthill IC (2007) Effect size, confidence interval and statistical significance: A practical guide for biologists. *Biological Reviews* **82**, 591–605. doi:10.1111/j.1469-185X.2007.00027.x.

Oueslati I, Allamano P, Bonifacio E, Claps P (2013) Vegetation and topographic control on spatial variability of soil organic carbon. *Pedosphere* **23**, 48–58. doi:10.1016/S1002-0160(12)60079-4.

Pellegrini AFA, Hoffmann WA, Franco AC (2014) Carbon accumulation and nitrogen pool recovery during transitions from savanna to forest in central Brazil. *Ecology* **95**, 342–352. doi:10.1890/13-0290.1.

R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>.

Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FJ, Hirota MM (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*

- 142**, 1141–1153. doi:10.1016/j.biocon.2009.02.021.
- Ries L, Fletcher RJ, Battin J, Sisk TD (2004) Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, Models, and Variability Explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**, 491–522. doi:10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130148.
- Riutta T, Slade EM, Bebber DP, Taylor ME, Malhi Y, Riordan P, Macdonald DW, Morecroft MD (2012) Experimental evidence for the interacting effects of forest edge, moisture and soil macrofauna on leaf litter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* **49**, 124–131. doi:10.1016/j.soilbio.2012.02.028.
- Sartori PLP (2009) Geologia e geomorfologia de Santa Maria. *Ciência & Ambiente* **38**, 19–42.
- Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR (1991) Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation - a Review. *Conservation Biology* **5**, 18–32. doi:10.1111/j.1523-1739.1991.tb00384.x.
- Tabarelli M, Aguiar AV, Ribeiro MC, Metzger JP, Peres C a. (2010) Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation* **143**, 2328–2340. doi:10.1016/j.biocon.2010.02.005.
- Vasconcelos JF, Luizão HL (2004) Litter production and litter nutrient concentrations in a fragmented Amazonian landscape. *Ecological Applications* **14**, 884–892.
- Vetter D, Rücker G, Storch I (2013) A meta-analysis of tropical forest edge effects on bird nest predation risk: Edge effects in avian nest predation. *Biological Conservation* **159**, 382–395. doi:10.1016/j.biocon.2012.12.023.
- Vitousek P, S P, BZ H, Chadwich O (2010) Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications* **20**, 5–15. doi:10.1890/08-0127.1.
- Wade TG, Riitters KH, Wickham JD, Jones KB (2003) Distribution and causes of global forest fragmentation. *Conservation Ecology* **7**, 7. doi:7.
- Weathers KC, Cadenasso ML, Pickett STA (2001) Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: Potential synergisms between fragmentation, forest canopies, and the atmosphere. *Conservation Biology* **15**, 1506–1514. doi:10.1046/j.1523-1739.2001.01090.x.

- Weintraub SR, Taylor PG, Porder S, Cleveland CC, Asner GP, Townsend AR (2014) Topographic controls on soil nitrogen availability in a lowland tropical forest. *Ecology* **96**, 1561–1574. doi:10.1890/14-0834.1.
- Whittingham MJ, Stephens PA, Bradbury RB, Freckleton RP (2006) Why do we still use stepwise modelling in ecology and behaviour? *Journal of Animal Ecology* **75**, 1182–1189. doi:10.1111/j.1365-2656.2006.01141.x.
- Wood SN (2003) Thin-plate regression splines. *Journal of the Royal Statistical Society* **65**, 95–114. doi:10.1111/1467-9868.00374.
- Wood S (2006a) Low-Rank Scale-Invariant Tensor Product Smooths for Generalized Additive Mixed Models. *Biometrics* **62**, 1025–1036. doi:http://www.gla.ac.uk/media/media_27275_en.pdf.
- Wood S (2006b) ‘Generalized additive models: an introduction with R.’ (CRC press)
- Wright SJ, Yavitt JB, Wurzburger N, Turner BL, Tanner EVJ, Sayer EJ, Santiago LS, Kaspari M, Hedin LO, Harms KE, Garcia MN, Corre MD (2011) Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. *Ecology* **92**, 1616–1625. doi:10.1890/10-1558.1.
- Wuyts K, De Schrijver A, Staelens J, Gielis L, Vandenbruwane J, Verheyen K (2008) Comparison of forest edge effects on throughfall deposition in different forest types. *Environmental Pollution* **156**, 854–861. doi:10.1016/j.envpol.2008.05.018.
- Yoo K, Mudd SM, Sanderman J, Amundson R, Blum A (2009) Spatial patterns and controls of soil chemical weathering rates along a transient hillslope. *Earth and Planetary Science Letters* **288**, 184–193. doi:10.1016/j.epsl.2009.09.021.
- Yuan Z, Gazol A, Lin F, Ye J, Shi S, Wang X, Wang M, Hao Z (2013) Soil organic carbon in an old-growth temperate forest: Spatial pattern, determinants and bias in its quantification. *Geoderma* **195-196**, 48–55. doi:10.1016/j.geoderma.2012.11.008.
- Ziter C, Bennett EM, Gonzalez A (2014) Temperate forest fragments maintain aboveground carbon stocks out to the forest edge despite changes in community composition. *Oecologia* **176**, 893–902. doi:10.1007/s00442-014-3061-0.

Figure 1. (a) localization, shape and sample points of the forest fragment under study. (b) histogram of distance from forest edge of soil samples (c) mean estimated elevation above sea level.

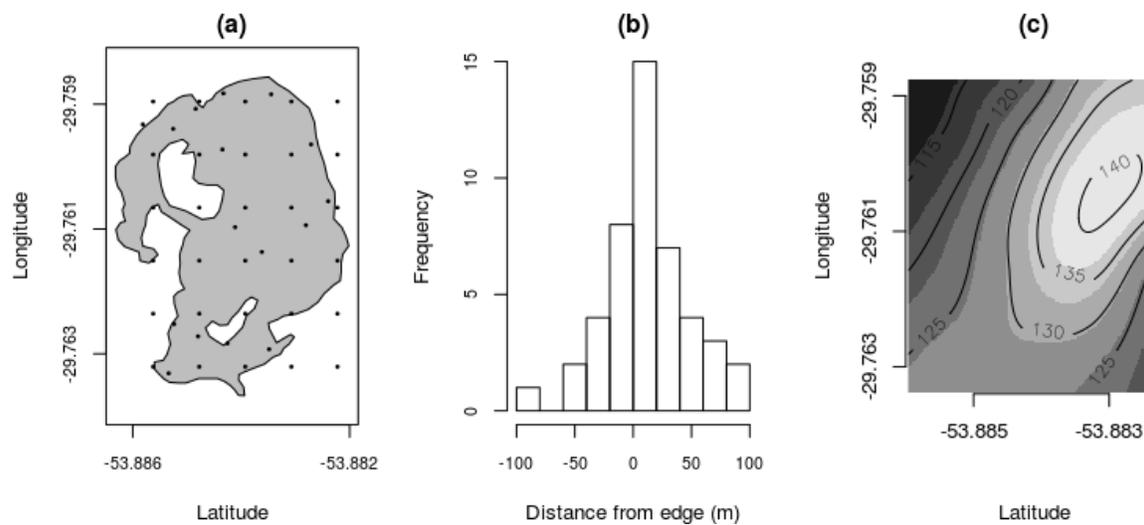


Figure 2. Mean trend surfaces of the soil variables estimated by Generalized Additive Models under the full model, in which spatial trend and distance from forest edge are independent variables, or by trend surface model where only the spatial trends are considered.

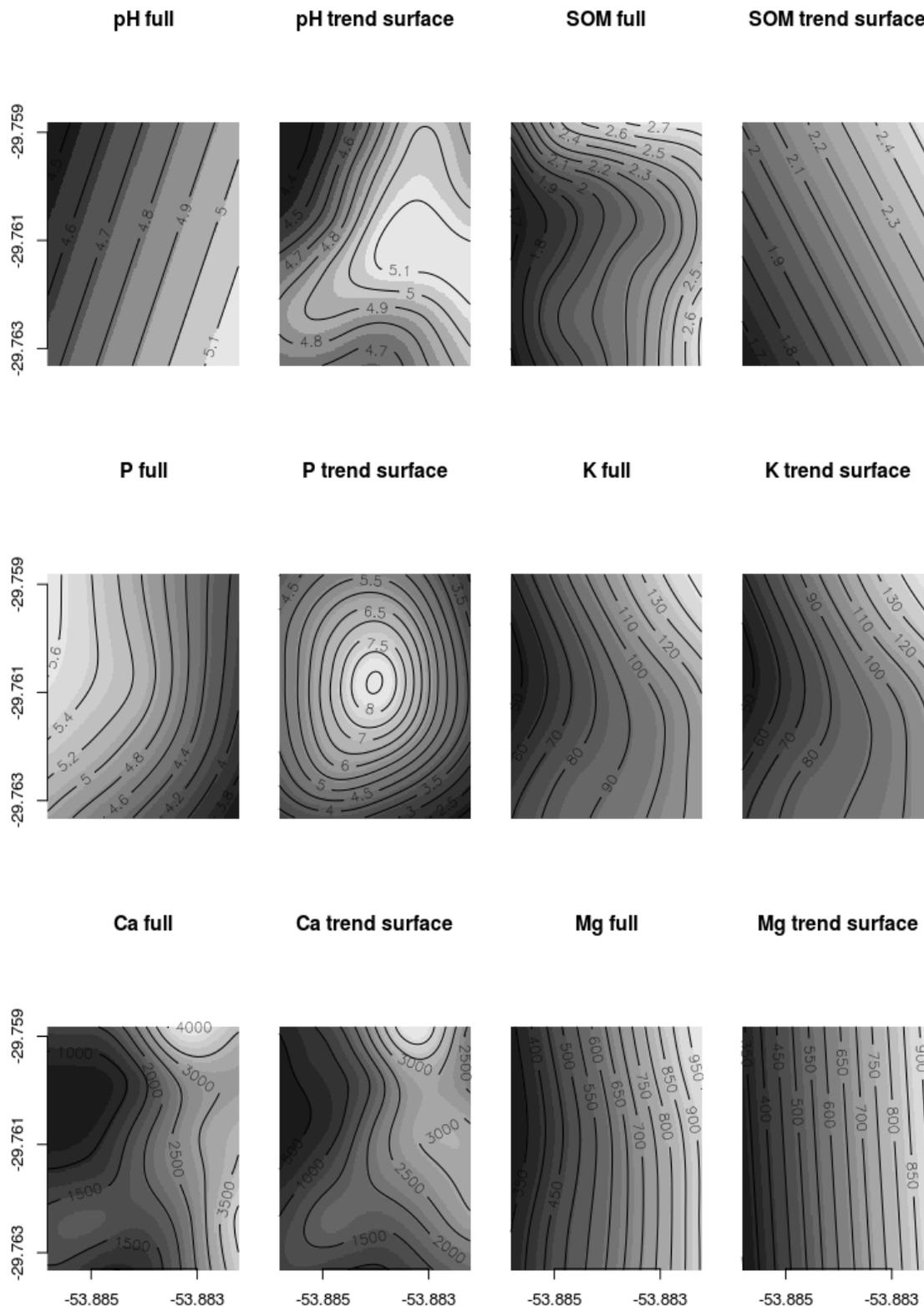


Figure 3. Estimated influence of distance from forest edge on soil variables under the full model, in which spatial trend and distance from forest edge are independent variables, or by the edge effect model where only the distance from forest edge are considered.

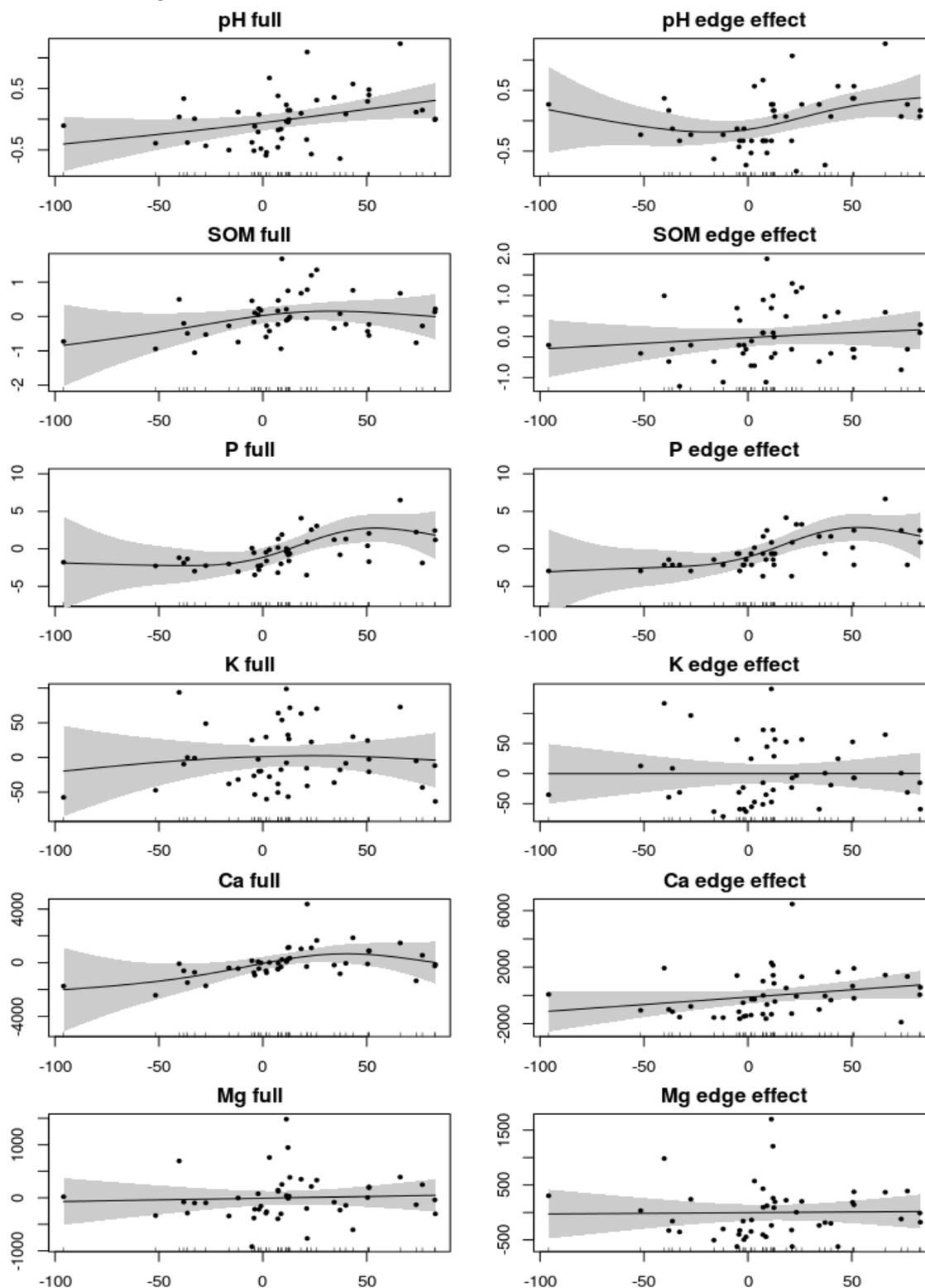


Table 1. Akaike Information Criteria of Generalized Additive Models of different soil variables of a Atlantic forest fragment in southern Brazil. Trend surface models take into account only the spatial variation. Edge effects are based on distance from forest edge. Full models include both effects.

Soil variable	Full model	Trend surface model	Edge effects model
pH	53.2	52.1^{ns}	55.6*
SOM	95.7	98.9*	101.1**
P	241.4	241.1 ^{ns}	238.9^{ns}
K	491.3	490.3^{ns}	499.9**
Ca	786.8	792.2**	809.1**
Mg	697.2	695.5^{ns}	701.9*

Bold values indicate the 'best' model. Superscripts are based on likelihood ratio test, single asterisks mean 0.05 significance level and double asterisks mean 0.01 significance level.

6. ARTIGO 3: SITE PROXIES FOR HANDROANTHUS HEPTAPHYLLUS IN A SUBTROPICAL FOREST OF SOUTHERN BRAZIL

RESUMO

Os efeitos espaciais no crescimento florestal são geralmente levados em consideração por uma discretização do espaço através de estimadores de sítio. Neste estudo, foi testada a capacidade da abordagem dendrocêntrica, fitocêntrica e geocêntrica como indicadores de sítio para árvores de *Handroanthus heptaphyllus* em uma floresta de alta diversidade. A altura total das árvores foi usada como o indicador dendrocêntrico e o índice de diversidade Shannon – Wiener como indicador fitocêntrico juntamente com um indicador geocêntrico multivariado baseado na disponibilidade de nutrientes do solo. Foi utilizado um modelo espaço – temporal Bayesiano estimado através de *Integrated Nested Laplace Approximation* (INLA) como modelo base para crescimento de árvores. Pequenas variações inter anuais na tendências espaciais de crescimento foram observadas. Todos os indicadores de sítio foram capazes de levar em consideração a variação espacial no crescimento em diâmetro das árvores. Contudo, a abordagem geocêntrica produziu o modelo com melhor ajuste. Indicadores de sítio podem ser utilizados no desenvolvimento de modelos de crescimento e para a avaliação de desenhos experimentais de manejo de florestas de alta diversidade.

Palavras-chave: Modelos espaço-temporais; Métodos Bayesianos; crescimento florestal;

Abstract

The spatial effects on forest growth is generally accounted for by discretization of space through site proxies. In this study, we tested the suitability of dendrocentric, phytocentric and geocentric site proxies for *Handroanthus heptaphyllus* trees in a high-diversity forest. We used tree height as a dendrocentric proxy and the Shannon Wiener diversity index as phytocentric along with a multivariate geocentric proxy based on topsoil nutrient availability. We used a spatio-temporal Bayesian estimation method through the Integrated Nested Laplace Approximation (INLA) as a base tree-growth model. Small inter-annual changes in spatial growth trends were observed. All proxies could account for spatial variation in tree diameter growth. But the best-fit model was produced through the geocentric approach. Site proxies could be used in the development of growth models and for the evaluation of management experimental designs in high-diversity forests.

Keywords: Spatio-temporal models; Bayesian methods; forest growth.

Site proxies for *Handroanthus heptaphyllus* in a subtropical forest of southern Brazil

1. Introduction

Red lapacho (*Handroanthus heptaphyllus* (Vell.) Mattos) (Olmstead and Zjhra, 2009) is a light demanding, naturally occurring tree of southern Brazil, which is valued for its timber and medicinal properties (Gómez-Castellanos et al., 2009; Schulze et al., 2008b). Together with closely related tree species of the same genus, its dense and rot-resistant wood accounted for almost 12% of the total Brazilian timber exports in 2013, with 3.4 million tons being shipped mainly to the North America (Secretaria de Comércio Exterior, 2014). Its inner bark has been popularized as a “wonder drug” with a long tradition of local use and some interesting pharmacological properties that are yet not proven to be effective (Gómez-Castellanos et al., 2009). Despite its popularity, only limited attempts have been made to quantify and model the *H. heptaphyllus* growth (Schulze et al., 2008b).

Estimation of the forest growth and productivity remains a central problem in forestry (Bontemps and Bouriaud, 2013).. Forest growth may be estimated as a function of time, space (site), management, and the interactions among these factors. In natural high-diversity forests this problem is amplified by the large number of species, uneven spatial distribution of trees and species (Lan et al., 2012), different sizes and ages of trees, and the variety of growing environments (understory vs gaps) (Clark and Clark, 2001). Furthermore, some forests (e.g., in South America) have a few prize-species with high-value timber that drive the economic returns of logging (Fisher et al., 2014). Therefore, approaches based on single trees are ideal for this situations, and the corresponding results for the whole forest may also be obtained through the sum of the individual results (Pretzsch et al., 2002).

The estimates of forest productivity are optimally based on the economic return of logging, which may vary strongly with the cost of extraction (Fisher et al., 2014; Schulze et al., 2008b). However, depending on the extent (or scale) (Aertsen et al., 2012) of the area under management the estimates of productivity may be based on wood production when there is no large differences in the extraction cost. The volume of an individual hardwood tree is a function of its diameter and commercial height. The latter is a highly unpredictable variable due to the erratic nature of height growth in natural forests (Clark and Clark, 2001). For these reasons and

for its high correlation with volume increment, diameter increment has been used as a proxy for productivity in natural high-diversity forests (Curran et al., 2001; Palahí and Grau, 2008; Vanclay, 1994, 1992; Vanclay et al., 1997).

Management of natural forests has been much studied and many of its results have been enforced by government regulation and private certification (McDermott et al., 2015), although the sustainability of common management practices is questionable (Schwartz et al., 2016). The main factor for estimating tree growth in natural forests is the unavailability of the age. In this situation, the tree diameter is used to estimate tree productivity (Huang and Titus, 1995; Weiskittel et al., 2011), as this variable that can be directly measured from the tree rather than from distances and angles (Crecente-Campo et al., 2010). Site quality estimates and classification in natural high-diversity forests (Vanclay et al., 1997) have been sparsely studied when compared to time and management effects on tree and forest growth.

The most commonly used site proxy in even-aged forests is the site index. The site index theory asserts a strong relationship between stand top height and stand production, regardless of the site and density (Pretzsch, 2009). Besides its several problems, site index continues to remain the most widely used method to estimate site quality in even-aged stands (Bontemps and Bouriaud, 2013). In natural forests, the corresponding equivalent method to estimate site quality is by using tree height-diameter relationship, the so-called dendrocentric approach (Bontemps and Bouriaud, 2013; Skovsgaard and Vanclay, 2008). While this approach has been dismissed by some due to the difficulty of estimating tree height in natural forests (Vanclay, 1989) it has been assumed to be directly related to natural forest productivity by others (Mohamed et al., 2014). Although it is important to note that different species have distinct site preferences (Manson et al., 2013) and that a forest top height may not be possible to estimate in high-diversity forests, tree height-diameter relationship may be a good site quality indicator for single species models (Feldpausch et al., 2011).

In the phytocentric approach, site quality is estimated through the plant community. There exists a strong relationship between forest productivity and species richness (Gillman et al., 2015), botanical diversity, or functional diversity (Roscher et al., 2012). Furthermore, there have been much evidence for increased forest growth in mixed-species forests (Fichtner et al., 2015; Pretzsch et al., 2015). However, as diversity correlates with forest density, this relationship may not be true for single trees (Forrester, 2014). Moreover, reduction of the complexity of a high-

diversity community to a quantitative figure is a daunting task. There is a plethora of diversity indices, most notably the Shannon–Wiener index, which try to reduce the complexity of a community to a single number that are entropies of diversity, but not diversity itself (Jost, 2006). However, diversity indexes are mostly based on species proportion and are extremely closely related thus, there is not a large difference among community quantifiers for a given forest.

Although these two approaches deserve attention, there is no causal relationship between productivity and tree height (Anyomi et al., 2014) and the same may be true for the phytocentric approach (Vilà et al., 2013). As it has been argued that soil nutrients, topography, and climate drive forest structure, diversity and composition (Baldeck et al., 2013; Cleveland et al., 2011; Condit et al., 2013; John et al., 2007; Massad et al., 2013), a plant-soil feedback approach seems more plausible (Nuland et al., 2016). A weak causal relationship exists between soil, physiography, and climate with forest productivity. However, selection of a variable for use as a site proxy depends on the extent of the subject area (Weiskittel et al., 2011). This method to estimate site productivity called geocentric approach.

Bayesian estimation offers much potential in the development of spatio-temporal models to predict forest and tree growth (Cressie and Wikle, 2011), which are inherently spatio-temporal processes. The main advantages of Bayesian estimation over the frequentist approach is the ability to generate full posterior distribution instead of only estimating it through a mean and variance. Therefore, there are no distribution constraints to the posterior (Li et al., 2012). A tool that facilitates the development of spatio-temporal models in the Bayesian framework is the Integrated Nested Laplace Approximation (INLA) (Bivand et al., 2015; Blangiardo et al., 2013; Rue et al., 2009), which can deal with nonlinear effects common in the ecology (Zuur et al., 2014).

The aim of this research was to develop a spatio-temporal Bayesian growth model for the individual trees of *H. heptaphyllus* in a natural diverse subtropical forest of southern Brazil using the INLA, followed by comparison of the dendrocentric, phytocentric and geocentric approaches for estimating site productivity and accounting for the spatial variation in tree growth.

2. Methods

2.1 Data collection

This study was performed in Santa Maria county, Rio Grande do Sul State, which has Cfa (humid subtropical) climate (Alvares et al., 2013) with a mean annual temperature of approximately 19° C, monthly average temperature is >30° C in the summers, and some occurrences of minimum temperature below freezing during the winter. The mean annual rainfall of this area is 1712 mm based on the values from the closest meteorological station (Heldwein et al., 2009). The soils are extremely heterogeneous, with a dominance of ultisols (U.S. Soil Taxonomy) on hilltops and by alfisols and entisols near water streams (Dalmolin and Pedron, 2009). The area under study is 105-150 m above sea level, with mostly gentle slopes and some steep hills at water springs. The forest fragment area is 13.3 ha (Figure 1a), surrounded by grassland, with a fragment-shape index of 3.8 (Cochrane and Laurance, 2002). The vegetation here can be classified as a subtropical moist deciduous forest with the canopy dominated by *Luehea divaricata* Mart. (Malvaceae) and *Patagonula americana* L. (Boraginaceae).

We used the dendrochronological method to evaluate tree growth, and, to avoid any bias, we censored all *H. heptaphyllus* found in the forest fragment (Bowman et al., 2013; Nehrbass-Ahles and Babst, 2014). Tree coordinates were obtained with a GPS. We measured tree diameter at breast height (1.3 m) using a measuring tape and, tree total and commercial heights using a Vertex. As a mean to quantify liana competition, we estimated the Crown Occupancy Index (Heijden et al., 2009; Heijden et al., 2010). Between 2013 and 2015, we took two increment cores perpendicular to each other per tree (at breast height). The cores were mounted, dried, sanded, and scanned and their ring width was measured using Image Pro-Plus (Cybernetics, 2002). Visual identification of the xylem growth pattern (Lisi et al., 2008; Volland-Voigt et al., 2010) was based on the results from observations of cross sections of trees of known age.

At each *H. heptaphyllus* tree, a Bitterlich angle count plot sample was established using a Basal Area Factor of 2 as a means to measure tree competition (Contreras et al., 2011; Stage and Ledermann, 2008). Each competing tree, the diameter and distance from the *H. heptaphyllus* tree was measured. The competitors were identified using vegetative characteristics (Rejmánek and Brewer, 2001). This sampling approach is skewed toward larger trees when compared to fixed-area methods, although this method provides good diversity estimates (Motz et al., 2010). A sampling method biased toward canopy trees may be considered better as it is better correlated with forest biomass and functional diversity (Fichtner et al., 2015; Slik et al., 2013). As tree

species may have a clumped natural distribution, overlapping of these Bitterlich plots occurred, but was ignored in the analysis (Pedersen et al., 2013).

A regular 80 x 80 m soil sample grid comprising of 30 points was selected to provide a full coverage of the study area. However, this approach limited the estimation of close-range variation in soil properties (Diggle and Ribeiro, 2007). To address this issue, we added points near individual or groups of *H. heptaphyllus* trees, resulting in a 46 point sampling grid (Figure 1a). At each sample location, the litter layer was removed and three subsamples (0.5 m sample point radius) to a depth of 20 cm using a 10 cm diameter cylinder were obtained. The subsamples were mixed in sterile plastic bags to ensure the sample was representative. All remaining twigs or roots in the sample were carefully removed. The samples were then dried and their P and K concentration were determined using the Mehlich I extractant solution and, Ca and Mg concentrations were determined using KCl extractant. The soil pH was determined in water solution and the soil organic matter (%) was determined using a strong oxidizing agent ($K_2Cr_2O_7$) in the presence of H_2SO_4 .

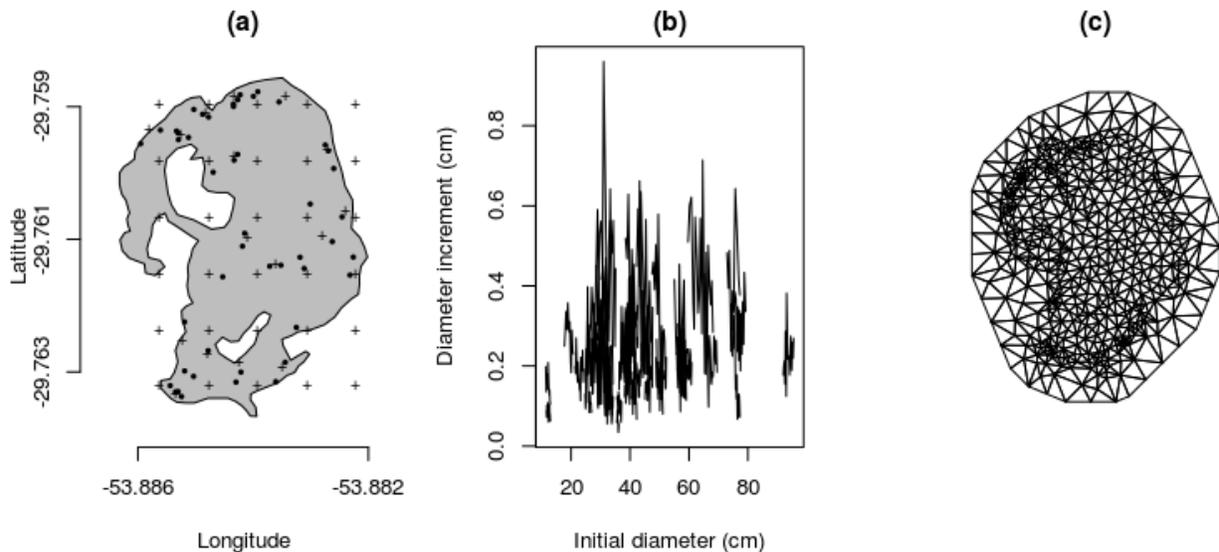


Figure 1. Forest fragment location and growth trends. (a) Forest fragment under study and *H. heptaphyllus* trees (dots) and soil sample points (crosses); (b) Diameter increment series and tree initial diameter; (c) INLA mesh used for spatial prediction.

2.2 Statistical framework

INLA is a numerically implemented analytical solution for approximating Bayesian posteriors with latent Gaussian model (Cressie and Wikle, 2011). By identifying a distribution for the observed data and by assuming conditional independence of the covariates it is possible to define the likelihood of the posterior (Martins et al., 2013). The independence assumption of the latent Gaussian field generates a sparse precision matrix with computation benefits (Blangiardo et al., 2013), this specification is known as the Gaussian Markov Random Field (GMRF) (Rue and Held, 2005). Operationally, the INLA locates the mode of the posterior distributions of the hyperparameters, followed by a grid search to allow approximation of its distributions. Each marginal posterior is obtained using interpolation and evaluated on a grid of selected values (Blangiardo et al., 2013).

For continuous geostatistical data, using a continuous covariance function to study the spatial processes causes computational limitations due to the big n problem (Lasinio et al., 2013). In INLA, space is discretized with an indexed GMRF and a weak solution to fractional stochastic partial differential equation (SPDE) using the Matérn covariance function (Lindgren and Rue, 2015). This approach has an appealing modeling environment in which the model uses Gaussian Fields but the computation is performed with GMRF (Lindgren et al., 2011). Modeling geostatistical data with INLA has been successfully applied to several ecological studies and has the flexibility for use in multiple fields of study (Poggio et al., 2016).

This statistical framework may also be used to fit spatio-temporal models (Blangiardo and Cameletti, 2015). When the spatio-temporal geostatistical data is considered, a valid non-separable spatio-temporal covariance function has to be defined (Gelfand et al., 2010). Assuming stationarity and constancy of the spatial correlation over time, it is possible to model each point as a function of the spatial process that evolves over time following autoregressive dynamics (Blangiardo and Cameletti, 2015). In ecological studies, the autoregressive temporal structure is a very plausible assumption even when it is limited to the first order. The INLA approach has shown good predictive performance for meteorological and pollutant spatio-temporal data (Blangiardo et al., 2013; Möller et al., 2015).

2.3 Testing site proxies

Our base model was constructed adapting the tutorials available for INLA (Blangiardo and Cameletti, 2015). Diameter increment, calculated as the sum of the observed growth on the cores of each tree, was our target variable as it was assumed to have a Gaussian distribution. Probably the gamma distribution is more plausible for this data, although the results were difficult to interpret. We established an explicit global intercept and added an independent intercept for each tree, as it is standard in the hierarchical models. We added a smoothing spline (Yue et al., 2014) for calculated tree diameter before a given diameter increment. A temporal first-order autoregressive structure was used for studying the relationship between initial diameter and diameter increment. Finally, the spatio-temporal structure was studied using the Matèrn function and by assuming first-order autoregressive correlation between the GMRFs. All our GMRF were constructed on the same spatial mesh (Figure 1c).

Then, we analyzed the effects of inclusion of dendrocentric, phytocentric or geocentric site proxies on the model. As we considered these sites proxies to be constant over time (and they are not constant over time), we limited the model to diameter increments from growth periods that ended between 2009 and 2013. The tree total height was used as the dendrocentric site proxy. We used the Shannon–Wiener diversity index as the phytocentric site proxies. For the geocentric approach, the first axis of a non-metric multidimensional scaling (NMDS) (Borcard et al., 2011) was used as the using Bray distance measure (Legendre and Cáceres, 2013) with all available soil variables. A common issue in spatial analysis that occurs in the latter model is the misalignment of the soil sampling and growth sampling. To correct this issue, we used the easiest approach, that is by predicting the mean of the soil NMDS for the tree points. The main disadvantage of this approach, however, was that the uncertainties of the predictions were not fed forward in the model (Barber et al., 2016).

To ensure proper convergence, we reran each model twice with priors obtained from the previous model convergence. We checked the effects of each site proxy by plotting the posterior distributions of the fitted models. As a proper measure of model fit, we used the Deviance Information Criteria (DIC) (Blangiardo and Cameletti, 2015). As a more rough fit measure, we used the squared correlation coefficient (R^2) between the observed diameter increment values and the mean fitted values (Poggio et al., 2016). All analysis were performed using R (R Core Team, 2016) and its related packages.

3. Results

We found 48 *H. heptaphyllus* (Figure 1a) trees in the fragment under study, with a mean tree density of only under 4 trees/ha, which is higher than the observed in previous studies (Schulze et al., 2008b). However, the spatial sparsity of samples makes any spatial prediction of growth unstable, independent of the area under study. This aspect is a characteristic of most Brazilian commercial timber species (Schulze et al., 2008a). In our case, despite spatial sparsity, we collected sufficient variables to closely describe the individual tree growth. The median diameter of the trees was 42.3 cm (45.7 ± 17.6 cm, mean \pm standard deviation) with a unimodal distribution, which is uncommon for natural forests and probably related to past disturbance. Trees showed no particular spatial distribution pattern (Figure 1a). The tree total height median was 15.8 m (15.9 ± 3.5 m). Diameter increment was highly variable (Figure 1b), with median of 0.21 cm (0.23 ± 0.12 cm) and a peak growth between 25 to 80 cm of diameter, while extremes of the diameter distribution showed lower increment rates. These low growth rates coupled with the large size of the trees under study indicated that these trees are at least 200 years old, but this could not be confirmed due to the difficulty in obtaining large increment core samples from *H. heptaphyllus*.

We found a total 723 individuals in the competitor survey belonging to 60 species and 26 botanical families. The Shannon–Wiener index estimative for alpha diversity was 2.07 ± 0.03 , and the total gamma diversity was 3.37 ± 0.04 . The latter number corresponds to a community composed of 29.14 species with equal proportion (Jost, 2006). While a dominance by *L. divaricata* and *P. americana* was evident, these species represented only about 8% of the total forest basal area. Soil attributes were also very diverse (Table 1). For example, clay content, which is a good indicator of soil texture and density, was 10–40 %.

Table 1. Description of soil variables observed in 46 point samples of topsoil in the forest fragment under study in southern Brazil.

	Minimum	1st Quartile	Median	Mean	3rd Quartile	Maximum
Clay (%)	10.0	15.3	19.5	22.1	29.5	40.0
pH (H ₂ O)	4.0	4.5	4.9	4.8	5.1	6.1
P (mg/L)	1.5	3.0	4.5	5.1	6.6	22.8
K (mg/L)	20.0	53.0	80.0	91.2	132.0	232.0
SOM (%)	0.9	1.7	1.9	2.1	2.6	4.0

Ca (cmolc/L)	0.9	636.7	1615.0	1890.2	2858.0	8356.0
Mg (cmolc/L)	0.8	294.5	494.5	622.1	840.8	2322.0

Our base model performed well in terms of model fit (DIC = 535.55, $R^2 = 0.833$). We tested the inclusion of tree Crown Occupancy Index, but the mean of posterior distributions of the parameters was extremely close to 0 and did not improve the model fit (DIC = -534.76, $R^2 = 0.832$). The inclusion of the competition basal area estimated by the Bitterlich provided the similar lower fit (DIC = -518.19, $R^2 = 0.797$), and the model demonstrated an erratic behavior in tree diameter growth across basal areas, therefore, this variable was not considered further in the model. The fitted spatial surfaces (Figure 2) showed clear patterns of larger tree growth in the eastern and southwestern parts of the forest fragment, which matches the areas of higher altitude and soil with lower water influence. Therefore, a weak relationship was noticed between growth period total rainfall and the extent of the fitted area with above average diameter growth. However, the inclusion of this trend in the model did not improve the model fit. Probably, a longer spatial time series would result in a better understanding of this relationship. However, this was out of our scope of this study.

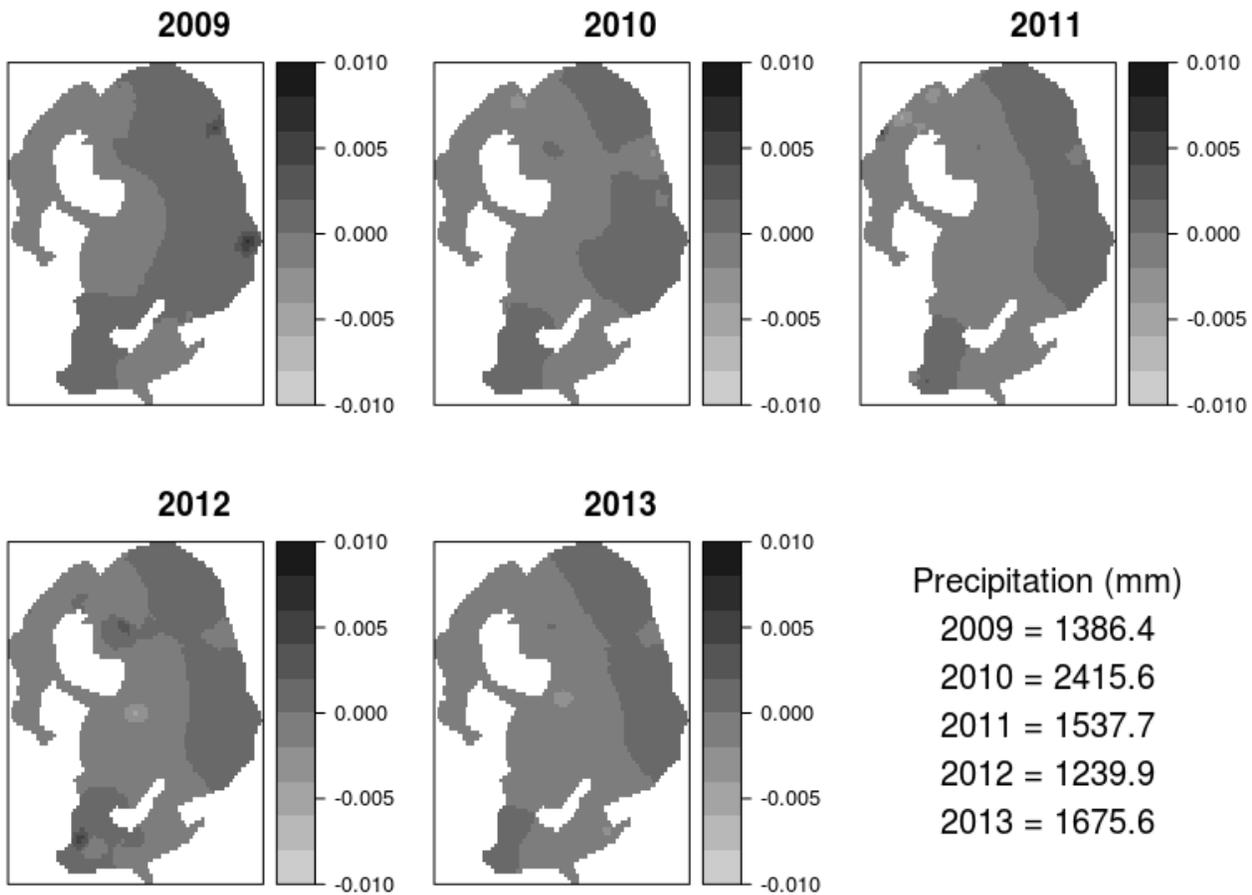


Figure 2. Estimated spatial growth trend surfaces for *H. heptaphyllus* in different years using a spatio-temporal Bayesian model. Larger above average growth surfaces can be observed in years with lower precipitation during the growth period.

The year-to-year changes in the fitted spatial trend reflects the posterior distribution of the autocorrelation parameter among the GMRFs (Figure 3). A strong concentration of the estimated parameter at high positive correlations was noted, which is generally expected in the absence of change in the estimated growth surface. The concentration of the estimated parameter at negative values expresses the year-to-year estimated changes. The posterior distribution of this parameter in the models with the site proxies included are all concentrate around 0, which indicates that the GMRFs are irrelevant in terms of predicting long-term tree growth, but it maybe significant for a single year. In these cases, the spatio-temporal correlation structure may be excluded from the

model. All the resulting models from this exclusion showed good fit statistics, with the geocentric approach providing the best fit (DIC = -537.67, $R^2 = 0.840$), followed by the dendrocentric approach (DIC = -531.90, $R^2 = 0.826$) and then the phytocentric proxy (DIC = -523.86, $R^2 = 0.809$). Our results suggest that all site proxies may be used to estimate *H. heptaphyllus* individual tree growth in the fragment under study, with similar results in terms of fit and capability to reduce correlation between spatial trends over a period of time.

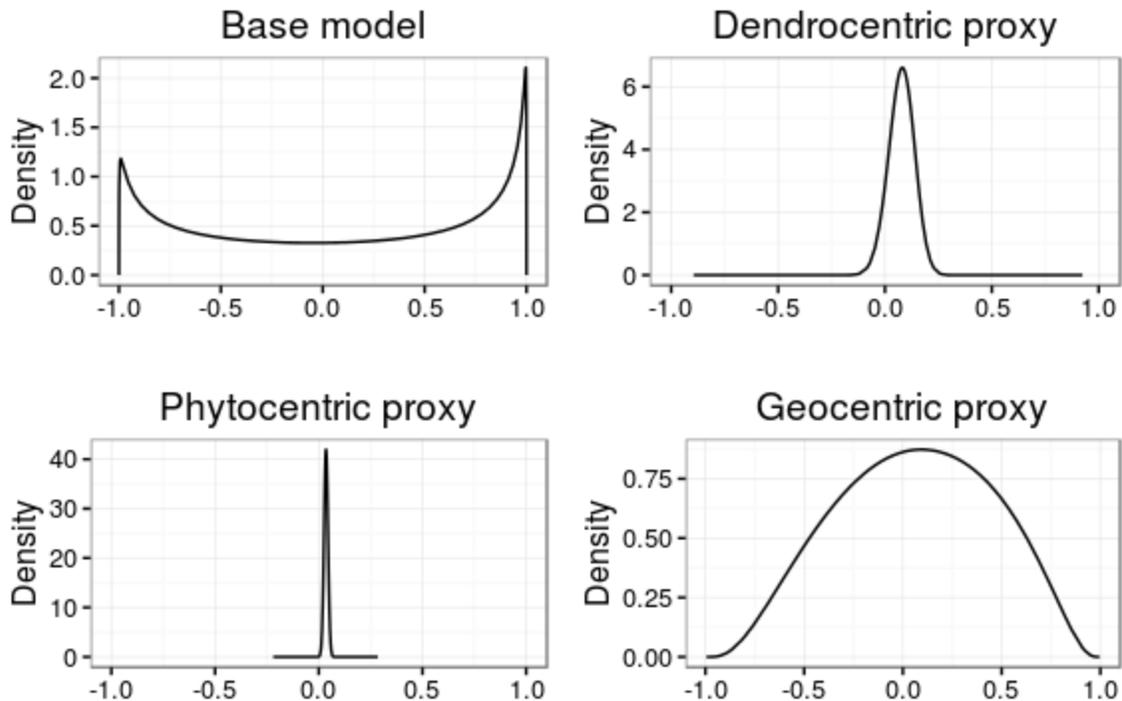


Figure 3. Estimated posterior distributions of the first-order temporal autocorrelation parameter of the spatial field for individual *H. heptaphyllus* tree diameter growth.

4. Discussion

The main feature of natural high-diversity forests is its heterogeneity. In fact, some management studies have produced unidentifiable results due to the large spatial variations in tree species composition and growth (Dekker and De Graaf, 2003; Magnusson et al., 1999). The development of large experimental plots is an alternative to offset the spatial variation in high-

diversity forests (Peña-Claros et al., 2008). Although a more economical alternative is the use of geostatistics to better describe smaller study areas or use of smaller sample sizes as it is common with the commercial tree species of the neotropics. Similarly, the use of site proxies may produce better individual tree growth estimates and/or increase the confidentiality of experimental designs.

The proposed (Bontemps and Bouriaud, 2013) dendrocentric, phytocentric and geocentric site proxies could account for the spatial variation in tree growth despite the absence of clear causality relationships. Although the effects on tree growth may be enumerated, they are hard to untangle and are ultimately inseparable, both theoretically and statistically. For a example, in high-diversity forests, particular species are given preference in a given site. Supposing a species only grows or only dominates in soils with high water availability throughout the year, the soil will be modified by the nitrogen-fixing capability of this species and its relationship with the soil organisms.

Besides this limitations, a geocentric approach can produce extrapolated estimates (Aertsens et al., 2012) of tree and forest growth. Furthermore, in natural forests, obtaining soil samples may be the fastest and more precise method to develop a forest productivity proxy, albeit expensive when nutrient concentrations or other variables that requiring laboratory analysis are involved. Determining the nutrient that is more limiting to tree growth in high-diversity forest is a difficult task and may provide mixed results (Alvarez-Clare et al., 2013; Cleveland et al., 2011). The use of multivariate soil quality indicators (Rahmanipour et al., 2014) is a better approach to develop proper geocentric forest site proxies, and, in our study, it provided the best-fit model for tree growth.

Determining the existence of an over-yielding effect in high-diversity forests may be impossible due the nonexistence of single species plantations. In the case of *H. heptaphyllus*, monocultural stands are uncommon due the plagiotropic growth nature of this species, which limits appropriate pruning regimes and bole volume development. Furthermore, testing for intra-specific facilitation is difficult due the sparse spatial distribution of trees in a forest. However, diversity estimated by the Shannon–Wiener can account for spatial variation in tree growth, but the diversity productivity relationship (results not shown) had a quadratic shape, with higher productivities at the lower and higher diversity ranges. This peculiar result can be attributed to the confounding effects of competition on tree growth and forest diversity (Chisholm et al.,

2013). As our study area was a forest fragment with numerous *H. heptaphyllus* trees near the forest edge, some of these trees were growing almost without competition, therefore, the higher tree growth rates at lower diversity.

Measuring tree height in natural forests is an error-prone task due to the commonly dense understory vegetation and crown form of trees growing in such an environment. However, it is the cheapest method to obtain a site proxy for a single species as it gives good results with *H. heptaphyllus*. It has been shown that stand top height has some limitations in estimating site productivity in monocultures (Bontemps and Bouriaud, 2013), and the same may apply to tree height in high-diversity forests. This variable is affected by liana competition, an extremely common feature of tropical and subtropical forests, and the proper estimation of this effect may be considered as a work in progress. Furthermore, the time needed for its measurement is a justification for ignoring this variable in forest surveys, which would increase the quality of tree growth estimates through this site proxy.

As our results show, the spatial discretization of forest productivity changes even at an annual time-scale. This does not mean that there are significant changes in tree growth pattern or its environment, but refers to the interaction between tree and environment change due to inter-annual climatic variation. Establishing this relationship has long been a task developed in dendrochronology, allowing the use of many climatic variables. Furthermore, as climate changes, these relationships are expected to be modified, further requiring the need for dynamic site classification to quantify forest productivity. Although we could not find a meaningful climatic variable for our model, this methodology allows for a better understanding of tree growth variation in space and time.

The Bayesian models developed allowed for interpretations of temporal variation in tree growth that frequentist methods would not allow. Although the INLA approach may have its limitations (Taylor and Diggle, 2014), it is a powerful tool for use in forestry studies. This statistical framework coupled with the use of site proxies provided significant insights of tree growth, despite the spatial sparsity of the *H. heptaphyllus* population. The use of site proxies is a viable alternative to the development of growth models for other commercial species of the neotropics with the same population dynamics of *H. heptaphyllus*, which would allow for a better assessment of silvicultural options and sustainable management of such species.

5. Acknowledgments

We would like to thank CNPq – National Council for Scientific and Technological Development, which supported this study.

6. References

- Aertsens, W., Kint, V., Muys, B., Van Orshoven, J., 2012. Effects of scale and scaling in predictive modelling of forest site productivity. *Environ. Model. Softw.* 31, 19–27. doi:10.1016/j.envsoft.2011.11.012
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., de Moraes Gonçalves, J.L., Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol. Zeitschrift* 22, 711–728. doi:10.1127/0941-2948/2013/0507
- Alvarez-Clare, S., Mack, M.C., Brooks, M., 2013. A direct test of nitrogen and phosphorus limitation to net primary productivity in a lowland tropical wet forest. *Ecology* 94, 1540–1551. doi:10.1890/12-2128.1
- Anyomi, K. a., Raulier, F., Bergeron, Y., Mailly, D., Girardin, M.P., 2014. Spatial and temporal heterogeneity of forest site productivity drivers: a case study within the eastern boreal forests of Canada. *Landsc. Ecol.* doi:10.1007/s10980-014-0026-y
- Baldeck, C.A., Harms, K.E., Yavitt, J.B., John, R., Turner, B.L., Valencia, R., Navarrete, H., Davies, S.J., Chuyong, G.B., Kenfack, D., Thomas, D.W., Madawala, S., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Bunyavejchewin, S., Kiratiprayoon, S., Yaacob, A., Supardi, M.N.N., Dalling, J.W., 2013. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests, in: *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. The Royal Society, pp. 1–7.
- Barber, X., Conesa, D., Lladosa, S., Lopez-Queloz, A., 2016. Modelling the presence of disease under spatial misalignment using Bayesian latent Gaussian models. *Geospat. Health* 11, 11–20. doi:10.4081/gh.2016.415
- Bivand, R.S., Gomes-Rubio, V., Rue, H., 2015. Spatial Data Analysis with R - INLA with Some Extensions. *J. Stat. Softw.* 63, 1–31.
- Blangiardo, M., Cameletti, M., 2015. Spatial and spatio-temporal bayesian models with R-INLA. John Wiley & Sons. doi:10.1017/CBO9781107415324.004
- Blangiardo, M., Cameletti, M., Baio, G., Rue, H., 2013. Spatial and Spatio-Temporal models with R-INLA. *Spat. Spatiotemporal. Epidemiol.* 7, 39–55.

- Bontemps, J.-D., Bouriaud, O., 2013. Predictive approaches to forest site productivity: recent trends, challenges and future perspectives. *Forestry* 0, 1–20. doi:10.1093/forestry/cpt034
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., 2011. *Numerical Ecology with R*, Springer. doi:10.1017/CBO9781107415324.004
- Bowman, D.M.J.S., Brienen, R.J.W., Gloor, E., Phillips, O.L., Prior, L.D., 2013. Detecting trends in tree growth: not so simple. *Trends Plant Sci.* 18, 11–17. doi:10.1016/j.tplants.2012.08.005
- Chisholm, R.A., Muller-Landau, H.C., Abdul Rahman, K., Bebbler, D.P., Bin, Y., Bohlman, S.A., Bourg, N.A., Brinks, J., Bunyavejchewin, S., Butt, N., Cao, H., Cao, M., Cárdenas, D., Chang, L.W., Chiang, J.M., Chuyong, G., Condit, R., Dattaraja, H.S., Davies, S., Duque, A., Fletcher, C., Gunatilleke, N., Gunatilleke, S., Hao, Z., Harrison, R.D., Howe, R., Hsieh, C.F., Hubbell, S.P., Itoh, A., Kenfack, D., Kiratiprayoon, S., Larson, A.J., Lian, J., Lin, D., Liu, H., Lutz, J.A., Ma, K., Malhi, Y., McMahon, S., Mcshea, W., Meegaskumbura, M., Mohd. Razman, S., Morecroft, M.D., Nytch, C.J., Oliveira, A., Parker, G.G., Pulla, S., Punchi-Manage, R., Romero-Saltos, H., Sang, W., Schurman, J., Su, S.H., Sukumar, R., Sun, I.F., Suresh, H.S., Tan, S., Thomas, D., Thomas, S., Thompson, J., Valencia, R., Wolf, A., Yap, S., Ye, W., Yuan, Z., Zimmerman, J.K., 2013. Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. *J. Ecol.* 101, 1214–1224. doi:10.1111/1365-2745.12132
- Clark, D., Clark, D., 2001. Getting to the canopy: tree height growth in a neotropical rain forest. *Ecology* 82, 1460–1472.
- Cleveland, C.C., Townsend, A.R., Taylor, P., Alvarez-Clare, S., Bustamante, M.M.C., Chuyong, G., Dobrowski, S.Z., Grierson, P., Harms, K.E., Houlton, B.Z., Marklein, A., Parton, W., Porder, S., Reed, S.C., Sierra, C. a., Silver, W.L., Tanner, E.V.J., Wieder, W.R., 2011. Relationships among net primary productivity, nutrients and climate in tropical rain forest: A pan-tropical analysis. *Ecol. Lett.* 14, 939–947. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01658.x
- Cochrane, M. a., Laurance, W.F., 2002. Fire as a large-scale edge effect in Amazonian forests. *J. Trop. Ecol.* 18, 311–325. doi:10.1017/S0266467402002237
- Condit, R., Engelbrecht, B.M.J., Pino, D., Turner, B.L., 2013. Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 5064–5068. doi:10.1073/pnas.1218042110/-/DCSupplemental. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1218042110
- Contreras, M.A., Affleck, D., Chung, W., 2011. Evaluating tree competition indices as predictors of basal area increment in western Montana forests. *For. Ecol. Manage.* 262, 1939–1949. doi:10.1016/j.foreco.2011.08.031

- Crecente-Campo, F., Tomé, M., Soares, P., Diéguez-Aranda, U., 2010. A generalized nonlinear mixed-effects height–diameter model for *Eucalyptus globulus* L. in northwestern Spain. *For. Ecol. Manage.* 259, 943–952. doi:10.1016/j.foreco.2009.11.036
- Cressie, N., Wikle, C.K., 2011. *Statistics for spatio-temporal data*. John Wiley & Sons.
- Curran, P., Dungan, J., Peterson, D., 2001. Estimating the foliar biochemical concentration of leaves with reflectance spectrometry: testing the Kokaly and Clark methodologies. *Remote Sens. Environ.* 76, 349–359.
- Cybernetics, M., 2002. *Image-Pro Plus - application notes*.
- Dalmolin, R.S.D., Pedron, F. de A., 2009. Solos do município de Santa Maria. *Ciência Ambient.* 38, 59–78.
- Dekker, M., De Graaf, N.R., 2003. Pioneer and climax tree regeneration following selective logging with silviculture in Suriname. *For. Ecol. Manage.* 172, 183–190. doi:10.1016/S0378-1127(01)00801-5
- Diggle, P., Ribeiro, P.J., 2007. *Model-based geostatistics*. Springer.
- Feldpausch, T.R., Banin, L., Phillips, O.L., Baker, T.R., Lewis, S.L., Quesada, C. a., Affum-Baffoe, K., Arets, E.J.M.M., Berry, N.J., Bird, M., Brondizio, E.S., De Camargo, P., Chave, J., Djangbletey, G., Domingues, T.F., Drescher, M., Fearnside, P.M., França, M.B., Fyllas, N.M., Lopez-Gonzalez, G., Hladik, a., Higuchi, N., Hunter, M.O., Iida, Y., Salim, K. a., Kassim, a. R., Keller, M., Kemp, J., King, D. a., Lovett, J.C., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Lenza, E., Marshall, a. R., Metcalfe, D.J., Mitchard, E.T. a, Moran, E.F., Nelson, B.W., Nilus, R., Nogueira, E.M., Palace, M., Patiño, S., Peh, K.S.H., Raventos, M.T., Reitsma, J.M., Saiz, G., Schrod, F., Sonké, B., Taedoumg, H.E., Tan, S., White, L., Wöll, H., Lloyd, J., 2011. Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences* 8, 1081–1106. doi:10.5194/bg-8-1081-2011
- Fichtner, A., Forrester, D.I., Härdtle, W., Sturm, K., Von Oheimb, G., 2015. Facilitative-competitive interactions in an old-growth forest: The importance of large-diameter trees as benefactors and stimulators for forest community assembly. *PLoS One* 10, 1–18. doi:10.1371/journal.pone.0120335
- Fisher, B., Edwards, D.P., Wilcove, D.S., 2014. Logging and conservation: Economic impacts of the stocking rates and prices of commercial timber species. *For. Policy Econ.* 38, 65–71. doi:10.1016/j.forpol.2013.05.006
- Forrester, D., 2014. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: from pattern to process. *For. Ecol. Manage.* 312, 282–292. doi:10.1016/j.foreco.2013.10.003

- Gelfand, A., Diggle, P., Guttorp, P., Fuentes, M., 2010. Handbook of spatial statistics, Handbook of Spatial Statistics. CRC Press, Boca Raton, Florida. doi:doi:10.1201/9781420072884-c6
- Gillman, L.N., Wright, S.D., Cusens, J., McBride, P.D., Malhi, Y., Whittaker, R.J., 2015. Latitude, productivity and species richness. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 107–117. doi:10.1111/geb.12245
- Gómez-Castellanos, J.R., Prieto, J.M., Heinrich, M., 2009. Red Lapacho (*Tabebuia impetiginosa*)--a global ethnopharmacological commodity? *J. Ethnopharmacol.* 121, 1–13. doi:10.1016/j.jep.2008.10.004
- Heijden, G.M.F. Van Der, Phillips, O.L., Change, G., 2009. Liana infestation impacts tree growth in a lowland tropical moist forest. *Biogeosciences* 6, 2217–2226.
- Heldwein, A.B., Buriol, G.A., Streck, N.A., 2009. O clima de Santa Maria. *Ciência Ambient.* 38, 43–58.
- Heijden, G.M.F., Feldpausch, T.R., Herrero, A.D.L.F., van der Velden, N.K., Phillips, O.L., Heijden, G. van der, Feldpausch, T.R., Herrero, A.D.L.F., van der Velden, N.K., Phillips, O.L., 2010. Calibrating the liana crown occupancy index in Amazonian forests. *For. Ecol. Manage.* 260, 549–555. doi:10.1016/j.foreco.2010.05.011
- Huang, S., Titus, S., 1995. An individual tree diameter increment model for white spruce in Alberta. *Can. J. For. Res.* 25, 1455–1465.
- John, R., Dalling, J.W., Harms, K.E., Yavitt, J.B., Stallard, R.F., Mirabello, M., Hubbell, S.P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M., Foster, R.B., 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 864–869. doi:10.1073/pnas.0604666104
- Jost, L., 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113, 363–375. doi:10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x
- Lan, G., Getzin, S., Wiegand, T., Hu, Y., Xie, G., Zhu, H., Cao, M., 2012. Spatial Distribution and Interspecific Associations of Tree Species in a Tropical Seasonal Rain Forest of China. *PLoS One* 7. doi:10.1371/journal.pone.0046074
- Lasinio, G.J., Mastrantonio, G., Pollice, A., 2013. Discussing the “big n problem.” *Stat. Methods Appl.* 22, 97–112. doi:10.1007/s10260-012-0207-2
- Legendre, P., Cáceres, M. De, 2013. Beta diversity as the variance of community data: Dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecol. Lett.* 16, 951–963. doi:10.1111/ele.12141
- Li, R., Weiskittel, A., Dick, A., 2012. Regional stem taper equations for eleven conifer species in the Acadian region of North America: development and assessment. *North. J. Appl. For.* 29, 5–14.

- Lindgren, F., Rue, H., 2015. Bayesian Spatial Modelling with R-INLA. *J. Stat. Softw.* 63, 1–25. doi:10.1016/j.buildenv.2014.06.003.This
- Lindgren, F., Rue, H., Lindström, J., 2011. An explicit link between Gaussian fields and Gaussian Markov random field: The stochastic partial differential equations approach. *J. R. Stat. Soc. Ser. B Stat. Methodol.* 73, 423–498. doi:10.1111/j.1467-9868.2011.00777.x
- Lisi, C., Fo, M., Botosso, P., Roig, F., 2008. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. *Iawa J.* 29, 189–207.
- Magnusson, W.E., Lima, O.P., Reis, F.Q., Higuchi, N., Ramos, J.F., 1999. Logging activity and tree regeneration in an Amazon forest. *For. Ecol. Manage.* 113, 67–74.
- Manson, D.G., Schmidt, S., Bristow, M., Erskine, P.D., Vanclay, J.K., 2013. Species-site matching in mixed species plantations of native trees in tropical Australia. *Agrofor. Syst.* 87, 233–250. doi:10.1007/s10457-012-9538-0
- Martins, T.G., Simpson, D., Lindgren, F., Rue, H., 2013. Bayesian computing with INLA: New features. *Comput. Stat. Data Anal.* 67, 68–83. doi:10.1016/j.csda.2013.04.014
- Massad, T.J., Balch, J.K., Davidson, E.A., Brando, P.M., Mews, C.L., Porto, P., Quintino, R.M., Vieira, S.A., Junior, B.H.M., Trumbore, S.E., 2013. Interactions between repeated fire, nutrients, and insect herbivores affect the recovery of diversity in the southern Amazon. *Oecologia* 172, 219–229.
- McDermott, C.L., Irland, L.C., Pacheco, P., 2015. Forest certification and legality initiatives in the Brazilian Amazon: Lessons for effective and equitable forest governance. *For. Policy Econ.* 50, 134–142. doi:10.1016/j.forpol.2014.05.011
- Mohamed, A., Reich, R.M., Khosla, R., Aguirre-Bravo, C., Briseño, M.M., 2014. Influence of climatic conditions, topography and soil attributes on the spatial distribution of site productivity index of the species rich forests of Jalisco, Mexico. *J. For. Res.* 25, 87–95. doi:10.1007/s11676-014-0434-5
- Möller, A., Thorarinsdottir, T.L., Lenkoski, A., Gneiting, T., 2015. Spatially adaptive, Bayesian estimation for probabilistic temperature forecasts 1–16.
- Motz, K., Sterba, H., Pommerening, A., 2010. Sampling measures of tree diversity. *For. Ecol. Manage.* 260, 1985–1996. doi:10.1016/j.foreco.2010.08.046
- Nehrbass-Ahles, C., Babst, F., 2014. The influence of sampling design on tree-ring based quantification of forest growth. *Glob. Chang. Biol.* 1–19. doi:10.1111/gcb.12599
- Nuland, M.E. Van, Wooliver, R.C., Pfennigwerth, A.A., Read, Q.D., Ian, M., Mueller, L., Fordyce, J.A., Schweitzer, J.A., Bailey, J.K., 2016. Plant-soil feedbacks: connecting

- ecosystem ecology and evolution. *Funct. Ecol.* 30, 1032–1042. doi:10.1111/1365-2435.12690
- Olmstead, R., Zjhra, M., 2009. A molecular phylogeny and classification of Bignoniaceae. *Am. J. Bot.* 96, 1731–1743. doi:10.3732/ajb.0900004
- Palahí, M., Grau, J., 2008. Preliminary site index model and individual-tree growth and mortality models for black pine (*Pinus nigra* Arn.) in Catalonia (Spain). *For. Syst.* 12, 137–148.
- Pedersen, R.Ø., Næsset, E., Gobakken, T., Bollandsås, O.M., 2013. On the evaluation of competition indices - The problem of overlapping samples. *For. Ecol. Manage.* 310, 120–133. doi:10.1016/j.foreco.2013.07.040
- Peña-Claros, M., Fredericksen, T.S., Alarcón, A., Blate, G.M., Choque, U., Leño, C., Licona, J.C., Mostacedo, B., Pariona, W., Villegas, Z., 2008. Beyond reduced-impact logging: silvicultural treatments to increase growth rates of tropical trees. *For. Ecol. Manage.* 256, 1458–1467.
- Poggio, L., Gimona, A., Spezia, L., Brewer, M.J., 2016. Bayesian spatial modelling of soil properties and their uncertainty: The example of soil organic matter in Scotland using R-INLA. *Geoderma* 277, 69–82. doi:10.1016/j.geoderma.2016.04.026
- Pretzsch, H., 2009. *Forest dynamics, growth, and yield*. Springer, Berlin, Heidelberg. doi:10.1007/978-3-540-88307-4
- Pretzsch, H., Biber, P., Ďurský, J., 2002. The single tree-based stand simulator SILVA: construction, application and evaluation. *For. Ecol. Manage.* 162, 3–21. doi:10.1016/S0378-1127(02)00047-6
- Pretzsch, H., Río, M., Ammer, C., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Dirnberger, G., Drössler, L., Fabrika, M., Forrester, D.I., Godvod, K., Heym, M., Hurt, V., Kurylyak, V., Löf, M., Lombardi, F., Matović, B., Mohren, F., Motta, R., den Ouden, J., Pach, M., Ponette, Q., Schütze, G., Schweig, J., Skrzyszewski, J., Sramek, V., Sterba, H., Stojanović, D., Svoboda, M., Vanhellefont, M., Verheyen, K., Wellhausen, K., Zlatanov, T., Bravo-Oviedo, A., 2015. Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe. *Eur. J. For. Res.* 134, 927–947. doi:10.1007/s10342-015-0900-4
- R Core Team, 2016. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rahmanipour, F., Marzaioli, R., Bahrami, H.A., Fereidouni, Z., Bandarabadi, S.R., 2014. Assessment of soil quality indices in agricultural lands of Qazvin Province, Iran. *Ecol. Indic.* 40, 19–26. doi:10.1016/j.ecolind.2013.12.003

- Rejmánek, M., Brewer, S., 2001. Vegetative Identification of Tropical Woody Plants: State of the Art and Annotated Bibliography. *Biotropica* 33, 214–228.
- Roscher, C., Schumacher, J., Gubsch, M., Lipowsky, A., Weigelt, A., Buchmann, N., Schmid, B., Schulze, E.D., 2012. Using plant functional traits to explain diversity-productivity relationships. *PLoS One* 7. doi:10.1371/journal.pone.0036760
- Rue, H., Held, L., 2005. Gaussian Markov Random Fields: Theory and Applications. doi:10.1007/s00184-007-0162-3
- Rue, H., Martino, S., Chopin, N., 2009. Approximate Bayesian inference for latent Gaussian models by using integrated nested Laplace approximations. *J. R. Stat. Soc.* 71, 319–392.
- Schulze, M., Grogan, J., Landis, R.M., Vidal, E., 2008a. How rare is too rare to harvest? *For. Ecol. Manage.* 256, 1443–1457. doi:10.1016/j.foreco.2008.02.051
- Schulze, M., Grogan, J., Uhl, C., Lentini, M., Vidal, E., 2008b. Evaluating ipê (*Tabebuia*, Bignoniaceae) logging in Amazonia: Sustainable management or catalyst for forest degradation? *Biol. Conserv.* 141, 2071–2085. doi:10.1016/j.biocon.2008.06.003
- Schwartz, G., Bais, A.L.S., Pe??a-Claros, M., Hoogstra-Klein, M.A., Mohren, G.M.J., Arts, B.J.M., 2016. Profitability of silvicultural treatments in logging gaps in the Brazilian Amazon. *J. Trop. For. Sci.* 28, 68–78.
- Secretaria de Comércio Exterior, 2014. Ministério do Desenvolvimento, Indústria e Comércio Exterior, Sistema de Análise e Informação do Comércio Exterior [WWW Document]. URL <http://aliceweb.mdic.gov.br//index/home> (accessed 10.12.14).
- Skovsgaard, J.P., Vanclay, J.K., 2008. Forest site productivity: a review of the evolution of dendrometric concepts for even-aged stands. *Forestry* 81, 13–31. doi:10.1093/forestry/cpm041
- Slik, J.W.F., Paoli, G., Mcguire, K., Amaral, I., Barroso, J., Bastian, M., Blanc, L., Bongers, F., Boundja, P., Clark, C., Collins, M., Dauby, G., Ding, Y., Doucet, J.L., Eler, E., Ferreira, L., Forshed, O., Fredriksson, G., Gillet, J.F., Harris, D., Leal, M., Laumonier, Y., Malhi, Y., Mansor, A., Martin, E., Miyamoto, K., Araujo-Murakami, A., Nagamasu, H., Nilus, R., Nurtjahya, E., Oliveira, ??tila, Onrizal, O., Parada-Gutierrez, A., Permana, A., Poorter, L., Poulsen, J., Ramirez-Angulo, H., Reitsma, J., Rovero, F., Rozak, A., Sheil, D., Silva-Espejo, J., Silveira, M., Spironelo, W., ter Steege, H., Stevart, T., Navarro-Aguilar, G.E., Sunderland, T., Suzuki, E., Tang, J., Theilade, I., van der Heijden, G., van Valkenburg, J., Van Do, T., Vilanova, E., Vos, V., Wich, S., W??ll, H., Yoneda, T., Zang, R., Zhang, M.G., Zweifel, N., 2013. Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22, 1261–1271. doi:10.1111/geb.12092
- Stage, A.R., Ledermann, T., 2008. Effects of competitor spacing in a new class of individual-tree

- indices of competition: semi-distance-independent indices computed for Bitterlich versus fixed-area plots. *Can. J. For. Res.* 38, 890–898. doi:10.1139/X07-192
- Taylor, B.M., Diggle, P.J., 2014. INLA or MCMC? A Tutorial and Comparative Evaluation for Spatial Prediction in log-Gaussian Cox Processes. *J. Stat. Comput. Simul.* 84, 2266–2284. doi:10.1080/00949655.2013.788653
- Vanclay, J., 1989. Site productivity assessment in rainforests: an objective approach using indicator species. *Yield Trop. Mix. For.* 225–241.
- Vanclay, J., 1992. Assessing site productivity in tropical moist forests: a review. *For. Ecol. Manage.* 54, 257–287. doi:10.1016/0378-1127(92)90017-4
- Vanclay, J., 1994. *Modelling Forest Growth and Yield*. CAB International, Wallingford.
- Vanclay, J., Gillison, A.N., Keenan, R.J., 1997. Using plant functional attributes to quantify site productivity and growth patterns in mixed forests. *For. Ecol. Manage.* 94, 149–163.
- Vanclay, J.K.J., Skovsgaard, J.P.J., Garcia, O., 1997. Evaluating forest growth models. *Ecol. Modell.* 98, 11–22.
- Vilà, M., Carrillo-Gavilán, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., Haase, J., Kunstler, G., Schelhaas, M.J., Trasobares, A., 2013. Disentangling Biodiversity and Climatic Determinants of Wood Production. *PLoS One* 8. doi:10.1371/journal.pone.0053530
- Volland-Voigt, F., Bräuning, A., Ganzhi, O., Peters, T., Maza, H., 2010. Radial stem variations of *Tabebuia chrysantha* (Bignoniaceae) in different tropical forest ecosystems of southern Ecuador. *Trees* 25, 39–48. doi:10.1007/s00468-010-0461-6
- Weiskittel, A.R., Hann, D.W., Kershaw Jr, J.A., Vanclay, J.K., 2011. *Forest growth and yield modeling*. John Wiley & Sons, Hoboken, NJ.
- Yue, Y.Y.R., Simpson, D., Lindgren, F., Rue, H., 2014. Bayesian adaptive smoothing splines using stochastic differential equations. *Bayesian Anal.* 9, 397–424.
- Zuur, A.F., Saveliev, A.A., Ieno, E.N., 2014. *A beginner's guide to generalised additive mixed models with R*. Highland Statistics Limited.

7. DISCUSSÃO

Os padrões de crescimento florestal e outras relações ecológicas seguem tendências conhecidas em sua maioria, dado uma quantidade suficiente de pesquisas para descrever uma relação. Mas estes padrões não podem ser encarados como determinísticos, pois relações ecológicas específicas e dados com limitações devido a sistemas amostrais ineficientes leva a tendências diferentes das comumente encontradas ou impedem a correta descrição das relações. O padrão de distribuição diamétrica de uma floresta ou uma espécie, por exemplo, é conhecidamente exponencial negativo quando a regeneração ocorre por vias naturais. No entanto, esta relação não é válida para todas as situações, principalmente espécies demandantes de luz para seu estabelecimento podem demonstrar padrões unimodais em parte de sua distribuição diamétrica ou, como a caso extremo exposto nesta pesquisa, na totalidade da distribuição diamétrica.

Por este motivo a exploração e descrição dos dados nunca pode ser considerada excessiva. Outro exemplo descrito nesta pesquisa, corresponde a análise dos padrões de distribuição espacial da árvores e da variáveis quantitativas à estas associadas. Os padrões mais comuns são o de agrupamento, causado pela atração de pontos, mas aqui todos os padrões descritos mostraram distribuição espacial aleatória. Esta descrição dos dados é considerada uma alternativa aos largamente utilizados testes de hipótese, que são muitas vezes mal utilizados e mal interpretados, levando a conclusões sem suporte científico. Isto levou ao banimento da utilização de técnicas frequencialistas de análise como o valor de p de algumas revistas científicas (WASSERSTEIN; LAZAR, 2016).

Apesar de ser útil para determinação de padrões simples, a análise exploratória e descritiva dos dados é muitas vezes incapaz de detectar padrões secundários de relação ecológica. Um caso específico tratado neste estudo, corresponde ao padrão espacial da altura, que se comportou de maneira aleatória no espaço. No entanto, quando a relação hipsométrica de uma árvore foi considerada, o modelo mostrou que a altura possui padrões espaciais quando esta variável é controlada pelo diâmetro. Assim sendo, técnicas de modelagem são úteis na detecção de padrões de relação ecológica

secundários ou de efeito mais fraco.

Estas técnicas se tornam mais importantes em sistemas ecológicos complexos como uma floresta natural. O estudo dos padrões de distribuição espacial dos nutrientes revelou que a própria existência da floresta aumenta a disponibilidade de nutrientes no solo, e o crescimento de uma floresta esta, teoricamente, diretamente relacionado com a disponibilidade de nutrientes. Assim fica claro a inexistência de um padrão de causalidade consistente, e a impossibilidade de quantificar adequadamente os efeitos destas variáveis, mas a discussão dos efeitos entre estas variáveis deve levar em consideração a interação dos dois fatores. A quantificação contínua dos efeitos de borda sobre a disponibilidade de nutrientes aqui descrita não possui semelhantes na literatura de conhecimento do autor.

Igualmente é a descrição dos efeitos de competição e diversidade sobre o crescimento de árvores individuais. A máxima de que quanto maior a diversidade de um ecossistema, maior será a produtividade do mesmo, tem sido comprovada em estudos observacionais e controlados. Outra tendência conhecida na área florestal indica que quanto maior a densidade de uma floresta, maior a produtividade da floresta mas menor será a produtividade individual. Como a densidade está relacionada com a diversidade, estes efeitos se confundem na análise do crescimento de indivíduos. A tendência aqui descrita de que a densidade afeta negativamente o crescimento de árvores individuais, mas que em altas densidades a diversidade possui efeito positivo no crescimento destas, pode se configurar em um componente importante de modelos de crescimento, pendendo a confirmação desta tendência em estudos de replicação. Desenhos experimentais específicos para testar a relação entre diversidade e densidade para duas espécies existem (VANCLAY, 2006), mas sua aplicação para situações de alta diversidade é menos atraente.

Esta relação entre a produtividade e a diversidade se mostrou um indicador de sítio para florestas de alta diversidade, através da eliminação da correlação espacial dos dados. Os métodos fitocêntrico, geocêntrico e dendrocêntrico foram todos capazes de tornar a variação espacial no crescimento de árvores individuais irrelevante no modelo de crescimento. O teste e a comparação destes fatores como candidatos à indicadores de sítio também é inexistente na literatura de conhecimento do autor. Estes

indicadores podem se configurar em uma ferramenta importante para o desenvolvimento de simuladores de crescimento de florestas naturais baseados em árvores individuais como o SYMFOR (GARDINGEN; VALLE; THOMPSON, 2006).

A modelagem e simulação do crescimento de florestas tende cada vez mais a utilizar métodos Bayesianos para realizar inferências, previsões e mudanças de suporte (extrapolação) dos dados. Os métodos Bayesianos possuem vantagens conceituais sobre os métodos frequentialistas, principalmente quando as situações acima descritas ocorrem. No entanto, os aspectos computacionais ainda são limitantes para a aplicação destes métodos em quando são utilizados conjuntos de dados muito grandes ou modelos complexos. Enquanto esta distância entre os recursos computacionais de baixo custo e métodos Bayesianos mais robustos não diminuem, a utilização de técnicas de computação Bayesiana aproximada permite a utilização deste método para a análise de dados de crescimento.

A utilização de métodos Bayesianos neste estudo permitiu a identificação de variações anuais de classes de produtividade de Ipê – Roxo. As variações de sítio são tendências comuns mas pouco estudadas na área florestal. Métodos frequentialistas disponíveis não seriam capazes de identificar esta tendência de uma maneira adequada, sendo esta a provável razão da falta de estudos sobre as variações de sítio mesmo em florestas plantadas. Estas variações são fruto da mudança da interação de uma árvore com seu sítio em diferentes épocas e pode estar relacionado com variações inter-anuais de precipitação. Este efeito é largamente observado em estudos dendrocrológicos e não teve sua discussão aprofundada neste estudo.

O isolamento deste efeito dependeu da utilização de técnicas de modelagem complexas, nomeadamente modelos espaço-temporais. A utilização de métodos de estimativa mais rebuscados, em geral, leva a modelos mais flexíveis e com melhor ajuste. No entanto, a avaliação do ajuste dos modelos seja por estatísticas de origem quadrática, aritmética ou baseados na verossimilhança sofrem da mesma limitação ontológica: a quantificação do ajuste de um sistema estatístico complexo através de apenas um valor. Esta metodologia é limitada, como demonstrou-se aqui na modelagem da disponibilidade de fósforo em função do padrão espacial e distância da borda da floresta. O modelo com melhor ajuste aos dados se mostrou incompatível com

qualquer explicação biológica plausível, e apenas métodos gráficos de exploração do ajuste permitem a identificação destes problemas.

Este problema conhecido como super-ajuste é muito comum em tempos que valores de coeficiente de determinação e valores de t são um fim e não apenas um meio para a pesquisa. Este problema pode ser evitado seguindo diretrizes de parcimoniosidade no desenvolvimento de modelos. Mas o estudo de relações ecológicas complexas, com muitos fatores e relações não lineares depende do desenvolvimento de modelos complexos. A utilidade de *splines* para tais situações é inegável, mas depende de uma análise gráfica intensa dos modelos desenvolvidos.

REFERÊNCIAS

- ADAME, P.; RÍO, M.; CAÑELLAS, I. A mixed nonlinear height–diameter model for pyrenean oak (*Quercus pyrenaica* Willd.). **Forest Ecology and Management**, v. 256, n. 1–2, p. 88–98, jul. 2008.
- ANDREASSEN, K.; TOMTER, S. M. Basal area growth models for individual trees of Norway spruce, Scots pine, birch and other broadleaves in Norway. **Forest Ecology and Management**, v. 180, p. 11–24, 2003.
- AUER, C. Doenças em Ipês: identificação e controle. **Embrapa Florestas. Documentos**, p. 18, 2001.
- BASCOMPTE, J.; SOLÉ, R. Rethinking complexity: modelling spatiotemporal dynamics in ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 10, n. 9, p. 361–365, 1995.
- BATES, D. M.; WATTS, D. G. **Nonlinear regression: iterative estimation and linear approximations**. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons, 1988.
- BENNINGTON, C.; THAYNE, W. Use and misuse of mixed model analysis of variance in ecological studies. **Ecology**, v. 75, n. 3, p. 717–722, 1994.
- BERG, M. E. Formas atuais e potenciais de aproveitamento das espécies nativas e exóticas do Pantanal Mato-Grossense. **Centro de Pesquisa Agropecuária do Pantanal, CPAP, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária do Pantanal, EMBRAPA, Ministerio da Agricultura, e Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, UFMS**, p. 131–136, 1986.
- BERTNESS, M. D.; CALLAWAY, R. Positive interactions in communities. **Trends in ecology & evolution**, v. 9, n. 5, p. 191–3, maio 1994.
- BIGLER, C.; VEBLEN, T. T. Increased early growth rates decrease longevities of conifers in subalpine forests. **Oikos**, v. 118, p. 1130–1138, 2009.
- BIVAND, R. S.; PEBESMA, E. J.; GÓMEZ-RUBIO, V. **Applied spatial data analysis with R**. [s.l.] Springer, 2008. v. 747248717
- BLACK, B.; COLBERT, J.; PEDERSON, N. Relationships between radial growth rates and lifespan within North American tree species. **Ecoscience**, v. 15, n. 3, p. 349–357, 2008.
- BLANGIARDO, M.; CAMELETTI, M. **Spatial and spatio-temporal bayesian models with R-INLA**. [s.l.] John Wiley & Sons, 2015.
- BOLKER, B. M. et al. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. **Trends in ecology & evolution**, v. 24, n. 3, p. 127–35, mar. 2009.

BOTOSSO, P.; MATTOS, P. DE. **Conhecer a idade das árvores: importância e aplicação** Embrapa Documentos. Colombo: [s.n.]. Disponível em: <[http://www.floraefauna.com/artigos/01_07_04_Conhecer a Idade das árvores Importância e Aplicação.PDF](http://www.floraefauna.com/artigos/01_07_04_Conhecer_a_Idade_das_arvores_Importancia_e_Aplicacao.PDF)>.

BOWMAN, D. M. J. S. et al. Detecting trends in tree growth: not so simple. **Trends in Plant Science**, v. 18, n. 1, p. 11–17, 2013.

BRESLOW, N.; CLAYTON, D. Approximate inference in generalized linear mixed models. **Journal of the American Statistical Association**, v. 88, n. 421, p. 9–25, 1993.

BRIENEN, R. J. W.; GLOOR, E.; ZUIDEMA, P. A. Detecting evidence for CO₂ fertilization from tree ring studies: The potential role of sampling biases. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 26, p. 1–13, 2012.

BRIENEN, R.; ZUIDEMA, P.; DURING, H. Autocorrelated growth of tropical forest trees: unraveling patterns and quantifying consequences. **Forest Ecology and Management**, v. 237, p. 179–190, 2006.

BUDHATHOKI, C.; LYNCH, T.; GULDIN, J. Nonlinear mixed modeling of basal area growth for shortleaf pine. **Forest ecology and management**, v. 255, p. 3440–3446, 2008.

CALLAWAY, R.; BROOKER, R.; CHOLER, P. Positive interactions among alpine plants increase with stress. **Nature**, v. 417, n. June, p. 844–848, 2002.

CALLAWAY, R. Positive interactions among plants. **The Botanical Review**, v. 61, n. 4, p. 306–349, 1995.

_____ Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. **Oecologia**, v. 112, n. 2, p. 143–149, 1 out. 1997.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira**. Colombo: EMBRAPA-CNPQ/SPI, 1994.

_____ **Espécies arbóreas brasileiras**. Colombo: Embrapa Informação Tecnológica Brasília, 2003. v. 1

CLARK, D.; CLARK, D. Getting to the canopy: tree height growth in a neotropical rain forest. **Ecology**, v. 82, n. 5, p. 1460–1472, 2001.

CLARK, J. S. et al. Tree growth inference and prediction from diameter censuses and ring widths. **Ecological Applications**, v. 17, n. 7, p. 1942–53, out. 2007.

CONCEIÇÃO, C. DE A.; PAULA, J. E. DE. Contribuição para o conhecimento da flora do Pantanal Mato-grossense e sua relação com a fauna eo homem. **Anais do 10**

Simpósio Sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal, p. 107–130, 1986.

CONTRERAS, M. A.; AFFLECK, D.; CHUNG, W. Evaluating tree competition indices as predictors of basal area increment in western Montana forests. **Forest Ecology and Management**, v. 262, p. 1939–1949, 2011.

CRECENTE-CAMPO, F. et al. A generalized nonlinear mixed-effects height–diameter model for *Eucalyptus globulus* L. in northwestern Spain. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 5, p. 943–952, fev. 2010.

CRESSIE, N.; WIKLE, C. K. **Statistics for spatio-temporal data**. [s.l.] John Wiley & Sons, 2011.

DAVANSO-FABRO, V. M. **Tolerância à inundação: aspectos morfo-anatômicos e ecofisiológicos do desenvolvimento de *Tabebuia avellanedae* Lor. ex Griseb. (Bignoniaceae)** Dissertação de mestrado. Universidade Estadual de Maringá, Maringá, , 1998.

DE-MIGUEL, S. et al. Evaluating marginal and conditional predictions of taper models in the absence of calibration data. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 1394, p. 1383–1394, 2012.

DE-MIGUEL, S.; GUZMÁN, G.; PUKKALA, T. A comparison of fixed- and mixed-effects modeling in tree growth and yield prediction of an indigenous neotropical species (*Centrolobium tomentosum*) in a plantation system. **Forest Ecology and Management**, v. 291, p. 249–258, mar. 2013.

DORAZIO, R. M. Bayesian data analysis in population ecology: motivations, methods, and benefits. **Population Ecology**, v. 58, n. 1, p. 31–44, 2016.

DOREMUS, H. Precaution, science, and learning while doing in natural resource management. **Washington Law review**, v. 82, p. 547–580, 2007.

DORMANN, C. F. et al. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: A review. **Ecography**, v. 30, n. August, p. 609–628, 2007.

ENGEL, V. L.; POGGIANI, F. Influência do sobreamento sobre o crescimento de mudas de algumas essências nativas e suas implicações ecológicas e silviculturais. **IPEF**, v. 43–44, p. 1–10, 1990.

ESPER, J. et al. Tests of the RCS method for preserving low-frequency variability in long tree-ring chronologies. **Tree-Ring Research**, v. 59, n. 2, p. 81–98, 2003.

FAJARDO, A.; MCINTIRE, E. J. B. Distinguishing microsite and competition processes in tree growth dynamics: an a priori spatial modeling approach. **The American naturalist**, v. 169, n. 5, p. 647–661, 2007.

FORRESTER, D. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: from pattern to process. **Forest Ecology and Management**, v. 312, p. 282–292, 2014.

FORTIN, M. et al. Accounting for error correlations in diameter increment modelling: a case study applied to northern hardwood stands in Quebec, Canada. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 38, n. 8, p. 2274–2286, 16 jul. 2008.

FOX, J.; ADES, P.; BI, H. Stochastic structure and individual-tree growth models. **Forest Ecology and Management**, v. 154, p. 261–276, 2001.

_____ Spatial dependence and individual-tree growth models: I. Characterising spatial dependence. **Forest ecology and management**, v. 245, p. 10–19, 2007a.

_____ Spatial dependence and individual-tree growth models. II. Modelling spatial dependence. **Forest Ecology and Management**, v. 245, p. 20–30, 2007b.

FRANCO, I. J.; FONTANA, V. L. **Ervas e plantas: a medicina dos simples**. [s.l.] Livraria Vida Limited, 1997.

FROESE, R. E.; ROBINSON, A. P. A validation and evaluation of the Prognosis individual-tree basal area increment model. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 37, n. 8, p. 1438–1449, 1 ago. 2007.

GARDINGEN, P. R.; VALLE, D.; THOMPSON, I. Evaluation of yield regulation options for primary forest in Tapajós National Forest, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 231, n. 1–3, p. 184–195, ago. 2006.

GELFAND, A. E.; SMITH, A. F. M. Sampling-based approaches to calculating marginal densities. **Journal of the American Statistical Association**, v. 85, n. 410, p. 398–409, 1990.

GELMAN, A. **Multilevel (hierarchical) modeling: what it can and can't do**. [s.l.: s.n.].

_____ **Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models**. [s.l.] Cambridge University Press, 2007.

GÓMEZ-CASTELLANOS, J. R.; PRIETO, J. M.; HEINRICH, M. Red Lapacho (*Tabebuia impetiginosa*)--a global ethnopharmacological commodity? **Journal of ethnopharmacology**, v. 121, n. 1, p. 1–13, 12 jan. 2009.

GREEN, P. J. et al. Bayesian computation: a summary of the current state, and samples backwards and forwards. **Statistics and Computing**, v. 25, n. 4, p. 835–862, 2015.

HADFIELD, J. D. et al. The misuse of BLUP in ecology and evolution. **American Naturalist**, v. 175, n. 1, p. 116–25, jan. 2010.

HASTIE, T. J.; TIBSHIRANI, R. **Generalized additive models** *Statistical Science*, 1990. Disponível em: <<http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Generalized+additive+models#0>>

_____. Generalized additive models. *Statistical science*, v. 1, n. 3, p. 297–310, 1986.

HENDERSON, C. R. Estimation of variance and covariance components. *Biometrics*, v. 9, n. 2, p. 226–252, 1953.

HÖKKÄ, H.; ALENIUS, V.; PENTTILÄ, T. Individual-tree basal area growth models for Scots pine, pubescent birch and Norway spruce on drained peatlands in Finland. *Silva Fennica*, v. 31, n. 2, p. 161–178, 1997.

HÖKKÄ, H.; GROOT, A. An individual-tree basal area growth model for black spruce in second-growth peatland stands. *Canadian Journal of Forest Research*, v. 29, n. 5, p. 621–629, 1 maio 1999.

HORA, W. J.; ZEEUW, C. Contribuição ao estudo da anatomia do lenho de Tabebuia do Brasil subtropical. *Silvicultura*, v. 14, p. 329–335, 1979.

HUANG, S.; TITUS, S. An individual tree diameter increment model for white spruce in Alberta. *Canadian journal of forest research*, v. 25, p. 1455–1465, 1995.

HUANG, S.; TITUS, S. J. An index of site productivity for uneven-aged or mixed-species stands. *Canadian Journal of Forest Research*, v. 23, n. 3, p. 558–562, 1993.

JAYARAMAN, K.; LAPPI, J. Estimation of height–diameter curves through multilevel models with special reference to even-aged teak stands. *Forest ecology and management*, v. 142, n. 1, p. 155–162, 2001.

JOGISTE, K. A basal area increment model for Norway spruce in mixed stands in Estonia. *Scandinavian Journal of Forest Research*, v. 15, p. 97–102, 2000.

JOHNSON, S. E.; ABRAMS, M. D. Basal area increment trends across age classes for two long-lived tree species in the eastern U . S . *Trace*, v. 7, p. 127–134, 2009.

KIERNAN, D.; BEVILACQUA, E.; NYLAND, R. Individual-tree diameter growth model for sugar maple trees in uneven-aged northern hardwood stands under selection system. *Forest ecology and management*, v. 256, p. 1579–1586, 2008.

KLEIN, R. M.; REIS, A.; REITZ, R. **Projeto Madeira do Rio Grande do Sul**. [s.l: s.n.].

LEDO, A. et al. Species coexistence in a mixed Mediterranean pine forest: Spatio-temporal variability in trade-offs between facilitation and competition. *Forest Ecology and Management*, v. 322, p. 89–97, 2014.

- LEI, X. et al. Individual height–diameter models for young black spruce (*Picea mariana*) and jack pine (*Pinus banksiana*) plantations in New Brunswick, Canada. **The Forestry Chronicle**, v. 85, n. 1, p. 43–56, jan. 2009.
- LEME, M. C. J.; DURIGAN, M. E.; RAMOS, A. **Avaliação do potencial forrageiro de espécies florestais**. Embrapa Florestas-Artigo em anais de congresso (ALICE). **Anais...In: SEMINÁRIO SOBRE SISTEMAS AGROFLORESTAIS NA REGIÃO SUL DO BRASIL**, 1., 1994, Colombo. Anais... Colombo: EMBRAPA-CNPQ, 1994. p. 147-155., 1994
- LIEBERMAN, D. et al. Growth rates and age-size relationship of tropical wet forest trees in Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, v. 1, p. 97–109, 1985.
- LISI, C. et al. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. **Iawa Journal**, v. 29, n. 2, p. 189–207, 2008.
- LITTELL, R. C.; STROUP, W. W.; FREUND, R. J. **SAS for linear models**. [s.l.] SAS Institute, 2002.
- LITTLE, R. J. Calibrated Bayes: A Bayes/frequentist roadmap. **The American Statistician**, v. 60, n. 3, p. 213–223, 2006.
- LORTIE, C. J. et al. Rethinking plant community theory. **Oikos**, v. 107, n. 2, p. 433–438, nov. 2004.
- LOZANO, E.; ZAPATER, M. Delimitación y estatus de *Handroanthus heptaphyllus* y *H. impetiginosus*.(Bignoniaceae, Tecomeae). **Darwiniana**, v. 46, n. 2, p. 304–317, 2008.
- MACFARLANE, D.; KOBE, R. Selecting models for capturing tree-size effects on growth resource relationships. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 1704, p. 1695–1704, 2006.
- MAILLY, D.; TURBIS, S.; POTHIER, D. Predicting basal area increment in a spatially explicit, individual tree model: a test of competition measures with black spruce. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 33, p. 435–443, 2003.
- MERKS, J. W. Geostatistics or voodoo science. **Northern Miner, April**, v. 20, p. A4, 1992.
- MONSERUD, R. A.; STERBA, H.; ECOLOGY, F. Basal area increment model for individual trees growing in even- and uneven-aged forest stands in Austria. **Forest Ecology and Management**, v. 80, n. 1–3, p. 57–80, jan. 1996.
- NAVARRO-CERRILLO, R. M. et al. Structure and spatio-temporal dynamics of cedar forests along a management gradient in the Middle Atlas, Morocco. **Forest Ecology and Management**, v. 289, p. 341–353, 2013.

NEHRBASS-AHLES, C.; BABST, F. The influence of sampling design on tree-ring based quantification of forest growth. **Global change biology**, p. 1–19, 2014.

NELDER, A. J. A.; WEDDERBURN, R. W. M. Generalized Linear Models. **Journal of the Royal Statistical Society**, v. 135, n. 3, p. 370–384, 1972.

OLMSTEAD, R.; ZJHRA, M. A molecular phylogeny and classification of Bignoniaceae. **American Journal of Botany**, v. 96, n. 9, p. 1731–1743, 2009.

ORTEGA, L. S. Temperamento de luz de los árboles del Alto Paraná y potencial de regeneración forestal. **Ka'aguy Revista Forestal de Paraguay (Paraguay)**, v. 11, n. 1, p. 16–20, 1995.

PACE, M. R. et al. Wood anatomy of major Bignoniaceae clades. **Plant Systematics and Evolution**, p. 967–995, 2014.

PARRESOL, B. R. Basal area growth for 15 species in Puerto Rico. **Forest Ecology and Management**, v. 73, p. 211–219, 1995.

PAULA, J. E. DE; ALVES, J. L. DE H. **Madeiras nativas: anatomia, dendrologia, dendrometria, produção e uso**. Brasília: Fundação Mokiti Okada – MOA, 1997.

PINHEIRO, J. C.; BATES, D. M. **Mixed effects models in S and S-PLUS**. [s.l.] Springer, 2000.

QUEIROZ, D. L. et al. Psilídeos no Brasil: 5-Trioza tabebuiae em ipês. **Embrapa Florestas. Circular Técnica**, p. 1–5, 2009.

ROZENDAAL, D. M. A.; SOLIZ-GAMBOA, C. C.; ZUIDEMA, P. A. Assessing long-term changes in tropical forest dynamics: a first test using tree-ring analysis. **Trees**, v. 25, n. 1, p. 115–124, 10 ago. 2010.

ROZENDAAL, D. M. A.; ZUIDEMA, P. A. Dendroecology in the tropics: a review. **Trees**, v. 25, n. 1, p. 3–16, 31 ago. 2010.

RUE, H.; MARTINO, S.; CHOPIN, N. Approximate Bayesian inference for latent Gaussian models by using integrated nested Laplace approximations. **Journal of the Royal Statistical Society**, v. 71, n. 2, p. 319–392, 2009.

SALVADOR, J. L. G.; OLIVEIRA, S. B. Reflorestamento ciliar de açudes. In: **Serie divulgacao e informacao**. São Paulo: CESP, 1989.

SANTANA, D. DE Q. et al. Insetos Associados ao Enrolamento Foliar de *Tabebuia* spp. em Viveiros e na Arborização Urbana de Curitiba. **Pesquisa Florestal Brasileira**, v. 50, n. 50, p. 117–126, 2005.

SCHMIDT, M.; KIVISTE, A.; GADOW, K. A spatially explicit height–diameter model for Scots pine in Estonia. **European Journal of Forest Research**, v. 130, n. 2, p. 303–315, 23 out. 2010.

SCHNEIDER, P. R. P.; SCHNEIDER, P. R. P.; FINGER, C. Crescimento do ipê-roxo, *Tabebuia impetiginosa* Martius ex AP de Candolle, na Depressão Central do Estado do Rio Grande do Sul. **Ciência Florestal**, v. 10, n. 2, p. 91–100, 2000.

SCHÖNGART, J. Growth-Oriented Logging (GOL): A new concept towards sustainable forest management in Central Amazonian várzea floodplains. **Forest Ecology and Management**, v. 256, n. 1, p. 46–58, 2008.

SCHRÖDER, J.; SOALLEIRO, R.; ALONSO, G. An age-independent basal area increment model for maritime pine trees in northwestern Spain. **Forest ecology and management**, v. 157, p. 55–64, 2002.

SCHULZE, M. et al. Evaluating ipê (*Tabebuia*, Bignoniaceae) logging in Amazonia: Sustainable management or catalyst for forest degradation? **Biological Conservation**, v. 141, n. 8, p. 2071–2085, ago. 2008.

SECRETARIA DE COMÉRCIO EXTERIOR. **Ministério do Desenvolvimento, Indústria e Comércio Exterior, Sistema de Análise e Informação do Comércio Exterior**. Disponível em: <<http://alicesweb.mdic.gov.br//index/home>>. Acesso em: 12 out. 2014.

SKOVSGAARD, J. P.; VANCLAY, J. K. Forest site productivity: a review of spatial and temporal variability in natural site conditions. **Forestry**, v. 86, n. 3, p. 305–315, 18 abr. 2013.

SOLIZ-GAMBOA, C. C. et al. Evaluating the annual nature of juvenile rings in Bolivian tropical rainforest trees. **Trees**, v. 25, n. 1, p. 17–27, 25 jul. 2010.

STANKEY, G. H. et al. Adaptive management and the northwest forest plan. **Journal of Forestry**, v. 101, n. February, p. 40–46, 2003.

TEMESGEN, H.; HANN, D.; MONLEON, V. Regional Height Diameter Equations for Major Tree Species of Southwest Oregon. **Western Journal of Applied Forestry**, v. 22, n. 3, p. 213–219, 2007.

VANCLAY, J. Assessing site productivity in tropical moist forests: a review. **Forest Ecology and Management**, v. 54, p. 257–287, nov. 1992.

_____ **Modelling Forest Growth and Yield**. Wallingford: CAB International, 1994.

_____ Experiment designs to evaluate inter- and intra-specific interactions in mixed plantings of forest trees. **Forest Ecology and Management**, v. 233, n. 2–3, p. 366–374, 2006.

VENABLES, W.; DICHMONT, C. GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research. **Fisheries research**, v. 70, p. 319–337, 2004.

VENABLES, W.; RIPLEY, B. **Modern applied statistics with S**. 4. ed. Berlin: Springer, 2002.

VOLLAND-VOIGT, F. et al. Radial stem variations of *Tabebuia chrysantha* (Bignoniaceae) in different tropical forest ecosystems of southern Ecuador. **Trees**, v. 25, n. 1, p. 39–48, 25 jul. 2010.

WASSERSTEIN, R. L.; LAZAR, N. A. The ASA's statement on p-values: context, process, and purpose. **The American Statistician**, v. 1305, p. 00–00, 2016.

WEISKITTEL, A. R. et al. **Forest growth and yield modeling**. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons, 2011.

WOOD, S. **Generalized additive models: an introduction with R**. [s.l.] CRC press, 2006.

ZEIDE, B. Accuracy of equations describing diameter growth. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 19, n. 10, p. 1283–1286, 1 out. 1989.

_____ Analysis of growth equations. **Forest Science**, v. 39, n. 3, p. 594–616, 1993.

ZUUR, A. F.; SAVELIEV, A. A.; IENO, E. N. **A beginner's guide to generalised additive mixed models with R**. [s.l.] Highland Statistics Limited, 2014.