

**ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO, FILOGENÉTICA E ESCALA
ESPACIAL: A ECOLOGIA DO CRESCIMENTO E DA
DOMINÂNCIA ARBÓREA NO CERRADO**

HALLEFY JUNIO DE SOUZA

TESE DE DOUTORADO

DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL

FACULDADE DE TECNOLOGIA

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA-UnB



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
FACULDADE DE TECNOLOGIA
DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

**ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO, FILOGENÉTICA E ESCALA
ESPACIAL: A ECOLOGIA DO CRESCIMENTO E DA DOMINÂNCIA
ARBÓREA NO CERRADO**

HALLEFY JUNIO DE SOUZA

ORIENTADOR: Dr. EDER PEREIRA MIGUEL

BRASÍLIA – DF,

JUNHO DE 2026

**ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO, FILOGENÉTICA E ESCALA
ESPACIAL: A ECOLOGIA DO CRESCIMENTO E DA DOMINÂNCIA
ARBÓREA NO CERRADO**

HALLEFY JUNIO DE SOUZA

Tese de doutorado submetida ao programa de pós-graduação em ciências florestais do Departamento de Engenharia Florestal da Faculdade de Tecnologia da Universidade de Brasília como parte dos requisitos necessários para a obtenção do grau de doutor.

APROVADA POR:

Prof. Dr. Eder Pereira Miguel (Departamento de Engenharia Florestal, UnB);
(Orientador)

Prof. Dr. José Roberto Rodrigues Pinto (Departamento de Engenharia Florestal, UnB);

Prof. Dr. Carlos de Melo e Silva Neto (Universidade Estadual de Goiás, UEG)

Prof. Dr. André Luiz Giles de Oliveira (Universidade Federal de Santa Catarina, UFSC)

Prof. Dr. Mário Lima dos Santos (Universidade Federal do Sul e Sudeste do Pará, Unifesspa)

Brasília - DF, 25 de junho de 2026

FICHA CATALOGRÁFICA

d278e	de Souza, Hallefy Junio ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO, FILOGENÉTICA E ESCALA ESPACIAL: A ECOLOGIA DO CRESCIMENTO E DA DOMINÂNCIA ARBÓREA NO CERRADO / Hallefy Junio de Souza; orientador Eder Pereira Miguel. Brasília, 2026. 164 p. Tese(Doutorado em Ciências Florestais) Universidade de Brasília, 2026. 1. interação competição-filogenia. 2. escala espacial. 3. complementaridade de nicho. 4. hiperdominância. 5. biomassa acima do solo. I. Pereira Miguel, Eder, orient. II. Título.
-------	---

REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

SOUZA, H.J. 2026. **Estrutura da vegetação, filogenética e escala espacial: a ecologia do crescimento e da dominância arbórea no Cerrado.** Tese de Doutorado em Ciências Florestais, Publicação Programa de Pós-graduação em Ciências Florestais Departamento de Engenharia Florestal, Universidade de Brasília, Brasília, DF. 164 p.

CESSÃO DE DIREITOS

AUTOR: Hallefy Junio de Souza

TÍTULO: Estrutura da vegetação, filogenética e escala espacial: a ecologia do crescimento e da dominância arbórea no Cerrado

GRAU: Doutor

ANO: 2026

É concedido à Universidade de Brasília permissão para reproduzir cópias desta tese de doutorado e para emprestar ou vender tais cópias somente para propósitos acadêmicos e científicos. O autor reserva outros direitos de publicação e nenhuma parte desta dissertação de mestrado pode ser reproduzida sem autorização por escrito do autor.

Hallefy Junio de Souza

Hallefyj.souza@gmail.com

Brasília – DF, 25 de junho de 2026

Ao meu pai, Luzimar (*in memoriam*), dedico

*"Se chegar um dia em que não possamos estar juntos, guarde-me no seu
coração. Eu ficarei lá para sempre."*

— A. A. Milne

AGRADECIMENTOS

A todo corpo docente do Departamento de Engenharia Florestal por compartilhar seus conhecimentos que foram de grande importância para minha formação acadêmica, profissional e pessoal.

Ao Serviço Florestal Brasileiro.

Ao meu orientador Eder Pereira Miguel, por me motivar, pela paciência, pelo apoio e, por me guiar na realização deste trabalho.

Ao amigo Mário Lima dos Santos pelo apoio nos momentos difíceis.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela concessão da bolsa.

Finalmente a minha mãe, Rosimeire Dias que me apoiou durante esse período.

Resumo: Os mecanismos que regulam o crescimento das árvores e a dominância de espécies determinam a estrutura, o funcionamento e a organização das comunidades vegetais em ecossistemas tropicais. O Cerrado, reconhecido como a savana tropical mais biodiversa do mundo, reúne elevada heterogeneidade ambiental e um amplo mosaico de formações florestais e savânicas, constituindo um sistema modelo para investigar esses processos em diferentes escalas espaciais. Esta tese integra dois estudos complementares. No primeiro, avaliamos como a competição interespecífica e a estrutura filogenética da vizinhança influenciam o crescimento diamétrico de árvores em um remanescente de Cerradão no estado do Tocantins, utilizando inventários florestais repetidos entre 2012 e 2023. Empregamos modelos mistos não lineares baseados na função de Gompertz para testar o efeito do índice de competição de Hegyi e da distância filogenética média da vizinhança em três escalas espaciais (2,5, 5 e 10 m). A competição reduziu o crescimento das árvores, enquanto o aumento da distância filogenética promoveu maior incremento diamétrico. Além disso, a complementaridade filogenética atenuou os efeitos negativos da competição, principalmente nas escalas espaciais maiores (5 e 10 m), evidenciando que a importância relativa desses mecanismos depende da definição da vizinhança ecológica. No segundo estudo, investigamos os padrões de hiperdominância em abundância e biomassa utilizando dados de 6.279 unidades amostrais do Inventário Florestal Nacional distribuídas ao longo do Cerrado brasileiro. Foram registrados 125.494 indivíduos pertencentes a 1.316 espécies, das quais apenas 90 foram classificadas como hiperdominantes (espécies que representam pelo menos 50% de toda abundância ou biomassa amostrada). Somente 2% das espécies apresentaram hiperdominância simultânea em abundância e biomassa, demonstrando que esses componentes representam processos ecológicos distintos. Modelos Bayesianos hierárquicos indicaram que a riqueza de espécies não hiperdominantes exerce efeito unimodal sobre a hiperdominância, enquanto a área basal das espécies não dominantes reduz a ocorrência e a abundância das espécies hiperdominantes, mas favorece sua biomassa, sugerindo influência da qualidade ambiental sobre esse padrão. Em conjunto, os resultados demonstram que competição, estrutura filogenética e filtros ambientais atuam de forma integrada na determinação do crescimento das árvores e dos padrões de dominância, com efeitos que variam conforme a escala espacial. A complementaridade filogenética emerge como um mecanismo capaz de reduzir a sobreposição de nichos, amenizar a competição entre espécies e favorecer o acúmulo de biomassa em comunidades tropicais. Esses

resultados ampliam a compreensão dos mecanismos ecológicos que estruturam comunidades vegetais e fornecem subsídios para estratégias de conservação, restauração e manejo de ecossistemas megadiversos.

Palavras-chave: interação competição-filogenia; escala espacial; complementaridade de nicho; hiperdominância; biomassa acima do solo

Abstract: The mechanisms regulating tree growth and species dominance determine the structure, functioning, and organization of plant communities in tropical ecosystems. The Cerrado, recognized as the most biodiverse tropical savanna in the world, encompasses high environmental heterogeneity and a broad mosaic of forest and savanna formations, representing a model system for investigating these processes across different spatial scales. This thesis integrates two complementary studies. In the first study, we evaluated how interspecific competition and neighborhood phylogenetic structure influence tree diameter growth in a Cerradão remnant in the state of Tocantins, Brazil, using repeated forest inventories conducted between 2012 and 2023. We employed nonlinear mixed-effects models based on the Gompertz function to test the effects of the Hegyi competition index and the mean phylogenetic distance of neighboring trees across three spatial scales (2.5, 5, and 10 m). Competition reduced tree growth, whereas increasing phylogenetic distance promoted greater diameter increment. Furthermore, phylogenetic complementarity mitigated the negative effects of competition, particularly at larger spatial scales (5 and 10 m), demonstrating that the relative importance of these mechanisms depends on the definition of the ecological neighborhood. In the second study, we investigated patterns of hyperdominance in abundance and biomass using data from 6,279 sampling units of the Brazilian National Forest Inventory distributed across the Cerrado biome. We recorded 125,494 individuals belonging to 1,316 species, of which only 90 were classified as hyperdominant (species accounting for at least 50% of the total sampled abundance or biomass). Only 2% of species exhibited simultaneous hyperdominance in abundance and biomass, demonstrating that these components represent distinct ecological processes. Hierarchical Bayesian models indicated that the richness of non-hyperdominant species had a unimodal effect on hyperdominance, whereas the basal area of non-dominant species reduced the occurrence and abundance of hyperdominant species but increased their biomass, suggesting an influence of environmental quality on this pattern. Overall, the results demonstrate that competition,

phylogenetic structure, and environmental filters act synergistically in determining tree growth and dominance patterns, with effects varying according to spatial scale. Phylogenetic complementarity emerges as a mechanism capable of reducing niche overlap, alleviating competition among species, and promoting biomass accumulation in tropical communities. These findings advance our understanding of the ecological mechanisms structuring plant communities and provide insights for conservation, restoration, and management strategies in megadiverse ecosystems.

Keywords: competition–phylogeny interactions; spatial scale; niche complementarity; hyperdominance; aboveground biomass.

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1: CONTEXTUALIZAÇÃO E APRESENTAÇÃO.....	17
1. INTRODUÇÃO	17
2. ESTRUTURA INTEGRATIVA DA TESE	22
3. REVISÃO DE LITERATURA	22
3.1. O Bioma Cerrado e suas Fitofisionomias	22
3.2. Ecologia de comunidades e mecanismos de coexistência	25
3.3. Competição e dinâmica de vizinhança.....	28
3.4. Estrutura filogenética e diferenciação ecológica.....	30
3.5. Relações entre diversidade, estrutura da vegetação e funcionamento ecossistêmico.....	32
3.6. Hiperdominância e organização das comunidades tropicais.....	34
5. REFERÊNCIAS	37
CAPÍTULO 2: INTERAÇÃO DEPENDENTE DA ESCALA ENTRE COMPETIÇÃO E ESTRUTURA FILOGENÉTICA DETERMINA O CRESCIMENTO DE ÁRVORES NO CERRADO.....	46
1. INTRODUÇÃO	47
2. METODOLOGIA	50
2.1. Área de estudo e processo de amostragem	50
2.2. Métricas de vizinhança.....	51
2.3. Modelagem do crescimento.....	54
2.4. Efeitos da competição e da distância filogenética	56

2.5.	Validação dos modelos	60
2.6.	Derivação do incremento diamétrico sob cenários de vizinhança contrastantes 64	
3.	RESULTADOS.....	65
3.1.	Sensibilidade das métricas de vizinhança às escalas espaciais	65
3.2.	Efeitos da competição e da distância filogenética no crescimento diamétrico em diferentes escalas espaciais	66
3.3.	Variação da Dinâmica de Crescimento diamétrico em Função da Competição e Distância Filogenética.....	73
3.4.	Validação das funções de crescimento	76
3.5.	Efeitos da vizinhança sobre o incremento diamétrico.....	78
4.	DISCUSSÃO.....	81
4.1.	Interação entre competição, filogenia e escala espacial	81
4.2.	Implicações ecológicas sobre o crescimento diamétrico.....	83
5.	CONCLUSÃO	86
6.	REFERÊNCIAS	87
	MATERIAL SUPLEMENTAR CAPÍTULO 2	97
1.	DESENVOLVIMENTO DOS MODELOS DE CRESCIMENTO INDEPENDENTES DA IDADE	97
2.	DESENVOLVIMENTO DOS MODELOS DE CRESCIMENTO INDEPENDENTES DA IDADE	100
3.	ESTRUTURA GERAL DA VEGETAÇÃO	104

CAPÍTULO 3: DESVENDANDO OS FATORES ECOLÓGICOS DA HIPERDOMINÂNCIA DE PLANTAS LENHOSAS NO CERRADO: UMA DISSOCIAÇÃO ENTRE ABUNDÂNCIA E BIOMASSA EM FORMAÇÕES FLORESTAIS E SAVÂNICAS.....	115
1. INTRODUÇÃO E CONTEXTUALIZAÇÃO	115
2. OBJETIVOS E QUESTÕES DE PESQUISA	115
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	116
4. RESULTADOS.....	117
5. DISCUSSÃO.....	118
6. CONCLUSÕES E IMPLICAÇÕES PARA A CONSERVAÇÃO.....	119
MATERIAL SUPLEMENTAR CAPÍTULO 3	133
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	161

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Visão geral da abordagem metodológica empregada para analisar os efeitos da competição e da distância filogenética no crescimento diamétrico individual das árvores.

(A) Delimitação espacial da vizinhança para cada árvore focal nos três raios (2,5 m, 5 m e 10 m). (B) Cálculo das métricas de vizinhança: Índice de Hegyi (competição) e Distância Filogenética Média ($P\bar{D}$). (C) Etapas da modelagem: (c_1) ajuste das funções de crescimento sem idade explícita, (c_2) inclusão das covariáveis de vizinhança como modificadores do parâmetro k , e (c_3) estrutura dos efeitos aleatórios, seguida da validação dos modelos e exploração da superfície conjunta de efeitos de IH e $P\bar{D}$ sobre k 63

Figura 2. Distribuição dos efeitos aleatórios por espécie para o parâmetro A , obtidos a partir dos modelos mistos não lineares ajustados nas três escalas de vizinhança (2,5 m, 5 m e 10 m), para a vegetação arbórea em área de Cerradão - Tocantins. Os valores representam os desvios específicos de cada espécie em relação ao crescimento potencial médio estimado para a comunidade..... 70

Figura 3. Distribuição dos efeitos aleatórios por espécie para o parâmetro β_0 , estimados a partir dos modelos mistos não lineares nas três escalas espaciais avaliadas (2,5 m, 5 m e 10 m), para a vegetação arbórea em área de Cerradão - Tocantins. Os valores indicam diferenças interespecíficas na taxa de ajuste do crescimento em relação ao valor médio da comunidade..... 72

Figura 4. Superfícies de resposta representando a variação na taxa intrínseca de crescimento (k) em função do índice de competição (IH) e da distância filogenética média da vizinhança ($P\bar{D}$) nas três escalas espaciais (2,5 m, 5 m e 10 m), para a vegetação arbórea em área de Cerradão - Tocantins. Valores positivos de IH indicam maior competição e valores negativos, menor competição. Valores negativos de ($P\bar{D}$) representam vizinhanças filogeneticamente próximas, enquanto valores positivos indicam vizinhanças filogeneticamente distantes..... 75

Figura 5. Validação da relação entre valores observados e preditos para o crescimento diamétrico (DAP) para os raios de (a) 2,5 m, (b) 5 m e (c) 10 m para a vegetação arbórea em área de Cerradão, Tocantins. A linha preta sólida representa a reta de regressão entre observados e preditos. A área cinza define a região de equivalência para o intercepto

($\pm 10\%$ em relação à média dos valores observados). As linhas tracejadas pretas delimitam os limites de equivalência para a inclinação ($\pm 10\%$ em relação à inclinação 1:1). A linha laranja representa a relação ideal 1:1. Sendo para: a) 2.5m: RMSE% = 8.63 e $R = 0.990$; b) 5m: RMSE% = 7.59 e $R = 0.989$ e; c) 10m: RMSE% = 7.61 e $R = 0.989$ 77

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Modelos de crescimento considerados na modelagem do crescimento em diâmetro em nível de árvore individual em área de Cerradão, Tocantins.	55
Tabela 2. Médias dos índices de competição (<i>IH</i>) e distância filogenética (<i>PD</i>) para cada raio de vizinhança para os períodos de monitoramento da vegetação arbórea em área de Cerradão, Tocantins (2012–2020 e 2020–2023). Letras diferentes, nas colunas, indicam diferenças significativas entre os valores de <i>IH</i> e <i>PD</i> pelo teste de Durbin-Conover ...	65
Tabela 3. Estimativas dos efeitos do índice de competição (<i>IH</i>), distância filogenética (<i>PD</i>) e sua interação nos diferentes raios de vizinhança para a vegetação arbórea em área de Cerradão, Tocantins.	67
Tabela 4. Distribuição de espécies hiperdominantes em abundância (Ha) e biomassa (Hb) nas Formações Florestais e Savânicas do Cerrado.	117

CAPÍTULO 1: CONTEXTUALIZAÇÃO E APRESENTAÇÃO

1. INTRODUÇÃO

Entre os principais processos associados à dinâmica da vegetação, o crescimento arbóreo representa um componente fundamental, pois influencia diretamente a produtividade, o estoque de carbono e a estrutura das comunidades (Burkhart; Tomé, 2012; Weiskittel et al., 2011). O desempenho individual das árvores resulta da interação entre fatores intrínsecos, como características funcionais e ontogenéticas, e fatores extrínsecos relacionados à disponibilidade de recursos e às interações intra e interespecíficas (Forrester; Bauhus, 2016; Kunstler et al., 2016). A competição por luz, água e nutrientes constitui um dos principais mecanismos reguladores do crescimento arbóreo, mas sua intensidade varia conforme a densidade da vegetação, a composição florística e a escala espacial considerada (Forrester et al., 2017; Uriarte et al., 2004; Weiner, 1990).

Embora a competição seja tradicionalmente descrita a partir de atributos estruturais da vizinhança, o avanço da ecologia de comunidades e a sua integração à teoria moderna de coexistência demonstram que a identidade evolutiva das espécies também influencia essas interações (Webb et al., 2002; Mayfield & Levine, 2010; Godoy et al., 2014). A proximidade filogenética entre espécies é frequentemente utilizada como um *proxy* para a similaridade ecológica, assumindo-se que linhagens evolutivamente próximas compartilham atributos funcionais e estratégias conservadas de aquisição de recursos (conservantismo de nicho) (Kraft et al., 2015). Sob essa perspectiva, vizinhanças filogeneticamente homogêneas tenderiam a apresentar maior sobreposição de nicho e competição mais severa, enquanto linhagens distantes favoreceriam a complementaridade funcional e a coexistência (Adler et al., 2013). No entanto, estudos de dinâmica florestal revelam que essa relação não é linear, apontando que diferenças de aptidão (*fitness differences*) e a variação na escala espacial da vizinhança podem influenciar esses padrões (Tucker et al., 2018; Godoy et al., 2020; Lyu & Alexander, 2023). Assim, ainda permanece pouco compreendido como a estrutura filogenética da vizinhança e a pressão competitiva local interagem para moldar o crescimento arbóreo em diferentes escalas espaciais.

Em escalas mais amplas, os efeitos acumulados das interações locais se refletem nos padrões de estruturação das comunidades vegetais (Graco-Roza et al., 2022). Entre esses padrões, destaca-se a hiperdominância, fenômeno no qual um reduzido número de espécies concentra parcela substancial da abundância ou da biomassa da comunidade (Alvarez et al., 2026; Fauset et al., 2015; Ter Steege et al., 2013). Embora amplamente investigada em florestas tropicais, a hiperdominância permanece relativamente pouco estudada nas savanas, especialmente no que se refere à possível dissociação entre dominância numérica e dominância em biomassa, bem como aos fatores ecológicos associados a esses padrões em diferentes formações vegetais do bioma (Alvarez et al., 2025; Terra et al., 2021).

A compreensão desses processos possui importantes implicações tanto para a ecologia de comunidades quanto para o manejo dos ecossistemas florestais. Do ponto de vista ecológico, integrar mecanismos locais de interação entre indivíduos aos padrões regionais de dominância contribui para elucidar os processos de montagem de comunidades, coexistência de espécies e funcionamento ecossistêmico (Chesson, 2000; Vellend, 2016). Sob a perspectiva aplicada, compreender como a estrutura da vegetação, a diversidade biológica e as interações entre indivíduos influenciam o crescimento arbóreo e, conseqüentemente, o acúmulo de biomassa e carbono, é fundamental para subsidiar estratégias de conservação, restauração ecológica e manejo florestal voltadas à manutenção dos serviços ecossistêmicos e da resiliência frente às mudanças ambientais (Poorter et al., 2015; Forrester; Bauhus, 2016; Strassburg et al., 2017; Zimbres et al., 2021). Embora avanços significativos tenham sido alcançados nas últimas décadas, ainda permanecem lacunas na compreensão integrada de como fatores estruturais, competitivos e evolutivos interagem para regular o crescimento das árvores e os padrões de dominância em comunidades florestais ao longo de diferentes escalas espaciais.

As florestas e savanas exercem papel fundamental na manutenção da biodiversidade e na oferta de serviços ecossistêmicos, contribuindo para o armazenamento de carbono, regulação climática, ciclagem de nutrientes e estabilidade hidrológica (Bonan, 2008; Pan et al., 2011; Poorter et al., 2015). Nesse contexto, o Cerrado se destaca como a savana tropical com maior biodiversidade e um dos biomas mais biodiversos do planeta (Myers et al., 2000). O Cerrado é caracterizado por elevada heterogeneidade ambiental e por um mosaico de formações savânicas, florestais e campestres distribuídas ao longo de gradientes edáficos, climáticos e de relevo (Eiten,

1972; Oliveira-Filho et al., 2002; Ribeiro; Walter, 2008). Essa heterogeneidade ambiental favorece a coexistência de diferentes estratégias ecológicas e torna o bioma um sistema modelo para investigar os mecanismos que estruturam as comunidades vegetais, incluindo processos de montagem de comunidades, interações entre espécies e padrões de dominância ecológica (Terra et al., 2021).

Na escala local, estudos sobre o crescimento arbóreo geralmente enfatizam métricas estruturais de competição entre a árvore focal e seus indivíduos vizinhos, enquanto abordagens filogenéticas tendem a avaliar padrões de montagem de comunidades sem incorporar explicitamente a intensidade das interações competitivas (Gerhold et al., 2015; Sun et al., 2022). Como consequência, ainda é pouco compreendido como a competição entre árvores vizinhas e a estrutura filogenética da comunidade atuam conjuntamente sobre o crescimento individual das árvores, especialmente considerando a dependência espacial dessas interações. Nesse contexto, a definição da vizinhança ecológica, isto é, do conjunto de indivíduos considerados potenciais competidores da árvore focal, influencia diretamente quais indivíduos participam das interações e quais processos, como competição por recursos, facilitação e diferenciação de nicho, predominam em cada escala espacial (Uriarte et al., 2004; Zhang et al., 2024). Apesar disso, poucos estudos investigaram explicitamente como os efeitos da competição interespecífica e da diferenciação ecológica variam em função da escala espacial.

Na escala regional, essa mesma lacuna se manifesta de outra forma: a maior parte dos estudos considera apenas abundância ou biomassa como medida de dominância, assumindo implicitamente que ambas refletem os mesmos mecanismos ecológicos (Alvarez et al., 2025; Fauset et al., 2015; Rodrigues; Villa; Neri, 2019). Entretanto, espécies numericamente dominantes nem sempre correspondem às espécies que concentram maior biomassa, sugerindo que diferentes estratégias ecológicas podem sustentar diferentes dimensões da dominância (Terra et al., 2021). Além disso, permanece pouco compreendido como atributos estruturais das comunidades, como área basal, e componentes florísticos, como a riqueza de espécies não dominantes, influenciam a intensidade da hiperdominância no Cerrado.

Indo mais além, ainda permanece limitada a integração entre processos locais e padrões regionais. Embora interações de vizinhança influenciem diretamente o desempenho individual das árvores (Klipel et al., 2024), ainda não está claro como esses mecanismos se relacionam à estruturação regional da dominância e da biomassa nas

comunidades vegetais. Diante dessas lacunas, esta tese foi estruturada em torno da seguinte questão central: Como processos de competição, coexistência e estruturação das comunidades vegetais interagem, em diferentes escalas espaciais, para influenciar o crescimento arbóreo e os padrões de hiperdominância no Cerrado?

Diante dessa questão, o objetivo geral desta tese foi analisar como mecanismos associados à competição, coexistência e estruturação das comunidades vegetais influenciam o crescimento arbóreo e os padrões de hiperdominância em diferentes escalas espaciais no Cerrado. Especificamente, buscou-se: (i) avaliar os efeitos da competição e da estrutura filogenética da vizinhança sobre o crescimento diamétrico em uma floresta de Cerradão sob diferentes escalas espaciais; (ii) investigar os padrões de hiperdominância em abundância e biomassa nas formações florestais e savânicas do Cerrado; (iii) identificar como atributos estruturais e florísticos das comunidades influenciam a intensidade da hiperdominância no bioma; e (iv) integrar mecanismos locais de interação entre vizinhos e padrões regionais de estruturação das comunidades vegetais do Cerrado.

Para atender a esses objetivos, a tese foi organizada em dois estudos complementares (Capítulos 2 e 3). O primeiro investiga, em escala local, como competição e estrutura filogenética da vizinhança influenciam o crescimento diamétrico da vegetação arbórea do Cerradão sob diferentes escalas espaciais de interação. O segundo capítulo amplia a abordagem para a escala regional, avaliando os padrões e determinantes ecológicos da hiperdominância em abundância e biomassa ao longo de formações florestais e savânicas do Cerrado. Embora desenvolvidos em escalas distintas, os dois estudos compartilham o mesmo eixo conceitual: compreender como mecanismos associados à coexistência, diferenciação ecológica, filogenia e estrutura da vegetação influenciam o desempenho individual e a organização das comunidades vegetais.

No Capítulo 2, foram formuladas as seguintes questões: (1) como a proximidade filogenética entre indivíduos vizinhos regula a influência da competição sobre o crescimento arbóreo? (2) de que forma a escala espacial da vizinhança altera a magnitude e o sinal desses efeitos? (3) até que ponto a interação entre competição e estrutura filogenética explica a variação do crescimento diamétrico em diferentes condições de vizinhança? Para responder a essas questões, foram propostas as seguintes hipóteses: (1) a competição interespecífica reduz o crescimento diamétrico, porém sua intensidade é modulada pela estrutura filogenética da vizinhança, uma vez que espécies

filogeneticamente próximas tendem a apresentar maior similaridade ecológica e, consequentemente, maior sobreposição no uso de recursos, intensificando os efeitos competitivos (Kunstler et al., 2016; Qiao et al., 2022); (2) os efeitos da competição e da estrutura filogenética variam conforme a escala espacial considerada, uma vez que diferentes mecanismos de interação operam em diferentes distâncias entre os indivíduos, de modo que alterações no raio de influência da vizinhança podem modificar tanto a magnitude quanto o sinal das relações observadas (Zhu et al., 2018; Spaak et al., 2021); (3) a interação entre competição e estrutura filogenética produz respostas não lineares no crescimento diamétrico, isto é, o efeito da competição pode se intensificar, se reverter ou atingir um limiar (threshold) conforme muda a similaridade evolutiva da vizinhança, em vez de variar de forma proporcional e constante (Adler et al., 2018; Carmona et al., 2021).

Para o Capítulo 3, foram estabelecidas as seguintes questões: (1) espécies hiperdominantes em abundância também são hiperdominantes em biomassa? (2) quais componentes estruturais e florísticos das comunidades regulam a ocorrência e a intensidade da hiperdominância em abundância e biomassa nas formações florestais e savânicas do Cerrado? (3) uma maior riqueza de espécies não hiperdominantes aumenta ou reduz a extensão da hiperdominância em abundância (H_a) e em biomassa (H_b)? Foram propostas as seguintes hipóteses: (1) a hiperdominância em abundância e a hiperdominância em biomassa representam dimensões parcialmente dissociadas da dominância ecológica, uma vez que espécies muito abundantes nem sempre concentram grande parte da biomassa, enquanto espécies de grande porte podem dominar o estoque de biomassa mesmo ocorrendo em baixa densidade (Ter Steege et al., 2013; Fauset et al., 2015); (2) a ocorrência e a intensidade da hiperdominância são reguladas por atributos estruturais e florísticos das comunidades, de modo que variações na densidade de indivíduos, área basal e composição florística modificam o grau de concentração da abundância e da biomassa em um número reduzido de espécies dominantes (Lohbeck et al., 2015; Muscarella et al., 2016); (3) uma maior riqueza de espécies não hiperdominantes tende a reduzir a extensão da hiperdominância em abundância e biomassa, uma vez que comunidades mais diversas distribuem indivíduos e estoques de biomassa entre um número maior de espécies, diminuindo a concentração da dominância ecológica (Mori et al., 2018; Ratcliffe et al., 2017).

2. ESTRUTURA INTEGRATIVA DA TESE

A tese foi organizada de forma a conectar mecanismos ecológicos observados em escala local à padrões estruturais observados em escala regional. O capítulo 2 investiga como competição e estrutura filogenética da vizinhança influenciam o crescimento diamétrico das árvores, considerando diferentes escalas espaciais de interação. Os resultados permitem compreender como a composição da vizinhança modifica os efeitos competitivos sobre o desempenho individual e como esses mecanismos variam conforme a escala espacial.

O capítulo 3 amplia essa abordagem para a escala do bioma, investigando padrões de hiperdominância em abundância e biomassa nas formações florestais e savânicas do Cerrado. A análise permite avaliar como atributos estruturais e florísticos das comunidades influenciam diferentes dimensões da dominância ecológica.

A integração entre os capítulos parte da ideia de que mecanismos locais associados à coexistência entre espécies e à organização da vizinhança influenciam, em escalas mais amplas, os padrões de estruturação das comunidades vegetais. Dessa forma, crescimento diamétrico e hiperdominância são interpretados como componentes interdependentes da dinâmica ecológica do Cerrado, conectados pela atuação conjunta de competição, diferenciação ecológica e estrutura da vegetação, a depender da escala espacial investigada.

3. REVISÃO DE LITERATURA

3.1.O Bioma Cerrado e suas Fitofisionomias

O Cerrado constitui o segundo maior bioma da América do Sul e a maior savana tropical da região neotropical, ocupando aproximadamente dois milhões de quilômetros quadrados e abrangendo cerca de 24% do território brasileiro (Colli; Vieira; Dianese, 2020). Sua distribuição estende-se principalmente pelo Planalto Central, alcançando áreas dos estados de Goiás, Tocantins, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Bahia, Maranhão, Piauí, São Paulo e Distrito Federal, além de ocorrências disjuntas em outras regiões do país (Eiten, 1972). Reconhecido como um dos principais hotspots mundiais de

biodiversidade, o Cerrado apresenta elevada riqueza de espécies e altos níveis de endemismo, associados a uma longa história evolutiva e à grande heterogeneidade ambiental que caracteriza o bioma (Oliveira-Filho et al., 2002).

A elevada diversidade biológica observada no Cerrado está relacionada à combinação de fatores climáticos, edáficos, topográficos e históricos que atuam em diferentes escalas espaciais (De Souza et al., 2022; Pellegrini et al., 2016). O clima é predominantemente tropical sazonal, caracterizado por uma estação chuvosa concentrada entre os meses de outubro e abril e uma estação seca bem definida durante o inverno. As precipitações anuais variam geralmente entre 800 e 2.000 mm, enquanto as temperaturas médias permanecem elevadas ao longo do ano (Alvares et al., 2013). Essa forte sazonalidade climática influencia diretamente os ciclos fenológicos, o crescimento da vegetação e a disponibilidade de recursos para as comunidades biológicas (Ribeiro; Walter, 2008).

Além do clima, os solos desempenham papel fundamental na organização das comunidades vegetais do Cerrado. Em grande parte do bioma predominam solos profundos, altamente intemperizados, ácidos e com baixa disponibilidade de nutrientes, especialmente fósforo, cálcio e magnésio. Entretanto, a considerável variação na fertilidade, textura, profundidade e regime hídrico dos solos gera um mosaico de condições ambientais capaz de sustentar diferentes formas de vegetação ao longo de gradientes ecológicos relativamente curtos (Haridasan, 2008). Como resultado dessa heterogeneidade ambiental, o Cerrado apresenta ampla diversidade de fitofisionomias, tradicionalmente agrupadas em três grandes formações: florestais, savânicas e campestres (Ribeiro; Walter, 2008). Essas formações diferem principalmente quanto à cobertura arbórea, estrutura vertical da vegetação, composição florística e condições ambientais associadas.

As formações campestres representam os ambientes mais abertos do bioma, sendo dominadas por gramíneas, ciperáceas e outras espécies herbáceas, com reduzida ou inexistente participação de elementos lenhosos. Entre seus principais representantes destacam-se o campo limpo, caracterizado pela ausência quase total de arbustos e árvores, e o campo sujo, no qual ocorre maior presença de espécies lenhosas dispersas (Ribeiro; Walter, 2008).

As formações savânicas constituem a expressão mais característica do Cerrado. Nesses ambientes, a vegetação apresenta estrato herbáceo contínuo associado a árvores e

arbustos distribuídos de forma descontínua. O Cerrado sentido restrito, principal representante desse grupo, apresenta cobertura arbórea intermediária, geralmente entre 10% e 60%, com indivíduos de pequeno e médio porte adaptados a condições de seca sazonal, baixa fertilidade do solo e recorrência histórica do fogo (Hoffmann et al., 2012; Marimon Junior; Haridasan, 2005). Outras fitofisionomias savânicas incluem o parque de cerrado, o palmeiral e a vereda, cada uma associada a condições ambientais específicas (Ribeiro; Walter, 2008).

As formações florestais caracterizam-se pela predominância do estrato arbóreo e pelo maior fechamento do dossel. Nesse grupo destacam-se as Matas de Galeria, Matas Ciliares, Matas Secas e o Cerradão (Ribeiro; Walter, 2008). Entre essas fitofisionomias, o Cerradão ocupa posição singular por apresentar características intermediárias entre florestas tropicais e savanas. Sua estrutura é composta por árvores de maior porte, frequentemente atingindo alturas entre 8 e 15 metros, com cobertura de copa superior a 50% e reduzido desenvolvimento do estrato herbáceo devido ao sombreamento do sub-bosque (Ribeiro; Walter, 2008).

Historicamente, a compreensão do cerradão tem evoluído de uma visão tipológica para uma abordagem baseada em gradientes ambientais contínuos. Estudos clássicos propuseram que as diferentes fitofisionomias do Cerrado representam respostas da vegetação a variações na fertilidade dos solos, disponibilidade hídrica, regime de fogo e intensidade de perturbações. Nesse contexto, o Cerradão é frequentemente interpretado como uma formação associada a condições ambientais mais favoráveis ao desenvolvimento arbóreo, principalmente em locais com maior fertilidade relativa, menor frequência de queimadas e maior disponibilidade hídrica (Eiten, 1972; Santos Martins et al., 2023; Solórzano et al., 2012).

Dentro desta perspectiva, alterações nas condições ambientais influenciam simultaneamente a composição florística, a distribuição das espécies, as interações competitivas e os processos de coexistência (Letten; Ke; Fukami, 2017). Como consequência, diferentes fitofisionomias podem apresentar padrões contrastantes de crescimento, recrutamento, mortalidade e acúmulo de biomassa, refletindo não apenas diferenças ambientais, mas também distintas formas de organização ecológica das comunidades.

Dentre as formações do Cerrado, o Cerradão destaca-se por apresentar elevada biomassa acima do solo, expressivos estoques de carbono e uma comunidade arbórea

marcada por ampla variação taxonômica, funcional e filogenética. Esse conjunto de características oferece condições favoráveis para investigar como processos ecológicos atuando em múltiplas escalas moldam o crescimento das árvores e a estrutura das comunidades. Assim, o estudo do Cerradão permite compreender de que forma interações competitivas, relações evolutivas entre espécies e gradientes ambientais contribuem para os padrões de coexistência, produtividade e armazenamento de carbono observados nas florestas do bioma.

3.2. Ecologia de comunidades e mecanismos de coexistência

A compreensão dos mecanismos responsáveis pela coexistência de espécies constitui uma das questões centrais da ecologia de comunidades desde o estabelecimento da ecologia moderna (Letten; Ke; Fukami, 2017; Mello et al., 2020). A elevada diversidade observada em ecossistemas tropicais, frequentemente associada à coexistência de centenas de espécies arbóreas em áreas relativamente pequenas, historicamente representou um desafio para modelos ecológicos baseados exclusivamente em exclusão competitiva e limitação de recursos (Chesson, 2000). Nesse contexto, a ecologia de comunidades passou a buscar explicações capazes de integrar processos bióticos, limitações ambientais, heterogeneidade espacial e dinâmica populacional na interpretação da estrutura das comunidades vegetais.

As primeiras formulações conceituais sobre coexistência derivam principalmente da teoria de nicho. O conceito de nicho ecológico proposto por Hutchinson (1957) estabeleceu que cada espécie ocupa um hipervolume multidimensional definido por condições ambientais, recursos e interações ecológicas que permitem sua persistência. Sob essa perspectiva, a coexistência depende da diferenciação ecológica entre espécies, reduzindo a sobreposição no uso de recursos e, conseqüentemente, a intensidade da competição interespecífica.

Posteriormente, Tilman (1982) formalizou parte dessas interpretações ao desenvolver modelos baseados na competição por recursos limitantes. Segundo essa abordagem, espécies coexistem porque apresentam vantagens competitivas distintas sob diferentes condições ambientais ou diferentes recursos limitantes. Assim, trade-offs ecológicos relacionados à aquisição de nutrientes, crescimento, tolerância ao

sombreamento ou resistência à seca permitem coexistência mesmo sob competição intensa.

Em ecossistemas florestais, tais trade-offs frequentemente se manifestam por meio de diferenças entre estratégias ecológicas conservativas e aquisitivas. Espécies de crescimento rápido tendem a apresentar maior capacidade de exploração de recursos em ambientes favoráveis, enquanto espécies mais conservativas frequentemente apresentam maior sobrevivência sob condições limitantes, como sombreamento intenso ou déficit hídrico (Reich, 2014). A coexistência emerge, portanto, da incapacidade de uma única estratégia maximizar simultaneamente todos os componentes de desempenho ecológico.

Apesar da forte influência da teoria de nicho, interpretações alternativas também ganharam destaque ao longo das últimas décadas. A teoria neutra da biodiversidade, proposta por Hubbell (2001), argumenta que parte substancial dos padrões observados em comunidades tropicais pode emergir de processos estocásticos associados à dispersão, mortalidade e recrutamento, assumindo equivalência ecológica aproximada entre espécies. Sob essa perspectiva, abundância e distribuição espacial resultariam principalmente de deriva ecológica e limitação de dispersão, reduzindo a necessidade de mecanismos determinísticos complexos para explicar coexistência.

Embora amplamente debatida, a teoria neutra exerceu papel importante ao evidenciar que processos estocásticos podem influenciar fortemente a organização das comunidades vegetais. Entretanto, estudos posteriores demonstraram que mecanismos neutros e determinísticos frequentemente atuam simultaneamente, principalmente em ecossistemas tropicais caracterizados por elevada heterogeneidade ambiental e funcional (Godoy et al., 2020; Kraft; Godoy; Levine, 2015).

A partir dessa integração, a teoria moderna da coexistência consolidou-se como um dos principais referenciais conceituais da ecologia contemporânea (Chesson, 2000). Segundo essa abordagem, a coexistência depende do balanço entre mecanismos estabilizadores e diferenças de aptidão competitiva. Os mecanismos estabilizadores reduzem a intensidade da competição interespecífica relativamente à competição intraespecífica, favorecendo persistência simultânea das espécies. Entre esses mecanismos destacam-se a partição de recursos, heterogeneidade ambiental, diferenciação temporal, dependência negativa da densidade e complementaridade ecológica. As diferenças de aptidão competitiva, por outro lado, tendem a favorecer exclusão competitiva, uma vez que determinadas espécies apresentam maior eficiência

na aquisição de recursos ou maior desempenho demográfico. Assim, coexistência duradoura somente ocorre quando mecanismos estabilizadores são suficientemente fortes para compensar diferenças de aptidão entre espécies (Adler et al., 2013; Chesson, 2000).

Essa interpretação possui implicações importantes para florestas e savanas. Em comunidades estruturalmente complexas, compostas por espécies com diferentes estratégias de vida e histórias evolutivas, mecanismos associados à diferenciação ecológica frequentemente tornam-se essenciais para manutenção da diversidade. Adler et al. (2013), ao sintetizarem evidências empíricas sobre coexistência em comunidades vegetais, demonstraram que diferenças de nicho exercem papel central na persistência das espécies, enquanto Godoy et al. (2020) destacaram que mecanismos estabilizadores frequentemente possuem maior importância ecológica do que diferenças de aptidão competitiva.

Tais questões são importantes para a conservação do Cerrado. O bioma apresenta forte heterogeneidade ambiental associada a gradientes edáficos, disponibilidade hídrica, regime de fogo e estrutura da vegetação (Ribeiro; Walter, 2008). Como consequência, formações savânicas, florestais e campestres coexistem em escalas espaciais relativamente pequenas, produzindo elevada diversidade de condições ecológicas. Além disso, comunidades vegetais do Cerrado frequentemente estão sujeitas a múltiplos filtros ecológicos atuando simultaneamente. A limitação hídrica sazonal, os distúrbios associados ao fogo, a disponibilidade de nutrientes e as interações competitivas entre indivíduos influenciam conjuntamente crescimento, recrutamento, mortalidade e distribuição das espécies (Hoffmann et al., 2012). Dessa forma, a organização das comunidades do Cerrado dificilmente pode ser compreendida a partir de um único mecanismo ecológico isolado.

Nesse contexto, abordagens contemporâneas têm enfatizado a necessidade de integrar diferentes níveis de organização ecológica (do indivíduo à comunidade) para compreender como processos locais influenciam padrões regionais de estruturação da vegetação. A dinâmica de vizinhança, por exemplo, representa um componente fundamental dessa integração, uma vez que o crescimento individual das árvores emerge diretamente das interações estabelecidas com os indivíduos vizinhos (Uriarte et al., 2004). Entretanto, a coexistência em comunidades vegetais não depende apenas da redução da competição direta. Em ambientes estruturalmente complexos, espécies ecologicamente distintas podem explorar recursos de maneira complementar, aumentando eficiência de

uso do espaço e produtividade da comunidade (Fontaine et al., 2006). Sob determinadas condições, portanto, elevada densidade estrutural pode não representar apenas intensificação competitiva, mas também maior potencial para complementaridade ecológica.

3.3.Competição e dinâmica de vizinhança

A competição constitui um dos principais processos reguladores da dinâmica das comunidades vegetais e exerce influência direta sobre crescimento, sobrevivência, recrutamento e distribuição espacial das espécies (Forrester et al., 2017; Weiner, 1990). Em ecossistemas florestais, onde os recursos disponíveis tornam-se progressivamente limitados à medida que a densidade da vegetação aumenta, as interações competitivas assumem papel central na determinação do desempenho individual das árvores e da organização estrutural das comunidades.

Em termos ecológicos, competição pode ser definida como a interação negativa entre indivíduos decorrente do compartilhamento de recursos limitantes (Begon; Townsend; Harper, 2005). Em comunidades vegetais, os principais recursos envolvidos incluem luz, água, nutrientes e espaço físico (Zhang et al., 2024). Entretanto, a natureza da competição varia conforme o recurso limitante predominante e a estrutura da vegetação (Schons et al., 2021).

A competição por luz, por exemplo, frequentemente apresenta caráter assimétrico (Wang et al., 2020; Zhang et al., 2024). Nesse caso, indivíduos maiores interceptam desproporcionalmente maior quantidade de radiação solar, reduzindo drasticamente a disponibilidade de luz para indivíduos menores (Kunstler et al., 2016; Lustosa Junior et al., 2019). Como consequência, pequenas diferenças iniciais de tamanho podem produzir forte desigualdade no crescimento e sobrevivência ao longo do tempo. Já a competição por água e nutrientes tende a apresentar caráter mais simétrico, uma vez que o acesso aos recursos subterrâneos depende menos da dominância dimensional acima do solo (Burkhart; Tomé, 2012).

Em florestas tropicais, a competição raramente ocorre de forma isolada. Diferentes recursos tornam-se limitantes simultaneamente, e a intensidade competitiva varia conforme condições ambientais, composição florística, estágio sucessional e

estrutura da comunidade (Kunstler et al., 2016). Dessa forma, o crescimento individual das árvores emerge da interação entre fatores intrínsecos; como tamanho, arquitetura e estratégia funcional; e fatores extrínsecos associados à vizinhança e ao ambiente.

A dinâmica de vizinhança tem se tornado importante na ecologia florestal porque representa a escala na qual grande parte das interações ecológicas efetivamente ocorre (Uriarte et al., 2004). O conceito de vizinhança ecológica parte do pressuposto de que indivíduos próximos exercem influência desproporcional sobre o desempenho da árvore focal, seja por competição direta, facilitação ou modificação microambiental. Nesse contexto, estudos de competição em florestas passaram a incorporar explicitamente a estrutura espacial das comunidades (Sun et al., 2022). A simples densidade de indivíduos, embora útil em determinadas situações, frequentemente é insuficiente para representar adequadamente a intensidade das interações locais. Como consequência, diversos índices de competição foram desenvolvidos ao longo das últimas décadas buscando integrar simultaneamente tamanho, distância e densidade dos vizinhos (Kuehne et al., 2016; Weiskittel et al., 2011).

Os índices de competição podem ser classificados em duas grandes categorias: independentes da distância e dependentes da distância (Burkhart; Tomé, 2012; Weiskittel et al., 2011). Os índices independentes da distância utilizam métricas agregadas da comunidade, como densidade ou área basal por unidade amostral, assumindo que todos os indivíduos exercem influência semelhante sobre a árvore focal. Embora operacionalmente simples, esses índices frequentemente apresentam baixa capacidade de capturar heterogeneidade espacial das interações ecológicas (Sun et al., 2022). Por outro lado, índices dependentes da distância incorporam explicitamente a posição espacial dos indivíduos, permitindo estimar efeitos competitivos locais de forma mais realista (Bhandari et al., 2021; Sun et al., 2022; Wang et al., 2019; Zheng et al., 2025). Entre esses índices, o índice de Hegyi (1974) tornou-se um dos mais utilizados em estudos florestais.

A escala espacial representa um dos componentes mais críticos da dinâmica de vizinhança (Corlett, 2009; Graco-Roza et al., 2022; Nekola; McGill, 2014; Vega et al., 2020). Em microescala, predominam interações diretas entre indivíduos próximos, frequentemente associadas à competição física por luz e espaço (Bhandari et al., 2021; Charles et al., 2018; Klipel et al., 2024). À medida que o raio de vizinhança aumenta, passam a emergir efeitos relacionados à estrutura da comunidade, heterogeneidade ambiental e composição ecológica da vegetação.

Essa mudança de escala possui implicações importantes para interpretação ecológica. Escalas reduzidas frequentemente capturam efeitos associados à limitação competitiva direta, enquanto escalas intermediárias ou amplas podem revelar sinais de complementaridade ecológica, diferenciação funcional e organização espacial das espécies (Forrester et al., 2017). Em comunidades tropicais, a relação entre densidade estrutural e competição é complexa. Embora maior densidade frequentemente implique aumento da limitação por recursos, comunidades estruturalmente complexas também podem favorecer maior complementaridade no uso do espaço e dos recursos disponíveis (Godoy et al., 2020).

Esse ponto tem sido destacado em estudos recentes sobre biodiversidade e funcionamento ecossistêmico. Diversos trabalhos demonstram que comunidades compostas por espécies funcionalmente distintas podem apresentar maior eficiência de uso de recursos, reduzindo parcialmente os efeitos negativos da competição direta (Godoy et al., 2020; Poorter et al., 2015). Em determinadas condições, portanto, elevada ocupação estrutural não representa apenas intensificação competitiva, mas também maior potencial de complementaridade ecológica.

3.4. Estrutura filogenética e diferenciação ecológica

A incorporação da dimensão evolutiva aos estudos de ecologia de comunidades representou uma das principais mudanças conceituais da ecologia contemporânea nas últimas décadas (Gravel et al., 2012; Losos, 2008; Rangel et al., 2015; Shenkin et al., 2020). Tradicionalmente, a organização das comunidades vegetais era interpretada principalmente a partir de gradientes ambientais, padrões de abundância e interações ecológicas observáveis. Com o avanço das abordagens filogenéticas, entretanto, a história evolutiva das espécies passou a ser integrada à compreensão dos mecanismos responsáveis pela montagem, coexistência e funcionamento das comunidades vegetais (Webb et al., 2002).

A ecologia filogenética de comunidades baseia-se na premissa de que espécies evolutivamente próximas tendem a compartilhar atributos ecológicos semelhantes em razão do conservadorismo filogenético de nicho (Jin; Qian, 2022; Losos, 2008; Rangel et al., 2015; Webb et al., 2002). Sob essa perspectiva, características relacionadas ao

crescimento, tolerância ao sombreamento, estratégias de uso de água, densidade da madeira e aquisição de recursos frequentemente apresentam algum grau de herança evolutiva. Como consequência, a proximidade filogenética entre espécies pode refletir maior similaridade ecológica e funcional.

O conceito de conservadorismo de nicho ocupa posição central nessa interpretação. Segundo essa hipótese, espécies relacionadas tendem a reter, ao longo da evolução, características ecológicas semelhantes às de seus ancestrais, produzindo padrões de similaridade funcional associados à proximidade evolutiva (Duarte et al., 2018; Schweizer; Gilbert; Holl, 2013; Shenkin et al., 2020). Embora a intensidade desse conservadorismo varie entre grupos taxonômicos e atributos ecológicos, diversos estudos demonstram que características funcionalmente relevantes em comunidades vegetais frequentemente apresentam sinal filogenético significativo (Rangel et al., 2015).

Entretanto, a relação entre proximidade filogenética e similaridade ecológica não é necessariamente linear nem universal. Processos como convergência adaptativa, plasticidade fenotípica e radiações evolutivas recentes podem reduzir a correspondência entre filogenia e função ecológica (Gerhold et al., 2015). Dessa forma, a estrutura filogenética deve ser interpretada como uma aproximação indireta da diferenciação ecológica entre espécies coexistentes.

Mesmo com essas limitações, abordagens filogenéticas tornaram-se amplamente utilizadas na ecologia de comunidades porque permitem integrar múltiplos processos ecológicos dentro de um mesmo arcabouço interpretativo (Graco-Roza et al., 2022). A partir da estrutura filogenética das comunidades, tornou-se possível investigar simultaneamente efeitos de filtragem ambiental, diferenciação de nicho, coexistência e intensidade potencial das interações bióticas (Klipel et al., 2024).

Nesse contexto, dois padrões principais passaram a receber destaque: agrupamento filogenético e dispersão filogenética (Webb et al., 2002). O agrupamento filogenético ocorre quando espécies coexistentes são mais próximas evolutivamente do que esperado ao acaso, sendo frequentemente interpretado como resultado da filtragem ambiental. Sob condições ambientais restritivas, como limitação hídrica, baixa fertilidade do solo ou distúrbios recorrentes, apenas determinadas estratégias ecológicas conseguem persistir, favorecendo coexistência entre linhagens funcionalmente semelhantes. Por outro lado, a dispersão filogenética ocorre quando espécies coexistentes são mais distantes evolutivamente do que esperado aleatoriamente. Esse padrão geralmente é

associado à diferenciação de nicho e à limitação da similaridade ecológica, sugerindo que espécies funcionalmente distintas possuem maior probabilidade de coexistir devido à redução da sobreposição competitiva (Mayfield; Levine, 2010).

Dessa maneira, Mayfield e Levine (2010), demonstraram que proximidade filogenética pode influenciar coexistência de maneiras distintas dependendo da relação entre atributos funcionais e aptidão competitiva das espécies. Em determinados contextos, espécies próximas evolutivamente podem competir mais intensamente devido à elevada sobreposição de nicho. Em outros, espécies funcionalmente semelhantes podem coexistir justamente porque compartilham tolerância a determinados filtros ambientais. Essa interpretação evidenciou que filtragem ambiental e competição não atuam de maneira independente na organização das comunidades vegetais (Lustosa Junior et al., 2019; Mayfield; Levine, 2010; Schons et al., 2021; Weiner, 1990). Ambos os processos operam simultaneamente, frequentemente produzindo padrões filogenéticos complexos e dependentes do contexto ecológico e da escala espacial analisada.

3.5. Relações entre diversidade, estrutura da vegetação e funcionamento ecossistêmico

As relações entre biodiversidade e funcionamento ecossistêmico constituem um dos principais temas da ecologia contemporânea, sobretudo diante das rápidas mudanças ambientais observadas em ecossistemas tropicais nas últimas décadas (Forrester; Bauhus, 2016; Mason; De Bello, 2013). Durante parte significativa do desenvolvimento da ecologia, diversidade biológica e funcionamento dos ecossistemas foram frequentemente tratados como componentes relativamente independentes. Enquanto a diversidade era interpretada principalmente como resultado de processos evolutivos, biogeográficos e ambientais, atributos como produtividade e biomassa eram atribuídos predominantemente às condições climáticas, à fertilidade do solo e à disponibilidade de recursos (Grime, 1973).

Essa interpretação começou a mudar de forma mais consistente a partir do final do século XX, quando estudos experimentais e observacionais passaram a demonstrar que a biodiversidade exerce influência direta sobre múltiplos processos ecossistêmicos (Cardinale et al., 2011; Fontaine et al., 2006). Desde então, consolidou-se a ideia de que

diversidade não representa apenas uma propriedade descritiva das comunidades, mas um componente funcional capaz de modificar a produtividade, o acúmulo de biomassa, a estabilidade temporal das comunidades e a eficiência de utilização dos recursos disponíveis (Brun et al., 2019; Cardinale et al., 2011; De Souza et al., 2019; Silva Pedro; Rammer; Seidl, 2017).

Grande parte dessas interpretações deriva da hipótese de que espécies ecologicamente distintas exploram recursos de maneiras diferentes no espaço, no tempo e ao longo de gradientes ambientais (Godoy et al., 2020). Assim, comunidades compostas por espécies com estratégias ecológicas contrastantes tenderiam a utilizar os recursos disponíveis de forma mais eficiente do que comunidades funcionalmente homogêneas. Essa ideia aproximou diretamente os estudos sobre biodiversidade e funcionamento ecossistêmico da teoria de nicho e, posteriormente, da teoria moderna da coexistência (Adler et al., 2013; Adler; Ellner; Levine, 2010; Letten; Ke; Fukami, 2017; Mello et al., 2020).

Loreau e Hector (2001) propuseram que os efeitos positivos da diversidade sobre o funcionamento ecossistêmico podem emergir principalmente por dois mecanismos complementares. O primeiro está associado ao chamado efeito de seleção, no qual comunidades mais diversas possuem maior probabilidade de incluir espécies particularmente eficientes em determinados processos ecológicos. O segundo corresponde ao efeito de complementaridade, no qual diferenças ecológicas entre espécies permitem utilização mais eficiente dos recursos disponíveis por meio de partição de nicho e diferenciação funcional.

Essa distinção impacta a interpretação ecológica das comunidades tropicais. Em sistemas altamente diversos, o aumento da biomassa e da produtividade nem sempre decorre apenas da presença de espécies altamente competitivas. Em muitos casos, esses padrões emergem da própria heterogeneidade ecológica da comunidade, que favorece maior ocupação multidimensional do espaço e utilização mais eficiente dos recursos disponíveis (Tilman; Isbell; Cowles, 2014).

Em florestas tropicais, essas relações tornam-se ainda mais complexas devido à elevada heterogeneidade estrutural da vegetação. Diferentemente de comunidades vegetais mais simples, ecossistemas florestais apresentam múltiplos estratos verticais, elevada variação microambiental e forte diversidade funcional entre espécies coexistentes. Como consequência, a estrutura da vegetação passa a exercer influência

direta sobre a forma como os recursos são distribuídos e utilizados dentro da comunidade (Silva Pedro; Rammer; Seidl, 2017).

Nesse contexto, variáveis estruturais como área basal, altura do dossel, densidade arbórea e estratificação vertical tornam-se componentes centrais do funcionamento ecossistêmico. A área basal, por exemplo, representa simultaneamente um indicador da ocupação estrutural do espaço e da capacidade potencial de acumular biomassa acima do solo (Chave et al., 2014). Comunidades com elevada área basal frequentemente apresentam maior estoque de carbono, maior complexidade estrutural e maior heterogeneidade de condições microambientais.

Tradicionalmente, elevada ocupação estrutural do espaço foi interpretada como indicativo de intensificação competitiva. Sob essa perspectiva, comunidades densas tenderiam a apresentar maior limitação por recursos, aumentando pressão competitiva entre indivíduos coexistentes. Entretanto, estudos recentes demonstram que essa relação não é necessariamente linear nem exclusivamente negativa (Forrester; Bauhus, 2016).

Em comunidades compostas por espécies funcionalmente distintas, o aumento da complexidade estrutural pode favorecer maior complementaridade ecológica (Godoy et al., 2020). Diferenças na arquitetura das copas, profundidade radicular, fenologia e estratégias de aquisição de recursos permitem que espécies coexistentes utilizem diferentes frações do ambiente de maneira relativamente complementar (Jucker; Bouriaud; Coomes, 2015). Como consequência, comunidades estruturalmente mais complexas podem apresentar simultaneamente elevada ocupação do espaço e maior eficiência de utilização dos recursos disponíveis.

3.6.Hiperdominância e organização das comunidades tropicais

Um dos padrões mais marcantes observados em florestas tropicais é a distribuição altamente desigual da abundância e da biomassa entre as espécies que compõem as comunidades vegetais (Rodrigues; Villa; Neri, 2019). Embora ecossistemas tropicais estejam entre os ambientes biologicamente mais diversos do planeta, a maior parte dos indivíduos e do estoque de biomassa frequentemente concentra-se em uma fração muito reduzida do pool regional de espécies. Esse fenômeno, conhecido como hiperdominância, tem recebido crescente atenção na ecologia de comunidades por suas implicações para

funcionamento ecossistêmico, dinâmica florestal e conservação da biodiversidade (Ter Steege et al., 2013).

O conceito de hiperdominância ganhou destaque sobretudo após os trabalhos conduzidos na Amazônia, nos quais foi demonstrado que menos de 2% das espécies arbóreas respondiam por aproximadamente metade de todos os indivíduos registrados no bioma (Ter Steege et al., 2013). Posteriormente, estudos adicionais demonstraram que padrões semelhantes também ocorrem em relação ao estoque de biomassa acima do solo, revelando que um número extremamente reduzido de espécies sustenta parcela desproporcional do carbono armazenado nas florestas tropicais (Fauset et al., 2015).

Esses resultados tiveram forte impacto conceitual porque desafiaram parcialmente a interpretação clássica de que elevada diversidade implicaria distribuição relativamente equilibrada das funções ecológicas entre as espécies coexistentes. Em vez disso, os estudos sobre hiperdominância evidenciaram que funcionamento ecossistêmico e organização estrutural das comunidades tropicais frequentemente dependem fortemente de um subconjunto reduzido de espécies ecologicamente dominantes (Fauset et al., 2015). A partir disso, a hiperdominância passou a ser interpretada não apenas como um padrão estatístico de distribuição de abundâncias, mas como um fenômeno ecológico associado aos mecanismos de montagem das comunidades, à diferenciação de estratégias ecológicas e à relação entre diversidade e funcionamento ecossistêmico (Alvarez et al., 2025; De Souza et al., 2022; Staggemeier; Cazetta; Morellato, 2017; Terra et al., 2021).

Entretanto, a própria definição de hiperdominância ainda envolve importantes discussões conceituais. De maneira geral, considera-se hiperdominante o conjunto mínimo de espécies responsável por aproximadamente 50% da abundância total ou da biomassa de determinada comunidade ou região (Ter Steege et al., 2013). Apesar de amplamente utilizada, essa definição permanece operacional e relativamente arbitrária, uma vez que depende da escala espacial analisada, do esforço amostral e da composição florística considerada (Rodrigues; Villa; Neri, 2019).

Além disso, estudos recentes demonstram que hiperdominância não representa um fenômeno unidimensional. Espécies numericamente dominantes nem sempre correspondem às espécies que concentram maior biomassa ou maior contribuição funcional dentro da comunidade (Fauset et al., 2015). Essa distinção tornou-se particularmente importante porque abundância e biomassa refletem estratégias ecológicas distintas.

Espécies hiperdominantes em abundância frequentemente apresentam estratégias associadas a elevado recrutamento, crescimento relativamente rápido e capacidade de colonização. Em contraste, espécies dominantes em biomassa geralmente correspondem a árvores de grande porte, elevada longevidade e alta capacidade de acumular carbono acima do solo (Hordijk et al., 2025; Terra et al., 2021; Wondimu; Nigussie; Yusuf, 2021). Assim, diferentes dimensões da dominância ecológica podem refletir diferentes mecanismos ecológicos e diferentes trajetórias de organização das comunidades.

Essa dissociação entre abundância e biomassa possui implicações importantes para interpretação do funcionamento ecossistêmico. Em muitas florestas tropicais, espécies numericamente raras podem exercer contribuição desproporcional para o estoque de carbono devido ao grande porte dos indivíduos (Rodrigues; Villa; Neri, 2019). Da mesma forma, espécies extremamente abundantes podem contribuir relativamente pouco para biomassa total quando compostas predominantemente por indivíduos pequenos ou médios. Sob essa perspectiva, compreender a hiperdominância exige integrar simultaneamente componentes estruturais, funcionais e ecológicos das comunidades vegetais. A dominância ecológica não depende apenas do número de indivíduos presentes, mas também da capacidade das espécies de ocupar o espaço, competir por recursos e acumular biomassa ao longo do tempo (García, 2013).

A organização estrutural das comunidades tropicais exerce papel central nesse processo. Variáveis como densidade arbórea, área basal, estratificação vertical e heterogeneidade ambiental influenciam diretamente quais espécies conseguem persistir e atingir elevada representatividade ecológica dentro da comunidade (Chave et al., 2014). Comunidades estruturalmente mais desenvolvidas frequentemente apresentam maior limitação competitiva por luz e espaço, favorecendo espécies capazes de tolerar sombreamento, atingir grandes dimensões ou explorar recursos de maneira mais eficiente (Weiner, 1990). Em contrapartida, ambientes sujeitos a distúrbios frequentes ou elevada limitação ambiental tendem a favorecer espécies associadas a estratégias mais oportunistas e elevada capacidade de recrutamento (Forrester et al., 2017; Lustosa Junior et al., 2019; Trinder; Brooker; Robinson, 2013).

5. REFERÊNCIAS

- ADLER, P. B. et al. Trait-based tests of coexistence mechanisms. **Ecology Letters**, v. 16, n. 10, p. 1294–1306, 2013.
- ADLER, P. B.; ELLNER, S. P.; LEVINE, J. M. Coexistence of perennial plants: an embarrassment of niches. **Ecology Letters**, v. 13, n. 8, p. 1019–1029, 14 ago. 2010.
- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, dez. 2013.
- ALVAREZ, F. et al. Tree species hyperdominance and rarity in the South American Cerrado. **Communications Biology**, v. 8, n. 1, p. 695, 3 maio 2025.
- ALVAREZ, F.; MARIMON-JUNIOR, B. H.; MARIMON, B. S. et al. Hyperdominant trees reveal savanna vulnerability under climate change. **Global Change Biology**, v. 32, n. 4, e70859, 2026. DOI: 10.1111/gcb.70859.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecology: From Individuals to Ecosystems**. 4. ed. Malden: Blackwell Publishing, 2006.
- BHANDARI, S. K. et al. Investigating the effect of neighbour competition on individual tree growth in thinned and unthinned eucalypt forests. **Forest Ecology and Management**, v. 499, p. 119637, 2021.
- BONAN, G. B. Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. **Science**, v. 320, n. 5882, p. 1444–1449, 13 jun. 2008.
- BRUN, P. et al. The productivity-biodiversity relationship varies across diversity dimensions. **Nature Communications**, v. 10, n. 1, p. 5691, 12 dez. 2019.
- BURKHART, H. E.; TOMÉ, M. **Modeling Forest Trees and Stands**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2012.
- CARDINALE, B. J. et al. The functional role of producer diversity in ecosystems. **American Journal of Botany**, v. 98, n. 3, p. 572–592, 2011.

CHARLES, L. S. et al. Seedling growth responses to species-, neighborhood-, and landscape-scale effects during tropical forest restoration. **Ecosphere**, v. 9, n. 8, e02386, 2018.

CHAVE, J. et al. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. **Global Change Biology**, v. 20, n. 10, p. 3177–3190, out. 2014.

CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, p. 343–366, 2000.

COLLI, G. R.; VIEIRA, C. R.; DIANESE, J. C. Biodiversity and conservation of the Cerrado: recent advances and old challenges. **Biodiversity and Conservation**, v. 29, n. 5, p. 1465–1475, 2020.

CORLETT, R. T. Seed dispersal distances and plant migration potential in tropical East Asia. **Biotropica**, v. 41, n. 5, p. 592–598, 2009.

DE SOUZA, F. et al. Evolutionary diversity is associated with wood productivity in Amazonian forests. **Nature Ecology & Evolution**, v. 3, n. 12, p. 1754–1761, 2019.

DE SOUZA, H. J. et al. Effects of functional traits on the spatial distribution and hyperdominance of tree species in the Cerrado biome. **iForest - Biogeosciences and Forestry**, v. 15, n. 5, p. 339–348, 31 out. 2022.

DUARTE, L. D. S. et al. Analyzing community-weighted trait means across environmental gradients: should phylogeny stay or should it go? **Ecology**, v. 99, n. 2, p. 385–398, fev. 2018.

EITEN, G. The cerrado vegetation of Brazil. **The Botanical Review**, v. 38, n. 2, p. 201–341, 1972.

FAUSET, S. et al. Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. **Nature Communications**, v. 6, p. 1–9, 2015.

FONTAINE, C. et al. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. **PLoS Biology**, v. 4, n. 1, p. 0129–0135, 2006.

FORRESTER, D. I.; BAUHUS, J. A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. **Current Forestry Reports**, v. 2, n. 1, p. 45–61, 3 mar. 2016.

FORRESTER, D. I. et al. Diversity and competition influence tree allometric relationships – developing functions for mixed-species forests. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 3, p. 761–774, 19 maio 2017.

GARCÍA, O. Forest stands as dynamical systems: An introduction. **Modern Applied Science**, v. 7, n. 5, p. 32–38, 2013.

GERHOLD, P. et al. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 600–614, 4 maio 2015.

GODOY, O. et al. An excess of niche differences maximizes ecosystem functioning. **Nature Communications**, v. 11, n. 1, p. 4180, 21 ago. 2020.

GRACO-ROZA, C. et al. Distance decay 2.0 – A global synthesis of taxonomic and functional turnover in ecological communities. **Global Ecology and Biogeography**, v. 31, n. 7, p. 1399–1421, 1 jul. 2022.

GRAVEL, D. et al. Phylogenetic constraints on ecosystem functioning. **Nature Communications**, v. 3, n. 1, p. 1117, 9 out. 2012.

GRIME, J. P. Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. **Nature**, v. 242, n. 5396, p. 344–347, mar. 1973.

HARIDASAN, M. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 20, n. 3, p. 183–195, set. 2008.

HEGYI, F. A simulation model for managing jack-pine stands. *In*: FRIES, J. (org.). **Growth models for tree and stand simulation**. Stockholm: Royal College of Forestry, 1974. p. 74–90.

HOFFMANN, W. A. et al. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: How plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. **Ecology Letters**, v. 15, n. 7, p. 759–768, 2012.

HORDIJK, I. et al. Effect of climate on traits of dominant and rare tree species in the world's forests. **Nature Communications**, v. 16, n. 1, p. 4773, 22 maio 2025.

JIN, Y.; QIAN, H. V. PhyloMaker2: An updated and enlarged R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. **Plant Diversity**, v. 44, n. 4, p. 335–339, jul. 2022.

JUCKER, T.; BOURIAUD, O.; COOMES, D. A. Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. **Functional Ecology**, v. 29, n. 8, p. 1078–1086, 2015.

KLIPEL, J. et al. The effect of neighbor species' phylogenetic and trait difference on tree growth in subtropical forests. **Journal of Vegetation Science**, v. 35, n. 4, 8 jul. 2024.

KRAFT, N. J. B.; GODOY, O.; LEVINE, J. M. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 3, p. 797–802, 20 jan. 2015.

KUEHNE, C. et al. Development and evaluation of individual tree- and stand-level approaches for predicting spruce-fir response to commercial thinning in Maine, USA. **Forest Ecology and Management**, v. 376, p. 84–95, 2016.

KUNSTLER, G. et al. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 204–207, 2016.

LETTEN, A. D.; KE, P. J.; FUKAMI, T. Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory. **Ecological Monographs**, v. 87, n. 2, p. 161–177, 2017.

LOREAU, M.; HECTOR, A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. **Nature**, v. 412, n. 6842, p. 72–76, 5 jul. 2001.

LOSOS, J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. **Ecology Letters**, v. 11, n. 10, p. 995–1003, out. 2008.

LUSTOSA JUNIOR, I. M. et al. Competition indexes to evaluate tree growth in a semi-deciduous seasonal forest. **Floresta e Ambiente**, v. 26, n. 4, e20180424, 2019.

MARIMON JUNIOR, B. H.; HARIDASAN, M. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado sensu stricto em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 4, p. 913–926, 2005.

MASON, N. W. H.; DE BELLO, F. Functional diversity: A tool for answering challenging ecological questions. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 5, p. 777–780, 2013.

MAYFIELD, M. M.; LEVINE, J. M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. **Ecology Letters**, v. 13, n. 9, p. 1085–1093, 23 set. 2010.

MELLO, F. N. A. et al. Can functional traits explain plant coexistence? A case study with tropical lianas and trees. **Diversity**, v. 12, n. 10, p. 1–15, 2020.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853–858, 2000. DOI: 10.1038/35002501.

NEKOLA, J. C.; MCGILL, B. J. Scale dependency in the functional form of the distance decay relationship. **Ecography**, v. 37, n. 4, p. 309–320, 21 abr. 2014.

OLIVEIRA-FILHO, A. et al. Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome. In: OLIVEIRA, P. S.; MARQUIS, R. J. (org.). **The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna**. New York: Columbia University Press, 2002. p. 91–120.

PAN, Y. et al. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. **Science**, v. 333, n. 6045, p. 988–993, 19 ago. 2011.

PELLEGRINI, A. F. A. et al. Trade-offs between savanna woody plant diversity and carbon storage in the Brazilian Cerrado. **Global Change Biology**, v. 22, n. 10, p. 3373–3382, 1 out. 2016.

POORTER, L. et al. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 11, p. 1314–1328, 2015.

RANGEL, T. F. et al. Phylogenetic uncertainty revisited: Implications for ecological analyses. **Evolution**, v. 69, n. 5, p. 1301–1312, maio 2015.

REICH, P. B. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275–301, 2014.

RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. *In*: EMBRAPA CERRADOS (org.). **Cerrado: Ecologia e Flora**. 1. ed. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, 2008. p. 151–212.

RODRIGUES, A. C.; VILLA, P. M.; NERI, A. V. Fine-scale topography shape richness, community composition, stem and biomass hyperdominant species in Brazilian Atlantic forest. **Ecological Indicators**, v. 102, p. 208–217, 2019.

SANTOS MARTINS, M. et al. Above-ground biomass accumulation in Cerradão managed by the mass ratio. **New Zealand Journal of Forestry Science**, v. 53, 20 ago. 2023.

SCHONS, C. T. et al. Competition indices at the individual tree level in a mixed ombrophylous forest. **Scientia Forestalis**, v. 48, n. 128, p. 1–14, 2021.

SCHWEIZER, D.; GILBERT, G. S.; HOLL, K. D. Phylogenetic ecology applied to enrichment planting of tropical native tree species. **Forest Ecology and Management**, v. 297, p. 57–66, jun. 2013.

SHENKIN, A. et al. The Influence of Ecosystem and Phylogeny on Tropical Tree Crown Size and Shape. **Frontiers in Forests and Global Change**, v. 3, 2020.

SILVA PEDRO, M.; RAMMER, W.; SEIDL, R. Disentangling the effects of compositional and structural diversity on forest productivity. **Journal of Vegetation Science**, v. 28, n. 3, p. 649–658, 23 maio 2017.

SOLÓRZANO, A. et al. Structural and floristic profile of the woody component of six cerrado areas. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, n. 2, p. 328–341, 2012.

STAGGEMEIER, V. G.; CAZETTA, E.; MORELLATO, L. P. C. Hyperdominance in fruit production in the Brazilian Atlantic rain forest: the functional role of plants in sustaining frugivores. **Biotropica**, v. 49, n. 1, p. 71–82, 2017.

STRASSBURG, B. B. N. et al. Moment of truth for the Cerrado hotspot. **Nature Ecology & Evolution**, v. 1, n. 4, p. 0099, 23 mar. 2017.

SUN, Z. et al. Hegyi competition index decomposition to improve estimation accuracy of *Larix olgensis* crown radius. **Ecological Indicators**, v. 143, p. 109322, 2022.

TER STEEGE, H. et al. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. **Science**, v. 342, n. 6156, 2013.

TERRA, M. C. N. S. et al. Tree species dominance in neotropical savanna aboveground biomass and productivity. **Forest Ecology and Management**, v. 496, p. 119430, set. 2021.

TILMAN, D. **Resource competition and community structure**. Princeton: Princeton University Press, 1982. (Monographs in Population Biology, 17).

TILMAN, D.; ISBELL, F.; COWLES, J. M. Biodiversity and Ecosystem Functioning. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 45, n. 1, p. 471–493, 23 nov. 2014.

TRINDER, C. J.; BROOKER, R. W.; ROBINSON, D. Plant ecology's guilty little secret: understanding the dynamics of plant competition. **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 918–929, ago. 2013.

URIARTE, M. et al. A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? **Journal of Ecology**, v. 92, n. 2, p. 348–360, 23 abr. 2004.

VEGA, E. et al. Influence of environmental heterogeneity and geographic distance on beta-diversity of woody communities. **Plant Ecology**, v. 221, n. 7, p. 595–614, 2020.

WANG, B. et al. Quantifying the effect of crown vertical position on individual tree competition: Total overlap index and its application in sustainable forest management. **Sustainability**, v. 12, n. 18, 2020.

WANG, Y. et al. Similarity between seed rain and neighbouring mature tree communities in an old-growth temperate forest. **Journal of Forestry Research**, 2019.

WEBB, C. O. et al. Phylogenies and Community Ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 475–505, nov. 2002.

WEINER, J. Asymmetric competition in plant populations. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 5, n. 11, p. 360–364, nov. 1990.

WEISKITTEL, A. R. et al. **Forest Growth and Yield Modeling**. Chichester: John Wiley & Sons, 2011.

WONDIMU, M. T.; NIGUSSIE, Z. A.; YUSUF, M. M. Tree species diversity predicts aboveground carbon storage through functional diversity and functional dominance in the dry evergreen Afromontane forest of Hararghe highland, Southeast Ethiopia. **Ecological Processes**, v. 10, n. 1, 2021.

ZHANG, H. et al. Neighborhood Diversity Promotes Tree Growth in a Secondary Forest: The Interplay of Intraspecific Competition, Interspecific Competition, and Spatial Scale. **Plants**, v. 13, n. 14, p. 1994, 21 jul. 2024.

ZHENG, L. T. et al. Neighborhood interactions and environment modulate individual-level trait correlations and divergent functional trade-offs among co-occurring trees. **Journal of Plant Ecology**, v. 18, n. 6, 10 out. 2025.

ZIMBRES, B. et al. Mapping the stock and spatial distribution of aboveground woody biomass in the native vegetation of the Brazilian Cerrado biome. **Forest Ecology and Management**, v. 499, 2021.

CAPÍTULO 2: INTERAÇÃO DEPENDENTE DA ESCALA ENTRE COMPETIÇÃO E ESTRUTURA FILOGENÉTICA DETERMINA O CRESCIMENTO DE ÁRVORES NO CERRADO

Resumo: Compreender como a competição, filogenia e escala espacial interagem para regular o crescimento das plantas é essencial para explicar a dinâmica de ecossistemas megadiversos. Neste estudo, utilizamos dados de inventários florestais repetidos (2012, 2020 e 2023) em 12 hectares de Cerradão no Brasil para investigar como a competição e a distância filogenética da vizinhança influenciam no crescimento diamétrico de árvores em diferentes escalas espaciais (2,5, 5 e 10 m). Ajustamos modelos não lineares mistos baseados na função de Gompertz, incorporando o índice de competição de Hegyi e a distância filogenética média entre árvores focais e seus vizinhos. O crescimento diamétrico foi negativamente associado à competição e positivamente relacionado à distância filogenética. Entretanto, a interação positiva entre esses fatores indica que os efeitos negativos da competição são reduzidos em vizinhanças compostas por espécies filogeneticamente mais distantes. A magnitude dessas relações variou entre as escalas espaciais. Na microescala (2,5 m), o crescimento foi predominantemente associado às interações competitivas diretas entre vizinhos próximos. Por outro lado, em escalas mais amplas os efeitos da distância filogenética foram mais evidentes, sugerindo maior influência de processos associados à coexistência e à organização espacial da comunidade. As simulações do incremento diamétrico derivadas dos modelos demonstraram respostas não lineares, nas quais os maiores valores de incremento diamétrico ocorreram sob elevada competição associada a alta distância filogenética. Esse padrão revela que, em ambientes com elevada ocupação do espaço, a divergência evolutiva entre vizinhos pode favorecer a coexistência e a manutenção do crescimento individual. Nossos resultados demonstram que a interação efetiva da vizinhança depende da proximidade do vizinho e que a integração entre competição, filogenia e escala espacial é fundamental para compreender os mecanismos que regulam o crescimento das árvores.

Palavras-chave: interação competição–filogenia; escala espacial; complementaridade de nicho; filtragem ambiental, efeito da vizinhança

1. INTRODUÇÃO

A compreensão dos mecanismos que regulam o crescimento das árvores e estruturam as comunidades vegetais constitui um dos pilares centrais da ecologia, uma vez que esses processos determinam padrões de coexistência, dinâmica populacional e funcionamento dos ecossistemas (Fajardo; Velázquez, 2021; Mayoral et al., 2019; Pommerening; Muszta, 2016; Wright et al., 2010). O crescimento individual das árvores resulta da interação entre fatores intrínsecos, como estágio ontogenético e arquitetura da copa, e fatores extrínsecos, incluindo condições ambientais e interações com vizinhos, que afetam a disponibilidade de recursos, o microclima e a intensidade das interações bióticas (Maestre et al., 2012; Trinder; Brooker; Robinson, 2013; Trogisch et al., 2021). Em ecossistemas naturais, esses processos operam simultaneamente no espaço e no tempo, sendo influenciados por variações ambientais e pela heterogeneidade estrutural da vizinhança (Burkhart; Tomé, 2012; Schons et al., 2021). Apesar disso, ainda é limitada a compreensão integrada de como múltiplas dimensões da vizinhança (evolutiva, espacial e estruturais), se combinam para moldar o desempenho individual (Ciceu et al., 2022; Lustosa Junior et al., 2019).

Entre os mecanismos bióticos, a competição é tradicionalmente considerada um dos principais fatores estruturadores do crescimento arbóreo (Kunstler et al., 2016; Mayfield; Levine, 2010; Schons et al., 2021; Sun et al., 2022). A competição pode ocorrer de forma assimétrica, como no caso da luz, ou mais simétrica, como na disputa por água e nutrientes, dependendo da natureza do recurso limitante (Burkhart; Tomé, 2012; Kuehne et al., 2016; Weiskittel et al., 2011). No entanto, a intensidade da competição não é fixa, variando em função da disponibilidade de recursos e da estrutura local da vegetação, que condiciona a proximidade, o tamanho relativo e o número de vizinhos com os quais cada indivíduo interage.

A intensidade da competição entre indivíduos vegetais não depende apenas das interações diretas entre vizinhos, mas também da estrutura da vegetação, a qual é moldada pelas condições ambientais do sítio. A qualidade do sítio, definida por fatores edáficos, hídricos e climáticos, regula o potencial de crescimento e o acúmulo de biomassa ao longo do tempo (Weiskittel et al., 2011; Pretzsch, 2019). Nesse contexto, ambientes mais produtivos tendem a sustentar maior densidade de indivíduos e maior biomassa, promovendo maior ocupação do espaço e intensificando as interações entre vizinhos

(Forrester et al., 2017; Pretzsch & Forrester, 2017; Gourlet-Fleury et al., 2023). Em contraste, condições mais restritivas limitam o desenvolvimento estrutural da vegetação, reduzindo a densidade e o porte dos indivíduos e, conseqüentemente, a intensidade das interações competitivas (Maestre et al., 2012; Weiner, 1990).

Índices de competição têm sido amplamente utilizados para sintetizar essas interações, integrando informações sobre o tamanho relativo dos vizinhos, sua densidade e distância em relação ao indivíduo focal (Sun et al., 2022; Weiskittel et al., 2011; Burkhardt & Tomé, 2012). Entretanto, ao se basearem em atributos como densidade, área basal e distribuição de tamanhos da vizinhança, esses índices refletem não apenas a pressão competitiva direta, mas também a estrutura local da vegetação (Pretzsch, 2019; Forrester et al., 2017). Como consequência, em sistemas naturais heterogêneos, valores elevados desses índices refletem simultaneamente a intensidade das interações competitivas e o grau de ocupação do espaço, podendo também estar associados a sítios de maior produtividade, nos quais condições ambientais favoráveis permitem maior densidade e desenvolvimento da vegetação (Pretzsch, 2009; Weiskittel et al., 2011). Assim, tais índices podem ser interpretados como métricas integradas da estrutura da vizinhança, sintetizando simultaneamente a intensidade das interações competitivas e o grau de ocupação do espaço ao longo de gradientes de qualidade do sítio (Pretzsch, 2009; Weiskittel et al., 2011). Esses gradientes ambientais influenciam não apenas a densidade e o porte dos indivíduos, mas também a composição florística, atuando como filtros ecológicos que favorecem espécies e linhagens adaptadas às condições edáficas e climáticas locais (Webb et al., 2002; Cavender-Bares et al., 2009; Kraft et al., 2015).

Nesse contexto, as relações filogenéticas entre espécies emergem como uma dimensão complementar da organização das comunidades vegetais. Enquanto os atributos estruturais descrevem padrões de tamanho, densidade e ocupação do espaço, a estrutura filogenética expressa a distribuição e a coocorrência de linhagens evolutivamente distintas (Mayfield; Levine, 2010; Schweizer; Gilbert; Holl, 2013; Teixeira et al., 2022; Wang et al., 2022). A distância evolutiva entre espécies é frequentemente utilizada como um indicador indireto de dissimilaridade ecológica, uma vez que linhagens mais distantes tendem a apresentar menor sobreposição de nicho e, potencialmente, menor intensidade competitiva, especialmente quando há conservação filogenética de atributos funcionais (Klipel et al., 2024; Teixeira et al., 2022; Trogisch et al., 2021). Entretanto, evidências empíricas indicam que essas relações são fortemente dependentes do contexto ecológico,

variando em função da estrutura da comunidade, do estágio ontogenético dos indivíduos e da escala espacial analisada (Gerhold et al., 2015; Nuismer; Harmon, 2015; Purschke et al., 2013). Isso sugere que os efeitos filogenéticos não atuam de forma independente, mas emergem da interação entre a história evolutiva das espécies e a estrutura da vizinhança na qual os indivíduos estão inseridos. Apesar dos avanços recentes, ainda permanece pouco compreendido como essa interação se manifesta ao longo de diferentes escalas espaciais, nas quais a intensidade das interações bióticas e a organização estrutural da comunidade variam substancialmente.

A escala espacial da vizinhança desempenha papel central na expressão desses mecanismos. Escalas reduzidas tendem a capturar interações mais imediatas, frequentemente dominadas pelo contraste de tamanho e pela competição assimétrica, enquanto escalas mais amplas integram efeitos estruturais e históricos mais difusos (Uriarte et al., 2004; Weiskittel et al., 2011; Zheng et al., 2025). Apesar dessa relevância, ainda é pouco compreendido como a escala espacial medeia simultaneamente os efeitos estruturais e filogenéticos da vizinhança, especialmente em ecossistemas tropicais altamente diversos.

Na Savana brasileira (Cerrado) o conhecimento das interações entre competição, história evolutiva e escala espacial como fator regulador do crescimento das árvores é escasso. No Cerrado a elevada diversidade, forte heterogeneidade estrutural e a coexistência de linhagens evolutivamente distintas formam um mosaico ideal para investigar a combinação de múltiplas dimensões dessas interações ecológicas. Embora estudos tenham analisado separadamente efeitos de competição (Herault et al., 2010; Silva Pedro; Rammer; Seidl, 2017; Uriarte et al., 2004), filogenia (Teixeira et al., 2022; Trogisch et al., 2021) ou estrutura da vizinhança (CITAÇÕES), poucos integraram essas dimensões em uma abordagem conjunta (Herault et al., 2010; Uriarte et al., 2004). A ausência dessa integração limita a capacidade de identificar mecanismos que operam simultaneamente e que são fundamentais para explicar os padrões de crescimento, estrutura e dinâmica em ecossistemas florestais.

Diante desse contexto, este estudo propõe uma abordagem integrativa para investigar como a interação entre competição e estrutura filogenética da vizinhança varia ao longo de diferentes escalas espaciais e como essa interação se traduz em padrões de crescimento individual de árvores no Cerradão (woody savana). Especificamente, buscamos responder às seguintes perguntas: (1) como a proximidade filogenética entre

vizinhos regula a influência da competição sobre a taxa de crescimento? (2) de que forma a escala espacial da vizinhança altera a magnitude e o sinal desses efeitos? (3) Até que ponto a competição e a estrutura filogenética se traduzem em diferenças no crescimento em diâmetro entre as condições da vizinhança? Dentro desta perspectiva, levantamos as seguintes hipóteses: (1) a intensidade da competição reduz o crescimento arbóreo, sendo modulada pela estrutura filogenética da vizinhança; (2) a magnitude e o sinal desses efeitos variam com a escala espacial; (3) a interação entre competição e filogenia resulta em respostas não lineares no crescimento diamétrico.

Ao integrar explicitamente dimensões estruturais, evolutivas e espaciais, este estudo avança na compreensão dos mecanismos que regulam o crescimento das árvores em ecossistemas tropicais. Propondo assim uma perspectiva multiescalar, na qual o desempenho individual emerge da interação entre processos ecológicos que operam simultaneamente, mas com intensidades que variam em função da escala espacial e da estrutura da vizinhança.

2. METODOLOGIA

2.1. Área de estudo e processo de amostragem

O estudo foi realizado em um sítio de Cerradão, localizado no Parque Estadual do Lajeado (PEL). Esta unidade de conservação de proteção integral foi criada pela Lei nº 1.224 de 11 de maio de 2001 e está localizado na região central do estado do Tocantins, inserido na Área de Proteção Ambiental da Serra do Lajeado. A pesquisa concentrou-se em uma área contínua de 12 hectares de Cerradão, formação florestal típica do Cerrado sentido amplo (Ribeiro; Walter, 2008).

O clima regional, definido com base no balanço hídrico e em índices climáticos, é classificado como C2wA'a', caracterizando condições úmidas a subúmidas, com déficit hídrico moderado no inverno (Alvares et al., 2013; Miguel et al., 2015). A dinâmica pluviométrica apresenta duas estações bem marcadas: estação seca (maio a setembro) e estação chuvosa (outubro a abril). O estado do Tocantins exibe um gradiente longitudinal pronunciado de precipitação, variando de 1300 a 1900 mm anuais, acompanhado de variação inversa na intensidade de sazonalidade das chuvas (Alvares et al., 2013). As

temperaturas mínimas ocorrem entre junho e julho, com médias próximas de 24 °C, enquanto as máximas são registradas em setembro, alcançando cerca de 28,4 °C, período também marcado por baixa precipitação (cerca de 50 mm) (Alvares et al., 2013; Miguel et al., 2015).

A estrutura da comunidade arbórea foi avaliada por meio de amostragem sistemática, utilizando transectos subdivididos em parcelas (Kershaw et al., 2016). Foram instalados oito transectos com 20 m de largura e comprimentos variando entre 40 e 220 m, distribuídos em intervalos regulares de 60 m. Esses transectos foram subdivididos em 38 unidades amostrais de 400 m².

Foram amostrados todos os indivíduos lenhosos (vivos ou mortos) com DAP $\geq$ 5 cm, medido a 1,30 m do solo. Para cada árvore, registraram-se: coordenadas geográficas, DAP, altura total e identificação botânica. Cada indivíduo recebeu uma placa de alumínio numerada para permitir o acompanhamento nos inventários subsequentes. As alturas foram medidas com régua telescópica; valores acima de 18 m foram estimados visualmente utilizando a régua como referência. Para indivíduos multicaules, o diâmetro médio quadrático e a altura de Lorey foram calculados, conforme recomendações de Kershaw et al. (2016). O primeiro levantamento foi conduzido em 2012, sendo replicado integralmente em 2020 e 2023, com os mesmos critérios de amostragem e medição. A dinâmica da comunidade entre os inventários, incluindo recrutamento, mortalidade, turnover e crescimento em biomassa, foi previamente descrita por (Oliveira et al., 2024).

2.2.Métricas de vizinhança

Para representar o componente competitivo, utilizou-se o Índice de Competição de Hegyi - I_H (Hegyi, 1974; Sun et al., 2022). Este índice de competição incorpora simultaneamente a densidade, o tamanho relativo dos indivíduos e a proximidade espacial, sendo, portanto, interpretado como medida integrada da estrutura da vizinhança e da ocupação do espaço, e não exclusivamente como intensidade de competição por recursos (Sun et al., 2022). O I_H além de quantificar a intensidade da competição exercida pelas árvores vizinhas, incorpora de forma indireta a dimensão ontogenética (Barthélémy; Caraglio, 2007; Carlquist, 2007; Sun et al., 2022), uma vez que sua formulação depende do DAP da árvore focal e de seus competidores, utilizando o tamanho como *proxy* do

estágio de desenvolvimento (Eq. 1). Assim, o I_H capta simultaneamente a pressão competitiva local e a assimetria dessas interações, que emerge das diferenças ontogenéticas entre indivíduos. No cálculo foram consideradas como competidoras todas as árvores localizadas em raios de 2,5 m, 5 m e 10 m ao redor de cada árvore focal. Essas escalas foram definidas para capturar gradientes de interação desde vizinhança imediata até contexto local ampliado, conforme abordagens anteriores em modelagem de árvores individuais (Klipel et al., 2024).

$$I_H = \sum_{i=1}^{n_j} \frac{\left(\frac{DAP_i}{DAP_j} \right)}{dist_{ij} + 1} \quad (1)$$

Em que: I_H é o Índice de Hegyi; n_j é número de árvores competidoras com a árvore focal; DAP_i é o DAP da árvore competidora (cm); DAP_j é o DAP da árvore focal (cm); $dist_{ij}$ é a distância em metros entre a árvore focal e a árvore competidora.

A utilização da distância filogenética como *proxy* para diferenciação funcional baseia-se na premissa de que traços ecologicamente relevantes apresentam sinal filogenético (Losos, 2008; Webb et al., 2002). No entanto, a força dessa relação pode variar em função do contexto ecológico, como gradientes de produtividade e estresse ambiental, bem como do tipo de traço considerado (Herault et al., 2010; Uriarte et al., 2004; Zheng et al., 2025). A distância filogenética média (PD média) entre a árvore focal e suas vizinhas foi obtida a partir da filogenia ultramétrica construída para o subconjunto de 63 espécies registradas no estudo, utilizando o pacote V.PhyloMaker2 (Jin; Qian, 2022). Essas espécies correspondem àqueles presentes em todos os períodos de monitoramento (2012, 2020 e 2023), garantindo a comparabilidade temporal das métricas de vizinhança. A exclusão de espécies presentes em apenas um único inventário evita a introdução de variação espúria na estrutura filogenética da comunidade, o que poderia resultar de flutuações amostrais ou eventos transitórios, e não de processos ecológicos consistentes, além de não possibilitarem modelar o crescimento. Além disso, a restrição a esse conjunto de espécies assegura maior robustez na construção da filogenia e no cálculo das distâncias evolutivas, uma vez que minimiza problemas associados a lacunas taxonômicas e incertezas na posição filogenética de espécies pouco representadas.

Considerando que a comunidade apresentou entre 69 e 70 espécies ao longo do período, a utilização dessas 63 espécies representa mais de 90% da densidade e da composição florística, mantendo a representatividade ecológica e estrutural da comunidade e, ao mesmo tempo, garantindo consistência analítica.

A árvore filogenética de referência empregada foi a megafilegenia PhytoPhylo, na qual foram inseridas as espécies ausentes como politomias basais dentro dos respectivos gêneros, seguindo o cenário 1 (Qian; Jin, 2016). Como esse procedimento resulta em uma filogenia contendo politomias e, consequentemente, múltiplas alternativas de ordenamento dos ramos, utilizamos a função `bifurcatr` do pacote `PDcalc` (Rangel et al., 2015) para gerar resoluções aleatórias dessas incertezas (Klipel et al., 2024). Foram produzidas 1.000 árvores filogenéticas bifurcadas para representar o conjunto de topologias possíveis (Klipel et al., 2024). Em cada uma delas calculamos a PD média entre o indivíduo focal e todas as árvores vizinhas dentro dos diferentes raios considerados (Castillo; Verdú; Valiente-Banuet, 2010). A estimativa final de PD para cada indivíduo correspondeu à média dos valores obtidos nas 1.000 replicações.

$$\overline{PD} = \frac{1}{m} \sum_{k=1}^m \left(\frac{1}{n_k} \sum_{j \in S_k} d(i, j) \right) \quad (2)$$

Em que: $\overline{PD}$ é a distância filogenética média do indivíduo focal i ; m é o número total de árvores filogenéticas utilizadas no procedimento; S_k é o conjunto de espécies presentes na árvore filogenética k ; n_k é o número de espécies presentes na árvore k ; $d(i, j)$ é a distância filogenética entre o indivíduo focal i e a espécie j na árvore k .

Para garantir a comparabilidade e facilitar a interpretação dos coeficientes dos modelos, os valores do Índice de Hegyi e da distância filogenética média foram padronizados antes do ajuste dos modelos. O escalonamento foi realizado separadamente para cada escala espacial (2,5 m, 5 m e 10 m), aplicando-se a transformação *z-score*. Esse procedimento coloca todas as variáveis na mesma unidade adimensional, com média zero e desvio-padrão igual a um, evitando que diferenças na magnitude original das métricas influenciem indevidamente as estimativas dos parâmetros (Schiele, 2010). A padronização também permite comparar diretamente a força dos efeitos competitivos e

filogenéticos entre escalas, além de favorecer a estabilidade numérica dos modelos mistos não lineares (Pinheiro et al., 2022).

Para corrigir o efeito de bordadura nos cálculos de distância filogenética e competição, empregamos uma adaptação do método do deslocamento (Pretzsch, 2009). Como as parcelas de 400 m² (20 × 20 m) são contíguas e estruturadas em oito transectos contínuos, tornou-se possível simular a vizinhança externa às bordas do conjunto amostral utilizando informações de parcelas localizadas em posições equivalentes dentro da própria área de estudo. Essa abordagem é adequada ao desenho amostral adotado, pois reduz a perda de informações nas extremidades dos transectos e possibilita a reconstrução mais realista do ambiente competitivo experimentado pelos indivíduos periféricos. Com isso, evitou-se a subestimação sistemática da competição e da proximidade filogenética decorrente da ausência de vizinhos fora dos limites amostrados.

2.3. Modelagem do crescimento

Como a idade das árvores não estava disponível para os indivíduos monitorados, foram avaliadas cinco funções de crescimento independentes da idade (Tabela 2), nas quais o DAP observado na medição anterior é utilizado como variável de estado para projetar o DAP futuro (Burkhart; Tomé, 2012; Ciceu et al., 2022). A seleção da função base foi realizada utilizando o conjunto completo de dados, visando identificar a estrutura matemática mais adequada para descrever o crescimento da comunidade antes da inclusão das covariáveis de competição e distância filogenética.

Para selecionar o modelo base a ser utilizado na inclusão das covariáveis de competição (Índice de Hegyi - I_H) e da distância filogenética (PD), foram ajustados cinco modelos de crescimento independentes da idade, todos expressos exclusivamente em função do DAP no período i (DAP _{i}). A seleção do modelo base foi realizada com o conjunto completo de dados, com o objetivo de identificar a estrutura funcional mais adequada para descrever o crescimento. Os modelos testados foram: Richards, Gompertz, Logístico, Lundqvist-Korf e Hossfeld IV (Tabela 1). Cada equação foi ajustada utilizando o conjunto completo de observações, considerando o intervalo de crescimento entre as medições. Em seguida, os modelos foram comparados com base nos critérios de informação AIC, AICc e BIC (Burnham, 2004), permitindo identificar a formulação mais

parcimoniosa e com melhor capacidade descritiva para projetar o DAP futuro (DAP_{i+1}). O modelo selecionado nesse estágio foi Gompertz, que serviu como estrutura inicial para a etapa seguinte, em que as covariáveis de competição e distância filogenética foram incorporadas formalmente à modelagem. Os resultados completos dessa etapa de comparação e seleção, incluindo métricas, ajustes individuais e diagnósticos são apresentados no Material Suplementar (Tabela S1). Elaboramos um esquema gráfico para ilustrar o fluxo metodológico e mostrar a sequências das análises, incluindo a definição das áreas de vizinhança, o cálculo das métricas espaciais e filogenéticas, e as etapas de modelagem (Figura 1).

Tabela 1. Modelos de crescimento considerados na modelagem do crescimento em diâmetro em nível de árvore individual em área de Cerradão, Tocantins.

Função de crescimento	Modelo
$DAP_{i+1} = Ae^{-k \left(\left[\frac{-k}{\ln\left(\frac{DAP_i}{A}\right)} \right]^{\frac{1}{m}} + a \right)^m}$	Função de Lundqvist-Korf com tempo explícito
$DAP_{i+1} = A \left(\frac{DAP_i}{A} \right)^{e^{(-ka)}}$	Função de Gompertz com tempo explícito
$DAP_{i+1} = \frac{(ADAP_i)}{[DAP_i + (A - DAP_i)e^{(-ka)}]}$	Função Logística com tempo explícito
$DAP_{i+1} = A \left\{ 1 - e^{-ka} \left[1 - \left(\frac{DAP_i}{A} \right)^{1-m} \right] \right\}^{\frac{1}{1-m}}$	Função de Richards com tempo explícito
$DAP_{i+a} = A \frac{\left[\left(\frac{cDAP_i}{A - DAP_i} \right)^{\frac{1}{k}} + a \right]^k}{c + \left[\left(\frac{cDAP_i}{A - DAP_i} \right)^{\frac{1}{k}} + a \right]^k}$	Função de Hossfeld IV com tempo explícito

Em que: DAP: é a variável de interesse a ser modelada (cm); A, k, c, m: são os coeficientes dos modelos e; a: é o período de tempo entre medições (anos)

2.4. Efeitos da competição e da distância filogenética

Antes da inclusão das covariáveis nos modelos de crescimento avaliamos se as métricas calculadas para vizinhanças de 2,5 m, 5 m e 10 m diferiam significativamente entre si. A distância do raio influencia diretamente o número e o tipo de vizinhos considerados, podendo alterar a intensidade das interações competitivas (Uriarte et al., 2004). Dessa forma, diferenças entre raios indicariam que cada escala captura componentes distintos das interações locais, desde processos fortemente associados à competição assimétrica em microescala até efeitos relacionados à organização estrutural e filogenética da comunidade em vizinhanças mais amplas. Como as métricas calculadas para os diferentes raios derivam dos mesmos indivíduos amostrados, as comparações entre escalas foram tratadas como medidas repetidas. Considerando a distribuição assimétrica das variáveis e a heterogeneidade de variâncias observadas entre os grupos, optou-se pela utilização do teste não paramétrico de Friedman, apropriado para comparações de múltiplos tratamentos em delineamentos com medidas dependentes (Dinno, 2015). Quando detectadas diferenças significativas, realizaram-se comparações pareadas pelo procedimento de Durbin-Conover, com ajuste dos valores de p pelo método sequencial de Holm, de modo a controlar a taxa de erro do tipo I decorrente de múltiplas comparações (Dinno, 2015).

Para cada escala espacial considerada, foi construída uma base de dados contendo o DAP inicial (DAP_i), o DAP observado no tempo subsequente (DAP_{i+1}), o intervalo de tempo entre medições, bem como as métricas de vizinhança, o Índice de Competição de Hegyi e a distância filogenética média. A divisão entre conjuntos de treino (80%) e teste (20%) foi realizada por indivíduo, garantindo que múltiplas observações do mesmo fuste não fossem distribuídas entre as duas bases, evitando assim dependência temporal entre amostras e assegurando validação mais robusta dos modelos.

As métricas de vizinhança, isto é, o Índice de Hegyi e a distância filogenética média, foram incorporadas ao modelo como covariáveis que parametrizam a taxa intrínseca de crescimento (k). Essa abordagem permite avaliar se a intensidade da competição local e a proximidade evolutiva dos indivíduos vizinhos influenciam a dinâmica de crescimento das árvores ao atuar diretamente sobre o parâmetro responsável pela velocidade de crescimento na função de Gompertz (Pretzsch, 2009; Weiskittel et al., 2011; Zeide, 1993; Zimmerman et al., 2001). Assim, o crescimento foi descrito como

função do DAP inicial, sendo a taxa de crescimento modelada em função das condições de vizinhança, resultando na seguinte formulação (Burkhart; Tomé, 2012; Guimarães et al., 2009):

$$k = e^{[\beta_0 + \beta_1 I_H + \beta_2 \overline{PD} + \beta_3 (I_H \overline{PD})]} \quad (3)$$

Em que: β_0 é o valor basal da taxa de crescimento (intercepto do modelo de covariáveis), representando a taxa esperada na ausência de influência da vizinhança; β_1 e β_2 quantificam os efeitos diretos da competição e da distância filogenética, respectivamente; β_3 representa a interação entre esses fatores. A inclusão do termo interativo permite identificar se o efeito competitivo varia em função da identidade evolutiva dos vizinhos.

Para caracterizar como k varia ao longo dos gradientes conjuntos de competição e proximidade filogenética, construímos superfícies bidimensionais de resposta baseadas nos coeficientes dos modelos mistos ajustados para três raios de vizinhança (2,5 m, 5 m e 10 m). Para cada raio, geramos um *grid* contínuo que abrange a faixa observada das duas covariáveis, totalizando aproximadamente 90.000 combinações únicas de I_H e $\overline{PD}$. Em seguida, calculamos o valor previsto de k para cada ponto desse espaço bidimensional, produzindo superfícies contínuas que representam como a taxa intrínseca de crescimento responde simultaneamente à pressão competitiva e à distância filogenética da vizinhança. Essas superfícies possibilitam visualizar padrões de não linearidade, identificar zonas de maior ou menor sensibilidade a cada covariável e comparar, entre diferentes escalas espaciais, o grau em que a competição e a proximidade filogenética modulam a dinâmica de crescimento das árvores (De Souza et al., 2022; Elith; Leathwick; Hastie, 2008).

O efeito das espécies foi explicitamente incorporado ao modelo por meio de termos aleatórios associados aos parâmetros estruturais da função de crescimento. Nesse caso, tanto o parâmetro assintótico A , que define o tamanho máximo esperado, quanto o parâmetro β_0 do modelo de covariáveis, que representa a taxa esperada na ausência de influência da vizinhança, variaram entre espécies. Essa estrutura reconhece que cada espécie apresenta padrões próprios de alometria, estratégias funcionais e ritmos de

crescimento, os quais não podem ser explicados apenas pelas covariáveis de vizinhança (Burkhardt; Tomé, 2012; Weiskittel et al., 2011). Ao modelar A e k como efeitos aleatórios, assume-se que cada espécie possui desvio específico em relação à média global desses parâmetros (Pinheiro et al., 2022):

$$\begin{aligned} A_s &= A + u_{A,s} \\ \beta_{0_s} &= \beta_0' + u_{\beta_{0,s}} \end{aligned} \quad (4)$$

Em que: $u_{A,s}$ e $u_{\beta_{0,s}}$ são efeitos aleatórios associados à espécie s , assumidos como normalmente distribuídos com média zero e variâncias estimadas a partir dos dados. Essa estrutura evita que diferenças biológicas interespecíficas sejam confundidas com efeitos competitivos ou filogenéticos e aumenta a capacidade preditiva do modelo.

Para ajustar os dados de crescimento, utilizamos modelos não lineares de efeitos mistos, estimados pelo método de máxima verossimilhança, por meio da função *nlme* do pacote *nlme* (Pinheiro et al., 2022). Como as observações repetidas pertencem ao mesmo indivíduo e estes, por sua vez, estão aninhados dentro de espécies, assumimos a presença de autocorrelação temporal entre medições sucessivas. Para modelar essa dependência, incorporamos uma estrutura autoregressiva contínua de primeira ordem. Essa estrutura é adequada para séries temporais irregulares e dados desbalanceados, pois a correlação decai de forma exponencial com o intervalo de tempo entre medições (Grégoire; Schabenberger; Barrett, 1995; Zimmerman et al., 2001). Embora as observações apresentem estrutura hierárquica com medições repetidas por indivíduo, optou-se por modelar a dependência intraindivíduo por meio de uma estrutura de correlação CAR(1), mantendo os efeitos aleatórios no nível de espécie (Souza et al., 2022; Weiskittel et al., 2011). Essa abordagem foi adotada para evitar qualquer tipo sobreparametrização. No modelo CAR(1), o erro ordinário e_{ij} correspondente à medição j do indivíduo i é expandido da seguinte forma (Grégoire; Schabenberger; Barrett, 1995; Zimmerman et al., 2001):

$$e_{ij} = \Psi_1 \exp[-\varphi(t_{ij} - t_{i,j-1})] e_{i,j-1} + \varepsilon_{ij} \quad (5)$$

Em que: e_{ij} é o resíduo ordinário na observação j do indivíduo i ; $\Psi_1 = 1$ para $j > 1$ e 0 para a primeira observação, garantindo inicialização apropriada; φ é o parâmetro de decaimento da autocorrelação contínua a ser estimado pelo modelo; $t_{ij} - t_{i,j-1}$ representa a diferença temporal entre medições consecutivas dentro do mesmo indivíduo; ε_{ij} é o erro sob condições de independência e homocedasticidade. A covariância entre dois resíduos do mesmo indivíduo separados por um intervalo temporal é dada pela equação $\text{Cov}(e(t), e(s)) = \sigma^2 e^{-\phi |t - s|}$, caracterizando o processo contínuo autoregressivo de primeira ordem. Essa estrutura foi aplicada separadamente dentro de cada combinação *Espécies/fuste*, acomodando a dependência temporal intrínseca às medições de DAP sucessivas de um mesmo indivíduo e garantindo estimativas robustas dos coeficientes fixos e aleatórios.

Para verificar se a inclusão das variáveis de vizinhança resulta em melhorias reais na projeção do crescimento arbóreo, o modelo contendo o Índice de Competição de Hegyi e a distância filogenética média foi comparado ao modelo basal com a mesma estrutura não linear de efeitos mistos, porém sem a inclusão dessas covariáveis. Dessa forma, foi possível avaliar se os efeitos da competição e da proximidade filogenética aumentavam o poder explicativo e preditivo do modelo além da variabilidade já capturada pelos efeitos aleatórios específicos de espécie. A comparação entre os modelos foi realizada por meio do teste da razão de verossimilhança (*Likelihood Ratio Test*), utilizando análise de variância para modelos aninhados ajustados por máxima verossimilhança (Pinheiro et al., 2022). Adicionalmente, foram comparados os critérios de informação AIC e BIC e métricas de desempenho preditivo obtidas no conjunto independente de validação. Dessa forma, foi possível avaliar se a inclusão explícita da competição e da proximidade filogenética aumentava significativamente a capacidade do modelo em descrever e prever o crescimento em diâmetro além da variabilidade já capturada pelos efeitos aleatórios específicos de espécie (Burnham, 2004).

Os resíduos padronizados foram avaliados em função dos valores ajustados e do DAP inicial, não sendo observados padrões sistemáticos de heterocedasticidade. Dessa forma, não foi necessária a incorporação de estruturas adicionais de variância no modelo. Para fins de interpretação biológica e comparação entre cenários contrastantes, os valores contínuos do Índice de Competição de Hegyi e da distância filogenética média foram posteriormente categorizados em três níveis representativos. Essa categorização foi

baseada nos percentis 10, 50 e 90 das distribuições observadas de cada variável, correspondendo, respectivamente, às condições de baixa, média e alta competição, bem como de baixa, média e alta distância filogenética. A utilização desses percentis permitiu representar condições contrastantes da vizinhança preservando a distribuição empírica dos dados e evitando a influência de valores extremos.

2.5. Validação dos modelos

O conjunto final de dados utilizado na modelagem foi composto por 2.175 indivíduos, distribuídos entre 63 espécies. Após a divisão entre treino e teste, 1.740 indivíduos foram utilizados para o ajuste dos modelos e 435 para validação independente. Na escala de 2,5 m, entretanto, o número de observações foi reduzido devido à ausência de vizinhos para parte dos indivíduos nessa vizinhança mais restrita, resultando 1.584 indivíduos para ajuste e 396 para validação. Para a validação dos modelos, utilizamos o teste de equivalência proposto por Robinson et al. (2005), o qual se baseia em regressões do tipo TOST com reamostragem bootstrap. Esse procedimento foi conduzido utilizando o conjunto independente de teste, correspondente a 20% dos indivíduos, previamente separados na etapa de divisão treino-teste. Essa abordagem garante independência entre os conjuntos de treinamento e validação, evitando que observações provenientes do mesmo indivíduo sejam utilizadas simultaneamente no ajuste e na avaliação do modelo, o que reduziria artificialmente os erros de predição e comprometeria a avaliação de sua capacidade de generalização (Elith; Leathwick; Hastie, 2008; James et al., 2021).

O teste de equivalência inverte a lógica clássica das hipóteses ao considerar a hipótese nula como indicadora de dissimilaridade entre valores estimados e observados. Essa abordagem tem sido amplamente empregada para avaliar similaridade entre estimativas e observações, tanto em comparações de médias quanto em relações individuais (Robinson; Duursma; Marshall, 2005; Weiskittel et al., 2011). Como o método é baseado em regressão ele permite avaliar simultaneamente o intercepto e o coeficiente angular, assim é considerado o procedimento mais adequado para esse tipo de validação (Robinson; Duursma; Marshall, 2005).

A análise do teste de equivalência seguiu as seguintes etapas: inicialmente, subtraiu-se a média de todos os valores estimados. Em seguida, definiram-se regiões de

equivalência para os parâmetros da regressão, considerando 10% ao nível de 95 por cento de probabilidade, com 1.000 reamostragens *bootstrap*. Ajustou-se então a regressão linear entre os valores observados e estimados. A igualdade do intercepto foi avaliada comparando-se os limites do intervalo de confiança obtido com a respectiva região de equivalência. A igualdade do coeficiente angular foi examinada por meio de intervalos de confiança unilaterais, também confrontados com sua região de equivalência estimada. Por fim, a hipótese de dissimilaridade foi aceita ou rejeitada conforme a posição dos parâmetros estimados em relação às regiões de equivalência definidas.

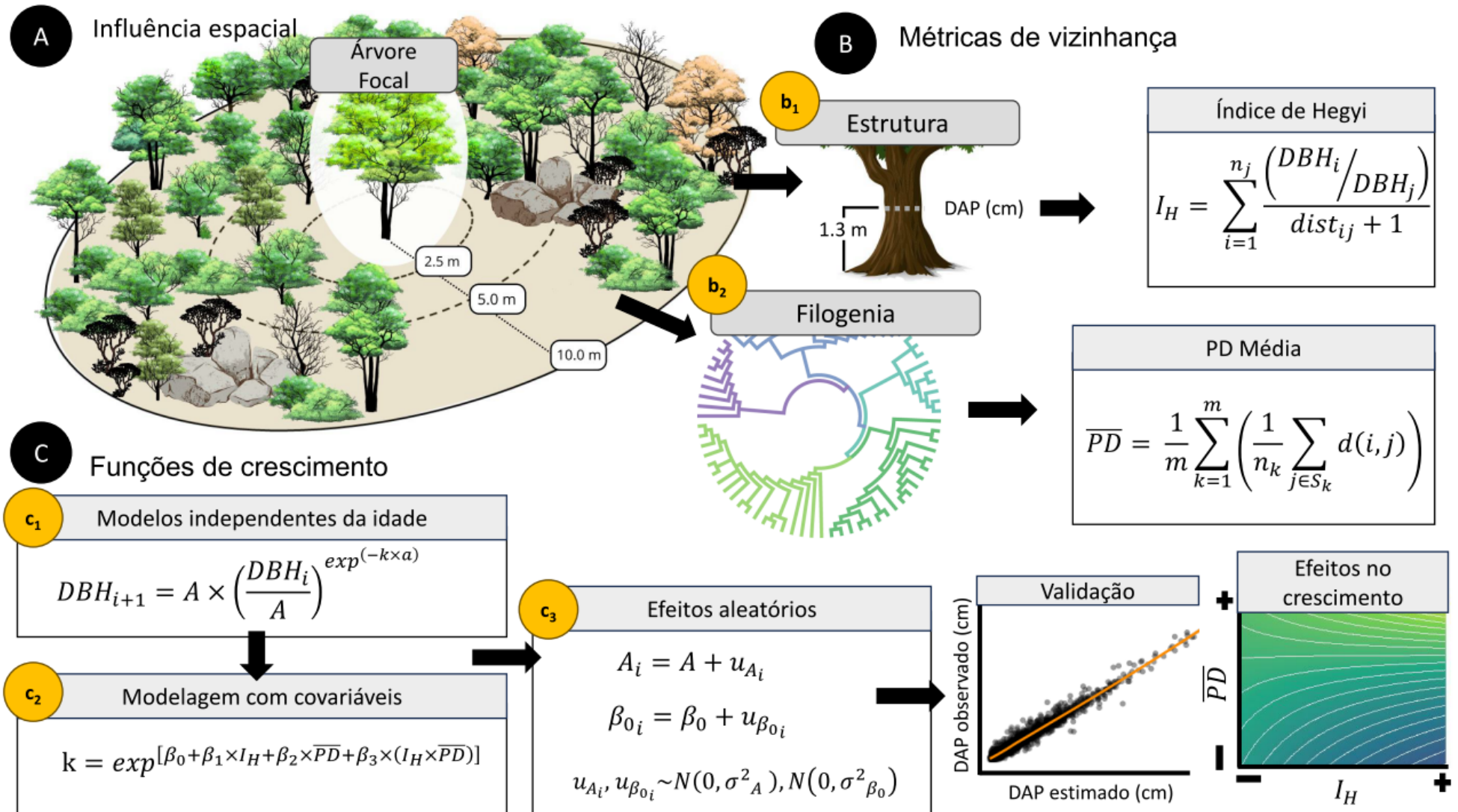


Figura 1. Visão geral da abordagem metodológica empregada para analisar os efeitos da competição e da distância filogenética no crescimento diamétrico individual das árvores. (A) Delimitação espacial da vizinhança para cada árvore focal nos três raios (2,5 m, 5 m e 10 m). (B) Cálculo das métricas de vizinhança: Índice de Hegyi (competição) e Distância Filogenética Média ($P\bar{D}$). (C) Etapas da modelagem: (c₁) ajuste das funções de crescimento sem idade explícita, (c₂) inclusão das covariáveis de vizinhança como modificadores do parâmetro k , e (c₃) estrutura dos efeitos aleatórios, seguida da validação dos modelos e exploração da superfície conjunta de efeitos de IH e $P\bar{D}$ sobre k .

2.6. Derivação do incremento diamétrico sob cenários de vizinhança contrastantes

Para responder a terceira questão de pesquisa, os incrementos diamétricos foram derivados do modelo de crescimento ajustado sob condições de vizinhança contrastantes. Embora o crescimento tenha sido modelado usando a função de Gompertz independentemente da idade, que descreve a dinâmica da progressão diamétrica, a conversão das saídas do modelo em incrementos permite a comparação direta com métricas florestais comumente utilizadas, como o Incremento Corrente Anual (ICA). Especificamente, o ICA foi calculado como a diferença entre os diâmetros previstos em etapas de tempo consecutivas ($DAP_{t+1} - DAP_t$), com base no modelo ajustado. Esses incrementos não foram calculados a partir de observações brutas, mas derivados das previsões do modelo, a fim de isolar os efeitos da estrutura da vizinhança, levando em consideração a autocorrelação temporal, a variabilidade das medições e os padrões de crescimento da comunidade (Ciceu et al., 2022).

As simulações foram realizadas considerando combinações representativas dos gradientes de competição (Índice de Hegyi) e distância filogenética média. Para cada variável foram selecionados os percentis 10, 50 e 90 da distribuição observada, representando, respectivamente, condições de baixa, média e alta intensidade. A escolha desses percentis teve como objetivo representar cenários biologicamente contrastantes sem extrapolar além da amplitude observada nos dados, reduzindo a influência de valores extremos e garantindo que todas as combinações simuladas correspondessem a condições efetivamente registradas na comunidade estudada. Dessa forma, foram avaliadas nove combinações entre competição (baixa, média e alta) e distância filogenética (baixa, média e alta), mantendo constantes os demais parâmetros do modelo (Harrell, 2015; Lüdecke, 2018). A incerteza associada às estimativas e às comparações estatísticas entre cenários foram abordadas por meio do procedimento de *bootstrap* paramétrico com 1.000 repetições (Harrison et al., 2018). Em cada iteração, sorteou-se um vetor de coeficientes fixos para cada modelo de crescimento a partir da distribuição normal multivariada. Esse procedimento permitiu a propagação do erro dos parâmetros dos modelos para a métrica final de incremento (McRoberts; Westfall, 2016).

Visto que os valores de ICA médio para os níveis de distância filogenética em cada interação derivam do mesmo conjunto de coeficientes, as comparações entre níveis são naturalmente pareadas. Aplicou-se, portanto, o teste de equivalência baseado em regressão com *bootstrap*, que avalia simultaneamente se o intercepto e a inclinação da regressão entre dois vetores pareados estão contidos em uma região de similaridade predefinida (Robinson;

Duursma; Marshall, 2005; Weiskittel et al., 2011). Dois níveis de distância filogenética foram considerados equivalentes apenas quando ambos os testes unilaterais rejeitaram a hipótese nula de não-equivalência ($\alpha = 0,05$). Os resultados foram sintetizados pelo método *Compact Letter Display* (CLD), com a atribuição de letras em ordem decrescente de magnitude do ICA médio. Níveis que compartilham a mesma letra são equivalentes, enquanto letras distintas denotam diferenças biológicas relevantes.

3. RESULTADOS

3.1. Sensibilidade das métricas de vizinhança às escalas espaciais

A distribuição média dos índices de competição (I_H) e da distância filogenética média ($\overline{PD}$) variou entre os períodos de monitoramento, seguindo padrão de aumento das métricas com das escalas espaciais (Tabela 2). De modo geral, $\overline{PD}$ apresentou valores maiores no intervalo 2020–2023, enquanto I_H mostrou tendência de redução entre os períodos, especialmente nos maiores raios de competição. As métricas de competição (I_H) e de distância filogenética ($\overline{PD}$) diferiram significativamente entre os raios de distância avaliados, confirmando que cada escala espacial captura componentes distintos da vizinhança (teste de Friedman seguido de Durbin-Conover; Figuras S2 e S3 do material suplementar).

Tabela 2. Médias dos índices de competição (I_H) e distância filogenética ($\overline{PD}$) para cada raio de vizinhança para os períodos de monitoramento da vegetação arbórea em área de Cerradão, Tocantins (2012–2020 e 2020–2023). Letras diferentes, nas colunas, indicam diferenças significativas entre os valores de I_H e $\overline{PD}$ pelo teste de Durbin-Conover

Raios	2012-2020		2020-2023	
	$\overline{PD}$ (média)	I_H (média)	$\overline{PD}$ (média)	I_H (média)
2.5 m	191.056 a	1.338 a	199.779 a	1.215 a
5 m	194.269 b	3.261 b	201.443 b	2.894 b
10 m	198.341 c	7.616 c	202.876 c	6.682 c

3.2. Efeitos da competição e da distância filogenética no crescimento diamétrico em diferentes escalas espaciais

Os modelos de crescimento diamétrico ajustados para as vizinhanças de 2,5 m, 5 m e 10 m apresentaram padrões consistentes quanto aos efeitos do índice de competição (I_H), da distância filogenética média ($\overline{PD}$) e de sua interação. Em todas as escalas, I_H apresentou efeito negativo sobre o crescimento, enquanto $\overline{PD}$ foi positivamente associada ao incremento diamétrico. O coeficiente para a interação $I_H \times \overline{PD}$ permaneceu significativo ($p < 0,05$) em todos os modelos, indicando que o efeito restritivo da competição diminui quando os vizinhos são filogeneticamente mais distantes. Além disso, a inclusão dessas covariáveis resultou em melhorias significativas no ajuste dos modelos em relação aos modelos basais contendo apenas os efeitos aleatórios de espécie (Tabela 3). Os maiores ganhos foram observados para as vizinhanças de 10 m ($\Delta AIC = 98,5$; LR = 104,46; $p < 0,0001$) e 5 m ($\Delta AIC = 58,6$; LR = 66,59; $p < 0,0001$), enquanto a escala de 2,5 m apresentou melhoria mais modesta ($\Delta AIC = 1,9$; LR = 9,75; $p = 0,076$), indicando que a competição e a estrutura filogenética da vizinhança exercem influência mais consistente sobre o crescimento em escalas espaciais mais amplas.

No modelo de 2,5 m, o efeito de I_H foi negativo, porém relativamente fraco ($\beta_1 = -0.075$, $p < 0.05$), enquanto $\overline{PD}$ apresentou efeito positivo moderado ($\beta_2 = 0.054$, $p < 0.05$). A interação foi significativa ($\beta_3 = 0.079$, $p < 0.05$), sugerindo compensação parcial da competição em vizinhanças próximas (Tabela 3). A vizinhança de 5 m mostrou intensificação clara dos efeitos: I_H tornou-se mais negativo ($\beta_1 = -0.170$, $p < 0.001$) e $\overline{PD}$ mais positivo ($\beta_2 = 0.146$, $p < 0.001$). A interação ($\beta_3 = 0.113$, $p < 0.001$) também foi mais forte, indicando que essa escala captura combinações mais robustas entre competição assimétrica e variação filogenética entre vizinhos. No modelo de 10 m, o efeito de I_H foi menor que o observado para o modelo de 5 m ($\beta_1 = -0.113$, $p < 0.001$), enquanto $\overline{PD}$ atingiu seu maior efeito positivo ($\beta_2 = 0.276$, $p < 0.001$). A interação manteve-se significativa ($\beta_3 = 0.086$, $p < 0.05$), sugerindo que em escalas amplas o papel da distância filogenética se torna dominante, mas os efeitos diretos da competição local se diluem.

Tabela 3. Estimativas dos efeitos do índice de competição (*IH*), distância filogenética (*PD*) e sua interação nos diferentes raios de vizinhança para a vegetação arbórea em área de Cerradão, Tocantins.

Raio	Coefficientes	Estimativa	Erro padrão	p-valor	AIC	BIC	RMSE%	$\hat{R}$
2.5 m	<i>A</i>	36.995	3.961	<0.001	4495.99	4549.64	7.53	0.990
	β_0	-3.950	0.132	<0.001				
	β_1	-0.075	0.024	<0.05				
	β_2	0.054	0.021	<0.05				
	β_3	0.079	0.029	<0.05				
	φ	0.143						
5 m	<i>A</i>	38.796	3.459	<0.001	5014.48	5069.06	7.76	0.990
	β_0	-4.046	0.117	<0.001				
	β_1	-0.170	0.027	<0.001				
	β_2	0.146	0.026	<0.001				
	β_3	0.113	0.027	<0.001				
	φ	0.198						
10 m	<i>A</i>	42.691	3.969	<0.001	5001.028	5055.616	7.73	0.990
	β_0	-4.156	0.121	<0.001				
	β_1	-0.113	0.028	<0.001				
	β_2	0.276	0.029	<0.001				
	β_3	0.090	0.029	<0.05				
	φ	0.194						

Em que: *A* é a assíntota do modelo; β_0 é o valor basal da taxa de crescimento (intercepto do modelo de covariáveis), representando a taxa esperada na ausência de influência da vizinhança; β_1 e β_2 quantificam os efeitos diretos da competição e da distância filogenética, respectivamente; β_3 representa a interação entre esses fatores; φ é o parâmetro de decaimento da autocorrelação contínua a ser estimado pelo modelo

Os efeitos aleatórios por espécie revelaram variação expressiva nos parâmetros de crescimento (*A*) e valor basal da taxa de crescimento (intercepto do modelo de covariáveis – β_0), cuja intensidade dependeu do raio de vizinhança analisado (Figura 2 e 3). No raio maior (10 m), houve o maior contraste entre espécies, com desvios positivos (*Caryocar coriaceum* e

Virola sebifera) e negativos (*Inga alba*) de grande magnitude, indicando que as diferenças interespecíficas no crescimento são amplificadas em escalas espaciais mais amplas. No raio de 5 m, os efeitos permaneceram evidentes, mas com amplitudes moderadas, sugerindo que parte da variação capturada na escala maior se dilui. Já no raio menor (2,5 m), a amplitude dos efeitos foi mais heterogênea, com algumas espécies mantendo desvios pronunciados enquanto outras tiveram valores reduzidos, indicando que para parte da comunidade a variação de crescimento é menos dependente da vizinhança imediata. Em conjunto, os resultados demonstram que as diferenças no crescimento e na resposta à competição entre espécies são substanciais e influenciadas pela escala espacial, com raios maiores capturando contrastes amplos e raios menores revelando respostas mais localizadas.

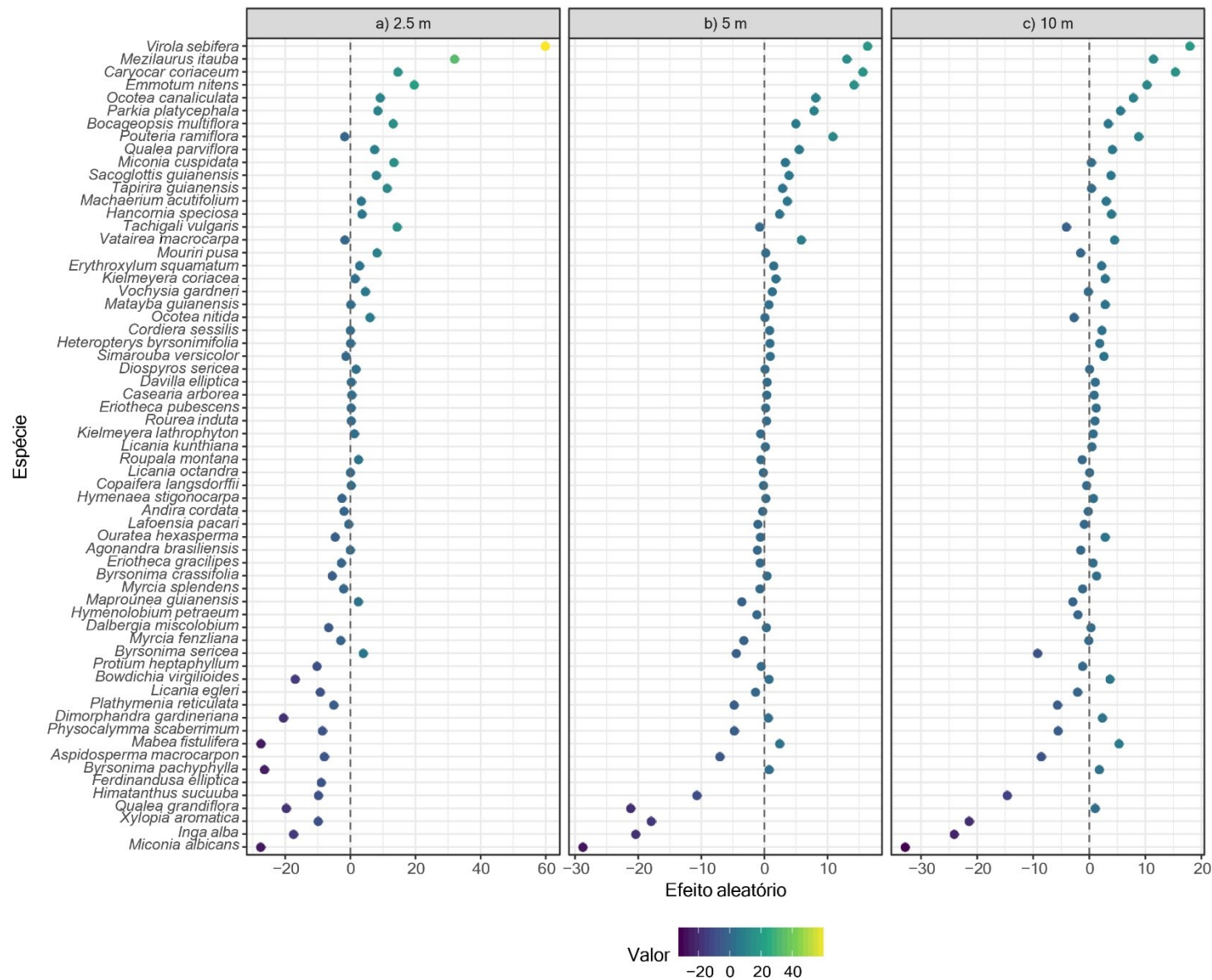


Figura 2. Distribuição dos efeitos aleatórios por espécie para o parâmetro A , obtidos a partir dos modelos mistos não lineares ajustados nas três escalas de vizinhança (2,5 m, 5 m e 10 m), para a vegetação arbórea em área de Cerradão - Tocantins. Os valores representam os desvios específicos de cada espécie em relação ao crescimento potencial médio estimado para a comunidade.

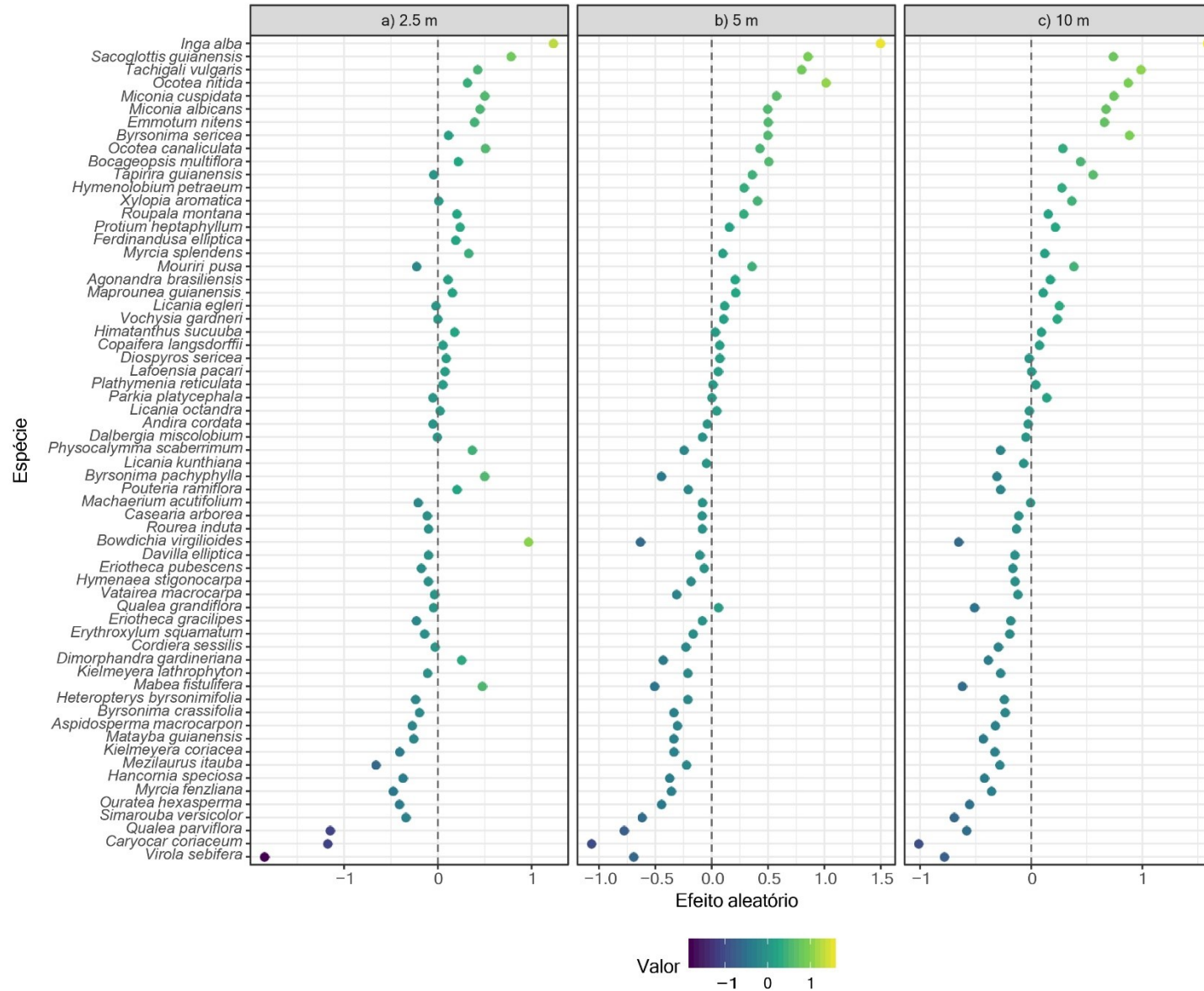


Figura 3. Distribuição dos efeitos aleatórios por espécie para o parâmetro β_0 , estimados a partir dos modelos mistos não lineares nas três escalas espaciais avaliadas (2,5 m, 5 m e 10 m), para a vegetação arbórea em área de Cerradão - Tocantins. Os valores indicam diferenças interespecíficas na taxa de ajuste do crescimento em relação ao valor médio da comunidade.

3.3. Variação da Dinâmica de Crescimento diamétrico em Função da Competição e Distância Filogenética

As superfícies de resposta revelaram como a dinâmica de crescimento diamétrico (k) varia simultaneamente em função do índice de competição (I_H) e da distância filogenética média ($\overline{PD}$) da vizinhança (Figura 4). Em todas as escalas espaciais avaliadas (2,5 m, 5 m e 10 m), observou-se forte não linearidade nas respostas, indicando que os efeitos de competição e de distância filogenética não são aditivos nem constantes ao longo do gradiente.

No raio de 2,5 m, k apresentou seus maiores valores ($k \geq 0.025$) quando ocorreram simultaneamente baixa competição (I_H negativo) e $\overline{PD}$ negativa, ou seja, em vizinhanças filogeneticamente próximas. Sob alta competição (I_H positivo), k diminuiu acentuadamente, embora o efeito modulador da filogenia já fosse perceptível; a supressão do crescimento foi ligeiramente menor quando os vizinhos eram filogeneticamente distantes ($\overline{PD}$ positiva), ainda que essa diferença fosse modesta.

Para o raio de 5 m, observamos padrão mais contrastante entre competição e filogenia. A região de baixo crescimento ($k \approx 0.01$) tornou-se mais extensa, reforçando o papel dominante da competição. Entretanto, sob condições de alta competição, a distância filogenética passou a modular o crescimento de forma mais clara; vizinhanças próximas filogeneticamente ($\overline{PD}$ negativa) produziram os menores valores de k , enquanto vizinhanças distantes ($\overline{PD}$ positiva) atenuaram parcialmente os efeitos competitivos.

No raio de 10 m, o papel da distância filogenética tornou-se ainda mais evidente. A alta competição continuou a suprimir o crescimento ($k \leq 0.015$), porém a amplitude do gradiente filogenético foi mais forte: sob forte competição, vizinhanças filogeneticamente distantes ($\overline{PD}$ positiva) apresentaram os maiores valores de k do conjunto (≈ 0.025), enquanto vizinhanças próximas resultaram em forte restrição.

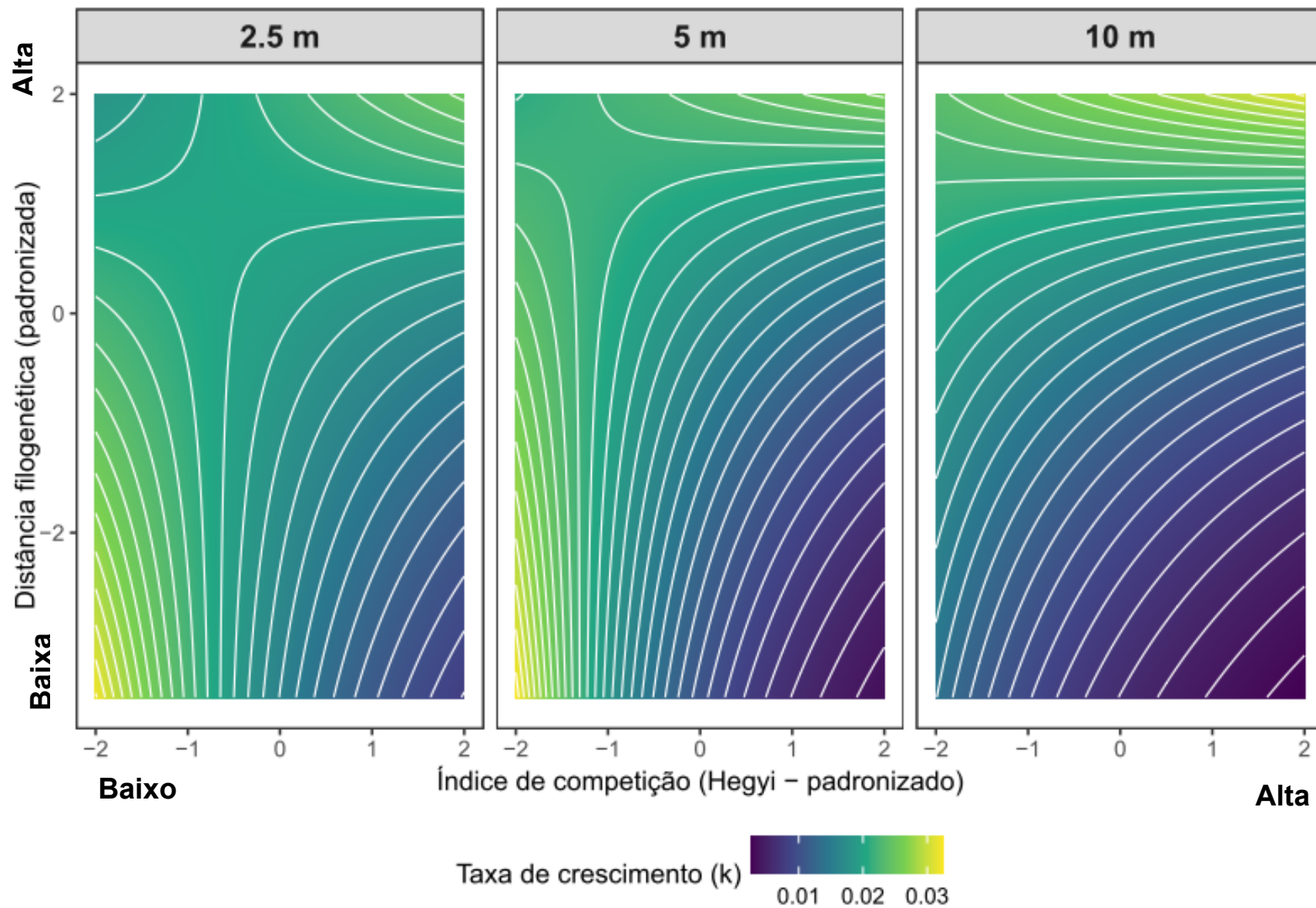


Figura 4. Superfícies de resposta representando a variação na taxa intrínseca de crescimento (k) em função do índice de competição (I_H) e da distância filogenética média da vizinhança ($\overline{PD}$) nas três escalas espaciais (2,5 m, 5 m e 10 m), para a vegetação arbórea em área de Cerradão - Tocantins. Valores positivos de I_H indicam maior competição e valores negativos, menor competição. Valores negativos de ($\overline{PD}$) representam vizinhanças filogeneticamente próximas, enquanto valores positivos indicam vizinhanças filogeneticamente distantes.

3.4. Validação das funções de crescimento

Os modelos de crescimento para todos os raios de vizinhança (2,5 m, 5 m e 10 m) foram validados por meio do teste de equivalência TOST com reamostragem *bootstrap* (Figura 5). Para raio de 10 m ($n = 438$), a hipótese nula de dissimilaridade foi rejeitada tanto para o intercepto (β_0) quanto para o coeficiente angular (β_1), ao nível de significância efetivo de $\alpha = 0,025$. O intervalo de confiança de 95% para o intercepto [12,84; 13,03] e para a inclinação [0,995; 1,027] situou-se inteiramente dentro das respectivas regiões de equivalência estabelecidas [11,62; 14,20] para β_0 e [0,9; 1,1] para β_1 . Padrão idêntico foi verificado para o raio de 5 m ($n = 438$), com a rejeição da hipótese nula de dissimilaridade para β_0 e β_1 ($\alpha = 0,025$). Os intervalos de confiança para o intercepto [12,85; 13,04] e para a inclinação [0,995; 1,028] também permaneceram completamente dentro das zonas de equivalência definidas. De forma consistente, o modelo para raio de 2,5 m ($n = 388$) igualmente apresentou a rejeição da hipótese nula de dissimilaridade para ambos os parâmetros ($\alpha = 0,025$). Os intervalos de confiança do intercepto [12,78; 12,99] e da inclinação [0,999; 1,035] situaram-se dentro das regiões de equivalência especificadas.

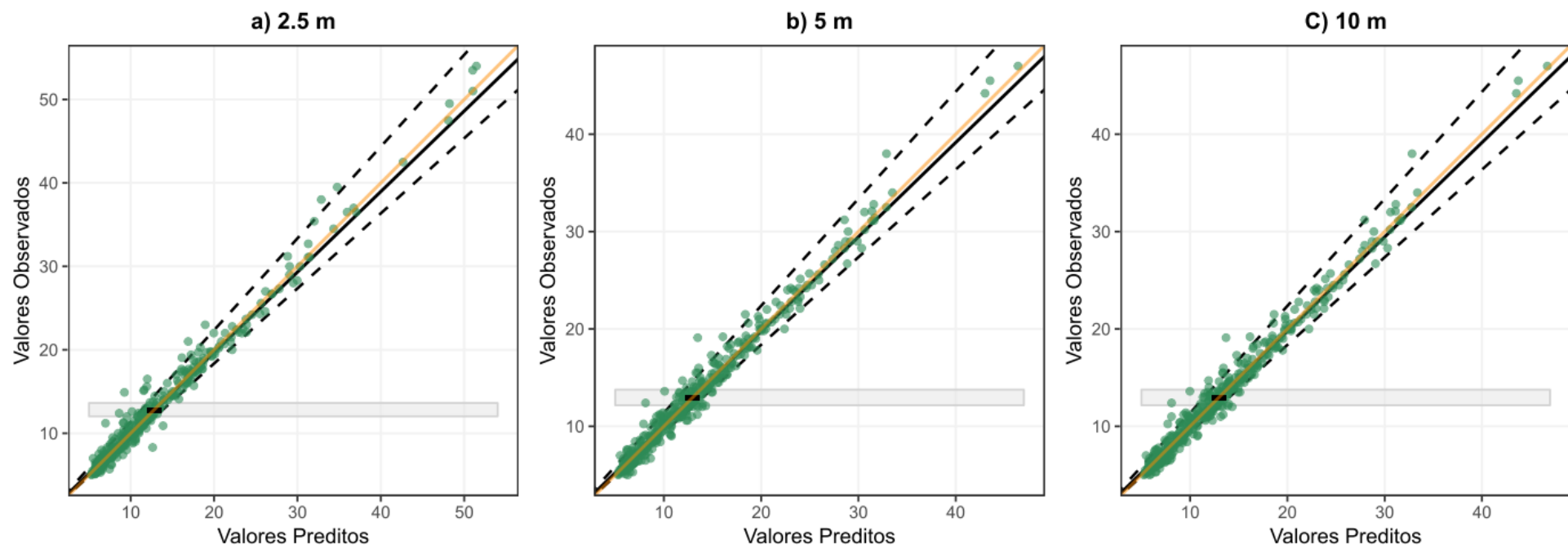


Figura 5. Validação da relação entre valores observados e preditos para o crescimento diamétrico (DAP) para os raios de (a) 2,5 m, (b) 5 m e (c) 10 m para a vegetação arbórea em área de Cerradão, Tocantins. A linha preta sólida representa a reta de regressão entre observados e preditos. A área cinza define a região de equivalência para o intercepto ($\pm 10\%$ em relação à média dos valores observados). As linhas tracejadas pretas delimitam os limites de equivalência para a inclinação ($\pm 10\%$ em relação à inclinação 1:1). A linha laranja representa a relação ideal 1:1. Sendo para: a) 2.5m: $RMSE\% = 8.63$ e $\hat{R} = 0.990$; b) 5m: $RMSE\% = 7.59$ e $\hat{R} = 0.989$ e; c) 10m: $RMSE\% = 7.61$ e $\hat{R} = 0.989$

3.5.Efeitos da vizinhança sobre o incremento diamétrico

Os incrementos diamétricos derivados das simulações indicaram que a interação entre a intensidade da competição e a estrutura filogenética da vizinhança exerce efeitos dependentes do contexto sobre o crescimento individual, variando de forma consistente ao longo das escalas espaciais consideradas (Figura 6).

Sob baixa intensidade competitiva, os padrões de crescimento diferiram entre escalas. Nos raios de 2,5 m e 5 m, os maiores valores de incremento foram observados em vizinhanças com baixa distância filogenética, sendo estatisticamente superiores aos demais níveis, enquanto os níveis médio e alto não diferiram entre si ou apresentaram valores inferiores. Em contraste, no raio de 10 m, esse padrão se inverte, com maiores incrementos associados a altas distâncias filogenéticas indicando que, em escalas mais amplas, a divergência evolutiva passa a exercer maior influência sobre o crescimento mesmo sob baixa competição.

Em condições de competição intermediária, observa-se gradiente mais consistente entre os níveis de distância filogenética, com aumento progressivo do incremento diamétrico da condição de baixa para alta distância filogenética. Esse padrão foi particularmente evidente nos raios de 5 m e 10 m, onde todos os níveis diferiram entre si, indicando efeito positivo e crescente da distância filogenética sobre o crescimento à medida que a estrutura da vizinhança se torna mais densa e organizada.

Sob alta intensidade competitiva, o efeito da distância filogenética sobre o crescimento torna-se mais pronunciado e consistente em todas as escalas espaciais. Em todos os raios analisados, indivíduos inseridos em vizinhanças com alta distância filogenética apresentaram os maiores incrementos diamétricos, seguidos por níveis intermediários e baixos, evidenciando padrão monotônico de resposta.

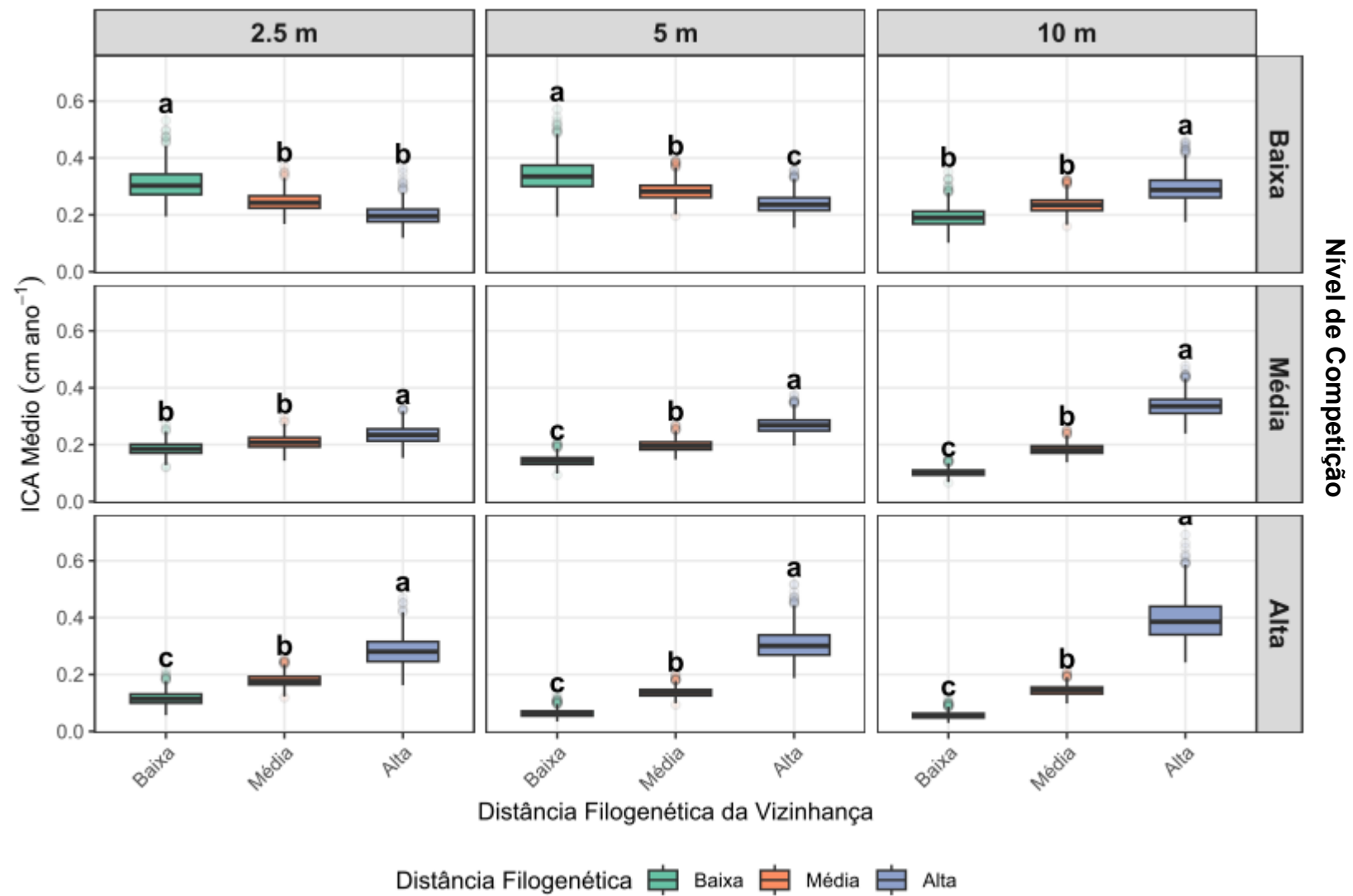


Figura 6. Incremento corrente anual estimado (ICA, cm ano^{-1}) em função da distância filogenética da vizinhança (baixa, média e alta) sob diferentes níveis de competição (baixa, média e alta) e escalas espaciais (2,5 m, 5 m e 10 m), para a vegetação arbórea em área de Cerradão - Tocantins. Letras distintas indicam diferenças significativas entre as categorias de distância filogenética dentro de cada combinação de escala e nível de competição.

4. DISCUSSÃO

4.1. Interação entre competição, filogenia e escala espacial

Os efeitos da competição sobre o crescimento diamétrico das árvores dependem simultaneamente da estrutura filogenética da vizinhança e da escala espacial considerada, evidenciando que o desempenho individual surge da interação entre processos ecológicos que operam em múltiplos níveis de organização. De forma geral, a influência da competição não foi constante ao longo das escalas analisadas, enquanto os efeitos associados à distância filogenética tornaram-se progressivamente mais evidentes em escalas espaciais mais amplas. Esse padrão indica que a relação entre competição e crescimento das árvores em ecossistemas naturais não pode ser compreendida apenas em função da densidade ou do tamanho relativo dos vizinhos, mas também da identidade evolutiva desses indivíduos, representada pela distância filogenética da vizinhança, cuja influência varia conforme a escala espacial considerada.

A interação positiva entre o índice de competição e a distância filogenética indica que o efeito da competição sobre o crescimento varia em função da composição da vizinhança. Esse resultado é consonante com a teoria de coexistência, segundo a qual a redução da sobreposição de nicho diminui a intensidade das interações competitivas e favorece a partição de recursos (Adler et al., 2013; Chesson, 2000). Nossos resultados sugerem que essa dinâmica também se expressa ao nível individual em florestas do Cerrado, indicando que a divergência evolutiva entre vizinhos pode refletir diferenças ecológicas relevantes para a utilização de recursos.

A associação positiva entre distância filogenética e crescimento, principalmente sob elevada competição, sugere que indivíduos inseridos em vizinhanças filogeneticamente mais distantes tendem a apresentar menor sobreposição de nicho com seus vizinhos. Evidências recentes em florestas tropicais demonstram que a proximidade filogenética pode intensificar a competição entre indivíduos devido à maior similaridade ecológica entre espécies aparentadas (Klipel et al., 2024). Nesse contexto, a distância filogenética deve ser interpretada como *proxy* da história evolutiva compartilhada entre espécies bem como de sua similaridade ecológica, permitindo inferir como relações evolutivas influenciam a estruturação das interações bióticas (Godoy et al., 2020; Kraft; Godoy; Levine, 2015; Pérez-Ramos et al., 2019; Webb et al., 2002).

A dependência espacial observada demonstra que a escala da vizinhança altera a importância relativa dos mecanismos que regulam o crescimento das árvores, particularmente a competição por recursos e os efeitos associados à estrutura filogenética da vizinhança. Na microescala de 2,5 m, o crescimento parece ser predominantemente condicionado por interações físicas locais associadas à proximidade imediata entre indivíduos. Assim, nessa escala, a competição assimétrica por luz e espaço tende a exercer maior influência sobre o desempenho individual, fazendo com que a organização da vizinhança reflita principalmente a hierarquia de tamanho e a posição relativa dos indivíduos (Chaturvedi et al., 2024; Forrester; Bauhus, 2016; Forrester et al., 2017). Como consequência, os efeitos associados à distância filogenética são menos evidentes.

Os baixos valores do índice de competição na microescala podem estar associados a ambientes estruturalmente menos desenvolvidos, caracterizados por menor capacidade de suporte e menor ocupação do espaço (Mayoral et al., 2019). Nessas condições, o crescimento parece ser mais condicionado por restrições ambientais locais do que pela diferenciação ecológica entre vizinhos. A associação entre baixo crescimento, baixa competição e proximidade filogenética sugere a atuação de processos de filtragem ambiental, nos quais conjuntos de espécies submetidos a condições ambientais semelhantes tendem a coexistir localmente (Chaturvedi et al., 2024; Gámez-Virués et al., 2015; Grime, 1998). Assim, em escalas reduzidas, a proximidade filogenética pode refletir principalmente persistência sob condições ambientais compartilhadas, reduzindo a influência relativa da divergência ecológica sobre o crescimento das árvores.

Na escala intermediária de 5 m há uma transição entre processos estritamente locais e padrões associados à organização mais ampla da comunidade. Nessa condição, os indivíduos passam a interagir com um conjunto mais heterogêneo de vizinhos, incorporando maior variação florística e estrutural à vizinhança imediata (Zhang et al., 2024). Como consequência, os efeitos associados à distância filogenética tornam-se progressivamente mais detectáveis, coexistindo com a influência ainda significativa das interações diretas entre árvores vizinhas (Zheng et al., 2025). Esse padrão sugere que escalas intermediárias são mais importantes para compreender como os processos de montagem de comunidades se manifestam simultaneamente, integrando efeitos associados tanto à heterogeneidade ambiental quanto às interações bióticas entre espécies (Banbury Morgan; Jucker, 2025; Fajardo; Velázquez, 2021; Gladstone-Gallagher et al., 2019; Réjou-Méchain et al., 2011; Yang et al., 2014).

Na escala mais ampla de 10 m, os efeitos da distância filogenética são mais pronunciados, indicando que maiores áreas de vizinhanças incorporam uma parcela mais representativa da heterogeneidade estrutural e ambiental da comunidade (Zhang et al., 2024). Em escalas mais amplas, a vizinhança passa a incluir indivíduos distribuídos em diferentes condições ambientais e contextos estruturais, aumentando a probabilidade de coexistência entre linhagens evolutivamente distintas. Como consequência, padrões associados à divergência filogenética tornam-se mais evidentes, refletindo mecanismos de organização da comunidade que dificilmente surgem em microescala, onde predominam interações físicas diretas entre vizinhos imediatos (Forrester et al., 2017; Klipel et al., 2024; Kunstler et al., 2016; Weiner, 1990).

De forma integrada, mostramos que a organização da vizinhança modifica não apenas a intensidade da competição, mas também a forma como as relações filogenéticas influenciam o crescimento das árvores. A variação observada ao longo das escalas espaciais sugere transição gradual entre processos dominados por restrições ambientais e interações locais em microescala para padrões associados à coexistência entre linhagens filogenéticas distintas em escalas mais amplas. Esses resultados reforçam a necessidade de abordagens explicitamente multiescalares para compreender os mecanismos que regulam o crescimento e a organização de ecossistemas florestais.

4.2. Implicações ecológicas sobre o crescimento diamétrico

A atenuação dos efeitos da competição em vizinhanças filogeneticamente mais distantes sugere que a diferenciação evolutiva entre espécies reduz a sobreposição no uso de recursos e, consequentemente, diminui a intensidade da competição interespecífica. Esse mecanismo é consistente com a hipótese de conservação filogenética de nicho, segundo a qual espécies aparentadas tendem a compartilhar atributos funcionais semelhantes e, portanto, explorar recursos de maneira mais semelhante, intensificando a competição quando coexistem (Losos, 2008; Webb et al., 2002). Em contrapartida, vizinhanças compostas por linhagens filogeneticamente mais distantes tendem a apresentar maior complementaridade funcional, favorecendo a partilha de recursos e reduzindo os efeitos negativos da competição sobre o crescimento individual (Paquette; Messier, 2011). Nossos resultados corroboram essa interpretação ao demonstrar que a

influência da competição sobre o incremento diamétrico depende da estrutura filogenética da vizinhança, particularmente sob condições de média e alta intensidade competitiva.

Nas escalas de 5 m e 10 m, o efeito positivo da distância filogenética sob condições de média e alta competição sugere que, à medida que a vizinhança incorpora um conjunto mais amplo de espécies, as diferenças funcionais entre linhagens passam a exercer influência mais significativa sobre a forma como os recursos são explorados. Nessas condições, vizinhos filogeneticamente mais distantes tendem a apresentar menor sobreposição de nicho e maior complementaridade no uso de luz, água e nutrientes, reduzindo a intensidade da competição interespecífica e favorecendo o crescimento individual, desde que atributos ecologicamente relevantes apresentem conservação filogenética (Cadotte; Tucker, 2017; Losos, 2008). Em escalas espaciais mais amplas, a competição deixa de refletir apenas a proximidade física entre indivíduos e passa a integrar diferenças na composição funcional da vizinhança, tornando mais evidente a influência da história evolutiva sobre o desempenho das árvores (Godoy et al., 2020; Klipel et al., 2024; Letten; Ke; Fukami, 2017).

No raio de 10 m, o efeito da distância filogenética tornou-se ainda mais evidente, sugerindo que escalas espaciais mais amplas capturam melhor a heterogeneidade biológica da vizinhança (Zhang et al., 2024). Nessa escala, cada árvore interage com um conjunto mais diverso de indivíduos, aumentando a probabilidade de coexistência entre espécies pertencentes a linhagens evolutivamente distintas. Quando a distância filogenética está associada à diferenciação de atributos funcionais, essa maior diversidade evolutiva tende a refletir também maior diversidade funcional da comunidade local (Cavender-Bares et al., 2009; Webb et al., 2002).

A maior diversidade funcional favorece diferenças nas estratégias de aquisição e utilização de recursos, como padrões de arquitetura de copa, profundidade do sistema radicular, fenologia e eficiência no uso de água e nutrientes. Como consequência, espécies funcionalmente distintas tendem a explorar diferentes porções do nicho ecológico, reduzindo a sobreposição na utilização dos recursos disponíveis e promovendo maior complementaridade entre os indivíduos (Cadotte; Tucker, 2017; Forrester et al., 2017; Kunstler et al., 2016). Esse mecanismo pode explicar por que, em nosso estudo, vizinhanças filogeneticamente mais heterogêneas apresentaram maiores incrementos diamétricos sob condições de média e alta competição, indicando que a distância

filogenética das espécies modifica a forma como a competição se manifesta em escalas espaciais mais amplas.

Esse resultado sugere que, em escalas espaciais maiores, a competição deixa de ser explicada exclusivamente pela proximidade física entre indivíduos e passa a refletir diferenças na composição e organização funcional da comunidade. Embora a competição intraespecífica e os efeitos de vizinhança associados à densidade sejam importantes determinantes do crescimento arbóreo, a identidade dos competidores e suas estratégias ecológicas podem modificar substancialmente a intensidade dessas interações (Canham; LePage; Coates, 2004; Uriarte et al., 2004). Dessa forma, o desempenho das árvores pode ser influenciado não apenas pela quantidade de vizinhos, mas também pela diversidade de atributos funcionais e estratégias de aquisição e uso de recursos presentes na vizinhança (Kunstler et al., 2012).

Em condição de baixa competição os padrões observados são distintos. Nas escalas de 2,5 m e 5 m, os maiores incrementos ocorrem em vizinhanças caracterizadas por baixa distância filogenética, enquanto cenários de elevada divergência filogenética apresentam menores valores de ICA. Isso sugere que, em ambientes com menor ocupação estrutural do espaço, o crescimento tende a ser menos condicionado pela diferenciação funcional entre vizinhos e mais influenciado por restrições ambientais locais (Gámez-Virúes et al., 2015). Nesses contextos, a proximidade filogenética pode refletir persistência sob condições ambientais semelhantes, reduzindo a importância relativa da complementaridade ecológica como promotora do crescimento (Tilman; Isbell; Cowles, 2014; Van der Plas, 2019; Zhang et al., 2024).

Assumindo, a partir de nossos resultados, que a interpretação ecológica dos índices de competição deve considerar sua natureza estrutural, esses índices integram simultaneamente informações relacionadas à densidade, ao tamanho relativo e à proximidade espacial entre indivíduos, representando uma medida de competição potencial associada à configuração da vizinhança (Sun et al., 2022). Entretanto, a intensidade competitiva estimada por esses índices não corresponde necessariamente ao efeito competitivo realizado sobre o crescimento individual, uma vez que a magnitude dessas interações depende da identidade dos competidores, das diferenças funcionais entre espécies e da disponibilidade de recursos no ambiente (Canham; LePage; Coates, 2004). Em florestas naturais, comunidades com maior ocupação espacial e complexidade estrutural frequentemente apresentam maior acúmulo de biomassa, produtividade e

capacidade de retenção de recursos ao longo do tempo (Forrester; Bauhus, 2016; Forrester et al., 2017; Mayoral et al., 2019; Resende et al., 2018). Assim, valores elevados dos índices de competição podem representar simultaneamente maior intensidade potencial de interação entre indivíduos e maior complexidade estrutural da comunidade, refletindo ambientes com maior desenvolvimento da vegetação, mas cujos efeitos sobre o crescimento dependem das características ecológicas das espécies envolvidas e das condições ambientais locais.

De forma geral, os padrões observados revelam a existência de transição ecológica no controle do crescimento das árvores. Em condições estruturalmente menos desenvolvidos, o crescimento parece ser predominantemente condicionado por restrições ambientais locais. À medida que a ocupação do espaço e a intensidade das interações aumentam a composição ecológica da vizinhança torna-se progressivamente mais importante, favorecendo indivíduos inseridos em comunidades filogeneticamente mais divergentes. Dessa forma, o crescimento das árvores surge como propriedade dependente da interação entre estrutura da vizinhança, intensidade das interações locais e diversidade filogenética da vegetação.

5. CONCLUSÃO

Demonstramos que o crescimento das árvores é regulado por interação não aditiva entre competição e estrutura filogenética da vizinhança, e que a influência desses fatores é fortemente dependente da escala espacial. Os resultados evidenciam que a estrutura filogenética da vizinhança está associada à intensidade das interações competitivas, de modo que vizinhanças filogeneticamente mais divergentes favorecem o crescimento diamétrico das árvores sob condições de elevada ocupação do espaço. Simultaneamente, a escala espacial modifica a importância relativa dos mecanismos ecológicos associados ao crescimento: enquanto em microescala predominam interações locais relacionadas à estrutura de tamanho e à filtragem ambiental, escalas mais amplas se destacam processos associados à coexistência entre linhagens filogeneticamente distintas.

As respostas em termos de incremento diamétrico são não lineares e dependentes do contexto ecológico da vizinhança. Em ambientes estruturalmente mais desenvolvidos, a maior divergência filogenética entre espécies, possivelmente associada à diferenciação ecológica e funcional, parece reduzir a sobreposição no uso de recursos, permitindo a

manutenção de elevadas taxas de crescimento diamétrico mesmo sob intensa interação biótica. Em contraste, em ambientes mais restritivos, o crescimento é condicionado predominantemente por limitações abióticas, reduzindo a importância relativa da estrutura filogenética sobre o desempenho individual. Esse balanço dinâmico entre restrições ambientais e interações bióticas reforça que a dinâmica de crescimento das árvores em comunidades megadiversas não pode ser explicada por abordagens unidimensionais.

Em síntese, o crescimento das árvores em comunidades megadiversas surge como uma propriedade sistêmica resultante da interação entre limitação por recursos, estrutura da vizinhança e divergência filogenética entre espécies, que pode representar diferenças acumuladas em estratégias ecológicas e funcionais ao longo da história evolutiva. A integração explícita entre competição, filogenia e escala espacial proposta neste estudo amplia a compreensão dos mecanismos que regulam o crescimento das árvores em ecossistemas florestais, demonstrando que a dinâmica do desempenho individual depende da atuação simultânea de processos ecológicos que variam ao longo do espaço.

6. REFERÊNCIAS

- ADLER, P. B. et al. Trait-based tests of coexistence mechanisms. **Ecology Letters**, v. 16, n. 10, p. 1294–1306, 2013.
- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, dez. 2013.
- BANBURY MORGAN, R.; JUCKER, T. A unifying framework for understanding how edge effects reshape the structure, composition and function of forests. **New Phytologist**, v. 248, n. 2, p. 529–541, 13 out. 2025.
- BARTHÉLÉMY, D.; CARAGLIO, Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. **Annals of Botany**, v. 99, n. 3, p. 375–407, 2007.
- BURKHART, H. E.; TOMÉ, M. **Modeling Forest Trees and Stands**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2012.

BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. **Model Selection and Multimodel Inference**. 2. ed. New York, NY: Springer New York, 2004.

CADOTTE, M. W.; TUCKER, C. M. Should Environmental Filtering be Abandoned? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 32, n. 6, p. 429–437, jun. 2017.

CANHAM, C. D.; LEPAGE, P. T.; COATES, K. D. A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 34, n. 4, p. 778–787, 1 abr. 2004.

CARLQUIST, S. Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and functional significance. **The Journal of the Torrey Botanical Society**, v. 134, n. 2, p. 301–332, 2007.

CASTILLO, J. P.; VERDÚ, M.; VALIENTE-BANUET, A. Neighborhood phylodiversity affects plant performance. **Ecology**, v. 91, n. 12, p. 3656–3663, dez. 2010.

CAVENDER-BARES, J. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, n. 7, p. 693–715, 5 jul. 2009.

CHATURVEDI, R. K. et al. Variations in the plasticity of functional traits indicate the differential impacts of abiotic and biotic factors on the structure and growth of trees in tropical dry forest fragments. **Frontiers in Plant Science**, v. 14, 25 jan. 2024.

CHESSON, P. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, n. 1, p. 343–366, nov. 2000.

CICEU, A. et al. Age-independent diameter increment models for mixed mountain forests. **European Journal of Forest Research**, v. 141, n. 5, p. 781–800, 2022.

DE SOUZA, H. J. et al. Effects of functional traits on the spatial distribution and hyperdominance of tree species in the Cerrado biome. **iForest - Biogeosciences and Forestry**, v. 15, n. 5, p. 339–348, 31 out. 2022.

DE SOUZA, H. J. et al. Thinning-response modifier term in growth models: An application on clonal *Tectona grandis* Linn F. stands at the amazonian region. **Forest Ecology and Management**, v. 511, p. 120109, maio 2022.

DINNO, A. Nonparametric Pairwise Multiple Comparisons in Independent Groups using Dunn's Test. **The Stata Journal: Promoting communications on statistics and Stata**, v. 15, n. 1, p. 292–300, 1 abr. 2015.

ELITH, J.; LEATHWICK, J. R.; HASTIE, T. A working guide to boosted regression trees. **Journal of Animal Ecology**, v. 77, n. 4, p. 802–813, 8 jul. 2008.

FAJARDO, A.; VELÁZQUEZ, E. Fine-scale spatial associations between functional traits and tree growth. **Oikos**, v. 130, n. 11, p. 1988–2000, 2021.

FORRESTER, D. I.; BAUHUS, J. A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. **Current Forestry Reports**, v. 2, n. 1, p. 45–61, 3 mar. 2016.

FORRESTER, D. I. et al. Diversity and competition influence tree allometric relationships – developing functions for mixed-species forests. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 3, p. 761–774, 19 maio 2017.

GÁMEZ-VIRUÉS, S. et al. Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. **Nature Communications**, v. 6, 20 out. 2015.

GERHOLD, P. et al. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 600–614, 4 maio 2015.

GLADSTONE-GALLAGHER, R. V. et al. Linking Traits across Ecological Scales Determines Functional Resilience. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 34, n. 12, p. 1080–1091, 2019.

GODOY, O. et al. An excess of niche differences maximizes ecosystem functioning. **Nature Communications**, v. 11, n. 1, p. 4180, 21 ago. 2020.

GRÉGOIRE, T. G.; SCHABENBERGER, O.; BARRETT, J. P. Linear modelling of irregularly spaced, unbalanced, longitudinal data from permanent-plot measurements. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 25, n. 1, p. 137–156, 1 jan. 1995.

GRIME, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, v. 86, n. 6, p. 902–910, 5 dez. 1998.

GUIMARÃES, M. A. M. et al. Height-diameter models in forestry with inclusion of covariates. **Cerne**, v. 15, n. 3, p. 313–321, 2009.

HARRELL, F. E. **Regression Modeling Strategies**. Cham: Springer International Publishing, 2015.

HARRISON, X. A. et al. A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model inference in ecology. **PeerJ**, v. 6, e4794, 23 maio 2018.

HEGYI, F. A simulation model for managing jack-pine stands. *In*: FRIES, J. (org.). **Growth models for tree and stand simulation**. Stockholm: Royal College of Forestry, 1974. p. 74–90.

HERAULT, B. et al. Growth responses of neotropical trees to logging gaps. **Journal of Applied Ecology**, v. 47, n. 4, p. 821–831, 29 ago. 2010.

JAMES, G. et al. **An Introduction to Statistical Learning**. New York, NY: Springer US, 2021.

JIN, Y.; QIAN, H. V. PhyloMaker2: An updated and enlarged R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. **Plant Diversity**, v. 44, n. 4, p. 335–339, jul. 2022.

KERSHAW, J. A. et al. **Forest Mensuration**. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd, 2016.

KLIPEL, J. et al. The effect of neighbor species' phylogenetic and trait difference on tree growth in subtropical forests. **Journal of Vegetation Science**, v. 35, n. 4, 8 jul. 2024.

KRAFT, N. J. B.; GODOY, O.; LEVINE, J. M. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 3, p. 797–802, 20 jan. 2015.

KUEHNE, C. et al. Development and evaluation of individual tree- and stand-level approaches for predicting spruce-fir response to commercial thinning in Maine, USA. **Forest Ecology and Management**, v. 376, p. 84–95, 2016.

KUNSTLER, G. et al. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 204–207, 2016.

LETTEN, A. D.; KE, P. J.; FUKAMI, T. Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory. **Ecological Monographs**, v. 87, n. 2, p. 161–177, 2017.

LOSOS, J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. **Ecology Letters**, v. 11, n. 10, p. 995–1003, out. 2008.

LÜDECKE, D. ggeffects: Tidy Data Frames of Marginal Effects from Regression Models. **Journal of Open Source Software**, v. 3, n. 26, p. 772, 29 jun. 2018.

LUSTOSA JUNIOR, I. M. et al. Competition indexes to evaluate tree growth in a semi-deciduous seasonal forest. **Floresta e Ambiente**, v. 26, n. 4, e20180424, 2019.

MAESTRE, F. T. et al. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. **Science**, v. 335, n. 6065, p. 214–218, 2012.

MAYFIELD, M. M.; LEVINE, J. M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. **Ecology Letters**, v. 13, n. 9, p. 1085–1093, 23 set. 2010.

MAYORAL, C. et al. Effect of microsite quality and species composition on tree growth: A semi-empirical modeling approach. **Forest Ecology and Management**, v. 432, p. 534–545, 2019.

MCROBERTS, R. E.; WESTFALL, J. A. Propagating uncertainty through individual tree volume model predictions to large-area volume estimates. **Annals of Forest Science**, v. 73, n. 3, p. 625–633, 22 set. 2016.

MIGUEL, E. P. et al. Redes neurais artificiais para a modelagem do volume de madeira e biomassa do cerradão com dados de satélite. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 50, n. 9, p. 829–839, 2015.

NUISMER, S. L.; HARMON, L. J. Predicting rates of interspecific interaction from phylogenetic trees. **Ecology Letters**, v. 18, n. 1, p. 17–27, 28 jan. 2015.

OLIVEIRA, K. N. et al. Species Substitution and Changes in the Structure, Volume, and Biomass of Forest in a Savanna. **Plants**, v. 13, n. 19, p. 2826, 9 out. 2024.

PAQUETTE, A.; MESSIER, C. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, n. 1, p. 170–180, 11 jan. 2011.

PÉREZ-RAMOS, I. M. et al. Functional traits and phenotypic plasticity modulate species coexistence across contrasting climatic conditions. **Nature Communications**, v. 10, n. 1, p. 1–11, 2019.

PINHEIRO, J. et al. **Linear and Nonlinear Mixed Effects Models**. R package version 3.1-157, 2022. Disponível em: <https://svn.r-project.org/R-packages/trunk/nlme/>.

POMMERENING, A.; MUSZTA, A. Relative plant growth revisited: Towards a mathematical standardisation of separate approaches. **Ecological Modelling**, v. 320, p. 383–392, 2016.

PRETZSCH, H. **Forest Dynamics, Growth and Yield**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2009.

PURSCHKE, O. et al. Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 4, p. 857–866, 31 jul. 2013.

QIAN, H.; JIN, Y. An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure. **Journal of Plant Ecology**, v. 9, n. 2, p. 233–239, abr. 2016.

RANGEL, T. F. et al. Phylogenetic uncertainty revisited: Implications for ecological analyses. **Evolution**, v. 69, n. 5, p. 1301–1312, maio 2015.

RÉJOU-MÉCHAIN, M. et al. Spatial aggregation of tropical trees at multiple spatial scales. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 6, p. 1373–1381, 2011.

RESENDE, R. T. et al. Environmental uniformity, site quality and tree competition interact to determine stand productivity of clonal Eucalyptus. **Forest Ecology and Management**, v. 410, p. 76–83, 2018.

RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. *In*: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P.; RIBEIRO, J. F. (org.). **Cerrado: ecologia e flora**. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, 2008. v. 1. p. 150–212.

ROBINSON, A. P.; DUURSMA, R. A.; MARSHALL, J. D. A regression-based equivalence test for model validation: Shifting the burden of proof. **Tree Physiology**, v. 25, n. 7, p. 903–913, 2005.

SCHIELZETH, H. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 1, n. 2, p. 103–113, 4 jun. 2010.

SCHONS, C. T. et al. Competition indices at the individual tree level in a mixed ombrophylous forest. **Scientia Forestalis**, v. 48, n. 128, e3186, p. 1–14, 2021.

SCHWEIZER, D.; GILBERT, G. S.; HOLL, K. D. Phylogenetic ecology applied to enrichment planting of tropical native tree species. **Forest Ecology and Management**, v. 297, p. 57–66, jun. 2013.

SILVA PEDRO, M.; RAMMER, W.; SEIDL, R. Disentangling the effects of compositional and structural diversity on forest productivity. **Journal of Vegetation Science**, v. 28, n. 3, p. 649–658, 23 maio 2017.

SUN, Z. et al. Hegyi competition index decomposition to improve estimation accuracy of *Larix olgensis* crown radius. **Ecological Indicators**, v. 143, p. 109322, 2022.

TEIXEIRA, L. H. et al. Phylogenetic distance controls plant growth during early restoration of a semi-arid riparian forest. **Ecological Solutions and Evidence**, v. 3, n. 4, e12181, 17 out. 2022.

TILMAN, D.; ISBELL, F.; COWLES, J. M. Biodiversity and Ecosystem Functioning. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 45, n. 1, p. 471–493, 23 nov. 2014.

TRINDER, C. J.; BROOKER, R. W.; ROBINSON, D. Plant ecology's guilty little secret: understanding the dynamics of plant competition. **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 918–929, ago. 2013.

TROGISCH, S. et al. The significance of tree-tree interactions for forest ecosystem functioning. **Basic and Applied Ecology**, v. 55, p. 33–52, set. 2021

URIARTE, M. et al. A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? **Journal of Ecology**, v. 92, n. 2, p. 348–360, 23 abr. 2004.

VAN DER PLAS, F. Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. **Biological Reviews**, v. 94, n. 4, p. 1220–1245, 6 ago. 2019.

WANG, M. et al. Plant Functional and Phylogenetic Diversity Regulate Ecosystem Multifunctionality in Semi-Arid Grassland During Succession. **Frontiers in Environmental Science**, v. 9, p. 1–13, 2022.

WEBB, C. O. et al. Phylogenies and Community Ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 475–505, nov. 2002.

WEINER, J. Asymmetric competition in plant populations. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 5, n. 11, p. 360–364, nov. 1990.

WEISKITTEL, A. R. et al. **Forest Growth and Yield Modeling**. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd, 2011.

WRIGHT, S. J. et al. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. **Ecology**, v. 91, n. 12, p. 3664–3674, dez. 2010.

YANG, J. et al. Functional and phylogenetic assembly in a Chinese tropical tree community across size classes, spatial scales and habitats. **Functional Ecology**, v. 28, n. 2, p. 520–529, 2014.

ZEIDE, B. Analysis of Growth Equations. **Forest Science**, v. 39, n. 3, p. 594–616, 1993.

ZHANG, H. et al. Neighborhood Diversity Promotes Tree Growth in a Secondary Forest: The Interplay of Intraspecific Competition, Interspecific Competition, and Spatial Scale. **Plants**, v. 13, n. 14, p. 1994, 21 jul. 2024.

ZHENG, L. T. et al. Neighborhood interactions and environment modulate individual-level trait correlations and divergent functional trade-offs among co-occurring trees. **Journal of Plant Ecology**, v. 18, n. 6, 10 out. 2025.

ZIMMERMAN, D. L. et al. Parametric modelling of growth curve data: An overview.
Test, v. 10, n. 1, p. 1–73, jun. 2001.

MATERIAL SUPLEMENTAR CAPÍTULO 2

1. DESENVOLVIMENTO DOS MODELOS DE CRESCIMENTO INDEPENDENTES DA IDADE

Em florestas naturais a idade das árvores raramente é utilizada como variável independente em modelos de crescimento e produção. Nessas situações, a alternativa consiste na adoção de modelos do tipo *age-independent* (Burkhart; Tomé, 2012; Ciceu et al., 2022). Esses modelos são derivados a partir da solução da equação de crescimento ao expressar a idade (t) como variável dependente. A solução obtida é então substituída na função de crescimento tradicional, resultando numa formulação que descreve o crescimento para o intervalo de desenvolvimento definido como $(t + a)$.

A formulação de funções de crescimento independentes da idade baseia-se na eliminação explícita da variável tempo (t) por meio da sua reexpressão em função do estado observado da variável resposta. Esse procedimento, conforme proposto por Tomé et al. (2006), consiste em (i) isolar a equação de crescimento original e (ii) substituir essa expressão na função avaliada em $t + a$, onde a representa o intervalo de projeção. O resultado é uma equação de diferença na qual o estado futuro é descrito diretamente como função do estado atual, sem dependência explícita da idade. Considerando a função de Gompertz, tem-se inicialmente:

$$Y(t) = A e^{-ce^{-kt}}$$

em que $Y(t)$ é a variável de interesse no tempo t , A é a assíntota superior, e c e k são parâmetros positivos associados à forma e à taxa de crescimento.

O primeiro passo consiste em isolar t em função de Y_t . Partindo da equação:

$$Y_t = A e^{-ce^{-kt}}$$

divide-se ambos os lados por A :

$$\frac{Y_t}{A} = e^{-ce^{-kt}}$$

Aplicando logaritmo natural:

$$\ln\left(\frac{Y_t}{A}\right) = -ce^{-kt}$$

Isolando o termo exponencial:

$$e^{-kt} = -\frac{1}{c} \ln\left(\frac{Y_t}{A}\right)$$

Aplicando novamente logaritmo natural:

$$-kt = \ln\left(-\frac{1}{c} \ln\left(\frac{Y_t}{A}\right)\right)$$

e, portanto, isolando t :

$$t = -\frac{1}{k} \ln\left(-\frac{1}{c} \ln\left(\frac{Y_t}{A}\right)\right)$$

Na sequência, considera-se a função de Gompertz no tempo $t + a$:

$$Y_{t+a} = Ae^{-ce^{-k(t+a)}}$$

O termo exponencial pode ser reescrito como:

$$e^{-k(t+a)} = e^{-kt} \cdot e^{-ka}$$

Substituindo na equação:

$$Y_{t+a} = Ae^{-c} e^{-kt} e^{-ka}$$

Agora substitui-se e^{-kt} pela expressão previamente obtida:

$$Y_{t+a} = Ae^{[-c(-\frac{1}{c}\ln(\frac{Y_t}{A}))e^{-ka}]}$$

Simplificando o termo interno:

$$Y_{t+a} = Ae^{[\ln(\frac{Y_t}{A})e^{-ka}]}$$

Utilizando a propriedade $\exp(\ln(x) \cdot b) = x^b$, obtém-se a forma final:

$$Y_{t+a} = A \left(\frac{Y_t}{A} \right)^{e^{-ka}}$$

Essa expressão corresponde à forma independente da idade da função de Gompertz. Nessa parametrização, o valor futuro Y_{t+a} depende exclusivamente do estado atual Y_t , do intervalo de projeção a e dos parâmetros do modelo, eliminando a necessidade de conhecer ou estimar a idade t . Do ponto de vista aplicado, essa reformulação é útil em ecossistemas florestais tropicais e formações inequiduais, onde a idade é frequentemente desconhecida ou não representa adequadamente a dinâmica de crescimento. Além disso, a estrutura da equação permite incorporar variáveis ambientais e estruturais diretamente nos parâmetros (por exemplo, k como função de clima, solo ou competição), mantendo a consistência biológica do modelo. Finalmente, desde que tais parâmetros sejam definidos em função de variáveis invariantes no tempo, a equação resultante apresenta invariância em relação ao intervalo de projeção, garantindo coerência nas estimativas em diferentes escalas temporais.

2. Desenvolvimento dos modelos de crescimento independentes da idade

As estimativas dos parâmetros dos modelos de crescimento evidenciam diferenças importantes tanto na significância estatística quanto na plausibilidade biológica das funções ajustadas. De modo geral, a maioria dos parâmetros estimados apresentou alta significância estatística ($p < 0.001$), indicando forte suporte dos dados para a estrutura funcional dos modelos.

Nos modelos de Gompertz e Logístico, os parâmetros associados à assíntota (A) e à taxa de crescimento (k) foram altamente significativos e apresentaram baixos erros padrão, sugerindo estimativas estáveis e boa capacidade de ajuste. O modelo de Chapman–Richards, embora mais parametrizado, também apresentou todos os coeficientes significativos, incluindo o parâmetro de forma (m), indicando flexibilidade adicional na representação da curvatura do crescimento.

O modelo de Lundqvist–Korf apresentou parâmetros estatisticamente significativos; no entanto, o valor estimado do parâmetro de forma ($m \approx 0.98$) sugere uma forma funcional próxima de casos limite, o que pode indicar redundância paramétrica ou menor flexibilidade em relação a outras funções sigmóides.

Em contraste, o modelo de Hossfeld apresentou parâmetros associados à assíntota (A) e ao coeficiente c não significativos ($p > 0.05$), acompanhados de erros padrão elevados e estimativas de grande magnitude. Esse padrão indica instabilidade na estimação e sugere que o modelo não foi capaz de capturar adequadamente a estrutura dos dados, corroborando seu baixo desempenho observado na comparação via AICc.

De forma geral, os resultados reforçam a superioridade dos modelos de Gompertz e Chapman–Richards, que combinam significância estatística dos parâmetros com coerência biológica e estabilidade numérica, sendo mais adequados para descrever a dinâmica de crescimento observada.

Tabela S1. Resultado do ajuste dos modelos de crescimento sem uso de covariáveis para o crescimento em diâmetro em uma área de Cerradão, Tocantins.

Modelo	Coeficientes	Estimativa	Erro padrão	t-value	p-valor
Lundqvist-Korf	A	51.35	3.524	14.57	<2e-16
	k	0.01037	0.00122	8.474	<2e-16
	m	0.9816	0.00084	1168.72	<2e-16
Gompertz	A	60.98	4.097	14.88	<2e-16
	k	0.01416	0.00073	19.31	<2e-16
Logístico	A	47.78	1.575	30.34	<2e-16
	k	0.03085	0.00088	35.25	<2e-16
Chapman-Richards	A	55.475	4.61814	12.012	< 2e-16
	k	0.01771	0.00303	5.849	5.71E-09
	m	1.20922	0.17371	6.961	4.45E-12
Hossfeld	A	22970	77380	0.297	0.767
	c	19360	44390	0.436	0.663
	k	1.313	0.1109	11.842	<2e-16

Em que: A , k , m , c são os coeficientes do modelo. São apresentados os coeficientes, suas estimativas, erros padrão, valores de estatística t e respectivos p-valores. Parâmetros estatisticamente significativos ($p < 0.05$) indicam suporte dos dados para a estrutura do modelo. A presença de altos erros padrão e coeficientes não significativos sugere instabilidade na estimação e possível inadequação do modelo aos dados.

A comparação entre modelos de crescimento foi realizada com base no Critério de Informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc), permitindo avaliar o balanço entre qualidade de ajuste e complexidade paramétrica. Os resultados indicam que

os modelos de Gompertz e Chapman–Richards apresentaram desempenho substancialmente superior em relação às demais alternativas, com valores de ΔAICc inferiores a 2, o que sugere suporte empírico equivalente entre esses dois modelos.

O modelo de Gompertz apresentou o menor valor de AICc (7126.41), sendo, portanto, o modelo mais parcimonioso entre os avaliados. No entanto, o modelo de Chapman–Richards apresentou valor de AICc muito próximo ($\Delta\text{AICc} = 0.33$), com peso de Akaike ($\text{AICcWt} = 0.46$) comparável ao do modelo de Gompertz ($\text{AICcWt} = 0.54$), indicando que ambos os modelos descrevem adequadamente a dinâmica de crescimento observada.

Em contraste, os modelos Logístico e de Hossfeld apresentaram valores de ΔAICc superiores a 10, indicando suporte empírico substancialmente inferior. O modelo de Lundqvist–Korf apresentou desempenho significativamente pior ($\Delta\text{AICc} > 800$), sendo claramente inadequado para descrever os dados analisados.

De forma geral, os resultados evidenciam que funções sigmóides assimétricas, como Gompertz e Chapman–Richards, são mais adequadas para capturar a dinâmica de crescimento do sistema estudado, possivelmente devido à sua maior flexibilidade na representação da fase inicial de crescimento e da aproximação à assíntota.

Tabela S2. Comparação entre modelos de crescimento ajustados com base no Critério de Informação de Akaike corrigido (AICc), para vegetação arbórea em Cerradão – Tocantins.

Modelo	K	AICc	ΔAICc	AICcWt	Cum.Wt	LL
Gompertz	3	7126.41	0	0.54	0.54	-3560.2
Chapman-Richards	4	7126.74	0.33	0.46	1	-3559.36
Logístico	3	7144.88	18.47	0	1	-3569.43
Hossfeld	4	7163.25	36.85	0	1	-3577.62
Lundqvist-Korf	4	7999.07	872.66	0	1	-3995.53

K representa o número de parâmetros do modelo; ΔAICc corresponde à diferença em relação ao modelo com menor AICc ; AICcWt indica o peso de Akaike, interpretado como a probabilidade relativa de cada modelo ser o melhor entre o conjunto avaliado; Cum.Wt

representa o peso acumulado; LL corresponde ao logaritmo da verossimilhança. Modelos com $\Delta AICc < 2$ são considerados estatisticamente equivalentes em termos de suporte empírico.

A inclusão das covariáveis de vizinhança resultou em melhorias significativas no ajuste dos modelos de crescimento em todas as escalas espaciais avaliadas (Tabela S1). A comparação entre os modelos basais e os modelos completos, realizada por meio do teste da razão de verossimilhança (Likelihood Ratio Test), indicou que a incorporação do Índice de Competição de Hegyi, da distância filogenética média e de sua interação aumentou significativamente a capacidade explicativa dos modelos para os três raios de vizinhança considerados.

O maior ganho foi observado para a vizinhança de 10 m, na qual a inclusão das covariáveis reduziu o AIC de 5099,49 para 5001,03 e produziu um incremento de 52,23 unidades na log-verossimilhança ($LR = 104,46$; $p < 0,0001$). Para a escala de 5 m, também foi observada melhora substancial do ajuste, com redução de 58,59 unidades no AIC e aumento significativo da log-verossimilhança ($LR = 66,59$; $p < 0,0001$). Já para a escala de 2,5 m, embora o modelo completo tenha apresentado ajuste significativamente superior ao modelo basal ($LR = 9,75$; $p = 0,076$), o ganho obtido foi consideravelmente menor, refletido pela redução de apenas 1,9 unidades no AIC.

De modo geral, os resultados indicam que as variáveis de vizinhança fornecem informação adicional relevante para explicar o crescimento em diâmetro além daquela já capturada pelos efeitos aleatórios específicos de espécie. Além disso, a magnitude dos ganhos observados sugere que os processos associados à competição e à estrutura filogenética da vizinhança são mais bem representados em escalas espaciais intermediárias e amplas (5–10 m) do que em microescala (2,5 m).

Tabela S3. Comparação entre o modelo basal e o modelo com covariáveis de vizinhança para diferentes raios de influência (2.5 m, 5 m e 10 m), para vegetação arbórea em Cerradão – Tocantins.

Raio (m)	Modelo	gl	AIC	BIC	LogLik	LR	p-valor
10	Basal	7	5099.49	5137.70	-2542.74	-	-
10	Completo	10	5001.03	5055.62	-2490.51	104.46	<0.0001
5	Basal	6	5073.07	5105.82	-2530.53	-	-
5	Completo	10	5014.48	5069.06	-2497.24	66.59	<0.0001
2,5	Basal	7	4497.89	4555.44	-2336.95	-	-
2,5	Completo	10	4495.99	4549.64	-2232.07	9.75	0.076

3. Estrutura geral da vegetação

Ao longo das três campanhas (2012, 2020 e 2023), a vegetação manteve a densidade de indivíduos e a riqueza de espécies estáveis, com cerca de 1.135–1.229 árvores/ha, distribuídas em 34 a 35 famílias e 69 a 70 espécies. As famílias mais ricas foram Fabaceae, seguida por Chrysobalanaceae, Malpighiaceae e Melastomataceae, enquanto Myrtaceae, Melastomataceae, Annonaceae e Lauraceae concentraram as maiores densidades. As espécies dominantes ao longo do período incluíram *Myrcia fenzliana*, *Emmotum nitens*, *Miconia albicans* e *Tapirira guianensis*. A distribuição diamétrica exibiu o padrão típico em J invertido, sem diferenças significativas entre os inventários (teste KS, $p > 0,05$), com mais de 50% dos indivíduos na primeira classe de DAP e menos de 3% acima de 30 cm. A estrutura vertical também se manteve semelhante entre campanhas ($p > 0,05$), com mais de 80% dos indivíduos entre 5 e 11 m de altura e apenas ~1% acima de 19 m (Oliveira et al., 2024).

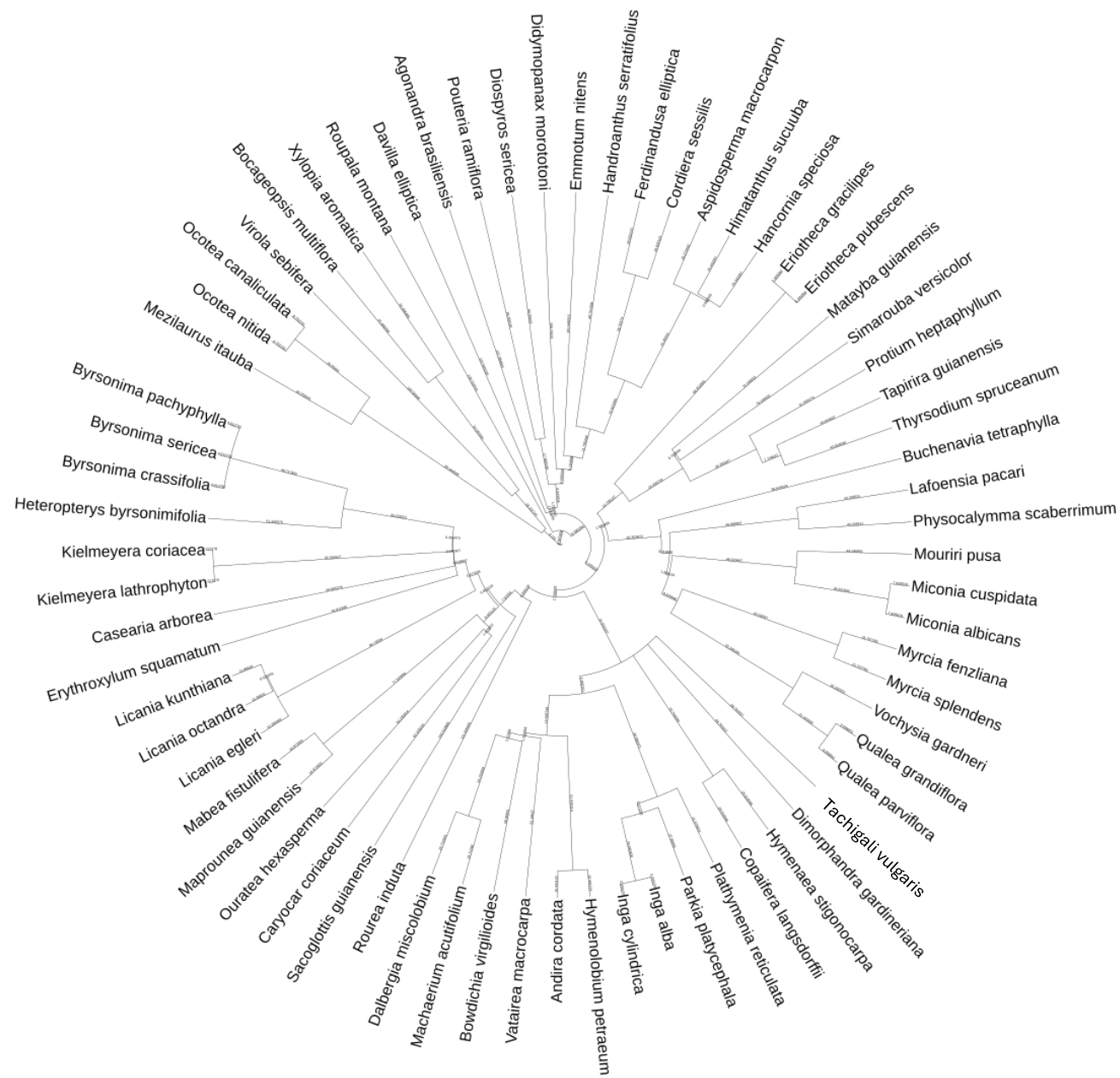


Figura S1. Árvore filogenética das espécies arbóreas amostradas em 12 ha de Cerradão, Parque Estadual do Lajeado – Tocantins, representando as relações evolutivas utilizadas para o cálculo das métricas de distância filogenética. Os ramos refletem a divergência evolutiva entre as espécies, e o comprimento dos ramos é proporcional à distância filogenética entre os táxons. Essa estrutura foi utilizada como base para o cálculo da distância filogenética média entre vizinhos e para a derivação dos cenários empregados nas análises de crescimento.

a)

$\chi^2_{\text{Friedman}}(2) = 30.26, p = 2.68\text{e-}07, \widehat{W}_{\text{Kendall}} = 7.61\text{e-}03, \text{CI}_{95\%} [3.83\text{e-}03, 1.00], n_{\text{pairs}} = 1,988$

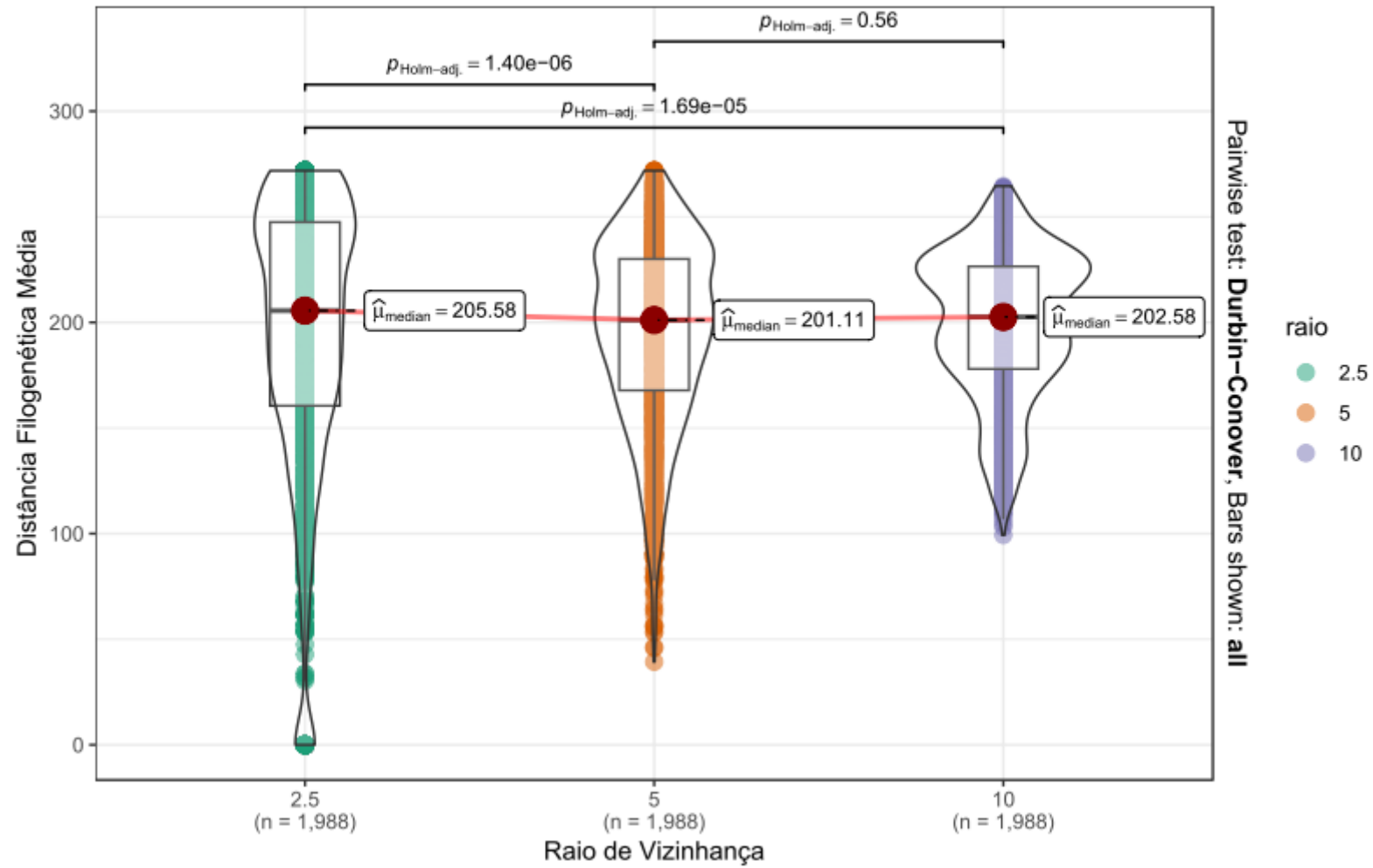


Figura S2. Distribuição da distância filogenética média entre vizinhos em três escalas espaciais de raio (2,5 m, 5 m e 10 m), para a vegetação arbórea em Cerradão – Tocantins. As distribuições são representadas por gráficos de violino com sobreposição de boxplots; os pontos indicam observações individuais e o ponto vermelho representa a mediana estimada para cada grupo (2,5 m = 205,58; 5 m = 201,11; 10 m = 202,58). As diferenças entre escalas foram avaliadas por teste de Friedman para amostras pareadas ($\chi^2 = 30,26$; $p = 2,68 \times 10^{-7}$), indicando diferença significativa entre os raios de vizinhança. As comparações múltiplas foram realizadas pelo teste pós-hoc de Durbin–Conover com ajuste de Holm, revelando diferenças significativas entre os raios de 2,5 m e 5 m ($p = 1,40 \times 10^{-6}$) e entre 2,5 m e 10 m ($p = 1,69 \times 10^{-5}$), enquanto não foram observadas diferenças significativas entre 5 m e 10 m ($p = 0,56$). O coeficiente de concordância de Kendall indicou tamanho de efeito muito baixo ($W = 7,61 \times 10^{-3}$). O número de observações pareadas por grupo ($n = 1.988$) é apresentado abaixo de cada classe de raio.

b)

$\chi^2_{\text{Friedman}}(2) = 4348.50, p = 2.23\text{e-}308, \widehat{W}_{\text{Kendall}} = 1.00, \text{CI}_{95\%} [1.00, 1.00], n_{\text{pairs}} = 2,175$

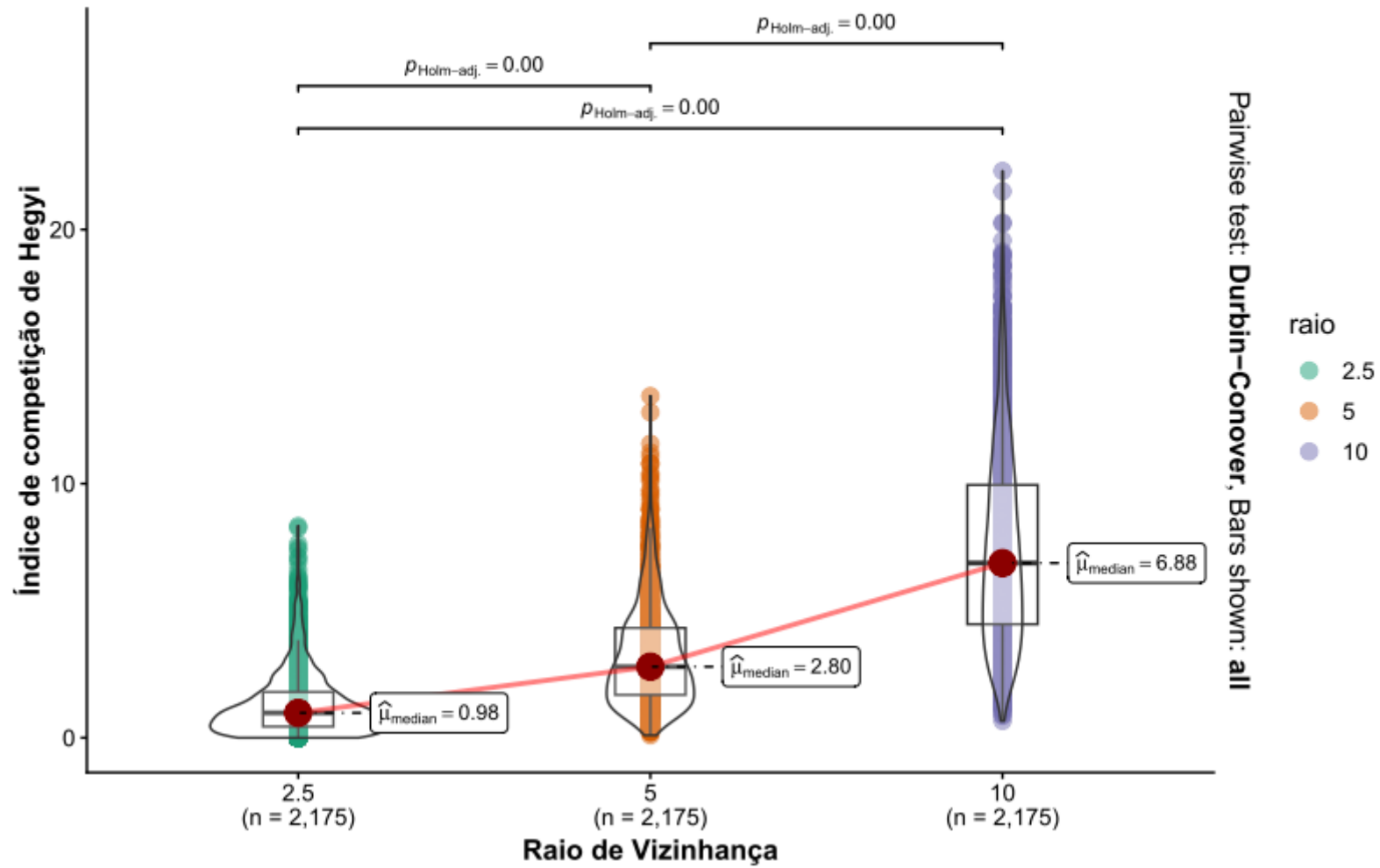


Figura S3. Distribuição do índice de competição de Hegyi em três escalas espaciais de vizinhança (2,5 m, 5 m e 10 m), para a vegetação arbórea em Cerradão – Tocantins. As distribuições são representadas por gráficos de violino com sobreposição de boxplots; os pontos representam observações individuais e o ponto vermelho indica a mediana estimada para cada escala (2,5 m = 0,98; 5 m = 2,80; 10 m = 6,88). Diferenças globais entre os raios foram avaliadas pelo teste não paramétrico de Friedman para medidas repetidas ($\chi^2 = 4348,50$; $p < 2,23 \times 10^{-308}$), indicando forte efeito da escala espacial sobre o índice de competição ($W_{Kendall} = 1,00$). Comparações pareadas foram realizadas pelo teste pós-hoc de Durbin–Conover com ajuste de Holm, revelando diferenças significativas entre todas as escalas espaciais ($p < 0,001$). O número de observações por grupo é apresentado abaixo de cada classe de raio.

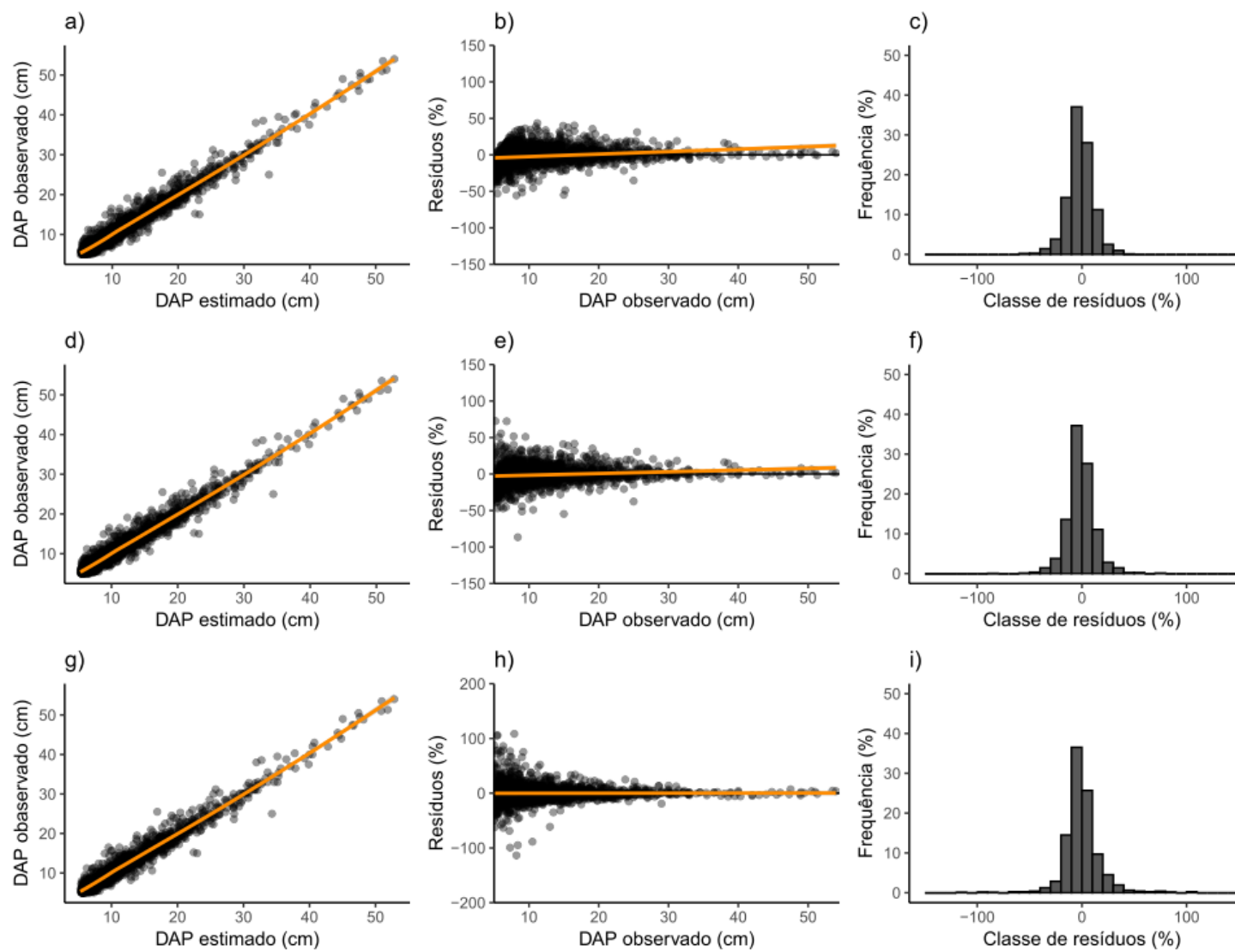
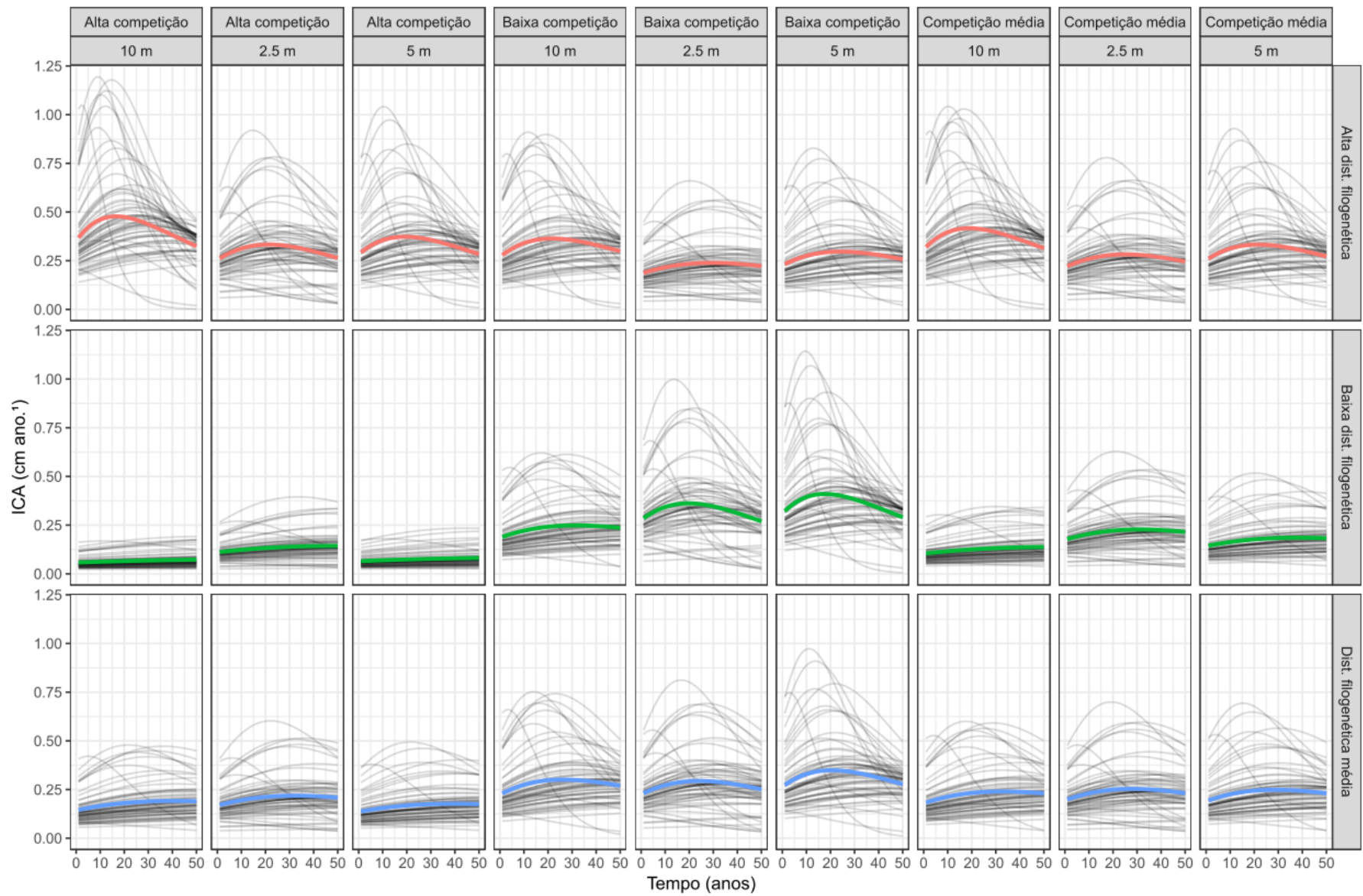


Figura S4. Análise gráfica do ajuste e dos resíduos para a estimativa do DAP (diâmetro à altura do peito), para a vegetação arbórea em Cerradão – Tocantins. As linhas representam diferentes modelos ou métodos avaliados: (a-c) Modelo para o raio de 10 m; (d-f) Modelo para o raio de 5 m; (g-i) Modelo para o raio de 2,5 m. (a, d, g): Dispersão entre o DAP observado (cm) e o DAP estimado (cm). A linha laranja indica a linha de regressão entre valores estimados e observados. (b, e, h): Distribuição dos resíduos relativos (%) em função do DAP observado (cm). A linha laranja indica a linha de regressão entre o DAP observado e os resíduos, permitindo identificar tendências de subestimação ou superestimação (viés) ao longo das classes de diâmetro. (c, f, i): Histogramas de frequência (%) para as classes de resíduos relativos. Demonstram a concentração do erro e a aderência à distribuição normal, onde picos mais estreitos e centralizados no zero indicam modelos com maior acurácia.



Distância filogenética — Alta dist. filogenética — Baixa dist. filogenética — Dist. filogenética média

Figura S5. Dinâmica temporal do incremento corrente anual (ICA, cm ano^{-1}) simulado a partir dos modelos de crescimento do tipo Gompertz com efeitos mistos, sob cenários contrastantes de competição e distância filogenética, em diferentes escalas espaciais de vizinhança (2,5 m, 5 m e 10 m), para a vegetação arbórea em Cerradão – Tocantins. As linhas finas representam as trajetórias individuais simuladas para cada espécie (incluindo efeitos aleatórios), enquanto as linhas espessas indicam a média do ICA por nível de distância filogenética. Os cenários de competição (baixa, média e alta) e de distância filogenética (baixa, média e alta) foram definidos com base em valores padronizados (percentis, 10, 50 e 90) das variáveis de entrada, incluindo suas interações no parâmetro de taxa de crescimento. As simulações foram realizadas ao longo de 50 anos, partindo de um diâmetro inicial de 5 cm. O arranjo em painéis permite avaliar como a intensidade competitiva, a estrutura filogenética da vizinhança e a escala espacial interagem para modular o crescimento diamétrico ao longo do tempo.

CAPÍTULO 3: DESVENDANDO OS FATORES ECOLÓGICOS DA HIPERDOMINÂNCIA DE PLANTAS LENHOSAS NO CERRADO: UMA DISSOCIAÇÃO ENTRE ABUNDÂNCIA E BIOMASSA EM FORMAÇÕES FLORESTAIS E SAVÂNICAS

1. Introdução e Contextualização

A hiperdominância é um fenômeno macroecológico recorrente em ecossistemas tropicais, no qual uma fração muito pequena do pool regional de espécies (tipicamente entre 2% e 7%) concentra cerca de 50% da abundância ou da biomassa total em escala geográfica ampla. Embora esse padrão já tenha sido amplamente descrito na Amazônia, os mecanismos que determinam sua ocorrência e intensidade permanecem pouco compreendidos em biomas heterogêneos e sazonais, como o Cerrado brasileiro.

O Cerrado é caracterizado por um mosaico de formações campestres, savânicas e florestais, moldadas por gradientes edáficos, regime de fogo e disponibilidade hídrica. Essa heterogeneidade ambiental levanta a questão de saber se a dominância numérica (abundância) se traduz diretamente em dominância funcional (biomassa acima do solo), e se os padrões observados resultam de processos estocásticos (Teoria Neutra) ou determinísticos (Teoria do Nicho e complementaridade ecológica).

2. Objetivos e Questões de pesquisa

O objetivo principal do estudo é investigar como fatores ecológicos, como a riqueza de espécies e a área basal, determinam a ocorrência e a intensidade da hiperdominância de espécies lenhosas e palmeiras nas formações florestais e savânicas do Cerrado, avaliando simultaneamente a hiperdominância em abundância (Ha) e em biomassa (Hb).

O estudo buscou responder a três perguntas centrais:

1. As espécies hiperdominantes em abundância (Ha) são as mesmas que dominam em biomassa acima do solo (Hb)?
2. Quais componentes estruturais e florísticos da comunidade regulam a ocorrência e a intensidade da hiperdominância nas formações florestais e savânicas?

3. O aumento na riqueza de espécies não hiperdominantes reduz ou intensifica a magnitude da hiperdominância?

3. Material e Métodos

Os dados foram extraídos do Inventário Florestal Nacional (IFN) do Brasil, distribuídos em malha regular de 20 km. Foram utilizadas **6.279 unidades amostrais** (parcelas de 1.000 m²), sendo **1.804 em Formações Florestais (FF)** e **4.475 em Formações Savânicas (SF)**. Foram incluídos indivíduos lenhosos e palmeiras arborescentes com DAP ≥ 10 cm; parcelas com espécies exóticas foram descartadas.

A biomassa acima do solo (AGB) foi estimada pelo modelo alométrico geral de Chave et al. (2014), incorporando DAP, altura total e densidade da madeira (ρ); para palmeiras, aplicou-se a equação exponencial de Goodman et al. (2013). As espécies foram ordenadas de forma decrescente para identificar o grupo responsável pelos primeiros 50% da abundância e da biomassa acumulada.

A modelagem estatística seguiu uma abordagem hierárquica Bayesiana (pacote *brms* em R). A intensidade de H_a foi ajustada por uma distribuição Binomial Negativa com inflação de zeros (ZINB), enquanto a intensidade de H_b utilizou uma distribuição Hurdle Lognormal, com o ID do conglomerado como efeito aleatório para controlar autocorrelação espacial. A ocorrência de hiperdominância foi modelada por distribuição de Poisson.

Os diagnósticos de convergência confirmaram a estabilidade de todos os parâmetros: os valores da estatística de Gelman-Rubin ($\hat{R}$) foram exatamente 1,0 em todos os modelos, e os tamanhos efetivos de amostra (ESS) superaram 2.000 na maioria dos parâmetros, com mínimos acima de 800, evidenciando robustez analítica na distinção dos filtros bióticos e abióticos.

4. Resultados

No total, foram amostrados 125.494 indivíduos pertencentes a 1.316 espécies nativas. Deste universo florístico, apenas 90 espécies (6,8%) foram classificadas como hiperdominantes em alguma das dimensões analisadas. A análise de rarefação e extrapolação demonstrou de forma inequívoca uma maior riqueza de espécies nas Formações Florestais (1.076 espécies) em comparação às Formações Savânicas (963 espécies).

A proporção de espécies hiperdominantes variou substancialmente conforme o contexto fisionômico: nas Formações Florestais, 6,4% foram hiperdominantes em abundância (Ha) e 4,8% em biomassa (Hb). Nas Formações Savânicas, os índices foram marcadamente menores e simétricos, registrando 2,2% para ambas as métricas. Apenas 2% das espécies totais demonstraram hiperdominância simultânea em abundância e biomassa nas duas formações, revelando uma nítida dissociação ecológica entre as dimensões de dominância.

Tabela 4. Distribuição de espécies hiperdominantes em abundância (Ha) e biomassa (Hb) nas Formações Florestais e Savânicas do Cerrado.

Formação Vegetacional	Riqueza Total Amostrada	Hiperdominantes em Abundância (Ha)	Hiperdominantes em Biomassa (Hb)	Interseção (Ha e Hb simultâneas)
Formações Florestais (FF)	1.076 espécies	68 (6,4%)	49 (4,8%)	21 (23,3% do <i>pool</i> dominante)
Formações Savânicas (SF)	963 espécies	29 (2,2%)	29 (2,2%)	6 (6,7% do <i>pool</i> dominante)

Apenas um núcleo restrito de 15 espécies (17% dos hiperdominantes) demonstrou dominância generalizada em todo o bioma, destacando-se táxons como *Astronium fraxinifolium*, *Astronium urundeuva*, *Callisthene fasciculata*, *Copaifera langsdorffii*, *Curatella americana* e *Emmotum nitens*. A maioria das demais espécies apresentou comportamento especialista ou restrito a fisionomias específicas.

Os modelos Bayesianos evidenciaram que a área basal das espécies não hiperdominantes exerceu efeitos contrastantes: uma influência negativa sobre a ocorrência e abundância de Ha (estimativa: -0.11), mas um impacto positivo sobre a intensidade de biomassa de Hb (estimativa: 0.07). A relação entre a riqueza de espécies não hiperdominantes e a intensidade de hiperdominância apresentou comportamento unimodal (efeito quadrático significativo de -0.13 para abundância e -0.10 para biomassa).

5. Discussão

A expressiva dissociação entre dominância numérica e de biomassa sustenta a existência de *trade-offs* funcionais regulando a estrutura das comunidades lenhosas. Espécies exclusivas em abundância (Ha) parecem investir em altas taxas reprodutivas e capacidade de colonização, enquanto especialistas em biomassa (Hb) direcionam recursos ao investimento estrutural durável e ao sequestro de recursos, alcançando grande porte físico mesmo com menor densidade populacional. Essa desconexão contraria premissas puramente neutras e evidencia o papel de filtros bióticos e hierarquias competitivas.

O efeito contrastante da área basal sugere que fisionomias densas e maduras impõem competição assimétrica intensa (sobretudo por luz), reduzindo a abundância geral e o número de espécies hiperdominantes capazes de persistir no talhão. Paralelamente, esses mesmos ambientes de alta produtividade favorecem as poucas espécies dominantes adaptadas à exclusão competitiva, permitindo que atinjam dimensões físicas avantajadas e concentrem os estoques de carbono, em conformidade com a hipótese da razão de massa (*mass ratio hypothesis*) de Grime.

A relação unimodal indica que, em níveis intermediários de riqueza florística, predominam mecanismos de seleção competitiva, nos quais espécies com traços vantajosos maximizam o uso de recursos e acentuam a dominância regional. Já em comunidades de alta biodiversidade, o adensamento de nichos e a complementaridade funcional passam a atenuar a intensidade da dominância, promovendo equilíbrio adaptativo entre espécies comuns e raras.

6. Conclusões e implicações para a conservação

O estudo conclui que a hiperdominância lenhosa no Cerrado não constitui um padrão unidimensional, emergindo da interação entre filtros ambientais sazonais e restrições bióticas que variam entre florestas e savanas. A estabilidade funcional do bioma depende de um equilíbrio dinâmico: enquanto o pequeno grupo de táxons hiperdominantes sustenta os fluxos energéticos e o estoque de biomassa, a vasta gama de espécies raras garante plasticidade, resiliência ecológica e complementaridade funcional diante de distúrbios antrópicos e climáticos.

Diante da acelerada conversão do Cerrado pela expansão agrícola, políticas de manejo sustentável e restauração florestal devem transcender métricas baseadas unicamente em riqueza ou contagem de indivíduos, incorporando a representatividade funcional das fisionomias e garantindo a manutenção simultânea de espécies hiperdominantes-chave e populações raras, condição essencial para a resiliência climática regional e a conservação deste hotspot de biodiversidade global.



Disentangling the ecological drivers of woody plant hyperdominance in the Cerrado: A dissociation between abundance and biomass in forest and savanna formations

Hallefy Junio de Souza^{a,b,c,*}, Eder Pereira Miguel^c, José Roberto Rodrigues Pinto^d, Carlos de Melo e Silva Neto^{e,f}, Mário Lima dos Santos^{a,b}, Renata Dias Françoso^{a,g}

^a Brazilian Forest Service, Brasília 70.818-900, Brazil

^b Inter-American Institute for Cooperation on Agriculture, Brasília 71608-972, Brazil

^c Faculty of Technology, Department of Forest Engineering, University of Brasília, Campus Darcy Ribeiro Asa Norte, Brasília 70910-900, Brazil

^d University of Brasília, Department of Forestry Engineering / Center of Reference in Nature Conservation and Recovery of Degraded Areas, Campus Darcy Ribeiro Asa Norte, Brasília 70910-900, Brazil

^e Federal Institute of Goiás, Innovation Hub, Goiânia, Goiás 74270-040, Brazil

^f State University of Goiás, Ipameri Unit, Ipameri, Goiás 75780-000, Brazil

^g Federal University of Lavras, Department of Forest Sciences, Lavras, Minas Gerais 37200-900, Brazil

ARTICLE INFO

Keywords:

Selection theory
Ecological niche
Ecological plasticity
Dominance

ABSTRACT

The hyperdominance of a few tree species is a recurrent phenomenon in tropical ecosystems, but the mechanisms determining its occurrence and intensity remain poorly understood, especially in heterogeneous biomes such as the Brazilian Cerrado. Using data from 6279 sample units from the National Forest Inventory, we investigated patterns and ecological determinants of hyperdominance in abundance (Ha) and aboveground biomass (Hb) in forest (FF) and savanna (SF) formations. We recorded 125,494 individuals belonging to 1316 native species, of which 90 (6.8%) were hyperdominant. Hyperdominance was more frequent in FF (Ha: 6.4%; Hb: 4.8%) than in SF (2.2% in both). Only 2% of species were simultaneously hyperdominant in abundance and biomass, revealing distinct ecological strategies underlying each dimension of dominance. The unimodal relationship between the richness of non-hyperdominant species and hyperdominance intensity supports the combined action of selection and niche complementarity processes, contradicting purely neutral expectations. Basal area had contrasting effects (negative on Ha but positive on Hb) reflecting the divergent role of vegetation structure in each metric. Our results indicate that hyperdominance in the Cerrado arises from the interaction between abiotic and biotic filters varying with the vegetation formation context. The dissociation between abundance and biomass demonstrates that different ecological mechanisms underpin dominance in forest and savanna formations, highlighting that the biome's functional stability depends on the balance between dominant and rare species. These findings improve understanding of community assembly mechanisms and provide guidance for conservation and management in heterogeneous tropical ecosystems.

1. Introduction

Savannas and tropical forests are fundamental to global climate regulation and are home to an immense diversity of species (Terra et al., 2021; Zimbres et al., 2021). However, this floristic richness is not evenly distributed. It is characterized by the coexistence of locally dominant species and many rare species (MacArthur, 1965; Preston, 1948). While dominance refers to species that exhibit high abundance or basal area

within a specific community, hyperdominance is a distinct macroecological phenomenon. Hyperdominance occurs when a very small fraction of the regional species pool accounts for approximately 50% of the total individuals or biomass across a large geographic scale (Alvarez et al., 2025; Ter Steege et al., 2013). These hyperdominant taxa concentrate a disproportionate influence on ecosystem functions, such as biomass stock, abundance, and fruit production (Fauset et al., 2015; Rodrigues et al., 2019). The ecological role of dominant and rare species

* Corresponding author at: Brazilian Forest Service, Brasília 70.818-900, Brazil.
E-mail address: hallefyj.souza@gmail.com (H.J. de Souza).

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2026.123693>

Received 7 November 2025; Received in revised form 6 March 2026; Accepted 9 March 2026

Available online 18 March 2026

0378-1127/© 2026 The Authors. Published by Elsevier B.V. This is an open access article under the CC BY license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

is complementary (Godoy et al., 2020). While hyperdominant species support most ecosystem services, such as carbon storage and primary productivity, rare species enhance the multifunctionality of the community through the diversity of ecological strategies, jointly influencing nutrient cycling and forest resilience to environmental disturbances (Esquivel-Muelbert et al., 2020; Lutz et al., 2018; Poorter et al., 2015; Schietti et al., 2016). Thus, understanding the drivers that regulate hyperdominance is essential for predicting ecosystem responses to environmental changes and supporting conservation strategies in tropical biomes.

Understanding the causes of hyperdominance requires investigating the ecological mechanisms that drive it, i.e., the processes that determine the assembly of plant communities (Letten et al., 2017). These mechanisms result from the interaction between deterministic and stochastic processes. Deterministic processes, based on niche theories, maintain that communities are shaped by differences in the ecological strategies of species in the face of biotic (competition and facilitation) and abiotic constraints related to environmental filtering (Adler et al., 2007; Jabot and Chave, 2011). Niche complementarity, resulting from differentiation in resource use strategies and responses to environmental factors, favours the coexistence of multiple species and modulates the relative distribution of abundance among them (Godoy et al., 2020; Jabot and Chave, 2011; Letten et al., 2017). In this context, competition can generate divergence in strategies (limiting similarity; Abrams, 1983) or favour competitive dominance, in which a few species with similar ecological strategies suppress other less fit species (Mayfield and Levine, 2010). At the same time, neutral theory emphasises stochastic processes, such as immigration, mortality and demographic drift, which can determine community assembly and dominance patterns independently of species strategies (Hubbell, 2005). The way these processes interact determines not only which species become dominant, but also how this dominance translates into ecosystem functions, such as biomass storage (Godoy et al., 2020).

The relationship between abundance and ecosystem function, however, is not direct. The contribution of each species to biomass stocks depends not only on the number of individuals, but also on characteristics such as size, life strategy, and growth rate (Fajardo and Velázquez, 2021; Lustosa Junior et al., 2019; Weiskittel et al., 2011; Wright et al., 2010). This pattern of disproportionate contribution to biomass by dominant species is observed globally, including in temperate and boreal forests (Fatunsin et al., 2024; Wang et al., 2011). These dynamics are often explained by the mass ratio hypothesis, which posits that ecosystem processes are primarily driven by the traits of the most abundant species. In addition, niche complementarity suggests that the coexistence of species with diverse resource-use strategies leads to more efficient environmental exploitation and higher overall productivity (Fatunsin et al., 2024; Wang et al., 2011). Specifically, while dominant species provide the structural foundation for biomass storage, the presence of coexisting species with different ecological niches maximizes carbon sequestration by filling available space and utilizing varied resources (Fatunsin, 2025). Thus, very numerous species may have low biomass, while other less abundant ones may dominate the total biomass of the community, demonstrating that hyperdominance is not a one-dimensional phenomenon (Fauset et al., 2015; Rodrigues et al., 2019). The dissociation between hyperdominance in abundance (Ha) and hyperdominance in aboveground biomass (Hb) is therefore a fundamental aspect for understanding the resilience of communities to environmental changes and land use (Rodrigues et al., 2019). While many studies have evaluated hyperdominance using a single metric, a growing body of work has applied multiple metrics, such as abundance, biomass, and basal area, in heterogeneous biomes to better understand species dominance dynamics (Fauset et al., 2015; Fatunsin, 2025). Within this evolving context, it remains essential to identify which structural and environmental factors drive these multi-dimensional patterns in highly heterogeneous ecosystems.

Some studies in other tropical biomes, such as the Amazon, show that

less than 2% of tree species account for half of the total abundance or biomass, revealing the disproportionate effect that a few species have on ecological processes in natural ecosystems (Esquivel-Muelbert et al., 2020; Ter Steege et al., 2013). Recent studies in the Cerrado have also addressed hyperdominance and found similar patterns to those in the Amazon Biome. Specifically, Alvarez et al. (2025) identified that hyperdominance in the Cerrado is defined by a small group of species that holds the majority of the total abundance across the biome, playing a central role in community structure. In a different approach, Terra et al. (2021) investigated functional dominance in neotropical savannas, demonstrating that the concentration of aboveground biomass and productivity in a few species is driven by structural factors and environmental gradients. These studies suggest that while abundance-based hyperdominance is a clear pattern in the Cerrado, the convergence between the number of individuals and biomass stocks may not be uniform across different vegetation formations. Despite this, gaps remain regarding the manifestations of this phenomenon in different vegetation formations and the influence of environmental heterogeneity on the intensity and occurrence of hyperdominance (Terra et al., 2021). It is unclear, for example, whether species that are dominant in abundance are also those that dominate in biomass, or how species richness, tree density, and the basal area of non-dominant species affect these relationships. Recent evidence suggests that environmental and structural heterogeneity may regulate the intensity of hyperdominance, but these interactions still need to be analysed (Hordijk et al., 2025).

The Cerrado, the most biodiverse savanna in the world, presents a mosaic of grassland, savanna, and forest vegetation types influenced by soil gradients, water regimes, and fire (Eiten, 1972; Kuhlmann and Ribeiro, 2016; Ribeiro and Walter, 2008; Roitman et al., 2018). This heterogeneity occurs both between vegetation types and on a small scale, affecting the spatial distribution of species (Oliveira-Filho et al., 2002) as well as the community structure. These processes shape emerging ecosystem properties, such as above-ground carbon stocks (Fauset et al., 2015; Mitchard, 2018; Poorter et al., 2015; Sullivan et al., 2017). The environmental and functional contrasts between forest and savanna formations provide an ideal framework to investigate hyperdominance, as these vegetation types differ fundamentally in tree density, biomass accumulation, and resource competition strategies. While forest formations are characterized by closed canopies and higher biomass density, savanna formations are shaped by fire dynamics and open structures, which likely lead to different mechanisms of species dominance and resource partitioning. Understanding how these distinct ecological contexts regulate hyperdominance patterns is essential for predicting biome responses to environmental changes.

Considering these gaps, we investigated how ecological drivers, such as species richness and basal area, determine the occurrence and intensity of hyperdominance of woody species and tree palms across forest and savanna formations in the Cerrado, simultaneously assessing hyperdominance in abundance (Ha) and biomass (Hb). In this study, the occurrence of hyperdominance refers to the number of hyperdominant species found within a given plot, whereas the intensity of hyperdominance represents the total abundance or biomass concentrated by the individuals of these species. We organised the research around three central questions: (1) Are species that are hyperdominant in abundance also hyperdominant in biomass? (2) Which structural and floristic components of the community regulate the occurrence and intensity of hyperdominance in both forest and savanna formations? (3) Does a greater richness of non-hyperdominant species increase or reduce the extent of hyperdominance (Ha and Hb)?

2. Material and methods

2.1. Study area and sampling process

The study was conducted in the Cerrado Biome (Brazilian savanna), the second largest biome in Brazil and one of the most biodiverse

tropical savannas on the planet, covering approximately 2 million km² and encompassing 12 Brazilian states and the Federal District (Ribeiro and Walter, 2008). The terrain is predominantly gentle to undulating, with altitudes ranging from 300 to 1600 m, and drainage belonging to the main South American river basins (Paraná, Tocantins-Araguaia and São Francisco) (Rocha et al., 2022). The climate is tropical seasonal, with rainy summers and dry winters, with annual rainfall between 800 and 1600 mm and average temperatures of 22–27 °C, with a wide daily temperature range (Alvares et al., 2013). The soils are mostly old, deeply weathered and acidic, with low natural fertility and a predominance of Latosols and Neosols (Alvarez et al., 2025; Reatto et al., 2008).

The vegetation of the Cerrado consists of a mosaic of grassland, savanna and forest formations, which vary according to soil gradients, topography, water availability and fire regime (Eiten, 1972; Ribeiro and Walter, 2008). This environmental heterogeneity supports a high level of floristic richness, estimated at over 12,000 vascular species, of which around 44% are endemic (Flora e Funga do Brasil, 2023). The grassland formations are dominated by grasses and herbs; the savanna formations combine herbaceous and small woody strata; and the forest formations have a closed canopy and greater accumulation of woody biomass (Ribeiro and Walter, 2008).

Despite its ecological and functional importance, the Cerrado is one of the most threatened biomes in the world, with approximately 55% of its area already converted to agricultural use and less than 10% protected by Conservation Units (Beuchle et al., 2015; Strassburg et al., 2017). The fragmented landscape is repeatedly subjected to anthropogenic fires, posing a threat to local biodiversity (Abreu et al., 2017; Durigan and Ratter, 2016).

The data were obtained from the National Forest Inventory (NFI) database, which follows a standardised protocol for the Cerrado

(Brazilian Forest Service SFB, 2025). Based on the NFI sampling design, the sampling points were distributed on a regular grid (National Grid of Sampling Points – GNPA) with a spacing of 20 km. At each point, a cross-shaped cluster was installed, consisting of four rectangular subunits measuring 1000 m² (20 × 50 m) oriented towards the cardinal points. For this study, we extracted data from 2059 clusters that contained at least one subunit classified in situ as ‘Forest Formation’ (FF) or ‘Savanna Formation’ (SF). Each subunit was treated as an individual sample plot to allow for the distinction between forest and savanna formations when they occurred within the same cluster. To account for the spatial dependence between subunits belonging to the same sampling point, the cluster ID was included as a random effect in the statistical models, totalling 6279 sampling units (1804 in FF and 4475 in SF) (Fig. 1).

In each subunit, only woody individuals and tree-like palms with a diameter at breast height (DBH) ≥ 10 cm were included and identified at the species level. Any sampling unit containing exotic species, identified through the REFLORA Virtual Herbarium database (Flora e Funga do Brasil, 2023), was entirely discarded from the analyses. This rigorous exclusion criteria ensured that the observed patterns of hyperdominance and rarity reflected exclusively the natural assembly processes and evolutionary history of the Cerrado, avoiding the influence of invasive dynamics that do not represent the native biodiversity. According to the NFI protocol, the DBH, total height, and stem height of at least three individuals representative of the upper, middle, and lower strata were measured in each remaining subunit using a clinometer. These reference measurements served as a basis for estimating the height of all other individuals through visual comparison during the inventory process.

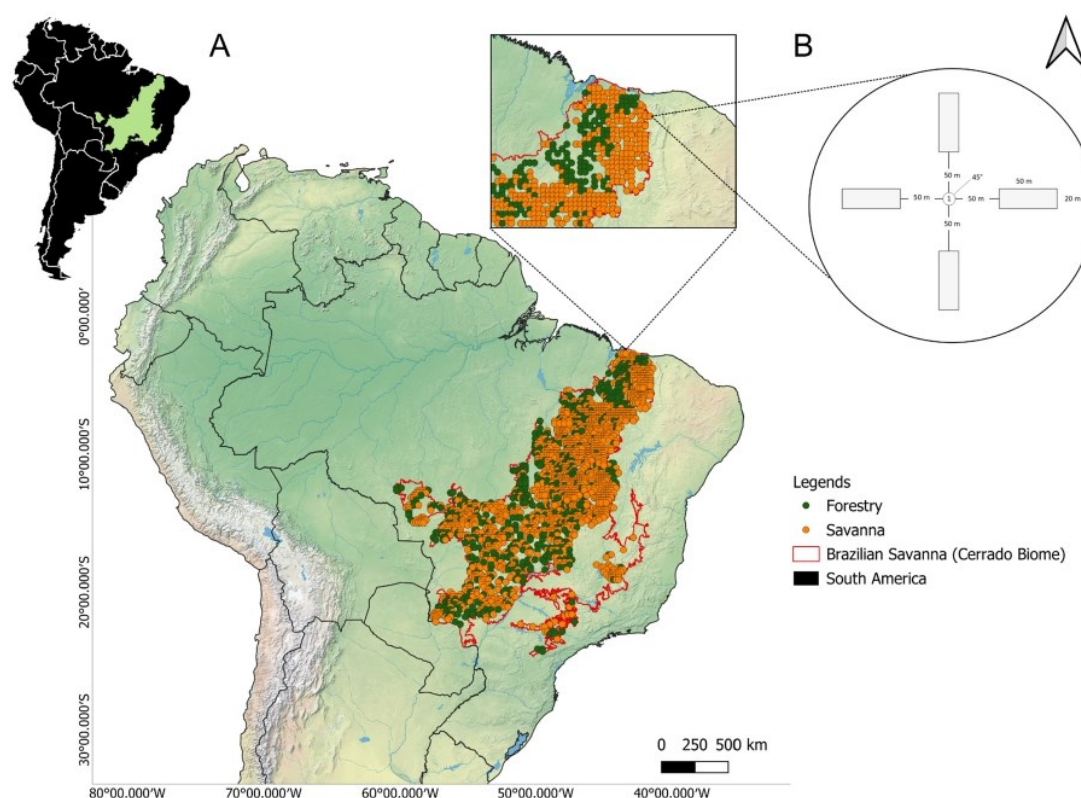


Fig. 1. Spatial distribution of plots in the National Forest Inventory in the Cerrado biome, Brazil. A) The main map shows the location of the plots used in the study, categorised by predominant vegetation type: Forest Formation (dark green circles) and Savanna Formation (orange circles). The Cerrado biome is delimited by the red line. B) Configuration scheme of the sampling unit (cluster). Each cluster consists of four rectangular subunits (20 m × 50 m) arranged perpendicularly around a central point, forming a cross-shaped layout with 50 m spacing between the subunits and the centre of the cluster.

2.2. Estimation of above-ground biomass

To calculate the above-ground biomass (AGB) of woody individuals, we used the general allometric equation proposed by [Chave et al. \(2014\)](#), based on DBH (cm), height (H, m) and wood density (ρ , g cm⁻³). To obtain the wood density of the species, we used the neotropical database of the Global Wood Density Database ([Chave et al., 2009](#)), and we adopted the average of the genus or family whenever information at the species level was not available. Equation used:

$$AGB = 0.0673(\rho \times DBH^2 \times H)^{0.976}$$

To obtain the AGB of tree palms, we used the exponential equation of [Goodman et al. \(2013\)](#), as follows:

$$AGB = \exp^{(-3.3480 + 2.7403 \times \ln(DBH))} / 1000$$

The total AGB per sample unit was obtained by summing the biomass of all woody individuals and tree palms, expressed in t ha⁻¹. The AGB per species was obtained by summing the biomass of all stems of each species.

2.3. Data analysis

We used individual-based rarefaction and extrapolation curves ($q = 0$) to compare species richness between Forest Formations (FF) and Savanna Formations (SF). This approach, following the Hill number framework, standardises richness across unequal sample sizes and estimates p species richness ([Hsieh et al., 2016](#)). The curves were constructed using the method of [Chao et al. \(2014\)](#) and extrapolated up to three times the original sampling effort ([Colwell et al., 2012](#)). Estimates were performed using the iNEXT package ([Hsieh et al., 2016](#)). To ensure robustness, the Hill number was calculated as the average of 100 bootstrap replicates to derive 95% confidence intervals. Differences in species richness between vegetation formations were considered statistically significant ($p < 0.05$) when the confidence intervals did not overlap at the defined comparison point ([Colwell et al., 2012](#)).

To verify whether Ha species are also Hb, we calculated the minimum number of species needed to represent 50% of the total abundance and biomass sampled. This procedure allowed us to evaluate and compare the degree of hyperdominance between the two vegetation formations. Thus, species were classified as hyperdominant if, when ordered in descending order according to their relative contribution, they accumulated the first 50% of the total number of individuals or above-ground biomass ([Bastin et al., 2015](#); [Fauset et al., 2015](#)). Next, we evaluated the number of species exclusive and shared between the two types of hyperdominance and also between vegetation formations (FF and SF) using Venn diagrams constructed with the ggvenn package ([Yan, 2021](#)).

To assess how vegetation formation (FF vs. SF), species richness, and basal area of non-hyperdominant species influence the occurrence and intensity of hyperdominance, we used hierarchical Bayesian models. As previously defined, the occurrence of hyperdominance refers to the number of hyperdominant species in a plot, while intensity represents the total abundance or biomass concentrated by these species. The unique identifier for each cluster was included as a random effect in the models to control for spatial autocorrelation between subunits within the same cluster. The continuous predictor variables were standardised to obtain z-scores, facilitating the comparison of their scales. To capture non-linear patterns, we included a quadratic term for species richness, supported by the humped-back model ([Fraser et al., 2015](#)). We focused on the additive effects of these predictors to identify their independent contributions to hyperdominance patterns across the Cerrado. This additive approach was chosen because our primary objective was to evaluate the general influence of structural and floristic drivers along the environmental gradient, rather than specific context-dependent variations that an interaction term would imply. By maintaining an

additive structure, we ensured a more parsimonious model that facilitates the interpretation of how each ecological factor globally shapes hyperdominance in these heterogeneous landscapes.

The intensity of Ha was modelled with a zero-inflated negative binomial (ZINB) distribution ([Gelman et al., 2013](#); [Zuur and Ieno, 2016](#)). The use of ZINB modelling is indicated for count data with overdispersion and excess zeros, distinguishing structural zeros from those resulting from the counting process ([Warton et al., 2015](#)). The model considered total abundance as the response variable and species richness (with a quadratic term), vegetation formation type (FF vs. SF) and basal area (m²/ha) of non-hyperdominant species as predictors. The biomass (t/ha) of hyperdominant species, a continuous variable with an excess of structural zeros, was modelled with a lognormal hurdle distribution ([Bürkner, 2017](#)). This model combines (i) a hurdle part, which estimates the probability of positive values occurring, and (ii) a lognormal part, which describes the distribution of biomass in cases with values greater than zero ([Feng, 2021](#)). The structure was analogous to that applied for Ha, with the same predictors.

The occurrence of hyperdominance was defined as the number of hyperdominant species present in each plot, considering both Ha and Hb. To model this variable, we used the Poisson distribution, because count-data variance tends to follow the mean, a characteristic compatible with this type of distribution ([Feng, 2021](#); [Warton et al., 2015](#)). This choice ensures an adequate representation of the process underlying the occurrence of hyperdominant species in the communities evaluated. In this model, we maintained the same set of predictors used in previous analyses, ensuring comparability between the different results.

All models were adjusted using the Bayesian approach, using the “brms” package in R ([Bürkner, 2017](#)). For the slope coefficients, we adopted flat priors, taking an initial position of theoretical neutrality on the magnitude of ecological effects. The intercepts received Student-t priors (3, μ , 2.5), with mean μ based on the expected scale of each response variable. The standard deviations of the random effects and the residual variance parameters were regularised with Student-t priors (3, 0, 2.5). The distribution parameters (Negative Binomial shape and zero inflation probabilities) received high uncertainty priors: Gamma (0.01, 0.01) and Beta (1, 1), respectively.

Inferences were based on four Monte Carlo chains via Markov chains with 2000 iterations each, with the initial 1000 discarded as a warm-up period. Model convergence was verified by the Gelman-Rubin statistic (R) and effective sample sizes (ESS). The Gelman-Rubin test compares the variance within and between multiple MCMC chains initiated from different initial values. Values of $R \leq 1.01$ indicate adequate convergence, meaning that the chains mixed satisfactorily and reached a common stationary distribution ([Gelman et al., 2013](#)). The quality of the fit of all models was verified through posterior predictive checks ([Bürkner, 2017](#)). To visualise the ecological relationships, we generated graphs of predicted conditional effects using the “conditional_effects” function from the “brms” package ([Bürkner, 2017](#)). The curves represent the model's mean predictions, keeping the other variables at their mean values, with 95% credible intervals. The axes of the standardised variables were converted back to their original scales to facilitate ecological interpretation. All statistical analyses were conducted in R (R Core Team, 2024). The full reproducible R script used for data processing, hyperdominance classification, and statistical analyses is available in the [Supplementary Material \(Appendix S2\)](#).

3. Results

3.1. Species richness

We recorded 125,494 individuals belonging to 1316 native species (12 exotic species excluded from the analyses) in 627.9 ha of sampled area. In FF, 1076 species were sampled, while in SF this number was lower, at 963 species. Rarefaction and extrapolation analyses revealed clear differences between the formations ([Fig. 2](#)). The curve reached a

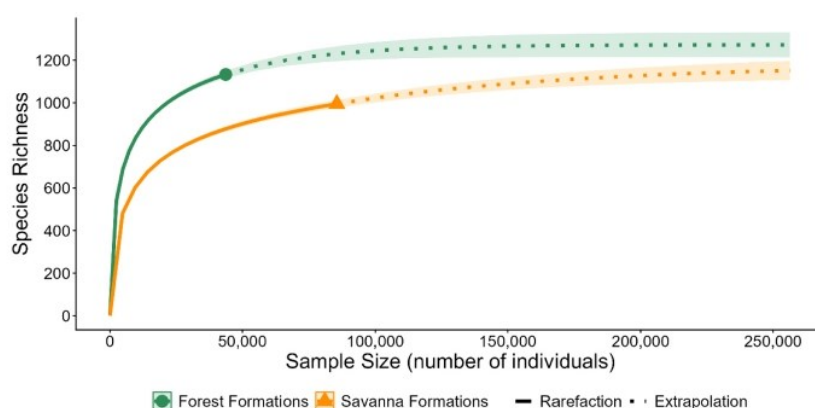


Fig. 2. Rarefaction and extrapolation curves of tree-shrub species richness for forest and savanna formations in the Cerrado biome. Curves are plotted as a function of sample size (number of individuals). Forest formations are shown in green and savanna formations in orange. Solid lines represent rarefaction, whereas dashed lines represent extrapolation. Mean richness estimates are shown as lines, with shaded bands indicating 95% confidence intervals.

higher plateau for both observed and estimated values, reflecting greater species richness in FF compared to SF.

3.2. Hyperdominance of species

Of the 1316 species analysed, 90 (6.8%) were classified as hyperdominant, either in terms of abundance (79 species) or biomass (58 species). As some species were classified in both categories, the sum of the Ha and Hb values exceeds the total number of hyperdominant species (Fig. 3). Of the total 1076 species in FF, 49 (4.8%) were hyperdominant of the Hb type, while 68 species were of the Ha type (6.4%). In SF, the number of hyperdominant species was lower in both metrics, totalling 29 Hb and 29 Ha species, representing 2.2% in both metrics (Table S1 in the supplementary material).

Of the total 90 hyperdominant species, 43% were exclusive to a single type of hyperdominance. FF housed the largest number of exclusive species, with 25 Ha (e.g., *Cecropia pachystachya*, *Spondias mombin*, *Tapirira obtusa*) and 7 Hb (*Apuleia leiocarpa*, *Ceiba pubiflora*, *Couepia grandiflora*, *Hieronyma alchorneoides*, *Hymenaea martiana*,

Micropholis venulosa, and *Qualea ingens*). In contrast, SF had a smaller and more distinct set of specialists, with 5 Ha exclusive species (*Anacardium occidentale*, *Diptychandra aurantiaca*, *Lafoensia pacari*, *Mouriri elliptica*, and *Tabebuia aurea*) and 2 Hb (*Pterodon pubescens* and *Terminalia fagifolia*).

The overlap between dominance metrics within each formation was significant. A total of 21 species (23%), including *Diptyryx alata*, *Handroanthus impetiginosus* and *Calophyllum brasiliense*, were simultaneously Ha and Hb in the FF. On the other hand, six species (6.7%) (*Bowdichia virgilioides*, *Caryocar brasiliense*, *Hirtella ciliata*, *Qualea multiflora*, *Salvertia convallariodora* and *Tachigali subvelutina*) revealed the same double pattern in the SF. The intersections between the formations revealed that some species maintain their importance in different environments. Two species (2.2%), *Plathymenia reticulata* and *Xylopia aromatica*, were Ha in both formations, and two species (2.2%) were Hb in both (*Attalea speciosa* and *Hymenaea stigonocarpa*).

A group of 15 species (17%) emerged as a core of widespread dominance throughout the biome, being hyperdominant in all metrics and formations analysed. This group, composed of species such as *Astronium fraxinifolium*, *Astronium urundeuva*, *Callisthene fasciculata*, *Copaifera langsdorffii*, *Curatella americana*, and *Emmotum nitens*, represents the most structurally widespread and ecologically central species in the biome. The complete list of all 90 hyperdominant species and their detailed categorisation is available in Table S1.

3.3. Occurrence and intensity of hyperdominance

The statistical models revealed distinct and consistent patterns in the drivers of hyperdominance. For the occurrence of hyperdominance in abundance (the number of species Ha), all predictors, Richness, Richness squared, Formation, and Basal Area, showed strong support, with 95% credible intervals that did not include zero. The effect of SF was negative (estimate: -0.23), indicating that, compared to FF, the expected number of species Ha is approximately 21% lower in SF (percentage values were obtained from the exponential transformation of the coefficients). Basal area also had a negative effect (estimate: -0.12), suggesting that for each increase of one standard deviation in basal area, the expected number of species Ha decreases by about 11%.

For the occurrence of hyperdominance in aboveground biomass (the number of Hb species), SF had a weaker negative effect (estimate: -0.06), indicating a reduction of approximately 6% in the expected number of Hb species compared to FF. Basal area, in turn, had a slightly stronger negative effect (estimate: -0.13), suggesting that for each increase of one standard deviation, the expected number of Hb species decreases by about 12% in FF. The hyperdominances of types Ha and Hb responded to the same factors—diversity, vegetation structure, and

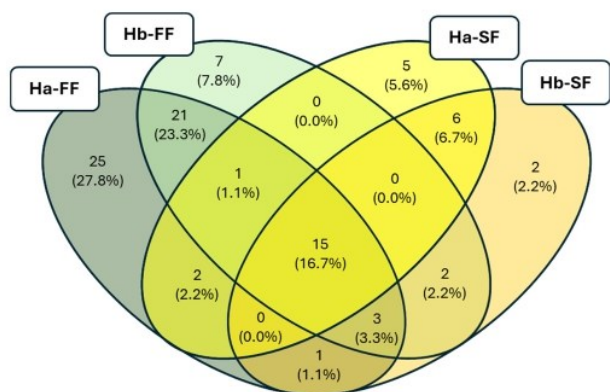


Fig. 3. Venn diagram showing the distribution and overlap of hyperdominant tree species classified by dominance in abundance (Ha) and biomass (Hb) across forest (FF) and savanna (SF) formations in the Cerrado biome, Brazil. Each coloured shape represents one dominance category within a given formation (Ha-FF, Hb-FF, Ha-SF, Hb-SF). Numbers inside each intersection indicate the absolute number of species, while percentages (in parentheses) represent the proportion relative to the total number of hyperdominant species identified across the biome ($n = 90$). Overlapping areas denote species shared between dominance metrics (Ha and Hb), between formations (FF and SF), or both, whereas non-overlapping areas indicate species exclusive to a given metric and formation.

formation type—but with contrasting magnitudes. Abundance was more sensitive to the environmental gradient between FF and SF, while biomass was mainly modulated by basal area, reflecting the direct influence of vegetation structure on biomass dominance.

For the intensity of hyperdominance in abundance, we observed that the predictors Richness, Richness squared, and Basal area were significant (Table 2). Richness had a positive effect (estimate: 0.57), indicating that, keeping the other factors constant, the expected abundance of hyperdominant species increases by 76% with each unit increase in richness. The quadratic effect of Richness was negative (estimate: -0.13), revealing a non-linear relationship: the expected abundance of hyperdominant species increases with richness up to a point, when it begins to slow down (Fig. 4). The expected number of hyperdominant individuals is approximately 19% lower in savanna formations compared to forests. Finally, Basal Area also revealed a negative effect (estimate: -0.11), suggesting that each unit increase in basal area decreases the expected abundance of hyperdominant species by about 10%.

Regarding the intensity of hyperdominance in aboveground biomass (Hb), the results revealed distinct patterns. The richness of non-hyperdominant species and its quadratic term had significant effects, with 95% credible intervals that did not include zero. The coefficient for richness (0.53) indicates that, keeping the other factors constant, the expected biomass of hyperdominant species increases by approximately 70% (ton/ha) for each increase of one standard deviation in richness. This positive relationship suggests that site productivity may act as a shared driver, where environmental conditions that support higher species richness also promote greater biomass accumulation in dominant species. On the other hand, the quadratic effect of richness was negative (estimate: -0.10), corroborating the pattern of saturation at high diversity and indicating that the increase in biomass of hyperdominant species is lower in ultra-diverse communities. Savanna Formations (SF) exhibited a pronounced negative effect (estimate: -0.58), indicating that the biomass of hyperdominant species is approximately 44% lower in SF compared to Forest Formations (FF). In contrast, the basal area of non-hyperdominant species had a positive effect (estimate: 0.07), suggesting that each increase of one standard deviation in the basal area of the non-dominant component is associated with an increase of approximately 7% in the biomass of hyperdominant species (Fig. 5). This synergy indicates that, in the evaluated communities, the structural development of the non-dominant stand does not necessarily

occur at the expense of dominant species biomass, but rather follows a pattern of overall community resource availability.

The integrated analysis of the models indicates a negative relationship between the basal area of non-hyperdominant species and both the occurrence of hyperdominant species and their abundance. Plots with higher basal area of non-hyperdominant species exhibit fewer hyperdominant species and a lower number of hyperdominant individuals. In contrast, the basal area of non-hyperdominant species shows a positive association with hyperdominance expressed in biomass (Hb). Thus, sites characterized by greater development of the non-hyperdominant community tend to support a reduced numerical representation of hyperdominant species, while the hyperdominant taxa present in these sites attain higher individual biomass and contribute disproportionately to total biomass.

Convergence diagnostics confirmed the stability of all parameters. In all models, Gelman-Rubin statistic values (R) were exactly 1.0, indicating that the MCMC chains reached convergence. In addition, effective sample sizes (Bulk-ESS and Tail-ESS) exceeded 2000 for most parameters, with minimum values above 800. The quality of the fit of all models verified through posterior predictive checks (see [Supplementary Material, Figures S5 to S8](#)) confirmed the appropriateness of the specified distributions. These results demonstrate that the sampling of the posterior distributions was robust and efficient, with adequate precision for both the central regions and the tails of the distributions.

4. Discussion

4.1. Correspondence between abundance and biomass hyperdominance

Our findings reveal that hyperdominance in abundance and biomass rarely coincide for the same species when evaluated across forest and savanna formations, addressing our first research question regarding the independence of these dominance metrics. At a comparative scale, the Cerrado falls within the range reported for other tropical biomes, such as the Amazon, where hyperdominant species typically represent between 2 and 7 % of the total flora (Fauset et al., 2015). Notably, species that are simultaneously hyperdominant in abundance and biomass across both formations account for less than 2 % of the total sample species, underscoring the rarity of taxa with sufficient ecological plasticity to sustain high dominance across multiple functional dimensions and vegetation types. Although overlap between abundance and biomass

Table 2

Bayesian models of occurrence of hyperdominant species in abundance and biomass for forest formations and savanna formations in the Cerrado biome, Brazil.

Occurrence: Hyperdominance in Abundance							
Predictors	Estimate	Standard Error	95% CI Lower	95% CI Upper	ˆR	Bulk_ESS	Tail_ESS
Intercept	1.19	0.03	1.14	1.24	1	1910	2224
Species richness	0.59	0.02	0.55	0.62	1	2397	2587
Species richness ²	-0.12	0.01	-0.14	-0.11	1	3159	2717
Savanna formation	-0.23	0.03	-0.26	-0.15	1	1990	2583
Basal area (m ² /ha)	-0.12	0.01	-0.15	-0.1	1	2927	2292
Random effects	Estimate	Standard Error	95% CI Lower	95% CI Upper	ˆR	Bulk_ESS	Tail_ESS
Intercept (clusters)	0.6	0.02	0.57	0.63	1.01	922	1832
Occurrence: Hyperdominance in Aboveground Biomass							
Predictors	Estimate	Standard Error	95% CI Lower	95% CI Upper	ˆR	Bulk_ESS	Tail_ESS
Intercept	0.94	0.03	0.89	0.99	1	2818	2621
Species richness	0.6	0.02	0.56	0.63	1	4163	3568
Species richness ²	-0.13	0.01	-0.14	-0.11	1	5367	3363
Savanna formation	-0.06	0.03	-0.12	-0.01	1	3341	3222
Basal area (m ² /ha)	-0.13	0.02	-0.16	-0.1	1	5329	2976
Random effects	Estimate	Standard Error	95% CI Lower	95% CI Upper	ˆR	Bulk_ESS	Tail_ESS
Intercept (clusters)	0.55	0.02	0.52	0.58	1	1463	2291

CI: Credible interval. Bulk_ESS: Effective sample size for central tendency estimates. Tail_ESS: Effective sample size for distribution extreme estimates. R: MCMC model convergence statistic, where values ≤ 1.01 indicate adequate convergence. The variable "Savanna Formation" is a contrast in relation to the "Forest Formation" base.

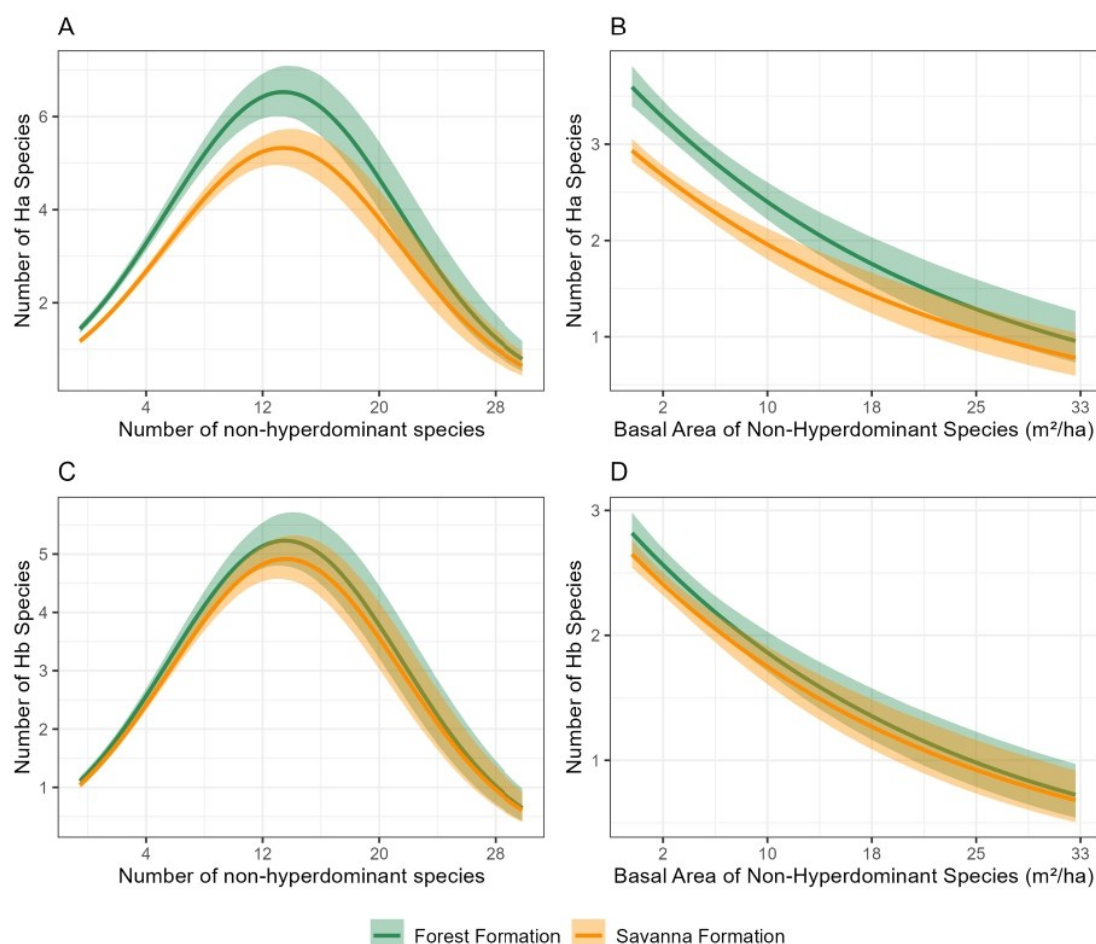


Fig. 4. Conditional effect curves for the occurrence of hyperdominant species in the Cerrado Biome, Brazil. The curves represent the effect of species richness (a, c) and basal area (b, d) of non-hyperdominant species on the occurrence of hyperdominant species in abundance – Ha (a, b) and biomass – Hb (c, d), in forest formations (green) and savanna formations (orange) of the Cerrado biome, Brazil. The solid line in each panel represents the effect predicted by the model and the shaded area represents the 95% confidence interval.

patterns for the Cerrado (Santos Martins et al., 2023; De Souza et al., 2022).

4.2. Structural and Floristic Drivers of Hyperdominance in Forest and Savanna Formations

At the biome scale, hyperdominance in the Cerrado exhibited a moderate concentration (6.8%), with marked heterogeneity among vegetation formations. Forest formations (FF) contributed disproportionately to this value, showing higher proportions of hyperdominant species in both abundance $H_a = 6.3\%$ and biomass ($H_b = 5\%$), whereas savanna formations (SF) displayed substantially lower values (2.2%), consistent with previous estimates (Alvarez et al., 2025). These differences indicate that structural and environmental context strongly mediates the expression of dominance.

Single-metric hyperdominance was more frequent in forests than in savannas, suggesting that structurally complex and relatively stable environments promote functional specialisation and allow different dominance strategies to persist simultaneously (Wright, 2010). In contrast, savanna environments, characterised by recurrent fire, seasonal water limitation, and low soil fertility (Hoffmann et al., 2012; Oliveira-Filho et al., 2002), appear to restrict dominance to a smaller subset of stress-tolerant taxa. Under these conditions, dominance patterns are consistent with strong abiotic filtering associated with climatic

seasonality, nutrient-poor and aluminium-rich soils, and disturbance regimes (Haridasan, 2008; Elias et al., 2019; Hoffmann et al., 2012).

Our results further indicate that vegetation structure operates as a central biotic filter shaping not only the occurrence of hyperdominant species, but also the form through which hyperdominance is expressed. Communities characterized by higher basal area and tree density tend to support fewer hyperdominant species and individuals, reflecting intensified asymmetric competition for light, water, and nutrients in structurally complex stands (Weiner, 1990; Kunstler et al., 2016). Under these conditions, only a limited subset of species is able to overcome competitive hierarchies and attain dominance, leading to a reduction in numerical hyperdominance.

However, this reduction in the number and abundance of hyperdominant taxa does not translate into lower hyperdominance in aboveground biomass. On the contrary, our models reveal a positive association between the basal area of the non-hyperdominant component and hyperdominance expressed in biomass (H_b), indicating that sites with greater overall structural development support hyperdominant species with larger individual size and disproportionate contribution to total biomass. This pattern suggests that structural development of the non-dominant community does not occur at the expense of dominant species biomass, but rather reflects a shared response to higher site productivity and resource availability.

In this context, vegetation structure acts as a selective filter that

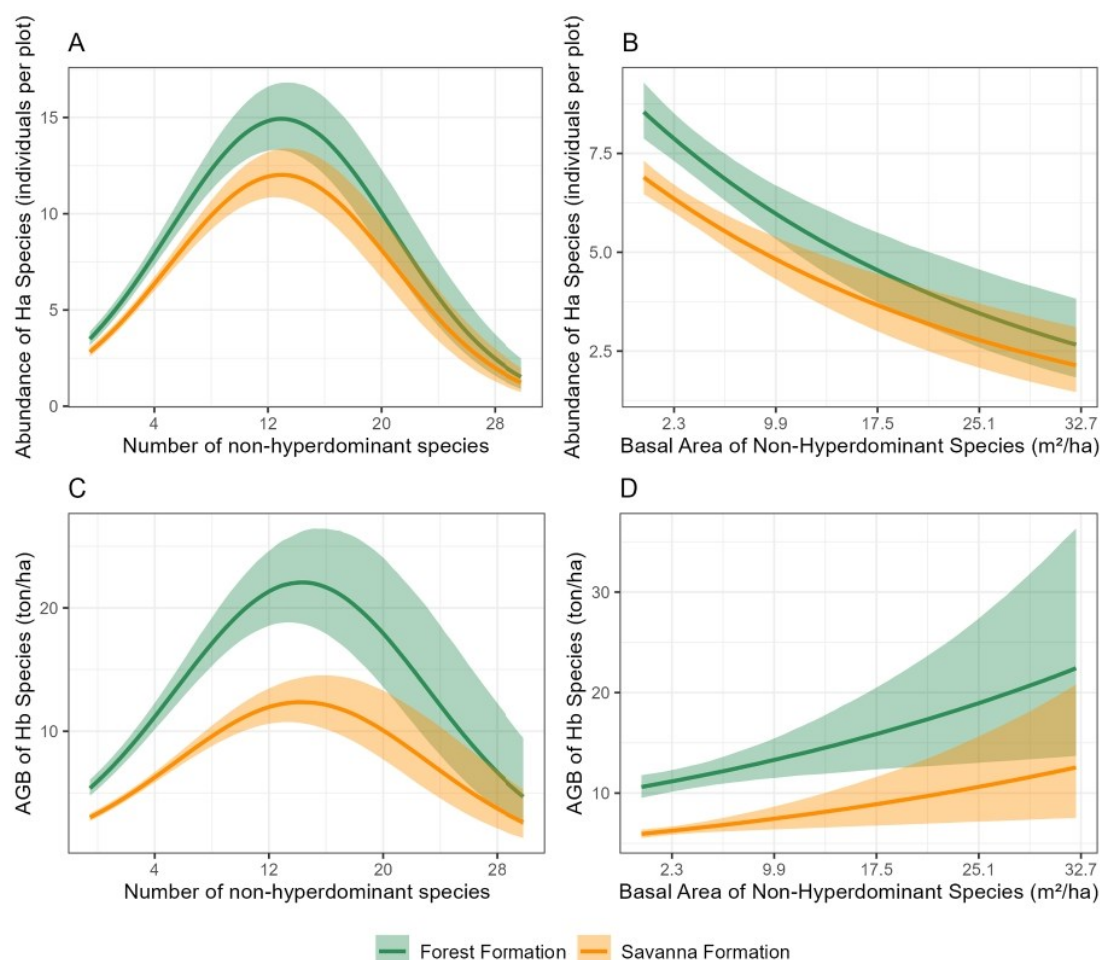


Fig. 5. Conditional effect curves for abundance intensity and biomass of hyperdominant species in the Cerrado Biome, Brazil. The curves represent the effect of species richness (a, c) and basal area (b, d) of non-hyperdominant species on the abundance intensity and biomass of hyperdominant species in abundance (individuals per plot) – Ha (a, b) and biomass – Hb (c, d) in forest formations (green) and savanna formations (orange) of the Cerrado biome, Brazil. The solid line in each panel represents the effect predicted by the model, and the shaded area represents the 95% confidence interval.

constrains the number of dominant species while amplifying size inequality among those that persist. As a result, hyperdominance in dense and productive communities becomes increasingly concentrated in biomass rather than in species richness or abundance, consistent with the mass-ratio hypothesis, whereby ecosystem functioning is primarily driven by the traits and biomass of a few large, competitively superior taxa (Grime, 1998; Smith et al., 2020).

In the Cerrado, this structural filtering is closely linked to fire history (Chiminazzo et al., 2023). Communities with low basal area, often associated with recent or frequent fires, tend to host a broader set of disturbance-tolerant competitors typical of open formations (Durigan and Ratter, 2016; Lehmann et al., 2014). In contrast, prolonged fire exclusion promotes densification, biomass concentration in a few high-performance taxa, and the decline of savanna-typical biodiversity, as widely documented in fire suppression studies (Abreu et al., 2017; Cava et al., 2018; Durigan and Ratter, 2016).

This process helps explain the overlap of hyperdominant taxa between savanna and forest formations observed in the Venn diagrams, reflecting a structural convergence driven by fire suppression. A striking example is *Emmotum nitens*, which exhibits broad distribution across vegetation formations and edaphic tolerance (Silva, 2018) and is hyperdominant in both abundance and biomass (De Souza et al., 2022). Rather than representing a species-level escape from environmental

filtering, *E. nitens* functions as an indicator of vegetation-level transition: its dense canopy reduces the herbaceous understorey and fine fuel load, lowering fire intensity and spread (Hoffmann et al., 2012). This feedback enhances microclimatic stability and facilitates successional transitions towards forest formations such as Cerradões (Durigan and Ratter, 2016; Sano et al., 2008).

4.3. The Influence of Non-Dominant Species Richness on Hyperdominance Patterns

Neutral processes have been proposed as an explanation for dominance patterns in both the Cerrado and the Amazon (Alvarez et al., 2025; Fauset et al., 2015). However, the observed values exceed the limits predicted by neutrality, evidencing the influence of deterministic processes (Milton and Ostling, 2025; Jabot and Chave, 2011). The curvilinear relationship observed between non-dominant species richness and the intensity of hyperdominance reinforces this interpretation, indicating that diversity directly influences dominance patterns. At intermediate richness levels, hyperdominance tends to increase, reflecting the predominance of selection mechanisms: increased diversity enhances the likelihood of coexistence among species with competitive advantages that maximise resource use (Fraser et al., 2015; Godoy et al., 2020; Maciel and Nürk, 2025).

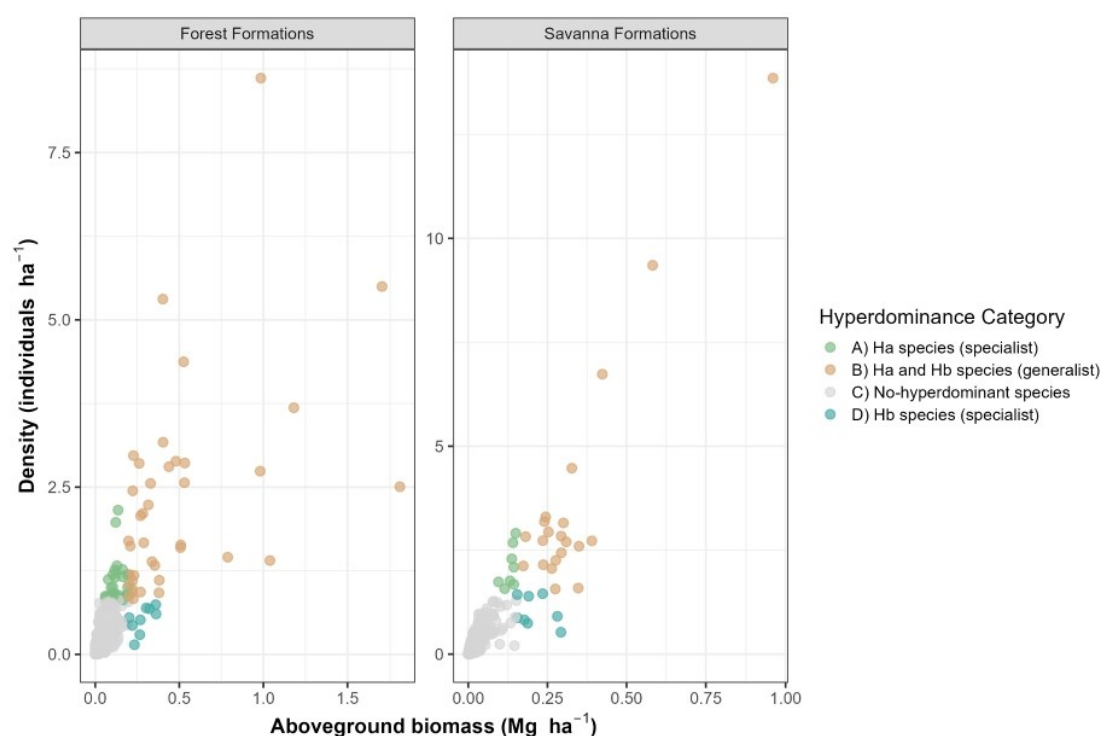


Fig. 6. Relationship between population density and aboveground biomass for tree species in Forest and Savanna formations. Species are categorized into: (A) Ha specialists (high abundance only); (B) Ha and Hb generalists (hyperdominant in both metrics); (C) Non-hyperdominant species; and (D) Hb specialists (high biomass only). Note the distinct segregation of species, suggesting a trade-off between reproductive success (abundance) and structural persistence (biomass).

In highly diverse communities, however, niche saturation and intensified competition reduce dominance, favouring complementarity and functional redundancy (Chesson, 2000; Díaz et al., 2007; Finegan et al., 2015; Godoy et al., 2020; Poorter et al., 2015). This pattern, analogous to the humped-back model described for the diversity–productivity relationship (Fraser et al., 2015), reflects the point at which excess niche differentiation, when functional divergence among species exceeds the minimum required for coexistence, maximises ecosystem functioning (Godoy et al., 2020). Hyperdominance, therefore, does not arise solely from the isolated competitive superiority of certain species but emerges from the dynamic balance between specialisation, complementarity, and functional redundancy along diversity gradients.

4.4. Ecological Implications and Conservation of Cerrado Hyperdominance

Hyperdominance in the Cerrado carries important ecological and practical implications, as the concentration of biomass and functionality in a few species increases the biome's vulnerability to climatic and anthropogenic disturbances (Alvarez et al., 2025). If dominant species fail to keep pace with environmental change, essential processes such as carbon sequestration, nutrient cycling, and microclimatic regulation may be severely compromised. This vulnerability is exacerbated by accelerated deforestation and landscape fragmentation, which reduce the structural and functional resilience of communities (Beuchle et al., 2015; Strassburg et al., 2017).

The uneven geographical pattern of hyperdominance (Figures S1–S4 in the Supplementary Material), concentrated in regions of high agricultural pressure, heightens the risk of local ecological collapse and large-scale loss of ecosystem functions. In this context, conserving the Cerrado requires recognising the complementarity between dominant and rare species. While dominant species sustain most of the biomass and energy flows, rare species ensure multifunctionality and adaptive

resilience within communities. Management and restoration policies should therefore prioritise maintaining the functional representativeness of key species and incorporate the ecological particularities of different vegetation formations within the biome.

Protecting diversity and maintaining the balance between dominance and rarity are essential not only to preserving the Cerrado's ecosystem services but also to ensuring its contribution to continental climate regulation and global ecological stability. There is still a significant gap in our knowledge of the Cerrado. As Alvarez et al. (2025) also recommend, there is a need to systematize scientific efforts within a collaborative network to improve global savanna databases and to better understand processes not yet understood, such as factors influencing hyperdominance by certain species, as well as the functional and ecological aspects of these species.

5. Conclusions

Our results demonstrate that hyperdominance in the Cerrado is not a uniform pattern, but rather a phenomenon that manifests differently in terms of abundance and biomass. The dissociation between these two axes reveals that ecological dominance results from multiple community assembly mechanisms, involving both species life strategies and the structure and composition of vegetation formations. We show that forest and savanna formations differ not only in the species that concentrate dominance but also in the processes that sustain it, reflecting contrasts in competition regimes, disturbance, and resource availability. Finally, our findings indicate that understanding the ecological and structural determinants of hyperdominance is essential for anticipating the responses of Cerrado vegetation to environmental change and for guiding management strategies aimed at maintaining diversity and ecosystem functioning.

CRedit authorship contribution statement

Hallefy Junio de Souza: Writing – review & editing, Writing – original draft, Visualization, Validation, Software, Resources, Methodology, Investigation, Formal analysis, Data curation, Conceptualization. **José Roberto Rodrigues Pinto:** Writing – review & editing, Visualization, Validation, Supervision, Formal analysis. **Eder Pereira Miguel:** Writing – review & editing, Visualization, Validation, Supervision, Methodology. **Mário Lima dos Santos:** Writing – review & editing, Writing – original draft, Visualization, Validation, Supervision, Formal analysis, Data curation. **Carlos de Melo e Silva Neto:** Writing – review & editing, Visualization, Validation, Supervision, Methodology, Investigation, Formal analysis. **Renata Dias Françoso:** Writing – review & editing, Visualization, Validation, Supervision, Project administration.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgments

The author, HJS: This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Finance Code 001

The author, HJS, would like to thank the Research and Innovation Support Foundation of the Federal District (FAP-DF, Brazil)

The author, EPM acknowledges the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - Brazil (CNPq) for the research productivity fellowship grant no. CNPq 305875/2025–6

The author, JRRP acknowledges the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - Brazil (CNPq) for the research productivity fellowship grant no. CNPq 312571/2021–6.

The author, CMSN, thanks CNPq for the continuation of the productivity grant and the PPG Natural Resources of the Cerrado (PPG RENAC UEG).

Appendix A. Supporting information

Supplementary data associated with this article can be found in the online version at [doi:10.1016/j.foreco.2026.123693](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2026.123693).

Data availability

I provided the link to my dataset during the file upload stage.

References

- Abrams, P., 1983. The theory of limiting similarity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 14, 359–376. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.14.110183.002043>.
- Abreu, R.C.R., Hoffmann, W.A., Vasconcelos, H.L., Pilon, N.A., Rossatto, D.R., Durigan, G., 2017. The biodiversity cost of carbon sequestration in tropical savanna. *Adler, P.B., HilleRisLambers, J., Levine, J.M., 2007. A niche for neutrality. Ecol. Lett.* 10, 95–104. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00996.x>.
- 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. Z.* 22, 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>.
- Alvarez, F., Marimon-Junior, B.H., Marimon, B.S., ter Steege, H., Phillips, O.L., Dias Françoso Brandão, R., Matricardi, E.A.T., Pinto, J.R.R., Guimarães Guilherme, F.A., Leandro Bueno, M., Miranda, S., Walter, B.M.T., Rodrigues Munhoz, C.B., de Souza Lima, E., Aquino, F., de G., Mews, H.A., Ribeiro, J.F., Carniello, M.A., Bustamante, M.M., da, C., Haidar, R., Morandi, P.S., de Oliveira, E.A., Finger, Z., Neves, E.C., das, E., Elias, F., Oliveras Menor, I., Machado Parreira, A.L., Lenza de Oliveira, E., Marques, E.Q., Exavier, R., Luz de Oliveira, C.H., Prestes, N.C.C., dos, S., Matias de Almeida Reis, S., Jonatar Alves da Cruz, W., Feldpausch, T.R., 2025. Tree species hyperdominance and rarity in the South American Cerrado. *Commun. Biol.* 8, 695. <https://doi.org/10.1038/s42003-025-07623-w>.
- Bastin, J.F., Barbier, N., Réjou-Méchain, M., Fayolle, A., Gourlet-Fleury, S., Maniatis, D., De Haulleville, T., Baya, F., Beekman, H., Beina, D., Coutron, P., Chuyong, G., Dauby, G., Doucet, J.L., Droissart, V., Dufrêne, M., Ewango, C., Gillet, J.F., Gonmadje, C.H., Hart, T., Kaval, T., Kenfack, D., Libalah, M., Malhi, Y., Makana, J. R., Pellissier, R., Ploton, P., Serckx, A., Sonké, B., Stevart, T., Thomas, D.W., De Cannière, C., Bogaert, J., 2015. Seeing Central African forests through their largest trees. *Sci. Rep.* 5, 1–8. <https://doi.org/10.1038/srep13156>.
- Beuchle, R., Grecchi, R.C., Shimabukuro, Y.E., Seliger, R., Eva, H.D., Sano, E., Achard, F., 2015. Land cover changes in the Brazilian Cerrado and Caatinga biomes from 1990 to 2010 based on a systematic remote sensing sampling approach. *Appl. Geogr.* 58, 116–127. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2015.01.017>.
- Brazilian Forest Service (SFB), 2025. National Forest Inventory data. National Forest Information System (SNIF), Brasília, Brazil. Available at: <https://snif.florestal.gov.br/pt-br/mapas/mapa-interativo-dados-do-inventario-florestal-nacional> (accessed October 2025).
- Bürkner, P.-C., 2017. Bürkner, P.-C., 2017. brms: An R Package for Bayesian Multilevel Models Using Stan. *J. Stat. Softw.* 80. <https://doi.org/10.18637/jss.v080.i01>.
- Cava, M.G.B., Pilon, N.A.L., Ribeiro, M.C., Durigan, G., 2018. Abandoned pastures cannot spontaneously recover the attributes of old-growth savannas. *J. Appl. Ecol.* 55, 1164–1172. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13046>.
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K., Ellison, A.M., 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol. Monogr.* 84, 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G., Zanne, A.E., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.* 12, 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M.S., Delitti, W.B.C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P.M., Goodman, R.C., Henry, M., Martínez-Yrízar, A., Mugasha, W.A., Muller-Landau, H.C., Mencuccini, M., Nelson, B.W., Ngomanda, A., Nogueira, E.M., Ortiz-Malavassi, E., Pellissier, R., Ploton, P., Ryan, C.M., Saldarriaga, J.G., Vieilledent, G., 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Glob. Chang. Biol.* 20, 3177–3190. <https://doi.org/10.1111/gcb.12629>.
- Chesson, P., 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>.
- Chiminazzo, M.A., Bombo, A.B., Charles-Dominique, T., Fidelis, A., 2023. Bark production of generalist and specialist species across savannas and forests in the Cerrado. *Ann. Bot.* 131 (4), 613–621. <https://doi.org/10.1093/aob/mcad014>.
- Colwell, R.K., Chao, A., Gotelli, N.J., Lin, S.Y., Mao, C.X., Chazdon, R.L., Longino, J.T., 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *J. Plant Ecol.* 5, 3–21. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr044>.
- R. Core Team, 2024. R: a language and environment for statistical computing.
- Curran, T.J., Gersbach, L.N., Edwards, W., Krockenberger, A.K., 2008. Wood density predicts plant damage and vegetative recovery rates caused by cyclone disturbance in tropical rainforest tree species of North Queensland, Australia. *Austral. Ecol.* 33, 442–450. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2008.01899.x>.
- de Cássia-Silva, C., Cianciaruso, M.V., Maracahipes, L., Collevatti, R.G., 2017. When the same is not the same: phenotypic variation reveals different plant ecological strategies within species occurring in distinct Neotropical savanna habitats. *Plant Ecol.* 218, 1221–1231. <https://doi.org/10.1007/s11258-017-0765-3>.
- De Souza, H., Miguel, E., Resende, R., Matricardi, E., Rezende, A., Leal, F., Dos Santos, M., 2022. Effects of functional traits on the spatial distribution and hyperdominance of tree species in the Cerrado biome. *IForest* 15, 339–348. <https://doi.org/10.3832/for3920-015>.
- Díaz, S., Lavorel, S., De Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., Robson, T.M., 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104, 20684–20689. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704716104>.
- Durigan, G., Ratter, J.A., 2016. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *J. Appl. Ecol.* 53, 11–15. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12559>.
- Eiten, G., 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Bot. Rev.* 38, 201–341. <https://doi.org/10.1007/BF02859158>.
- Elias, F., Marimon Junior, B.H., de Oliveira, F.J.M., de Oliveira, J.C.A., Marimon, B.S., 2019. Soil and topographic variation as a key factor driving the distribution of tree flora in the Amazonia/Cerrado transition. *Acta Oecologica* 100, 103467. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2019.103467>.
- Esquivel-Muelbert, A., Phillips, O.L., Brien, R.J.W., Fauset, S., Sullivan, M.J.P., Baker, T.R., Chao, K.-J., Feldpausch, T.R., Gloor, E., Higuchi, N., Houwing-Duistermaat, J., Lloyd, J., Liu, H., Malhi, Y., Marimon, B., Marimon Junior, B.H., Montegudo-Mendoza, A., Poorter, L., Silveira, M., Torre, E.V., Dávila, E.A., del Aguila Pasquel, J., Almeida, E., Loayza, P.A., Andrade, A., Aragao, L.E.O.C., Araujo-Murakami, A., Arets, E., Arroyo, L., Aymard, C., Andrade, A., Baisie, M., Baraloto, C., Camargo, P.B., Barroso, J., Blanc, L., Bonal, D., Bongers, F., Boot, R., Brown, F., Burban, B., Camargo, J.L., Castro, W., Moscoso, V.C., Chave, J., Comiskey, J., Valverde, F.C., da Costa, A.L., Cardozo, N.D., Di Fiore, A., Dourdain, A., Erwin, T., Llambazo, G.F., Vieira, I.C.G., Herrera, R., Honorio Coronado, E., Huamantupa-Chuquimaco, I., Jimenez-Rojas, E., Killeen, T., Laurance, S., Laurance, W., Levesley, A., Lewis, S.L., Ladvocat, K.L.L.M., Lopez-Gonzalez, G., Lovejoy, T., Meir, P., Mendoza, C., Morandi, P., Neill, D., Nogueira Lima, A.J., Vargas, P.N., de Oliveira, E.A., Camacho, N.P., Pardo, G., Peacock, J., Peña-Claros, M., Peñaflora-Mora, M.C., Pickavance, G., Pipoly, J., Pitman, N., Prieto, A., Pugh, T.A.M., Quesada, C., Ramirez-Angulo, H., de Almeida Reis, S.M., Réjou-Machain, M., Correa, Z.R., Bayona, L.R., Ruelas, A., Salomão, R., Serrano, J., Espejo, J.S., Silva, N., Singh, J., Stahl, C., Stropp, J., Swamy, V., Talbot, J., ter Steege, H., Terborgh, J., Thomas, R., Toledo, M., Torres-Lezama, A., Gamarrá, L.V., van der Heijden, G., van der Meer, P., van der Hout, P., Martinez, R.V., Vieira, S.A., Cayo, J.V., Vos, V., Zagt, R., Zuidema, P., Galbraith, D., 2020. Tree mode of death and mortality risk

- factors across Amazon forests. *Nat. Commun.* 11, 5515. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18996-3>.
- Fajardo, A., Velázquez, E., 2021. Fine-scale spatial associations between functional traits and tree growth. *Oikos* 130, 1988–2000. <https://doi.org/10.1111/oik.08376>.
- Fatunsin, O.E., 2025. Mass-ratio effects outperform niche complementarity in predicting aboveground carbon storage in southeastern United States pine and mixed forests. *Trees For. People* 21, 100973. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2025.100973>.
- Fatunsin, O.E., Staudhammer, C., Hart, J., Ferguson, P., 2024. Dismantling the contributions of ecological conditions to biomass in longleaf pine forests. *For. Ecol. Manag.* 572, 122297. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.122297>.
- Fauset, S., Johnson, M.O., Gloor, M., Baker, T.R., Monteagudo M., A., Brienen, R.J.W., Feldpausch, T.R., Lopez-Gonzalez, G., Malhi, Y., Ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Baraloto, C., Engel, J., Pétronelli, P., Andrade, A., Camargo, J.L.C., Laurance, S.G.W., Laurance, W.F., Chave, J., Allie, E., Vargas, P.N., Terborgh, J.W., Ruokolainen, K., Silveira, M., Aymard, C., G.A., Arroyo, L., Bonal, D., Ramirez-Angulo, H., Araujo-Murakami, A., Neill, D., Hérault, B., Dourdain, A., Torres-Lezama, A., Marimon, B.S., Salomão, R.P., Comiskey, J.A., Réjou-Méchain, M., Toledo, M., Licona, J.C., Alarcón, A., Prieto, A., Ruelas, A., Van Der Meer, P.J., Killeen, T.J., Marimon Junior, B.H., Poorter, L., Boot, R.G.A., Stergios, B., Torre, E.V., Costa, F.R.C., Levis, C., Schieth, J., Souza, P., Groot, N., Arets, E., Moscoso, V.C., Castro, W., Coronado, E.N.H., Peña-Claros, M., Stahl, C., Barroso, J., Talbot, J., Vieira, I.C.G., Van Der Heijden, G., Thomas, R., Vos, V.A., Almeida, E.C., Davila, E.A., Aragão, L.E.O.C., Erwin, T.L., Morandi, P.S., De Oliveira, E.A., Valadao, M.B.X., Zagt, R.J., Van Der Hout, P., Loayza, P.A., Pipoly, J.J., Wang, O., Alexiades, M., Ceron, C.E., Huamantupa-Chuquimaco, I., Di Fiore, A., Peacock, J., Camacho, N.C.P., Umetsu, R. K., De Camargo, P.B., Burnham, R.J., Herrera, R., Quesada, C.A., Stropp, J., Vieira, S. A., Steininger, M., Rodriguez, C.R., Restrepo, Z., Muelbert, A.E., Lewis, S.L., Pickavance, G.C., Phillips, O.L., 2015. Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nat. Commun.* 6, 1–9. <https://doi.org/10.1038/ncomms7857>.
- Feng, C.X., 2021. A comparison of zero-inflated and hurdle models for modeling zero-inflated count data. *J. Stat. Distrib. Appl.* 8, 8. <https://doi.org/10.1186/s40488-021-00121-4>.
- Finegan, B., Peña-Claros, M., de Oliveira, A., Ascarrunz, N., Bret-Harte, M.S., Carreño-Rocabado, G., Casanoves, F., Díaz, S., Eguiguren Velepucha, P., Fernandez, F., Licona, J.C., Lorenzo, L., Salgado Negret, B., Vaz, M., Poorter, L., 2015. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *J. Ecol.* 103, 191–201. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12346>.
- Flora e Funga do Brasil, 2023. Flora e Funga do Brasil [WWW Document]. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. URL <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> (accessed 8.27.25).
- Fraser, L.H., Pither, J., Jentsch, A., Sternberg, M., Zobel, M., Askarizadeh, D., Bartha, S., Beierkuhnlein, C., Bennett, J.A., Bittel, A., Boldgiv, B., Boldrini, I.I., Bork, E., Brown, L., Cabido, M., Cahill, J., Carlyle, C.N., Campetella, G., Chelli, S., Cohen, O., Csergo, A.-M., Díaz, S., Enrico, L., Ensing, D., Fidelis, A., Fridley, J.D., Foster, B., Garris, H., Goheen, J.R., Henry, H.A.L., Hohn, M., Jouri, M.H., Klironomos, J., Koorem, K., Lawrence-Lodge, R., Long, R., Manning, P., Mitchell, R., Moora, M., Müller, S., Nabinger, C., Naseri, K., Overbeck, G.E., Palmer, T.M., Parsons, S., Pesek, M., Pillar, V.D., Pringle, R.M., Roccaforte, K., Schmidt, A., Shang, Z., Stahlmann, R., Stotz, G.C., Sugiyama, S., Szentes, S., Thompson, D., Tungalah, R., Undrakhbold, S., van Rooyen, M., Wellstein, C., Wilson, J.B., Zupo, T., 2015. Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. *Science* 349 (1979), 302–305. <https://doi.org/10.1126/science.aab3916>.
- Gee, A., Werden, L.K., Verdusco-Salazar, O.E., Nie, R., Waring, B.G., 2025. Secondary succession of a seasonally dry tropical forest is taxonomically stochastic but functionally deterministic. *For. Ecol. Manag.* 598, 123184. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2025.123184>.
- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Dunson, D.B., Vehtari, A., Rubin, D.B., 2013. Bayesian Data Analysis. Chapman and Hall/CRC. <https://doi.org/10.1201/b16018>.
- Godoy, O., Gómez-Aparicio, L., Matías, L., Pérez-Ramos, I.M., Allan, E., 2020. An excess of niche differences maximizes ecosystem functioning. *Nat. Commun.* 11, 4180. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17960-5>.
- Goodman, R.C., Phillips, O.L., del Castillo Torres, D., Freitas, L., Cortese, S.T., Monteagudo, A., Baker, T.R., 2013. Amazon palm biomass and allometry. *Ecol. Manag.* 310, 994–1004. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.09.045>.
- Greenwood, S., Ruiz-Benito, P., Martínez-Vilalta, J., Lloret, F., Kitzberger, T., Allen, C.D., Fensham, R., Laughlin, D.C., Kattge, J., Bönsch, G., Kraft, N.J.B., Jump, A.S., 2017. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecol. Lett.* 20, 539–553. <https://doi.org/10.1111/ele.12748>.
- Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.* 86, 902–910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>.
- Haridasan, M., 2008. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Braz. J. Plant Physiol.* 20, 183–195. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202008000300003>.
- Hoffmann, W.A., Geiger, E.L., Gotsch, S.G., Rossatto, D.R., Silva, L.C.R., Lau, O.L., Haridasan, M., Franco, A.C., 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: How plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecol. Lett.* 15, 759–768. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01789.x>.
- Hordijk, I., Poorter, L., Liang, J., Reich, P.B., de-Miguel, S., Nabuurs, G.-J., Gamarra, J.G. P., Chen, H.Y.H., Zhou, M., Wiser, S.K., Pretsch, H., Paquette, A., Picard, N., Hérault, B., Bastin, J.-F., Alberti, G., Aberg, M., Adou Yao, Y.C., Almeida Zambrano, A.M., Alvarado, B.V., Alvarez-Davila, E., Alvarez-Loayza, P., Alves, L.F., Amaral, I., Ammer, C., Antón-Fernández, C., Araujo-Murakami, A., Arroyo, L., Avitabile, V., Aymard, C., G.A., Baker, T., Banki, O., Barroso, J., Bastian, M.L., Birigazzi, L., Birnbaum, P., Bitariho, R., Boeckx, P., Bongers, F., Bouriaud, O., Brancalion, P.H.S., Brandl, S., Brearley, F.Q., Brienen, R., Broadbent, E.N., Brulheide, H., Cazzolla Gatti, R., Cesar, R.G., Cesljar, G., Chazdon, R.L., Chisholm, C., Cienciala, E., Clark, C.J., Clark, D.B., Colletta, G., Coomes, D., Cornejo Valverde, F., Corral-Rivas, J.J., Crim, P., Cumming, J., Dayanandan, S., de Gasper, A. L., Decuyper, M., Derroire, G., DeVries, B., Djordjevic, I., Dourdain, A., Dolezal, J., Engone Obiang, N.L., Enquist, B., Eyre, T., Pandohan, A.B., Fayle, T.M., Ferreira, L. V., Feldpausch, T.R., Finér, L., Fischer, M., Fletcher, C., Frizzera, L., Gianelle, D., Glick, H.B., Harris, D., Hector, A., Hemp, A., Herbohn, J., Hillers, A., Honorio Coronado, E.N., Hui, C., Cho, H., Ibanez, T., Jung, I., Imai, N., Jagodzinski, A.M., Jaroszewicz, B., Johannsen, V., Joly, C.A., Jucker, T., Karminov, V., Kartawinata, K., Kearsley, E., Kenfack, D., Kennard, D., Keper-Rojas, S., Keppel, G., Khan, M.L., Killeen, T., Kim, H.S., Kitayama, K., Köhl, M., Korjus, H., Kraxner, F., Laarmann, D., Lang, M., Lewis, S., Lu, H., Lukina, N., Maitner, B., Malhi, Y., Marcon, E., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Marshall, A.R., Martin, E., Martynenko, O., Meave, J.A., Melo-Cruz, O., Mendoza, C., Merow, C., Miskicki, S., Monteagudo Mendoza, A., Moreno, V., Mukul, S.A., Mundhenk, P., Nava-Miranda, M.G., Neill, D., Neldner, V., Nevenic, R., Ngugi, M., Niklaus, P.A., Oleksyn, J., Ontikov, P., Ortiz-Malavasi, E., Pan, Y., Parada-Gutierrez, A., Parfenova, E., Park, M., Parren, M., Parthasarathy, N., Peri, P.L., Pfautsch, S., Phillips, O.L., Piedade, M.T., Piotto, D., Pitman, N.C.A., Pollastrini, M., Polo, I., Poulsen, A.D., Poulsen, J.R., Azevedo, F.R., Restrepo-Correa, Z., Rodeghiero, M., Rolim, S., Roopsind, A., Rovero, F., Rutishauser, E., Saikia, P., Salas-Eljatib, C., Schall, P., Schepaschenko, D., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Schöngart, J., Searle, E.B., Seben, V., Selvi, F., Serra-Diaz, J.M., Sheil, D., Shvidenko, A., Silva-Espejo, J., Silveira, M., Singh, J., Sist, P., Slik, F., Sonké, B., Souza, A.F., ter Steege, H., Stereńczak, K., Svenning, J.-C., Svoboda, M., Swanepoel, B., Targhetta, N., Tchekakova, N., Thomas, R., Tikhonova, E., Umunay, P., Usoltsev, V., Valencia, R., Valladares, F., van der Plas, F., Van Do, T., Van Nuland, M.E., Vasquez-Martinez, R., Verbeek, H., Viana, H., Vibrans, A.C., Vieira, S., von Gadow, K., Wang, H.-F., Watson, J., Werner, G.D.A., Wittmann, F., Wortel, V., Zagt, R., Zawila-Niedzwiecki, T., Zhang, C., Zhao, X., Zhu, Z.-X., Zou, B.-I., C., Maynard, D.S., Crowther, T.W., 2025. Effect of climate on traits of dominant and rare tree species in the world's forests. *Nat. Commun.* 16, 4773. <https://doi.org/10.1038/s41467-025-59754-7>.
- Hsieh, T.C., Ma, K.H., Chao, A., 2016. iNEXT: interpolation and extrapolation for species diversity. *S.P.*, 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Funct. Ecol.* 19, 166–172. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2005.00965.x>.
- Jabot, F., Chave, J., 2011. Analyzing tropical forest tree species abundance distributions using a nonneutral model and through approximate Bayesian inference. *Am. Nat.* 178. <https://doi.org/10.1086/660829>.
- Kraft, N.J.B., Godoy, O., Levine, J.M., 2015. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, pp. 797–802. <https://doi.org/10.1073/pnas.1413650112>.
- Kuhlmann, M., Ribeiro, J.F., 2016. Fruits and frugivores of the Brazilian cerrado: Ecological and phylogenetic considerations. *Acta Bot. Bras.* 30, 495–507. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0192>.
- Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D.A., Hui, F., Kooyman, R.M., Laughlin, D.C., Poorter, L., Vanderwel, M., Vieilledent, G., Wright, S.J., Aiba, M., Baraloto, C., Caspersen, J., Cornelissen, J.H.C., Goulet-Fléury, S., Hanewinkel, M., Hérault, B., Kattge, J., Kurokawa, H., Onoda, Y., Penuelas, J., Poorter, H., Uriarte, M., Richardson, S., Ruiz-Benito, P., Sun, I.F., Ståhl, G., Swenson, N.G., Thompson, J., Wiederlund, B., Wirth, C., Zavala, M.A., Zeng, H., Zimmermann, J.K., Zimmermann, N.E., Westoby, M., 2016. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529, 204–207. <https://doi.org/10.1038/nature16476>.
- Lehmann, C.E.R., Anderson, T.M., Sankaran, M., Higgins, S.I., Archibald, S., Hoffmann, W.A., Hanan, N.P., Williams, R.J., Fensham, R.J., Felfli, J., Hutley, L.B., Ratnam, J., San Jose, J., Montes, R., Franklin, D., Russell-Smith, J., Ryan, C.M., Durigan, G., Hiernaux, P., Haidar, R., Bowman, D.M.J.S., Bond, W.J., 2014. Savanna vegetation-fire-climate relationships differ among continents. *Science* 343 (1979), 548–552. <https://doi.org/10.1126/science.1247355>.
- Letten, A.D., Ke, P.J., Fukami, T., 2017. Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory. *Ecol. Monogr.* 87, 161–177. <https://doi.org/10.1002/ecm.1242>.
- Lustosa Junior, I.M., Castro, R.V.O., Gaspar, R., de, O., Araújo, J.B.C.N., Aquino, F., de, G., 2019. Competition indexes to evaluate tree growth in a semi-deciduous seasonal forest. *Flora e Ambient.* 26. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.010716>.
- Lutz, J.A., Furniss, T.J., Johnson, D.J., Davies, S.J., Allen, D., Alonso, A., Anderson-Teixeira, K.J., Andrade, A., Baltzer, J., Becker, K.M.L., Blomdahl, E.M., Bourg, N.A., Bunyavejchewin, S., Burslem, D.F.R.P., Canler, C.A., Cao, K., Cao, M., Cárdenas, D., Chang, L., Chao, K., Chao, W., Chiang, J., Chu, C., Chuyong, G.B., Clay, K., Condit, R., Cordell, S., Dattaraja, H.S., Duque, A., Ewango, C.E.N., Fischer, G.A., Fletcher, C., Freund, J.A., Giardina, C., Germain, S.J., Gilbert, G.S., Hao, Z., Hart, T., Hau, B.C.H., He, F., Hector, A., Howe, R.W., Hsieh, C., Hu, Y., Hubbell, S.P., Inman-Narahari, F.M., Itoh, A., Janik, D., Kassim, A.R., Kenfack, D., Korte, L., Král, K., Larson, A.J., Li, Y., Lin, Y., Liu, S., Lum, S., Ma, K., Makana, J., Malhi, Y., McMahon, S.M., McShea, W.J., Memiaghe, H.R., Mi, X., Morecroft, M., Musili, P.M., Myers, J.A., Novotny, V., de Oliveira, A., Ong, P., Orwig, D.A., Ostertag, R., Parker, G.G., Patankar, R., Phillips, R.P., Reynolds, G., Sack, L., Song, G.M., Su, S., Sukumar, R., Sun, I., Suresh, H.S., Swanson, M.E., Tan, S., Thomas, D.W., Thompson, J., Uriarte, M., Valencia, R., Vicentini, A., Vrška, T., Wang, X.,

- Weiblen, G.D., Wolf, A., Wu, S., Xu, H., Yamakura, T., Yap, S., Zimmerman, J.K., 2018. Global importance of large-diameter trees. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 849–864. <https://doi.org/10.1111/geb.12747>.
- MacArthur, R.H., 1965. Patterns of species diversity. *Biol. Rev.* 40, 510–533. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1965.tb00815.x>.
- Maciel, E.A., Nürk, N., 2025. Common species play a selection effect on the biomass at the species level but not at the community. *Ecol. Manag.* 586, 122680. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2025.122680>.
- Mayfield, M.M., Levine, J.M., 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecol. Lett.* 13, 1085–1093. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01509.x>.
- Mendoza-Arroyo, G.E., Canché-Solís, R.E., Morón-Ríos, A., González-Espinosa, M., Méndez-Toribio, M., 2024. Unraveling the relative contributions of deterministic and stochastic processes in shaping species community assembly in a floodplain and shallow hillslope system. *Forests* 15 (2), 250. <https://doi.org/10.3390/f15020250>.
- Milton, T.F., Ostling, A., 2025. Amazonian hyperdominance exceeds expectations of neutral theory. *J. Ecol.* 113 (11), 3452–3465. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.70174>.
- Mitchard, E.T.A., 2018. The tropical forest carbon cycle and climate change. *Nature* 559, 527–534. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0300-2>.
- Momo, S.T., Ploton, P., Martin-Ducup, O., Lehnbech, R., Fortunel, C., Sagang, L.B.T., Boyemba, F., Couteron, P., Fayolle, A., Libalah, M., Loumeto, J., Medjibe, V., Ngomanda, A., Obiang, D., Pélissier, R., Rossi, V., Yongo, O., Bocko, Y., Fontan, N., Kamdem, N., Katembo, J., Kondaoule, H.J., Maidou, H.M., Mankou, G., Mbasi, M., Mengui, T., Mofack, G.I.I., Moundounga, C., Moundounga, Q., Nguimbous, L., Ncham, N.N., Asue, F.O.M., Senguela, Y.P., Viard, L., Zapfack, L., Sonké, B., Barbier, N., 2020. Leveraging signatures of plant functional strategies in wood density profiles of African trees to correct mass estimations from terrestrial laser data. *Sci. Rep.* 10, 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58733-w>.
- Oliveira, G.M.V., Mello, J.M. de, Mello, C.R. de, Scolforo, J.R.S., Miguel, E.P., Monteiro, T.C., 2021. Behavior of wood basic density according to environmental variables. *J. Res.* <https://doi.org/10.1007/s11676-021-01372-2>.
- Oliveira-Filho, A., Ratter, J.A., Oliveira, P.S., Marquis, R.J., 2002. Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome. In: Oliveira, P.S., Marquis, R.J. (Eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, pp. 91–120. <https://doi.org/10.7312/OLIV12042-005>.
- Poorter, L., van der Sande, M.T., Thompson, J., Arets, E.J.M.M., Alarcón, A., Álvarez-Sánchez, J., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Barajas-Guzmán, G., Boit, A., Bongers, F., Carvalho, F.A., Casanoves, F., Cornejo-Tenorio, G., Costa, F.R.C., de Castilho, C.V., Duivenvoorden, J.F., Dutrieux, L.P., Enquist, B.J., Fernández-Méndez, F., Finegan, B., Gormley, L.H.L., Healey, J.R., Hoosbeek, M.R., Ibarra-Manríquez, G., Junqueira, A.B., Levis, C., Licona, J.C., Lisboa, L.S., Magnusson, W.E., Martínez-Ramos, M., Martínez-Yrizar, A., Martorano, L.G., Maskell, L.C., Mazzei, L., Meave, J.A., Mora, F., Muñoz, R., Nyctch, C., Pansonato, M.P., Parr, T.W., Paz, H., Pérez-García, E.A., Rentería, L.Y., Rodríguez-Velazquez, J., Rozendaal, D.M.A., Ruschel, A.R., Sakschewski, B., Salgado-Negret, B., Schiatti, J., Simões, M., Sinclair, F.L., Souza, P.F., Souza, F.C., Stropp, J., ter Steege, H., Swenson, N.G., Thonicke, K., Toledo, M., Uriarte, M., van der Hout, P., Walker, P., Zamora, N., Peña-Claros, M., 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 1314–1328. <https://doi.org/10.1111/geb.12364>.
- Preston, F.W., 1948. The commonness, and rarity, of species. *Ecology* 29, 254–283. <https://doi.org/10.2307/1930989>.
- Reatto, A., Correia, J., Spera, S., Martins, E., 2008. Solos do bioma Cerrado: aspectos pedológicos. *Cerrado. Ecol. e Flora* 107–149.
- Ribeiro, J.F., Walter, B.M.T., 2008. The main vegetation types of the Cerrado Biome. In: Sano, S., Almeida, S., Ribeiro, J.F. (Eds.), *Cerrado: Ecology & Flora*, 1, pp. 150–212. Brasília - DF.
- Rocha, A.B., de, A., Barbosa, V.R.F., Faria, K.M.S., Martins, E., de, S., Soares Neto, G.B., 2022. Geomorphologic Map of the Brazilian Cerrado by geomorphometric archetypes. *Rev. Bras. De Geomorfol.* 23, 1674–1684. <https://doi.org/10.20502/rbg.v23i3.2132>.
- Rodrigues, A.C., Villa, P.M., Neri, A.V., 2019. Fine-scale topography shape richness, community composition, stem and biomass hyperdominant species in Brazilian Atlantic forest. *Ecol. Indic.* 102, 208–217. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.02.033>.
- Roitman, I., Bustamante, M.M.C., Haidar, R.F., Shimbo, J.Z., Abdala, G.C., Eiten, G., Fagg, C.W., Felfili, M.C., Felfili, J.M., Jacobson, T.K.B., Lindoso, G.S., Keller, M., Lenza, E., Miranda, S.C., Pinto, J.R.R., Rodrigues, A.A., Delitti, W.B.C., Roitman, P., Sampaio, J.M., 2018. Optimizing biomass estimates of savanna woodland at different spatial scales in the Brazilian Cerrado: Re-evaluating allometric equations and environmental influences. *PLoS One* 13, 1–21. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196742>.
- Sano, S., Almeida, S., Ribeiro, J., 2008. Cerrado: ecologia e flora. *Embrapa, Brasília, DF*.
- Santos Martins, M., Pereira Miguel, E., Rodrigues Pinto, J.R., Serpa de Meira Junior, M., Coelho de Souza, F., Souza, H., 2023. Above-ground biomass accumulation in Cerradão managed by the mass ratio. *N. Z. J. Sci.* 53. <https://doi.org/10.33494/nzjs532023x232x>.
- Schiatti, J., Martins, D., Emilio, T., Souza, P.F., Levis, C., Baccaro, F.B., Pinto, J.L.P., da, V., Mouladet, G.M., Stark, S.C., Sarmiento, K., de Araújo, R.N.O., Costa, F.R.C., Schöngart, J., Quesada, C.A., Saleska, S.R., Tomasella, J., Magnusson, W.E., 2016. Forest structure along a 600 km transect of natural disturbances and seasonality gradients in central-southern Amazonia. *J. Ecol.* 104, 1335–1346. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12596>.
- Silva, S.T. da, 1983. *Aspectos morfológicos e fisiológicos da absorção de ácido silícico em Curatella americana L. (Dilleniaceae)*. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Silva, P.O. da, 2018. COMPORTAMENTO FENOLÓGICO DE *Emmotum nitens* (Benth.) MiERS (METTENIUSACEAE) EM FRAGMENTO DE CERRADÃO. *Nativa* 6, 33–38. <https://doi.org/10.31413/nativa.v6i1.4667>.
- Smith, M.D., Koerner, S.E., Knapp, A.K., Avolio, M.L., Chaves, F.A., Denton, E.M., Dietrich, J., Gibson, D.J., Gray, J., Hoffman, A.M., Hoover, D.L., Komatsu, K.J., Silletti, A., Wilcox, K.R., Yu, Q., Blair, J.M., 2020. Mass ratio effects underlie ecosystem responses to environmental change. *J. Ecol.* 108, 855–864. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13330>.
- Strassburg, B.B.N., Brooks, T., Feltran-Barbieri, R., Iribarren, A., Crouzeilles, R., Loyola, R., Latawiec, A.E., Oliveira Filho, F.J.B., Scaramuzza, C.A., de, M., Scarano, F.R., Soares-Filho, B., Balmford, A., 2017. Moment of truth for the Cerrado hotspot. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 0099. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0099>.
- Sullivan, M.J.P., Talbot, J., Lewis, S.L., Phillips, O.L., Qie, L., Begne, S.K., Chave, J., Cunis-Sanchez, A., Hubau, W., Lopez-Gonzalez, G., Miles, L., Montegudo-Mendoza, A., Sonké, B., Sunderland, T., Ter Steege, H., White, L.J.T., Affum-Baffoe, K., Aiba, S.I., De Almeida, E.C., De Oliveira, E.A., Alvarez-Loayza, P., Dávila, E.A., Andrade, A., Aragão, L.E.O.C., Ashton, P., Aymard, G.A., Baker, T.R., Balinga, M., Banin, L.F., Baraloto, C., Bastin, J.F., Berry, N., Bogaert, J., Bonal, D., Bongers, F., Brienen, R., Camargo, J.L.C., Cerón, C., Moscoso, V.C., Chezeaux, E., Clark, C.J., Pacheco, Á.C., Comiskey, J.A., Valverde, F.C., Coronado, E.N.H., Dargie, G., Davies, S.J., De Canniere, C., Duikouo, M.N., Doucet, J.L., Erwin, T.L., Espejo, J.S., Ewango, C.E.N., Fauset, S., Feldpausch, T.R., Herrera, R., Gilpin, M., Gloor, E., Hall, J.S., Harris, D.J., Hart, T.B., Kartawinata, K., Kho, L.K., Kitayama, K., Laurance, S.G.W., Laurance, W.F., Leal, E.M., Lovejoy, T., Lovett, J.C., Lukas, F.M., Makana, J.R., Malhi, Y., Maracahipes, L., Marimon, B.S., Junior, B.H.M., Marshall, A.R., Morandi, P.S., Mukendi, J.T., Mukinzi, J., Nilus, R., Vargas, P.N., Camacho, N.C.P., Pardo, G., Peña-Claros, M., Pétionelli, P., Pickavance, G.C., Poulsen, A.D., Poulsen, J.R., Primack, R.B., Priyadi, H., Quesada, C.A., Reitsma, J., Réjou-Méchain, M., Restrepo, Z., Rutishauser, E., Salim, K.A., Salomão, R.P., Samsoedin, I., Sheil, D., Sierra, R., Silveira, M., Slik, J.W.F., Steel, L., Tiedoum, H., Tan, S., Terborgh, J.W., Thomas, S.C., Toledo, M., Umunay, P.M., Gamarra, L.V., Vieira, I.C.G., Vos, V.A., Wang, O., Willcock, S., Zemagho, L., 2017. Diversity and carbon storage across the tropical forest biome. *Sci. Rep.* 7. <https://doi.org/10.1038/srep39102>.
- Ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R.P., Guevara, J.E., Phillips, O.L., Castilho, C.V., Magnusson, W.E., Molino, J.F., Monteagudo, A., Vargas, P.N., Montero, J.C., Feldpausch, T.R., Coronado, E.N.H., Killeen, T.J., Mostacedo, B., Vasquez, R., Assis, R.L., Terborgh, J., Wittmann, F., Andrade, A., Laurance, W.F., Laurance, S.G.W., Marimon, B.S., Marimon, B.H., Vieira, I.C.G., Amaral, I.L., Brienen, R., Castellanos, H., López, D.C., Duivenvoorden, J.F., Mogollón, H.F., Matos, F.D.D.A., Dávila, N., García-Villacorta, R., Diaz, P.R.S., Costa, F., Emilio, T., Levis, C., Schiatti, J., Souza, P., Alonso, A., Dallmeier, F., Montoya, A.J.D., Piedade, M.T.F., Araujo-Murakami, A., Arroyo, L., Grubel, R., Fine, P.V.A., Peres, C.A., Toledo, M., Aymard, C.G.A., Baker, T.R., Cerón, C., Engel, J., Henkel, T.W., Maas, P., Petronelli, P., Stropp, J., Zartman, C.E., Daly, D., Neill, D., Silveira, M., Paredes, M.R., Chave, J., Lima Filho, D.D.A., Jørgensen, P.M., Fuentes, A., Schöngart, J., Valverde, F.C., Di Fiore, A., Jimenez, E.M., Mora, M.C.P., Phillips, J.F., Rivas, G., Van Andel, T.R., Von Hildebrand, P., Hoffman, B., Zent, E.L., Malhi, Y., Prieto, A., Rudas, A., Ruschell, A.R., Silva, N., Vos, V., Zent, S., Oliveira, A.A., Schutz, A.C., Gonzales, T., Nascimento, M.T., Ramirez-Angulo, H., Sierra, R., Tirado, M., Medina, M.N.U., Van Der Heijden, G., Vela, C.I.A., Torre, E.V., Vriesendorp, C., Wang, O., Young, K.R., Baidar, C., Balslev, H., Ferreira, C., Mesones, I., Torres-Lezama, A., Giraldo, L.E.U., Zagt, R., Alexiades, M.N., Hernandez, L., Huamantupa-Chuquimaco, I., Milliken, W., Cuenca, W.P., Paultet, D., Sandoval, E.V., Gamarra, L.V., Dexter, K.G., Feeley, K., Lopez-Gonzalez, G., Silman, M.R., 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* (1979), 342. <https://doi.org/10.1126/science.1243092>.
- Terra, M. de C.N.S., Prado-Júnior, J.A. do, Souza, C.R. de, Pinto, L.O.R., Silveira, E.M. do, Cordeiro, N.G., Cirne-Silva, T.M., Mantovani, V.A., Scolforo, J.R.S., Mello, J.M. de, 2021. Forest Ecology and Management Tree species dominance in neotropical savanna aboveground biomass and productivity CI Tain a 496.
- Wang, X., Wiegand, T., Wolf, A., Howe, R., Davies, S.J., Hao, Z., 2011. Spatial patterns of tree species richness in two temperate forests. *J. Ecol.* 99 (6), 1382–1393. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01857.x>.
- Warton, D.I., Blanchet, F.G., O'Hara, R.B., Ovaskainen, O., Taskinen, S., Walker, S.C., Hui, F.K.C., 2015. So Many Variables: Joint Modeling in Community Ecology. *Trends Ecol. Evol.* 30, 766–779. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.09.007>.
- Weiner, J., 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends Ecol. Evol.* 5, 360–364. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90095-U](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90095-U).
- Weiskittel, A.R., Hann, D.W., Kershaw, J.A., Vanclay, J.K., 2011. Forest Growth and Yield Modeling. *For. Growth Yield Model.* <https://doi.org/10.1002/9781119998518>.
- Wright, S.J., 2010. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees on JSTOR. <https://doi.org/10.2307/2977954910.2307/29779549>.
- Wright, S.J., Kitajima, K., Kraft, N.J.B., Reich, P.B., Wright, I.J., Bunker, D.E., Condit, R., Dalling, J.W., Davies, S.J., Díaz, S., Engelbrecht, B.M.J., Harms, K.E., Hubbell, S.P., Marks, C.O., Ruiz-Jaen, M.C., Salvador, C.M., Zanne, A.E., 2010. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91, 3664–3674. <https://doi.org/10.1890/09-2335.1>.
- Yan, L., 2021. ggvenn: Draw Venn Diagram by "ggplot2". CRAN Contrib. Packages. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.ggvenn>.
- Yi, S., Wu, P., Bai, F., Zhou, D., Peng, X., Zhang, W., Guo, W., 2020. Environmental filtering drives plant community assembly processes in the riparian marsh of

- downstream Yellow River, China. *Wetlands* 40 (2), 287–298. <https://doi.org/10.1007/s13157-019-01182-7>.
- Zimbres, B., Rodríguez-Veiga, P., Shimbo, J.Z., da Conceição Bispo, P., Baltzer, H., Bustamante, M., Roitman, I., Haidar, R., Miranda, S., Gomes, L., Alvim Carvalho, F., Lenza, E., Maracahipes-Santos, L., Abadia, A.C., do Prado Júnior, J.A., Mendonça Machado, E.L., Dias Gonzaga, A.P., de Castro Nunes Santos Terra, M., de Mello, J.M., Soares Scolforo, J.R., Rodrigues Pinto, J.R., Alencar, A., 2021. Mapping the stock and spatial distribution of aboveground woody biomass in the native vegetation of the Brazilian Cerrado biome. *Ecol. Manag.* 499. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119615>.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., 2016. A protocol for conducting and presenting results of regression-type analyses. *Methods Ecol. Evol.* 7, 636–645. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12577>.

MATERIAL SUPLEMENTAR CAPÍTULO 3

Disentangling the ecological drivers of woody plant hyperdominance in the Cerrado: a dissociation between abundance and biomass in forest and savanna formations

Spatial distribution of hyperdominant species in the Cerrado biome

The spatial distribution of hyperdominant species was assessed using occurrence records from the Brazilian National Forest Inventory (IFN), considering only individuals identified at the species level. For each vegetation formation (forest and savanna), we selected the three species with the highest relative contributions in terms of abundance and aboveground biomass. Occurrence points were plotted on georeferenced thematic maps, allowing visualization of spatial dispersion patterns across the entire Cerrado biome. The intensity of dominance was represented by the size and color of each point, according to the relative contribution of each species in its respective plot. This approach enabled the identification of spatial concentration and dispersion patterns, as well as contrasts between habitat specialists and broadly distributed generalist species.

The spatial distribution of hyperdominant species revealed that, although all species occur across multiple regions of the biome, the intensity of their dominance varies widely. Instead of a homogeneous pattern, distinct clusters of high dominance were observed. These clusters likely reflect environmental gradients and contrasting land-use histories, which may shape local patterns of abundance and biomass accumulation.

In forest formations, the most abundant hyperdominant species were *Curatella americana*, *Astronium urundeuva*, and *Tapirira guianensis*. *C. americana* showed the widest and most continuous distribution, with high occurrence density across large portions of the biome. In contrast, *A. urundeuva* and *T. guianensis* displayed more localized hotspots of dominance, with higher abundances concentrated in specific forested regions. These results indicate that hyperdominance in forests is spatially heterogeneous, reflecting regional differences in forest structure and productivity (Figure S1).

In savanna formations, *Curatella americana* also exhibited a broad and continuous distribution, while *Qualea parviflora* stood out as the most consistently

abundant species, reaching high population densities (often exceeding 200 individuals·ha⁻¹) across extensive areas of the biome. *Qualea grandiflora*, although classified as hyperdominant based on occurrence, showed lower maximum densities and a more fragmented distribution pattern, being concentrated in areas of low abundance (Figure S2).

The maps of aboveground biomass indicate that, within forest formations, the structural contribution of hyperdominant species is highly heterogeneous and regionally concentrated. *Anadenanthera colubrina*, *Astronium urundeuva*, and *Calophyllum brasiliense* exhibited the highest biomass values, reaching up to 40–50 t·ha⁻¹ in the most productive forest regions. These findings suggest that forest hyperdominance in the Cerrado is most pronounced in areas with denser and more carbon-rich vegetation, consistent with favorable structural and environmental conditions. In other regions, these species contribute much less to total biomass, likely due to climatic and edaphic constraints (Figure S3).

In savanna environments, the three biomass-based hyperdominant species showed lower contributions overall (maximum around 50 t·ha⁻¹) compared to forests. *Curatella americana* and *Qualea grandiflora* exhibited low and spatially isolated biomass peaks, whereas *Qualea parviflora* presented a more consistent and evenly distributed contribution across the savanna landscape. This pattern suggests that *Q. parviflora* exerts the most generalized structural influence among the savanna hyperdominants of the Cerrado (Figure S4).

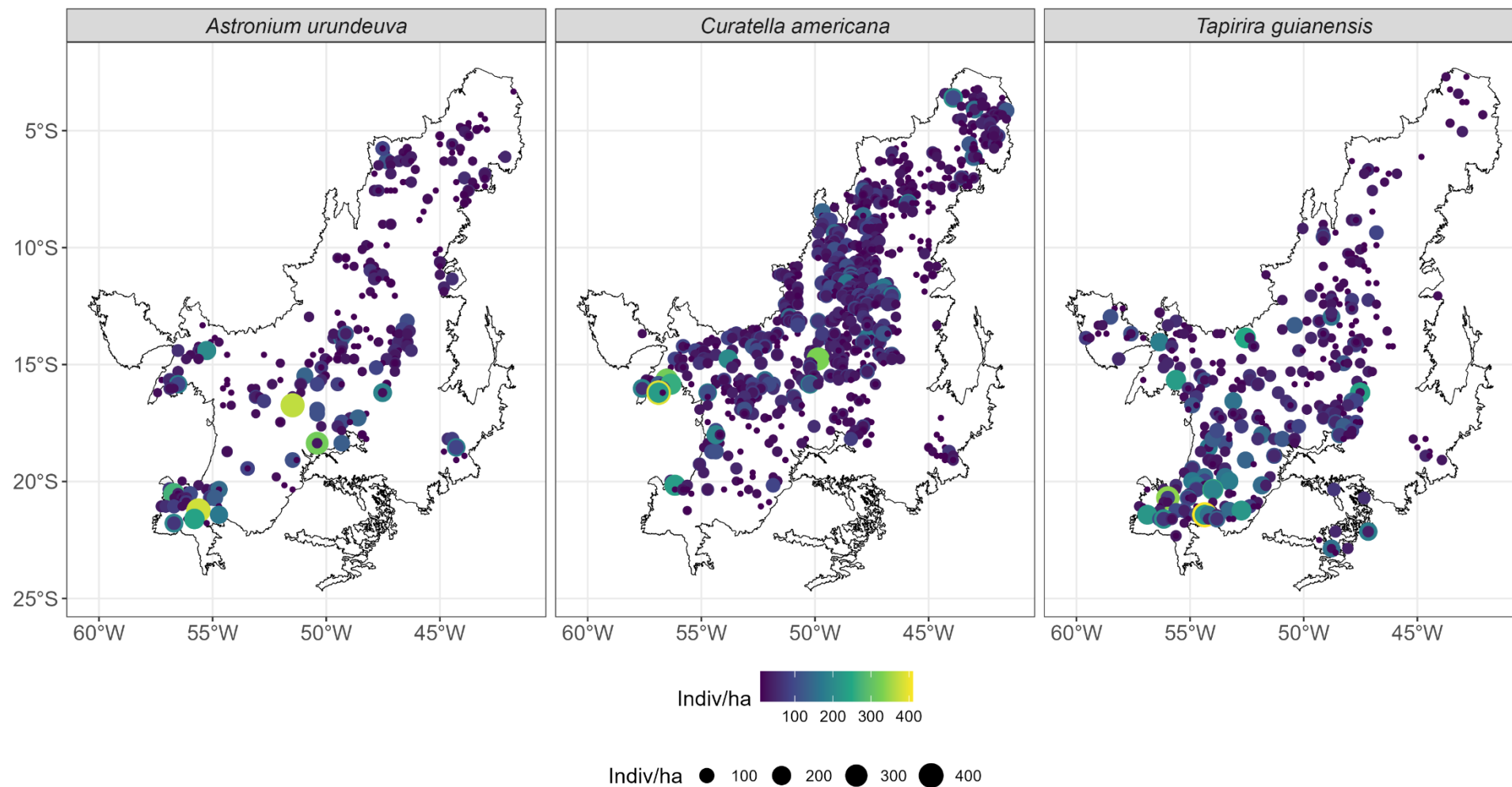


Figure S1. Spatial distribution and abundance (Individuals/ha) of the three most abundant hyperdominant species in the forest formations of the Cerrado Biome: *Astronium urundeuva*, *Curatella americana*, and *Tapirira guianensis*. The size of the circle is proportional to the abundance (Individuals/ha) at each sampling point, and the color indicates the magnitude of this abundance, ranging from 100 to more than 400 individuals per hectare.

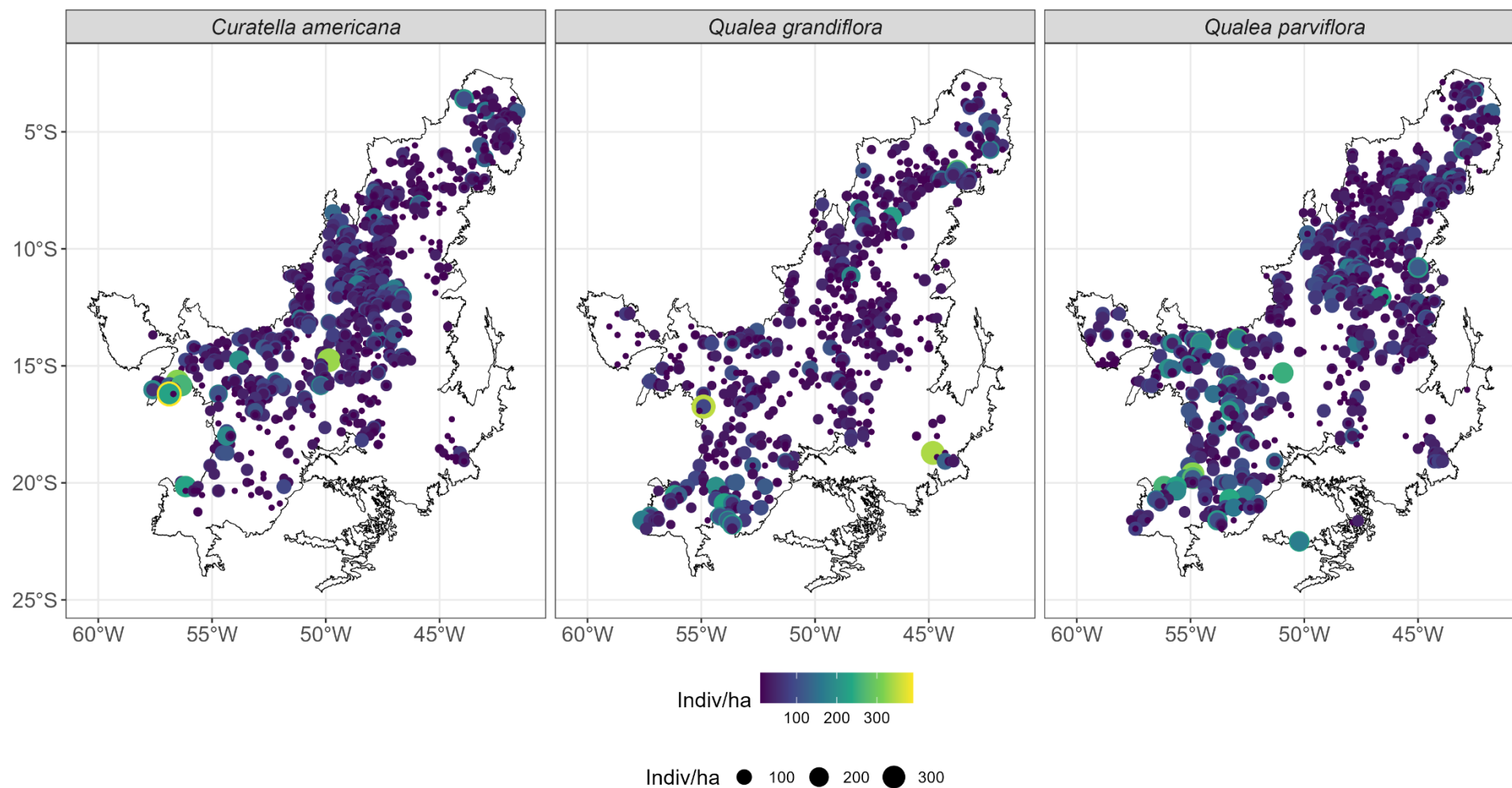


Figure S2. Spatial distribution and abundance (Indiv/ha) of the three most abundant hyperdominant species in the savanna formations of the Cerrado Biome: *Curatella americana*, *Qualea grandiflora*, and *Qualea parviflora*. The circle size is proportional to the abundance (Indiv/ha) at each sampling point, and the colour indicates the magnitude of this abundance, ranging from 100 to more than 300 individuals per hectare.

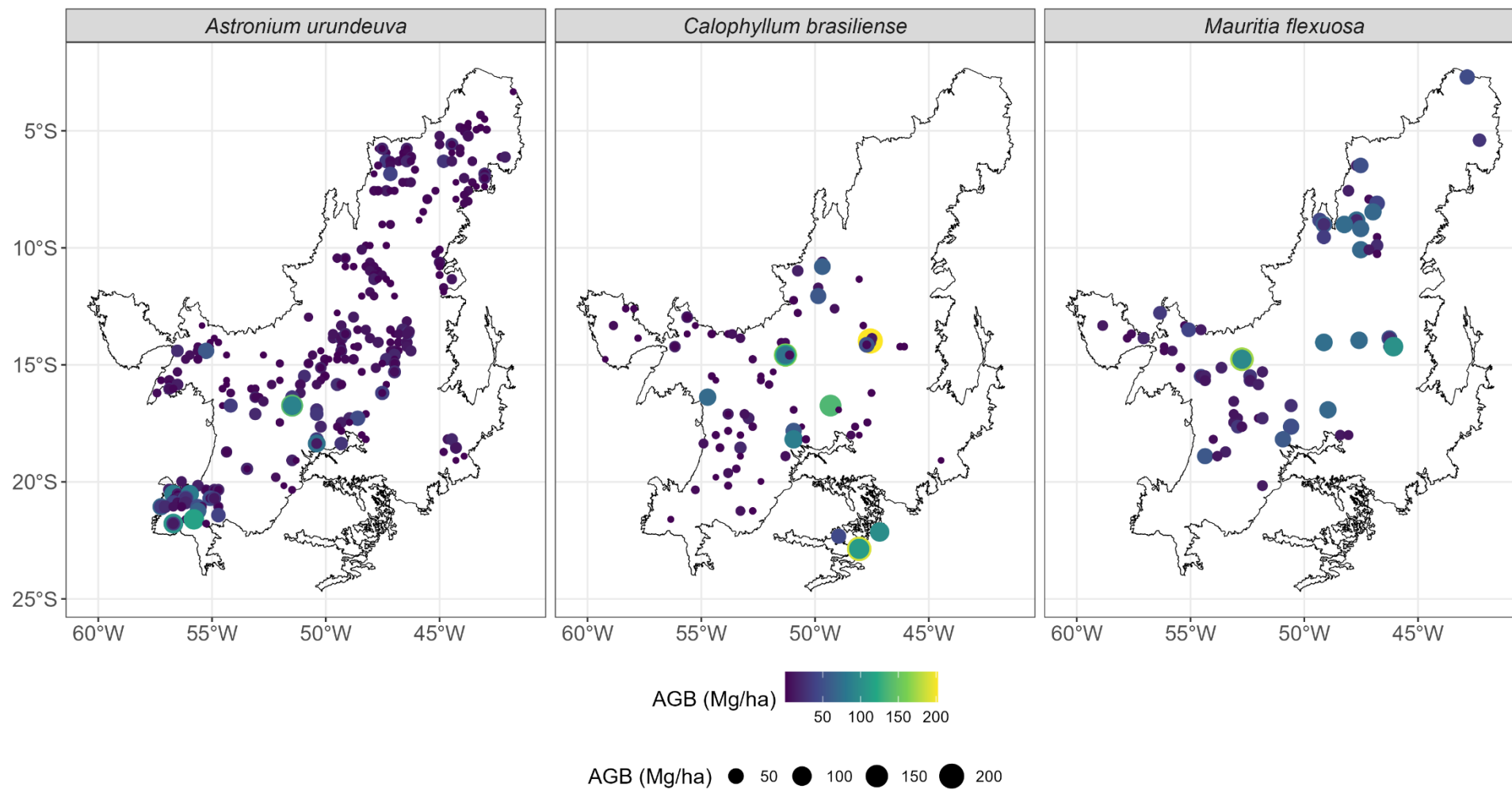


Figure S3. Spatial distribution and Aboveground Biomass (AGB, Mg/ha) of the three hyperdominant species with the highest biomass stock in the forest formations of the Cerrado Biome: *Astronium urundeuva*, *Calophyllum brasiliense*, and *Mauritia flexuosa*. The circle size is proportional to the biomass (Mg/ha) at each sampling point, and the colour indicates the magnitude of this biomass stock, ranging from 50 to more than 200 Mg/ha.

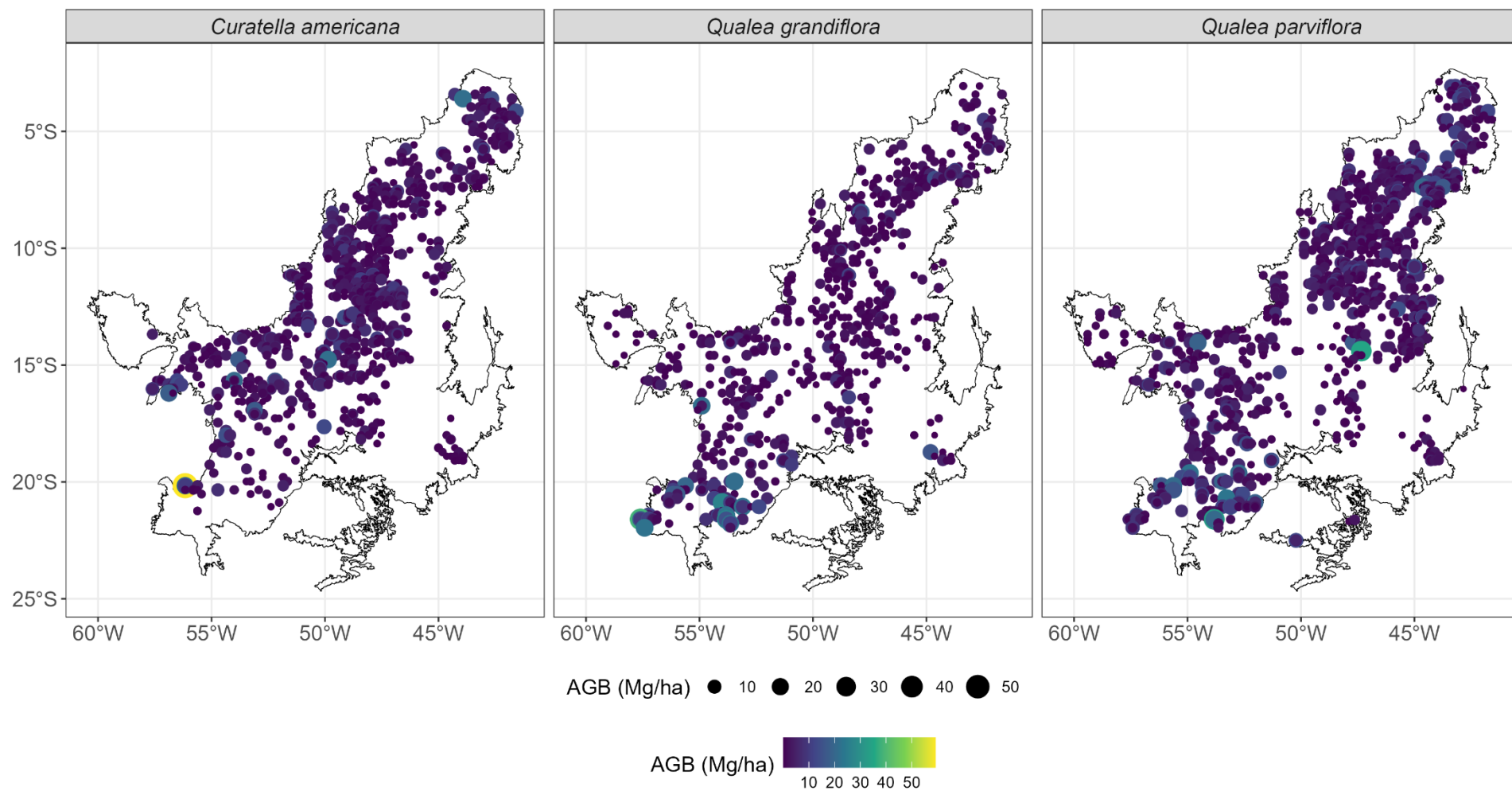


Figure S4. Spatial distribution and Aboveground Biomass (AGB, Mg/ha) of the three hyperdominant species with the highest biomass stock in the savanna formations of the Cerrado Biome: *Curatella americana*, *Qualea grandiflora*, and *Qualea parviflora*. The circle size is proportional to the biomass (Mg/ha) at each sampling point, and the colour indicates the magnitude of this biomass stock, ranging from 10 to more than 50 Mg/ha.

Table S1 presents the list of woody species identified as hyperdominant in the Cerrado biome, classified according to vegetation formation (forest or savanna) and the criterion of hyperdominance — based on either abundance, aboveground biomass, or both. Species occurring in both formations were designated as *generalists*, while those restricted to a single formation were categorized as *forest* or *savanna hyperdominants*. This classification was derived from the analysis of the relative contribution of each species to total abundance and biomass across all sampling plots of the Brazilian National Forest Inventory (IFN). The table highlights patterns of ecological dominance, showing that several species maintain strong dominance within specific formations (e.g., *Bowdichia virgilioides*, *Caryocar brasiliense* in savannas; *Astronium urundeuva*, *Calophyllum brasiliense* in forests), whereas a smaller group of species — such as *Curatella americana*, *Qualea parviflora*, and *Vatairea macrocarpa* — exhibit broad ecological amplitude and occur as hyperdominants in both forest and savanna environments. These patterns illustrate that hyperdominance in the Cerrado is not restricted to a single structural type but emerges across contrasting vegetation formations, reflecting both shared and unique drivers of ecological dominance.

Table S 1. Species composition distributed between forest and savanna formations, based on hyperdominance metrics in abundance and biomass in the Cerrado biome.

Species	Group
<i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth. & Hook.f.	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Anacardium occidentale</i> L.	Hyperdominance in abundance (Savanna Formations)
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations) and Hyperdominance in biomass (Savanna Formations)
<i>Anadenanthera peregrina</i> (L.) Speg.	Generalist species for hyperdominance – abundance and biomass (present in both formations)
<i>Andira cujabensis</i> Benth.	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F.Macbr.	Hyperdominance in biomass (Forest Formations)
<i>Aspidosperma subincanum</i> Mart.	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott	Generalist species for hyperdominance – abundance and biomass (present in both formations)
<i>Astronium urundeuva</i> (M.Allemão) Engl.	Generalist species for hyperdominance – abundance and biomass (present in both formations)

Species	Group
<i>Attalea speciosa</i> Mart. ex Spreng.	Hyperdominance in biomass (Forest and Savanna Formations)
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	Hyperdominance in abundance and biomass (Savanna Formations)
<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Callisthene fasciculata</i> Mart.	Generalist species for hyperdominance – abundance and biomass (present in both formations)
<i>Callisthene major</i> Mart.	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Cariniana domestica</i> (Mart.) Miers	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	Hyperdominance in abundance and biomass (Savanna Formations)
<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Casearia rupestris</i> Eichler	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)

Species	Group
<i>Ceiba pubiflora</i> (A.St.-Hil.) K.Schum.	Hyperdominance in biomass (Forest Formations)
<i>Chaetocarpus echinocarpus</i> (Baill.) Ducke	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Generalist species for hyperdominance – abundance and biomass (present in both formations)
<i>Couepia grandiflora</i> (Mart. & Zucc.) Benth.	Hyperdominance in biomass (Forest Formations)
<i>Curatella americana</i> L.	Generalist species for hyperdominance – abundance and biomass (present in both formations)
<i>Dilodendron bipinnatum</i> Radlk.	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Dipteryx alata</i> Vogel	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Diptychandra aurantiaca</i> Tul.	Hyperdominance in abundance (Savanna Formations)
<i>Duguetia marcgraviana</i> Mart.	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers	Generalist species for hyperdominance – abundance and biomass (present in both formations)
<i>Eugenia florida</i> DC.	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)

Species	Group
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Handroanthus serratifolius</i> (Vahl) S.Grose	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Hieronyma alchorneoides</i> Allemão	Hyperdominance in biomass (Forest Formations)
<i>Hirtella ciliata</i> Mart. & Zucc.	Hyperdominance in abundance and biomass (Savanna Formations)
<i>Hirtella glandulosa</i> Spreng.	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Hirtella gracilipes</i> (Hook.f.) Prance	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations) and Hyperdominance in biomass (Savanna Formations)
<i>Hymenaea martiana</i> Hayne	Hyperdominance in biomass (Forest Formations)

Species	Group
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	Hyperdominance in biomass (Forest and Savanna Formations)
<i>Lafoensia pacari</i> A.St.-Hil.	Hyperdominance in abundance (Savanna Formations)
<i>Licania kunthiana</i> Hook.f.	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Machaerium hirtum</i> (Vell.) Stellfeld	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Magonia pubescens</i> A.St.-Hil.	Generalist species for hyperdominance – abundance and biomass (present in both formations)
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Mauritia flexuosa</i> L.f.	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Micropholis guyanensis</i> (A.DC.) Pierre	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler) Pierre	Hyperdominance in biomass (Forest Formations)

Species	Group
<i>Mouriri elliptica</i> Mart.	Hyperdominance in abundance (Savanna Formations)
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations) and Hyperdominance in abundance (Savanna Formations)
<i>Myrsine leuconeura</i> Mart.	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Nectandra cuspidata</i> Nees	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Parkia platycephala</i> Benth.	Hyperdominance in abundance (Forest Formations) and Hyperdominance in biomass (Savanna Formations)
<i>Physocalymma scaberrimum</i> Pohl	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations) and Hyperdominance in biomass (Savanna Formations)
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F.Macbr.	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)

Species	Group
<i>Plathymania reticulata</i> Benth.	Hyperdominance in abundance (Forest and Savanna Formations)
<i>Platypodium elegans</i> Vogel	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	Generalist species for hyperdominance – abundance and biomass (present in both formations)
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Protium spruceanum</i> (Benth.) Engl.	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Pseudobombax tomentosum</i> (Mart.) A.Robyns	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Pterodon pubescens</i> (Benth.) Benth.	Hyperdominance in biomass (Savanna Formations)
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Generalist species for hyperdominance – abundance and biomass (present in both formations)
<i>Qualea ingens</i> Warm.	Hyperdominance in biomass (Forest Formations)
<i>Qualea multiflora</i> Mart.	Hyperdominance in abundance and biomass (Savanna Formations)
<i>Qualea parviflora</i> Mart.	Generalist species for hyperdominance – abundance and biomass (present in both formations)

Species	Group
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reissek	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Richeria grandis</i> Vahl	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Ruizterania wittrockii</i> (Malme) Marc.-Berti	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Salvertia convallariodora</i> A.St.-Hil.	Hyperdominance in abundance and biomass (Savanna Formations)
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Spondias mombin</i> L.	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Tabebuia aurea</i> (Silva Manso) Benth. & Hook.f. ex S.Moore	Hyperdominance in abundance (Savanna Formations)
<i>Tabebuia roseoalba</i> (Ridl.) Sandwith	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Tachigali rubiginosa</i> (Mart. ex Tul.) Oliveira-Filho	Generalist species for hyperdominance – abundance and biomass (present in both formations)
<i>Tachigali subvelutina</i> (Benth.) Oliveira-Filho	Hyperdominance in abundance and biomass (Savanna Formations)

Species	Group
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Generalist species for hyperdominance – abundance and biomass (present in both formations)
<i>Tapirira obtusa</i> (Benth.) J.D.Mitch.	Hyperdominance in abundance (Forest Formations)
<i>Terminalia argentea</i> Mart. & Zucc.	Generalist species for hyperdominance – abundance and biomass (present in both formations)
<i>Terminalia corrugata</i> (Ducke) Gere & Boatwr.	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)
<i>Terminalia fagifolia</i> Mart.	Hyperdominance in biomass (Savanna Formations)
<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	Generalist species for hyperdominance – abundance and biomass (present in both formations)
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	Hyperdominance in abundance (Forest and Savanna Formations)
<i>Xylopia emarginata</i> Mart.	Hyperdominance in abundance and biomass (Forest Formations)

Bayesian models

The figures (S5, S6, S7, and S8) present the main diagnostic and inferential outputs of the Bayesian models: (a) posterior predictive checks comparing observed and simulated data distributions; (b) the relationship between observed and predicted values; and (c) posterior distributions of fixed effects, indicating the direction and credibility of each predictor.

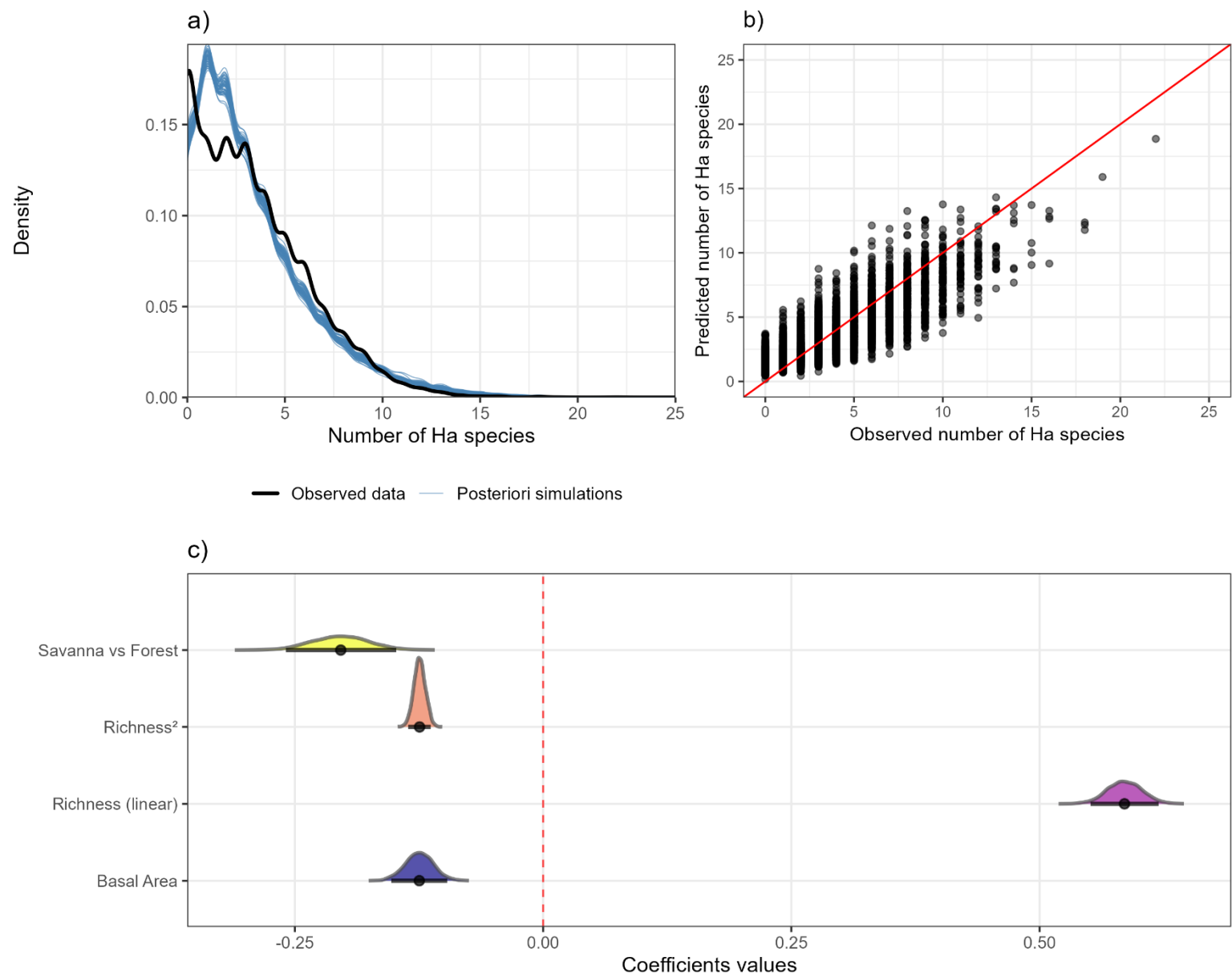


Figure S5. Results of the Bayesian model of hyperdominance occurrence (Ha). (a) Posterior predictive check showing good agreement between the observed distribution and the predicted simulations. (b) Relationship between observed and predicted abundances, indicating good model calibration (red line = 1:1). (c) Posterior distributions of the fixed coefficients, with the red dashed line representing the null value. Effects whose credibility intervals do not cross zero indicate a consistent influence on the abundance of hyperdominant species.

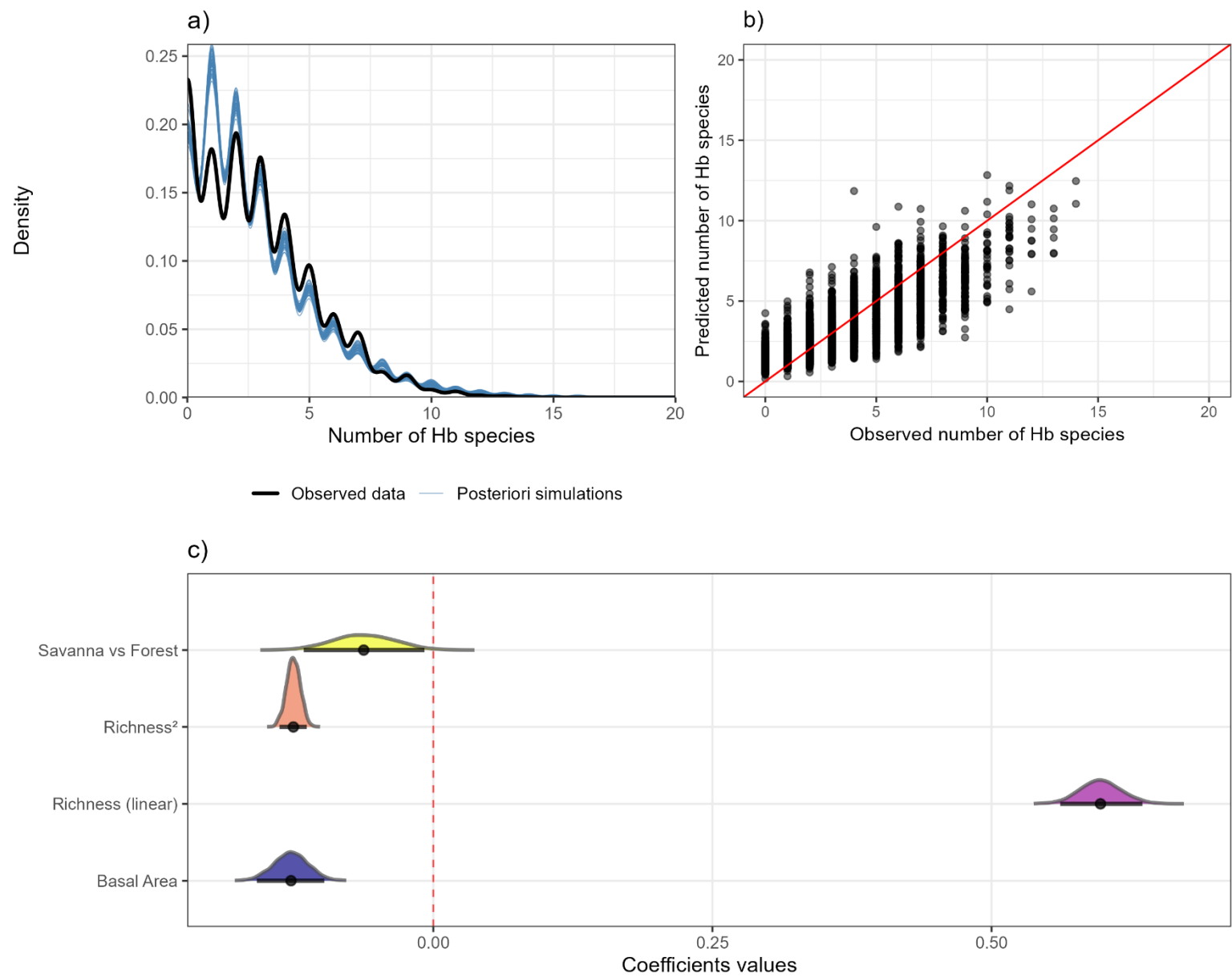


Figure S6. Results of the Bayesian model of hyperdominance occurrence (H_n). (a) Posterior predictive check showing good agreement between the observed distribution and the predicted simulations. (b) Relationship between observed and predicted abundances, indicating good model calibration (red line = 1:1). (c) Posterior distributions of the fixed coefficients, with the red dashed line representing the null value. Effects whose credibility intervals do not cross zero indicate a consistent influence on the abundance of hyperdominant species.

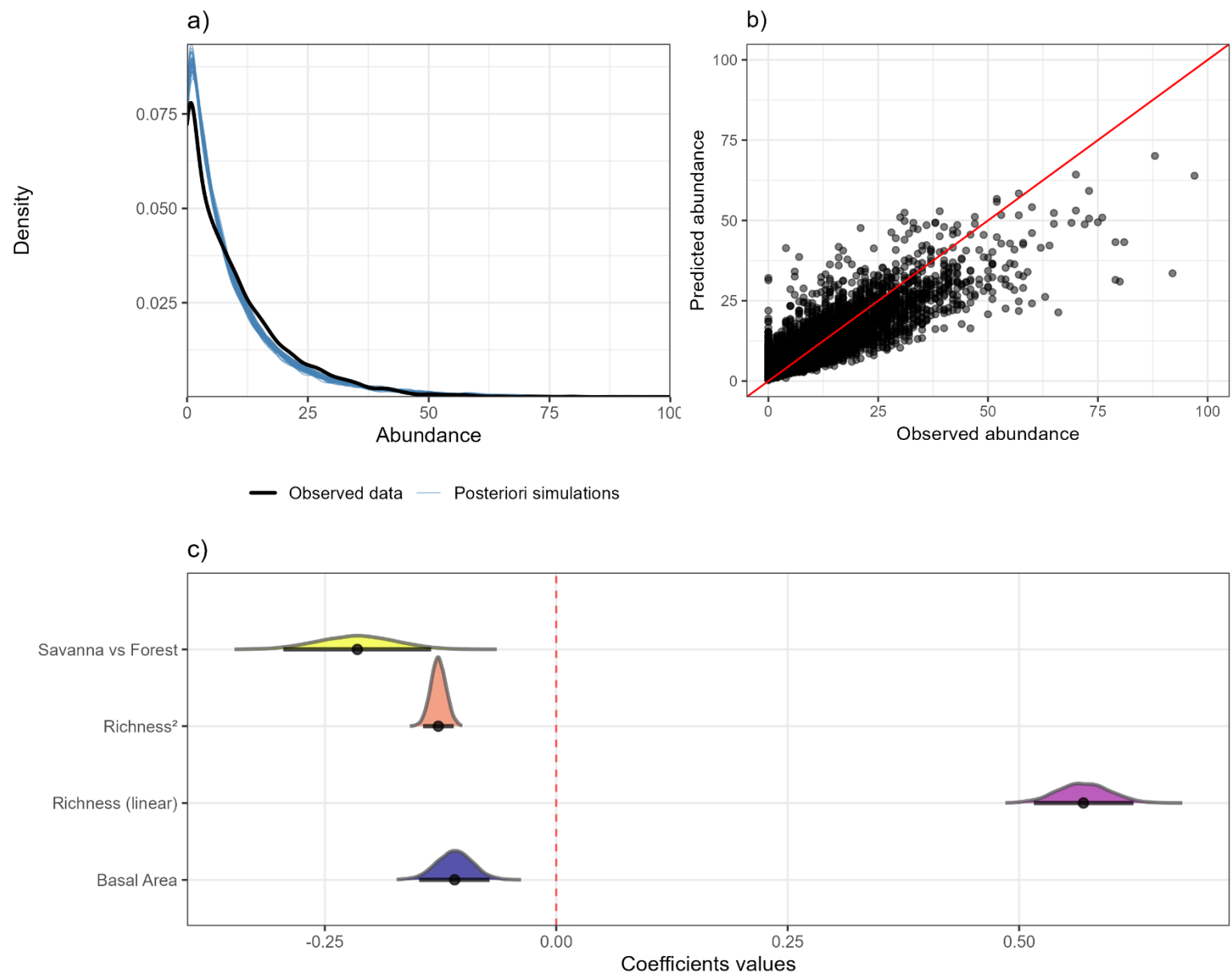


Figure S7. Results of the Bayesian model of hyperdominance intensity in abundance. (a) Posterior predictive check showing good agreement between the observed distribution and the predicted simulations. (b) Relationship between observed and predicted abundances, indicating good model calibration (red line = 1:1). (c) Posterior distributions of the fixed coefficients, with the red dashed line representing the null value. Effects whose credibility intervals do not cross zero indicate a consistent influence on the abundance of hyperdominant species.

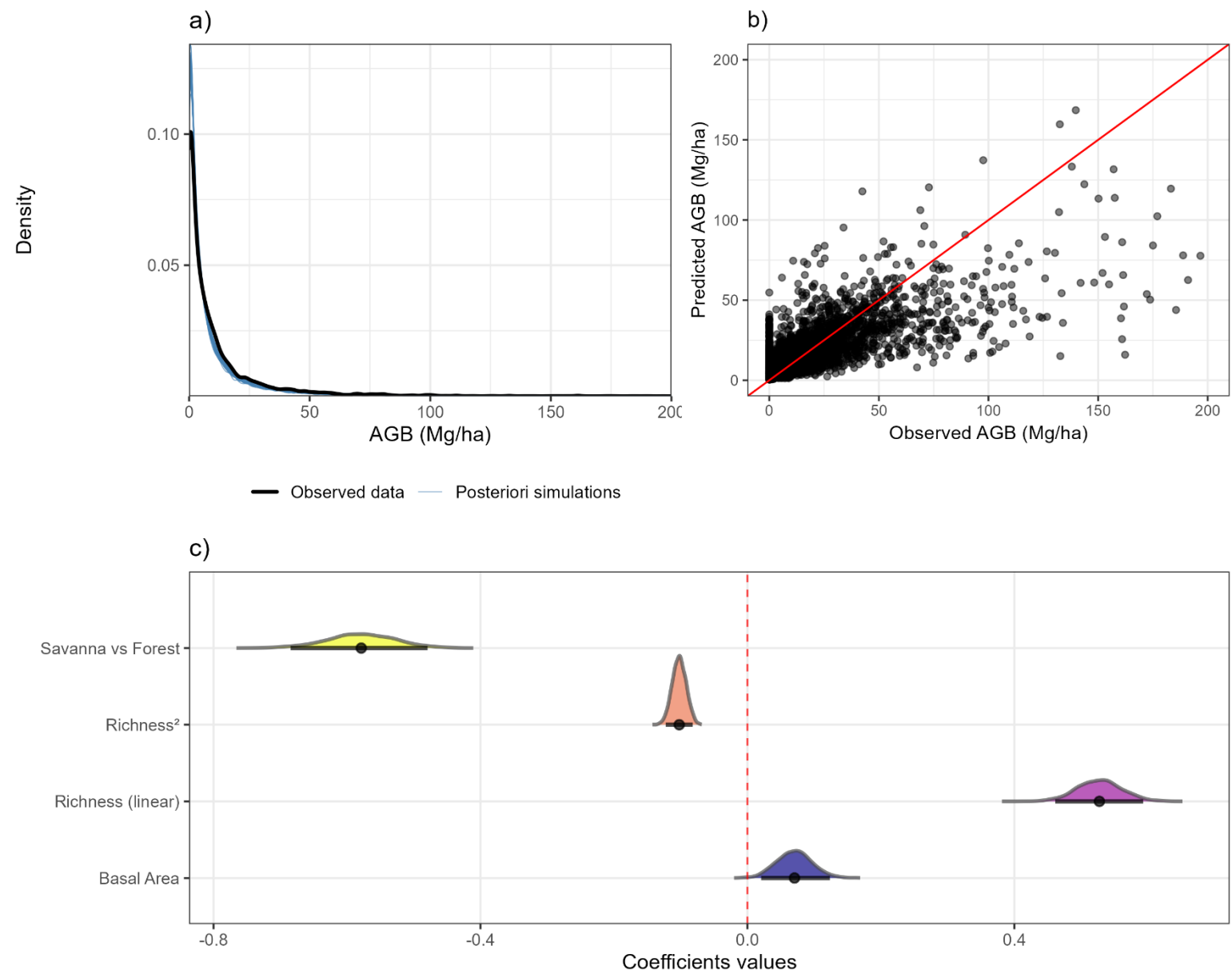


Figure S8. Results of the Bayesian model of hyperdominance intensity in AGB. (a) Posterior predictive check showing good agreement between the observed distribution and the predicted simulations. (b) Relationship between observed and predicted abundances, indicating good model calibration (red line = 1:1). (c) Posterior distributions of the fixed coefficients, with the red dashed line representing the null value. Effects whose credibility intervals do not cross zero indicate a consistent influence on the abundance of hyperdominant species.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esta tese investigou como mecanismos associados à competição, à diferenciação filogenética e à estruturação da vegetação influenciam simultaneamente o desempenho individual das árvores e os padrões de dominância ecológica no Cerrado. Ao integrar análises em escalas locais (Capítulo 2) e regionais (Capítulo 3), os resultados demonstram que o crescimento das árvores e hiperdominância representam diferentes manifestações de processos ecológicos compartilhados, regulados pela interação entre estrutura da vegetação, composição das comunidades e relações entre as espécies.

Na escala local, os resultados evidenciaram que a competição constitui importante mecanismo regulador do crescimento diamétrico, mas seus efeitos não são independentes da composição da vizinhança. O crescimento foi reduzido sob maior “intensidade competitiva” e favorecido em vizinhanças compostas por espécies filogeneticamente mais distantes, indicando que a diferenciação ecológica pode mitigar parcialmente os efeitos da competição. Além disso, a magnitude dessas relações foi dependente da escala espacial, sugerindo que diferentes processos predominam conforme a extensão da vizinhança considerada. Enquanto interações competitivas diretas foram mais evidentes em microescala, os efeitos associados à estrutura filogenética tornaram-se progressivamente mais importantes em escalas mais amplas.

Não obstante esses achados, algumas limitações metodológicas e conceituais do Capítulo 2 devem ser consideradas. A avaliação da competição focou prioritariamente nas interações da parte aérea e na estrutura horizontal da vegetação (competição por luz e espaço visual), sem contemplar diretamente a dinâmica de competição subterrânea por água e nutrientes ecossistêmicos. Em um bioma sazonal como o Cerrado, onde o estresse hídrico e as restrições nutricionais do solo desempenham papéis críticos, a arquitetura radicular e a partição de recursos no subsolo representam uma dimensão oculta essencial que pode alterar a magnitude da intensidade competitiva percebida. Além disso, o uso da distância filogenética como um 'proxy' para diferenciação ecológica pressupõe um conservadorismo de nicho que nem sempre se sustenta para todos os atributos funcionais de espécies savânicas.

Na escala regional, verificou-se que a hiperdominância no Cerrado não constitui um fenômeno único, mas sim múltiplas dimensões da dominância ecológica. A reduzida sobreposição entre espécies hiperdominantes em abundância e em biomassa demonstra que os mecanismos responsáveis pelo sucesso numérico nem sempre são os mesmos que promovem elevada acumulação de biomassa. Além disso, a riqueza e a estrutura das comunidades mostraram-se fortemente associadas à intensidade da hiperdominância, evidenciando que a organização florística e estrutural das formações vegetais influencia a distribuição da abundância e do estoque de carbono entre as espécies.

Apesar dos avanços trazidos pelo estudo, é preciso considerar algumas ressalvas e limitações importantes para a interpretação dos dados. Sob o ponto de vista metodológico, os dados do Inventário Florestal Nacional (IFN) contabilizam apenas indivíduos com diâmetro à altura do peito (DAP) igual ou superior a 10 cm, o que resulta na exclusão do estrato arbustivo das savanas, uma das camadas mais ricas e representativas do Cerrado. Além disso, a análise restringiu-se à biomassa acima do solo, desconsiderando os órgãos subterrâneos e os sistemas radiculares profundos, que desempenham um papel central no estoque de carbono e na sobrevivência da vegetação frente ao fogo e à seca nas formações savânicas.

A integração entre os dois capítulos sugere que processos de coexistência operando em nível local podem contribuir para explicar padrões observados em escalas mais amplas. Em ambientes onde a divergência ecológica entre espécies reduz a sobreposição de nicho e atenua os efeitos da competição, o crescimento individual tende a ser favorecido. Ao longo do tempo, essas diferenças de desempenho podem influenciar a capacidade de determinadas espécies acumularem biomassa e alcançarem posições dominantes dentro das comunidades. Assim, mecanismos de complementaridade ecológica e diferenciação entre espécies atuam como elementos de conexão entre a dinâmica individual e a estrutura regional das comunidades vegetais.

Os resultados reforçam ainda a importância de abordagens multiescalares para compreender a dinâmica ecológica do Cerrado. A combinação entre modelagem de crescimento individual, métricas de vizinhança, fatores evolutivos e análises de hiperdominância permitiu integrar processos ecológicos frequentemente investigados de forma isolada. Essa perspectiva contribui para o avanço da ecologia de comunidades ao demonstrar que competição, coexistência e dominância não devem ser interpretadas como

fenômenos totalmente independentes, mas como componentes interligados da organização ecológica das formações vegetais do Cerrado.

Por fim, diante da acelerada transformação do bioma Cerrado, compreender os mecanismos que regulam o crescimento, a biomassa e a hiperdominância traduz-se em diretrizes práticas diretamente aplicáveis ao manejo florestal, à restauração ecológica e à conservação do bioma. Na restauração e na silvicultura de espécies nativas, os achados orientam o arranjo espacial e a escolha de espécies em plantios heterogêneos. Em vez de focar apenas em poucas espécies hiperdominantes de rápido crescimento, recomenda-se desenhar consórcios baseados na divergência filogenética e funcional da vizinhança, o que atenua a competição assimétrica, otimiza o incremento diamétrico e acelera o acúmulo de biomassa. No manejo de vegetação nativa, o entendimento da escala de influência da competição fornece subsídios para delimitar raios de vizinhança na prescrição de desbastes e na seleção de árvores matrizes. Além disso, no âmbito da mensuração florestal e do monitoramento de projetos de carbono, a constatação da baixa sobreposição entre hiperdominância em abundância e em biomassa alerta que inventários baseados apenas na densidade de indivíduos podem falhar em capturar o real estoque de carbono. Para estratégias de REDD+ e valoração ambiental, torna-se indispensável priorizar a proteção de espécies de grande porte, mesmo quando ocorrem em menor densidade. Dessa forma, a manutenção da diversidade e da heterogeneidade estrutural emerge não apenas como um princípio de conservação, mas como uma ferramenta operacional para assegurar a produtividade e a resiliência dos ecossistemas do Cerrado.