



**Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia**

TESE DE DOUTORADO

**Estrutura, regras de montagem e dinâmica de florestas de terra firme,
várzea e campinaranas: respostas ao gradiente ambiental e reservatório de
uma hidrelétrica na Amazônia, bacia do alto Rio Madeira-RO**

Washington Luis de Oliveira

Orientador: John Du Vall Hay

Brasília – DF

Agosto de 2016

**Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia**

TESE DE DOUTORADO

**Estrutura, regras de montagem e dinâmica de florestas de terra firme,
várzea e campinaranas: respostas ao gradiente ambiental e reservatório de
uma hidrelétrica na Amazônia, bacia do alto Rio Madeira-RO**

Washington Luis de Oliveira

Tese apresentada à Universidade de Brasília como requisito parcial do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para a obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Orientador: John Du Vall Hay

Brasília – DF

Agosto de 2016

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Tese de Doutorado

WASHINGTON LUIS DE OLIVEIRA

Título: “Estrutura, regras de montagem e dinâmica de florestas de terra firme, várzea e campinaranas: respostas ao gradiente ambiental e reservatório de uma hidrelétrica na Amazônia, bacia do alto Rio Madeira-RO”

Tese aprovada junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como requisito parcial para obtenção do Título de Doutor em Ecologia

Banca Examinadora:

Prof. Dr. John Du Vall Hay
Presidente/Orientador
ECL/UnB

Profa. Dra. Cássia Beatriz Rodrigues Munhoz
Membro Titular
PPG-Botânica/UnB

Profa. Dra. Flávia Regina Capellotto Costa
Membro Titular
PPG-Ecologia/INPA

Prof. Dr. José Roberto Rodrigues Pinto
Membro Titular
PPG-Florestal/UnB

Profa. Dra. Gabriela Bielefeld Nardoto
Membro Titular
PPG-Ecologia/UnB

Prof. Dr. Daniel Mascia Vieira
Membro Suplente
Embrapa-Cenargen

Brasília, 22 de agosto de 2016

Ao meu filho, aos pequenos e pequenas,
dedico.

Nota do autor

O trabalho nesta tese foi árduo durante o ano anterior ao ingresso no curso e continuou ao longo dos quatro anos de pesquisa. Durante a imersão para preparação do manuscrito final percebi a grandeza da escala de trabalho envolvido no projeto que possibilitou a realização da tese. O envolvimento de muitas pessoas em diferentes frentes de trabalho foi fundamental, desde expedições de campo, coleta e preparação de material, identificação de espécies, manutenção de banco de dados. Incluem-se os coordenadores que delinearam a concepção geral do projeto, os técnicos de campo com o auxílio na coleta de dados, o reforço de muitos estudantes e os profissionais do Herbário-CEN, responsáveis pelas identificações botânicas. Inicialmente o manuscrito foi elaborado em terceira pessoa, como reconhecimento do trabalho de todo grupo. Contudo, peço licença aos envolvidos no projeto para atender às normas formais de redação em primeira pessoa e assumir a responsabilidade pelas minhas opiniões e erros que constam neste manuscrito. De qualquer forma, ressalto aqui a importância imprescindível dos diversos colaboradores para o desenvolvimento desta pesquisa.

Boa leitura.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha mãe Nilda e a irmã Symone por estarem ao meu lado durante toda jornada. Ao meu querido filho Abel, com seu incentivo e compreensão pelos momentos que precisei ficar ausente para a realização deste trabalho. Obrigado amado filho pelo carinho e alegrias que compartilhamos, sempre proporcionando a força e a paz de espírito para finalizar esta caminhada.

Aos meus coorientadores Marcelo Brilhante de Medeiros e Marcelo Fragomeni Simon, parceiros de conquistas profissionais e líderes do projeto no qual a tese está inserida. Muito obrigado por viabilizar este projeto, pela paciência, oportunidades, confiança, revisões e sugestões no projeto e manuscritos, bem como todas as conversas que tivemos. Ao meu orientador John Hay, pela confiança, incentivo e todo apoio para o desenvolvimento e finalização da tese.

Ao meu supervisor no estágio sanduíche Hans ter Steege, pelo acolhimento em seu laboratório e grupo de pesquisa no Naturalis Biodiversity Center em Leiden, Holanda. Obrigado pela acolhida, conversas e sugestões no manuscrito, sempre compartilhando seu conhecimento das florestas tropicais mundiais de forma profissional, acessível e humilde.

Aos amigos e colegas da Embrapa Cenargen pelo companheirismo, discussões de ideias, sugestões e todo apoio nas expedições de campo. Aprendi muito com todos vocês, muito obrigado! Aos técnicos de campo pela sagacidade e ensinamentos compartilhados em todas as expedições, Juarez, Nilton, Valdeci “Dudu”, Valdemar “Camarão”. Ao Glocimar Pereira da Silva pelo apoio logístico em campo e todas as discussões que tivemos. Aos amigos e colegas do Herbário-CEN, em especial ao Bruno Walter, João “Cheba”, Gabriela e Marcelo Simon, pela identificação das plantas e comunicação com os especialistas. Ao Sérgio Noronha do laboratório de geoprocessamento pela disposição e paciência para me auxiliar com mapas e informações geográficas.

Aos numerosos amigos e colegas que participaram dos trabalhos de campo, sem vocês não seria possível realizar este trabalho! Ao irmão Gledson, Victor, Márcio,

Flávio, Juruna, Isabela, Pamela, Renata, Tâmilis, Raquel, Fernanda, Natália, Samantha e tantas outras pessoas que também deixaram contribuições no projeto.

Ao Antônio Barreto “Tônico” pelas escaladas, identificações em campo e no herbário, sempre compartilhando a riqueza de seu saber parobotânico e sua experiência de cidadão da floresta.

Aos amigos e colegas do Naturalis pela hospitalidade e acolhida, em especial à Marcela Terra, pelas conversas e comentários sobre a versão inicial do manuscrito para o terceiro capítulo.

Aos amigos e colegas da UnB pela convivência e companheirismo durante o doutorado, Fernando, Ricardo “Kazinha”, Davi, Geraldo, Aryanne, Vivian, Luane, Neander, Samuel, Aelton, Lauana, Pablo, Vicente e tantos outros.

Aos professores do PPG em Ecologia que compartilharam seus saberes nas disciplinas.

Aos membros da banca de qualificação, Fred Takahashi, Ludgero Vieira e Aldicir Scariot pelas contribuições no início do projeto.

Aos membros da banca de defesa, Flávia Costa, Gabriela Nardoto, Cássia Munhoz e José Roberto e Daniel Vieira pela participação e contribuições.

Aos coordenadores do PPG em Ecologia, Ivone R. Diniz, Emerson Vieira e Ricardo Machado, por todo o apoio com os trâmites das bolsas de pesquisa e do estágio sanduíche.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas de doutorado e bolsa de doutorado sanduíche no exterior, através do Programa Ciência sem Fronteiras, sem as quais não seria possível o presente trabalho. À Energia Sustentável do Brasil (ESBR) pelo financiamento do projeto.

Agradeço a Deus pelo sopro de vida e os aprendizados ao longo da jornada.

SUMÁRIO

ÍNDICE DE FIGURAS	I
ÍNDICE DE TABELAS	IV
RESUMO GERAL	VI
CAPÍTULO 1	1
APRESENTAÇÃO	1
PROGRAMA DE MONITORAMENTO DA FLORA NA UHE JIRAU-RONDÔNIA	6
MATERIAL E MÉTODOS	7
<i>ÁREA DE ESTUDO</i>	7
<i>DESENHO AMOSTRAL</i>	9
<i>INVENTÁRIO DA FLORA</i>	11
<i>CARACTERIZAÇÃO EDÁFICA, LENÇOL FREÁTICO E RELEVO</i>	12
CONCLUSÃO GERAL	14
CAPÍTULO 2	16
<u>FILTROS AMBIENTAIS EM COMUNIDADES ARBÓREAS: ESTRUTURA, DIVERSIDADE FUNCIONAL E FILOGENÉTICA NO SUDESTE DA AMAZÔNIA BRASILEIRA</u>	16
RESUMO	16
INTRODUÇÃO	17
MATERIAL E MÉTODOS	19
RESULTADOS	25
DISCUSSÃO	45
CONCLUSÕES	51
MATERIAL SUPLEMENTAR	53
<i>FIGURAS</i>	53
CAPÍTULO 3	59
<u>REGRAS DE MONTAGEM DE COMUNIDADES ARBÓREAS, ABUNDÂNCIA E RECRUTAMENTO DE ESPÉCIES NO SUDOESTE DA AMAZÔNIA BRASILEIRA</u>	59
RESUMO	59
INTRODUÇÃO	60
MATERIAL E MÉTODOS	63

RESULTADOS	67
DISCUSSÃO	77
CONCLUSÕES	82
MATERIAL SUPLEMENTAR	84
<i>APÊNDICE I – MÉTODOS</i>	84
<i>APÊNDICE II – FIGURAS</i>	87
<u>CAPÍTULO 4</u>	98
<u>DINÂMICA DE COMUNIDADES ARBÓREAS NA ÁREA DE INFLUÊNCIA DO RESERVATÓRIO DA UHE JIRAU, BACIA DO ALTO RIO MADEIRA</u>	98
RESUMO	98
INTRODUÇÃO	99
MÉTODOS	100
RESULTADOS	103
DISCUSSÃO	126
CONCLUSÕES	130
MATERIAL SUPLEMENTAR	132
<i>FIGURAS</i>	132
<i>APÊNDICE I – LISTA DE ESPÉCIES AMEAÇADAS</i>	136
<i>PRANCHAS FOTOGRÁFICAS</i>	139
<u>CONCLUSÕES FINAIS</u>	143
<u>REFERÊNCIAS</u>	145



Floresta de várzea



Floresta de terra firme



Campinarana



Floresta de terra firme de transição
com distúrbios
(sororoca*, bambu**, fogo ocasional, corte seletivo)

Principais tipos de florestas na bacia do alto Rio Madeira.

* *Phenakospermum guyannense*.

** *Merostachys* sp.

ÍNDICE DE FIGURAS

Capítulo 1

- FIGURA 1. LOCALIZAÇÃO DAS PARCELAS DE MONITORAMENTO DA FLORA NA ÁREA DE INFLUÊNCIA DA UHE JIRAU, MUNICÍPIO DE PORTO VELHO-RO..... 10
- FIGURA 2. CURVA GUIA ESTIMADA PARA O NÍVEL DO RESERVATÓRIO DA UHE JIRAU, MUNICÍPIO DE PORTO VELHO-RO. N.A.=PREVISÃO DO NÍVEL DA ÁGUA APÓS O ESTABELECIMENTO DO RESERVATÓRIO..... 11

Capítulo 2

- FIGURA 1. ANÁLISE HIERÁRQUICA DE AGRUPAMENTO DE COMUNIDADES ARBÓREAS NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA, AMAZÔNIA, BRASIL, BASEADO NAS MATRIZES DE DISSIMILARIDADE: (A) BIOMASSA AÉREA; (B) NÚMERO DE INDIVÍDUOS; (C) COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA. OS LIMIARES DE DISSIMILARIDADE SÃO DENOTADOS PELAS LINHAS HORIZONTAIS, 95%, 90%, 85%, 80%. 27
- FIGURA 2. ORDENAÇÕES (NMDS) DAS COMUNIDADES ARBÓREAS EM QUATRO FORMAÇÕES VEGETAIS NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA, AMAZÔNIA, BRASIL. A CLASSIFICAÇÃO DA VEGETAÇÃO FOI BASEADA NO AGRUPAMENTO HIERÁRQUICO (UPGMA) DAS DISSIMILARIDADES DE AGB (A) 80% DE DISSIMILARIDADE, OITO GRUPOS, SEPARA TRANSIÇÕES DE VÁRZEA/TERRA FIRME, TIPO DE PERTURBAÇÃO POR CORTE SELETIVO DE MADEIRA, TRANSIÇÃO CAMPINARANA/CAMPINARANA FLORESTADA; (B) 85% DE SIMILARIDADE, CINCO GRUPOS, SEPARA A TRANSIÇÃO FLORESTA/CAMPINARANA. OS QUATRO GRUPOS FORMADOS COM 90% DE DISSIMILARIDADE FORAM SUMARIZADOS: (C) BIOMASSA AÉREA LENHOSA-AGB, $STRESS=0,09$; (D) ABUNDÂNCIA, $STRESS=0,08$; (E) PRESENÇA/AUSÊNCIA, $STRESS=0,09$. C=CAMPINARANA, DF= FLORESTA DE TERRA FIRME COM DISTÚRBIO, TF=FLORESTA DE TERRA FIRME, VF=FLORESTA DE VÁRZEA. 28
- FIGURA 3. DIAGRAMA DE ORDENAÇÃO (NMDS) BASEADO NA DISSIMILARIDADE EM TERMOS DE BIOMASSA AÉREA EM COMUNIDADES ARBÓREAS NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA, AMAZÔNIA, BRASIL. AS ANÁLISES DE DISSIMILARIDADE (ANOSIM) SÃO APRESENTADAS: (A) GRUPOS DE VEGETAÇÃO FORMADOS COM O LIMAR DE 90% DE DISSIMILARIDADE NA ANÁLISE DE AGRUPAMENTO HIERÁRQUICO; (B) GRUPOS DE PARCELAS NAS ÁREAS AFETADAS E NÃO AFETADAS PELO RESERVATÓRIO; (C) GRUPOS DE PARCELAS POR MARGEM DO RIO; (D) TRÊS REGIÕES DE AMOSTRAGEM AO LONGO DO RESERVATÓRIO DA HIDRELÉTRICA, CAIÇARA, MUTUM, ABUNÃ, RESPECTIVAMENTE NO INÍCIO, MEIO E FINAL DO RESERVATÓRIO. 32
- FIGURA 4. RAREFAÇÃO BASEADA NO NÚMERO DE INDIVÍDUOS AMOSTRADOS (LINHAS SÓLIDAS) E EXTRAPOLAÇÃO (DOBRO DO NÚMERO DE INDIVÍDUOS, LINHAS DESCONTÍNUAS) DA DIVERSIDADE ARBÓREA REPRESENTADA PELOS NÚMEROS DE HILL: $Q=0$, RIQUEZA; $Q=1$, MENOR PESO PARA ESPÉCIES RARAS; $Q=2$, MAIOR PESO PARA ESPÉCIES DOMINANTES, EM QUATRO HABITATS FLORESTAIS NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA, AMAZÔNIA, BRASIL. C=CAMPINARANA, DF= FLORESTA DE TERRA FIRME COM DISTÚRBIO, TF=FLORESTA DE TERRA FIRME, VF=FLORESTA DE VÁRZEA. OS NÚMEROS INDICAM A RAREFAÇÃO DA DIVERSIDADE EM BASE COMPARÁVEL ENTRE CADA FISIONOMIA. 33
- FIGURA 5. MODELO LINEAR INDICANDO A RELAÇÃO ENTRE A DIVERSIDADE FUNCIONAL (FD) E DIVERSIDADE FILOGENÉTICA (PD) DE COMUNIDADES ARBÓREAS EM QUATRO FORMAÇÕES VEGETAIS NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA-RO, BRASIL. A DIFERENÇA ENTRE INTERCEPTOS DOS MODELOS É SIGNIFICATIVA APENAS PARA CAMPINARANAS. C=CAMPINARANA, DF= FLORESTA DE TERRA FIRME COM DISTÚRBIO, TF=FLORESTA DE TERRA FIRME, VF=FLORESTA DE VÁRZEA..... 34
- FIGURA 6. ANÁLISE DE COMPONENTES PRINCIPAIS (PCA) DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS NAS PARCELAS DE FLORESTAS AMOSTRADAS EM QUATRO FORMAÇÕES VEGETAIS NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA, AMAZÔNIA, BRASIL. C=CAMPINARANA, DF= FLORESTA DE TERRA FIRME COM DISTÚRBIO, TF=FLORESTA DE TERRA FIRME, VF=FLORESTA DE VÁRZEA. (A) O EIXO PCA1 FOI CORRELACIONADO COM A PROFUNDIDADE MÉDIA ANUAL DO LENÇOL FREÁTICO E ALTITUDE ($r=-0,55$), E PCA2 COM A MATÉRIA ORGÂNICA, SATURAÇÃO DE BASES E SILTE, RESPECTIVAMENTE, $r=0,62$;

0,52; 0,51; (b) PCA DAS VARIÁVEIS DESCRITIVAS DO LENÇOL FREÁTICO, PCA1 CORRELACIONADO COM MÉDIA DO LENÇOL ($R=-0,61$) E PCA2 COM A PROFUNDIDADE MÉDIA DURANTE A ESTAÇÃO CHEIA ($R=0,77$).	35
FIGURA 7. DIAGRAMA DE ORDENAÇÃO (NMDS) DE COMUNIDADES ARBÓREAS, BASEADO NA DISSIMILARIDADE EM TERMOS DE BIOMASSA AÉREA, EM QUATRO FORMAÇÕES VEGETAIS NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA, AMAZÔNIA, BRASIL. C=CAMPINARANA, DF= FLORESTA DE TERRA FIRME COM DISTÚRBO, TF=FLORESTA DE TERRA FIRME, VF=FLORESTA DE VÁRZEA. SÃO REPRESENTADAS AS SUPERFÍCIES DE PREDIÇÃO AJUSTADAS COM MODELOS ADITIVOS (GAM) PARA A AGB, DIVERSIDADE FUNCIONAL (FD), DIVERSIDADE FILOGENÉTICA (PD) E DIVERSIDADE (EXTRAPOLADA) DOS NÚMEROS DE HILL: Q0= RIQUEZA; Q1= MENOR PESO DE ESPÉCIES RARAS; Q2= MAIOR PESO DE ESPÉCIES DOMINANTES.	36
FIGURA 8. DIAGRAMA DE ORDENAÇÃO (NMDS) DE COMUNIDADES ARBÓREAS, BASEADO NA DISSIMILARIDADE EM TERMOS DE BIOMASSA AÉREA, EM QUATRO FORMAÇÕES VEGETAIS NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA, AMAZÔNIA, BRASIL. C=CAMPINARANA, DF= FLORESTA DE TERRA FIRME COM DISTÚRBO, TF=FLORESTA DE TERRA FIRME, VF=FLORESTA DE VÁRZEA. REPRESENTAÇÃO DAS SUPERFÍCIES DE PREDIÇÃO AJUSTADAS PARA: (A) CONCENTRAÇÃO DE SILTE (B) SATURAÇÃO DE BASES; (C) PROFUNDIDADE MÉDIA ANUAL DO LENÇOL FREÁTICO; (D) PARA MÉDIA ANUAL DE EVI.	37
FIGURA 9. ESPÉCIES INDICADORAS NOS QUATRO GRUPOS DE VEGETAÇÃO E ABUNDÂNCIA RELATIVA ASSOCIADA COM A PROFUNDIDADE MÉDIA ANUAL DO LENÇOL FREÁTICO: (A) CAMPINARANAS – BARRAS BRANCAS; (B) FLORESTA DE TERRA FIRME DE TRANSIÇÃO COM DISTÚRBIOS – BARRAS HACHURADAS; (C) FLORESTA DE VÁRZEA – BARRAS CINZA; (D) FLORESTA DE TERRA FIRME – BARRAS PRETAS. ABUNDÂNCIA DAS ESPÉCIES É INDICADA EM PARÊNTESES E AS BARRAS HORIZONTAIS DENOTAM AS ABUNDÂNCIAS RELATIVAS INTERESPECÍFICAS, PADRONIZADAS PELO VALOR MÁXIMO.....	42
FIGURA 10. RESULTADO DA ANÁLISE RLQ VISUALIZADO NA FILOGENIA. AS COORDENADAS DAS ESPÉCIES SÃO DEFINIDAS COMO A SOMA DA COMBINAÇÃO DE VARIÁVEIS REPRESENTANDO CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS E A COMBINAÇÃO DE VARIÁVEIS FILOGENÉTICAS. AS COORDENADAS SÃO INDICADAS PELOS SÍMBOLOS QUADRADOS.	44
FIGURA 11. CORRELAÇÕES ENTRE AS COORDENADAS DAS PARCELAS SUMARIZADAS NO PRIMEIRO EIXO DA ANÁLISE RLQ E OS TRAÇOS FUNCIONAIS (A) E AS VARIÁVEIS AMBIENTAIS (B).....	45

Capítulo 3

FIGURA 1. DISTRIBUIÇÃO DE ABUNDÂNCIA DAS ESPÉCIES OBSERVADAS EM QUATRO TIPOS DE HABITATS NO ALTO RIO MADEIRA, SUDOESTE DA AMAZÔNIA BRASILEIRA. OS VALORES ESTIMADOS FORAM CALCULADOS COM AS DISTRIBUIÇÕES LOG-SÉRIE E LOGNORMAL.....	68
FIGURA 2. PARÂMETRO M , DA UNTB, REPRESENTANDO A PROBABILIDADE DE IMIGRAÇÃO OU RECRUTAMENTO EM FLORESTA DE TERRA FIRME (TF), FLORESTA DE TERRA FIRME DE TRANSIÇÃO COM DISTÚRBIOS (DF), VÁRZEA (VF) E CAMPINARANAS (C) NO ALTO RIO MADEIRA, SUDOESTE DA AMAZÔNIA BRASILEIRA. SÍMBOLOS QUADRADOS INDICAM OS VALORES MÉDIOS DE M E REPRESENTAM A LIMITAÇÃO DE DISPERSÃO DE ESPÉCIES ENTRE AS COMUNIDADES LOCAIS DE CADA TIPO DE VEGETAÇÃO, OU SEJA, CADA HABITAT TEM SUA PRÓPRIA METACOMUNIDADE FORMADA PELO “CONJUNTO DE ESPÉCIES DO HABITAT”. O DESVIO PADRÃO É REPRESENTADO PELAS LINHAS VERTICAIS. NAS BARRAS CINZA, OS VALORES DE M REPRESENTAM O PAPEL DO FILTRO AMBIENTAL NA IMIGRAÇÃO DA METACOMUNIDADE PARA OS HABITATS, QUE SÃO REPRESENTADOS PELO AGRUPAMENTO DAS ESPÉCIES DE TODAS AS COMUNIDADES LOCAIS EM CADA HABITAT. OS CÍRCULOS REPRESENTAM AS MÉDIAS DA PROBABILIDADE DE IMIGRAÇÃO DA METACOMUNIDADE PARA CADA COMUNIDADE LOCAL.....	69
FIGURA 3. RELAÇÃO ENTRE A IMIGRAÇÃO (M) E AS MÉTRICAS DE DIVERSIDADE PARA ÁRVORES EM QUATRO HABITATS FLORESTAIS NO ALTO RIO MADEIRA, SUDOESTE DA AMAZÔNIA BRASILEIRA. C=CAMPINARANA, DF= FLORESTA DE TERRA FIRME COM DISTÚRBO, TF=FLORESTA DE TERRA FIRME, VF=FLORESTA DE VÁRZEA. AS MÉTRICAS DE DIVERSIDADE SÃO APRESENTADAS NO CAPÍTULO 2: RIQUEZA DE ESPÉCIES, ALFA DE FISHER, ABUNDÂNCIA DE INDIVÍDUOS COM APENAS UMA OCORRÊNCIA (<i>SINGLETONS</i>), ABUNDÂNCIA MÁXIMA DA ESPÉCIE, DIVERSIDADE FUNCIONAL (FD) E DIVERSIDADE FILOGENÉTICA (PD).....	70
FIGURA 4. ESTIMATIVA DA IMIGRAÇÃO (M) A PARTIR DA METACOMUNIDADE (CONJUNTO DE TODAS AS ESPÉCIES ARBÓREAS) EM QUATRO HABITATS FLORESTAIS NO ALTO RIO MADEIRA, SUDOESTE DA AMAZÔNIA BRASILEIRA. AS COMUNIDADES FORAM REAMOSTRADAS USANDO O CRITÉRIO MÍNIMO DE INCLUSÃO DE DIÂMETRO À ALTURA DO PEITO (DAP), CONSIDERANDO AMPLITUDE DE 1 A ≥ 30 CM. O TAMANHO AMOSTRAL FOI PADRONIZADO PARA 220 INDIVÍDUOS	

(ABUNDÂNCIA MÍNIMA OBSERVADA NAS PARCELAS) E 1.000 COMUNIDADES FORAM SIMULADAS SEGUINDO A DINÂMICA NEUTRA DE SOMATÓRIO-ZERO EM 2.000 INTERAÇÕES. BARRAS VERTICAIS INDICAM O DESVIO-PADRÃO.	71
FIGURA 5. VALORES DOS PARÂMETROS DE DIVERSIDADE: RIQUEZA (NÚMERO DE INDIVÍDUOS), ALFA DE FISHER, ABUNDÂNCIA DE SINGLETONS E ABUNDÂNCIA MÁXIMA, RELACIONADOS COM A TAXA DE IMIGRAÇÃO= M (A) DADOS OBSERVADOS EM 26 PARCELAS (26 HA) DE FLORESTA DE TERRA FIRME, FLORESTA DE VÁRZEA E CAMPINARANAS NO ALTO RIO MADEIRA-RO, SUDOESTE DA AMAZÔNIA BRASILEIRA. (B) MÉDIA E DESVIO-PADRÃO DOS PARÂMETROS ESTIMADOS PARA 1.000 COMUNIDADES TEÓRICAS MODELADAS NO CONTEXTO DA TEORIA NEUTRA (APÓS 2.000 INTERAÇÕES) EM CENÁRIOS DE DIFERENTES PROBABILIDADES DE IMIGRAÇÃO (M) A PARTIR DA METACOMUNIDADE.	73
FIGURA 6. DIAGRAMA DE ORDENAÇÃO (NMDS) DAS COMUNIDADES OBSERVADAS EM QUATRO TIPOS DE HABITATS NO ALTO RIO MADEIRA, SUDOESTE DA AMAZÔNIA BRASILEIRA E COMUNIDADES TEÓRICAS. C=CAMPINARANA, DF= FLORESTA DE TERRA FIRME COM DISTÚRPIO, TF=FLORESTA DE TERRA FIRME, VF=FLORESTA DE VÁRZEA; AS COMUNIDADES TEÓRICAS (CÍRCULOS CINZA) FORAM MONTADAS NO CONTEXTO DA TEORIA NEUTRA UNIFICADA, $N=1.000$, APÓS 2.000 INTERAÇÕES, EM DIFERENTES CENÁRIOS DE IMIGRAÇÃO (M) DO CONJUNTO DE ESPÉCIES DA METACOMUNIDADE.	74
FIGURA 7. ORDENAÇÃO (NMDS) DA ABUNDÂNCIA RELATIVA (A) E OCORRÊNCIA (B) DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM PARCELAS DE CAMPINARANAS NA BACIA AMAZÔNICA. OS PONTOS ALARANJADOS DESTACAM AS CAMPINARANAS OBSERVADAS NO PRESENTE ESTUDO, NO ALTO RIO MADEIRA, SUDOESTE DA AMAZÔNIA BRASILEIRA.	76

Capítulo 4

FIGURA 1. MORTALIDADE RELATIVA DE ESPÉCIES ARBÓREAS NO PERÍODO ANTERIOR AO RESERVATÓRIO EM 2011-2013 E APÓS O ALAGAMENTO EM 2013-2015, NAS ÁREAS DE INFLUÊNCIA DIRETA E INDIRETA DA UHE JIRAU, BACIA DO ALTO RIO MADEIRA, BRASIL. A ABUNDÂNCIA RELATIVA EM 2011 É INDICADA PARA AS ESPÉCIES DO RANQUE DE MORTALIDADE APÓS O ALAGAMENTO DO RESERVATÓRIO.	106
FIGURA 2. DISTRIBUIÇÕES DE ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES EM COMUNIDADES ARBÓREAS NA ÁREA DE INFLUÊNCIA DA HIDRELÉTRICA DE JIRAU, NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA, AMAZÔNIA. TF= FLORESTA DE TERRA FIRME; DF= FLORESTA DE TERRA FIRME DE TRANSIÇÃO COM DISTÚRBIOS; VF= FLORESTA DE VÁRZEA; C= CAMPINARANA; TODOS= CONJUNTO TOTAL DOS INDIVÍDUOS.	112
FIGURA 3. ANÁLISE HIERÁRQUICA DE AGRUPAMENTO DE COMUNIDADES ARBÓREAS NA ÁREA DE INFLUÊNCIA DA HIDRELÉTRICA DE JIRAU NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA, BASEADO NAS MATRIZES DE DISSIMILARIDADE: (A) BIOMASSA AÉREA; (B) NÚMERO DE INDIVÍDUOS; (C) COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA. OS LIMIARES DE DISSIMILARIDADE SÃO DENOTADOS PELAS LINHAS HORIZONTAIS, 95%, 90%, 85%, 80%.	116
FIGURA 4. ESCALONAMENTO DIMENSIONAL NÃO-MÉTRICO (NMDS) DE COMUNIDADES ARBÓREAS AMOSTRADAS NA ÁREA DE INFLUÊNCIA DA HIDRELÉTRICA DE JIRAU, NA BACIA DO RIO MADEIRA. C=CAMPINARANA, DF= FLORESTA DE TERRA FIRME COM DISTÚRPIO, TF=FLORESTA DE TERRA FIRME, VF=FLORESTA DE VÁRZEA. REPRESENTAÇÕES DA BIOMASSA LENHOSA AÉREA-AGB, ABUNDÂNCIA RELATIVA E OCORRÊNCIA DAS ESPÉCIES, ANTES DO ENCHIMENTO DO RESERVATÓRIO (2011) E APÓS O ENCHIMENTO (2015).	117
FIGURA 5. NÚMERO DE FAMÍLIAS, GÊNEROS E ESPÉCIES ARBÓREAS INDICADORAS EM QUATRO VEGETAÇÕES NA ÁREA DE INFLUÊNCIA DA HIDRELÉTRICA DE JIRAU, NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA. VALORES CALCULADOS PARA O PERÍODO ANTERIOR AO ENCHIMENTO DO RESERVATÓRIO (PRÉ-2011) E A APÓS O ENCHIMENTO DO RESERVATÓRIO (PÓS-2015).	120
FIGURA 6. SOBREVIVÊNCIA DOS INDIVÍDUOS NA ÁREA DE INFLUÊNCIA DA HIDRELÉTRICA DE JIRAU, NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA. C=CAMPINARANA, DF= FLORESTA DE TERRA FIRME COM DISTÚRPIO, TF=FLORESTA DE TERRA FIRME, VF=FLORESTA DE VÁRZEA. CURVAS ESTIMADAS COM MODELOS ADITIVOS (GAM): (A) DIFERENÇA ENTRE PROFUNDIDADE MÉDIA ANUAL DO LENÇOL ANTES (2012-2013) E APÓS (2014-2015) O ENCHIMENTO ($R^2_{AJUST}= 71,1\%$; $F=15,54$; $GL=3,24$; $P<0,0001$); (B) ÍNDICE DE INUNDAÇÃO-IF, SOMATÓRIO DA COLUNA DE ALAGAMENTO NOS DIAS A PARCELA PERMANECEU ALAGADA, NO PRIMEIRO ANO DO RESERVATÓRIO ($R^2_{AJUST}= 62,7\%$; $F=17,82$; $GL=2,03$; $P<0,0001$); (C) ALTITUDE AO NÍVEL DO MAR ($R^2_{AJUST}= 60,3\%$; $F=9,69$; $GL=2,65$; $P=0,0001$); (D) PROFUNDIDADE MÉDIA ANUAL DO LENÇOL DOIS ANOS APÓS O ENCHIMENTO ($R^2_{AJUST}= 60,1\%$; $F=15,17$; $GL=2,02$; $P<0,0001$). PARCELAS AFETADAS PELA INUNDAÇÃO SÃO INDICADAS PELO "x"	121

FIGURA 7. ANÁLISE DE COMPONENTES PRINCIPAIS DAS VARIÁVEIS FÍSICO-QUÍMICAS DO SOLO EM UNIDADES AMOSTRAIS NA ÁREA DE INFLUÊNCIA DA HIDRELÉTRICA DE JIRAU, NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA. C=CAMPINARANA, DF= FLORESTA DE TERRA FIRME COM DISTÚRPIO, TF=FLORESTA DE TERRA FIRME, VF=FLORESTA DE VÁRZEA. PERÍODO DE AMOSTRA EM (A) 2011 ANTERIOR AO RESERVATÓRIO E (B) 2015 PERÍODO POSTERIOR AO ENCHIMENTO DO RESERVATÓRIO.....	122
FIGURA 8. VARIÁVEIS FÍSICO-QUÍMICAS DO SOLO, MÉDIA (ANUAL, TRIMESTRE MAIS SECO, TRIMESTRE DE CHEIA) E DESVIO PADRÃO (DP) DA PROFUNDIDADE DO LENÇOL FREÁTICO NAS ÁREAS ALAGADAS E CONTROLE, EM UNIDADES AMOSTRAIS NA ÁREA DE INFLUÊNCIA DA HIDRELÉTRICA DE JIRAU, NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA, ANTES (PRÉ) E A APÓS (PÓS) O ENCHIMENTO DO RESERVATÓRIO. <i>BOXPLOTS</i> DENOTAM ESTATÍSTICAS DESCRITIVAS (MEDIANA, 2º E 3º QUANTIL, AMPLITUDE, VALORES EXTREMOS). SÃO INDICADOS OS VALORES DE VEROSSIMILHANÇA E SIGNIFICÂNCIA PARA AS INTERAÇÕES ENTRE ALAGADO X CONTROLE, ANTES E APÓS O ENCHIMENTO DA BARRAGEM. OS VALORES-P PARA COMPARAÇÕES DENTRO DE CADA TRATAMENTO SÃO INDICADOS PELOS SÍMBOLOS: (+) $p \leq 0,05$; (*) $p \leq 0,01$; (**) $p \leq 0,001$; (***) $p \leq 0,0001$	123
FIGURA 9. ANÁLISE DE COMPONENTES PRINCIPAIS (PCA) DAS VARIÁVEIS DE SOLO EM UNIDADES AMOSTRAIS NA ÁREA DE INFLUÊNCIA DA HIDRELÉTRICA DE JIRAU, NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA, NO PERÍODO ANTERIOR (2011) E NO PERÍODO POSTERIOR (2015) AO ENCHIMENTO DO RESERVATÓRIO.	124
FIGURA 10. ANÁLISE DE COMPONENTES PRINCIPAIS DAS ESTATÍSTICAS DESCRITIVAS DA PROFUNDIDADE DO LENÇOL FREÁTICO DE UNIDADES AMOSTRAIS NA ÁREA DE INFLUÊNCIA DA HIDRELÉTRICA DE JIRAU, NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA, NO PERÍODO ANTERIOR (2011) E NO PERÍODO POSTERIOR (2015) AO ENCHIMENTO DO RESERVATÓRIO.	125

ÍNDICE DE TABELAS

Capítulo 2

TABELA 1. ESTATÍSTICAS DESCRITIVAS PARA MÉTRICAS DE DIVERSIDADE (ALFA DE FISHER), DIÂMETRO NA ALTURA DO PEITO-DAP (CM), ALTURA (M), ÁREA BASAL-AB (M ²), DENSIDADE DA MADEIRA (G CM ⁻³), BIOMASSA AÉREA-AGB (MG), NÚMERO DE INDIVÍDUOS, NÚMERO DE ESPÉCIES COM APENAS UMA OCORRÊNCIA (<i>SINGLETONS</i>), NÚMERO DE ESPÉCIES COM APENAS DUAS OCORRÊNCIAS (<i>DOUBLETONS</i>), ÍNDICE DE VEGETAÇÃO (EVI) E COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA, EM QUATRO FORMAÇÕES VEGETAIS NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA, AMAZÔNIA, BRASIL. TF=FLORESTA DE TERRA FIRME, DF= FLORESTA DE TERRA FIRME DE TRANSIÇÃO COM DISTÚRBIOS, VF=FLORESTA DE VÁRZEA, C=CAMPINARANA. *VALORES MÁXIMOS E MÍNIMOS INDICADOS.....	29
--	----

Capítulo 3

TABELA 1. NÚMERO DE ESPÉCIES, INDIVÍDUOS E PROPORÇÃO DE ESPÉCIES INDICADORAS E INDIVÍDUOS DE ESPÉCIES INDICADORAS EM QUATRO TIPOS DE VEGETAÇÃO NO ALTO RIO MADEIRA, SUDOESTE DA AMAZÔNIA BRASILEIRA. TF=FLORESTA DE TERRA FIRME; DF=FLORESTA DE TERRA FIRME DE TRANSIÇÃO COM DISTÚRBIOS; VF=FLORESTA DE VÁRZEA; C=CAMPINARANA.....	72
--	----

Capítulo 4

TABELA 1. NÚMERO DE INDIVÍDUOS EM DIFERENTES NÍVEIS TAXONÔMICOS E ASPECTOS DA DINÂMICA DAS ÁRVORES MONITORADOS NA ÁREA DE INFLUÊNCIA DA HIDRELÉTRICA DE JIRAU, NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA, ANTES DO ALAGAMENTO (2011-2013) E APÓS O ENCHIMENTO DO RESERVATÓRIO (2015).....	105
--	-----

TABELA 2. PARÂMETROS DEMOGRÁFICOS E TAXAS ANUAIS DA DINÂMICA DE COMUNIDADES ARBÓREAS NA ÁREA DE INFLUÊNCIA DA HIDRELÉTRICA DE JIRAU, ALTO RIO MADEIRA, ANTES DO ENCHIMENTO DO RESERVATÓRIO (2011-2013). PARCELAS=UNIDADES AMOSTRAIS; FITO=FLORESTA DE TERRA FIRME (TF), FLORESTA DE TERRA FIRME DE TRANSIÇÃO COM DISTÚRBIOS (DF), FLORESTA DE VÁRZEA (VF) E CAMPINARANA (C); AI=ÁREA DE INFLUÊNCIA DIRETA (D) E INDIRETA (I) DO RESERVATÓRIO; N ₀ =NÚMERO DE INDIVÍDUOS NO PRIMEIRO INVENTÁRIO; NT= NÚMERO DE INDIVÍDUOS NO SEGUNDO INVENTÁRIO; M= INDIVÍDUOS MORTOS; R= RECRUTAS; T= INTERVALO DE TEMPO (ANOS) ENTRE OS INVENTÁRIOS; AB ₀ =ÁREA BASAL (M ²) NO PRIMEIRO INVENTÁRIO; AB _T = ÁREA BASAL (M ²) NO SEGUNDO INVENTÁRIO; AB _M = ÁREA BASAL (M ²) DOS INDIVÍDUOS MORTOS; AB _R = ÁREA BASAL (M ²) DOS RECRUTAS; AB _D = PERDA EM ÁREA BASAL; AB _G = GANHO EM ÁREA BASAL; M= TAXA DE MORTALIDADE; R= TAXA DE RECRUTAMENTO; G= GANHO; P= PERDA, CHN= TAXA ANUAL DE MUDANÇA LÍQUIDA NO NÚMERO MÉDIO DE ÁRVORES; CHAB= TAXA ANUAL DE MUDANÇA LÍQUIDA EM ÁREA BASAL MÉDIA.	107
TABELA 3. PARÂMETROS DEMOGRÁFICOS E TAXAS ANUAIS DA DINÂMICA DE COMUNIDADES ARBÓREAS EM PARCELAS NA ÁREA DE INFLUÊNCIA DA HIDRELÉTRICA DE JIRAU, ALTO RIO MADEIRA, APÓS O ENCHIMENTO DO RESERVATÓRIO (2013-2015). PARCELAS=UNIDADES AMOSTRAIS; FITO= FLORESTA DE TERRA FIRME (TF), FLORESTA DE TERRA FIRME DE TRANSIÇÃO COM DISTÚRBIOS (DF), FLORESTA DE VÁRZEA (VF) E CAMPINARANAS (C); AI=ÁREA DE INFLUÊNCIA DIRETA (D) E INDIRETA (I) DA BARRAGEM; N ₀ =NÚMERO DE INDIVÍDUOS INVENTARIADOS EM 2013; NT= NÚMERO DE INDIVÍDUOS EM 2015; M= INDIVÍDUOS MORTOS; R= RECRUTAS; T= INTERVALO DE TEMPO (ANOS) ENTRE OS INVENTÁRIOS; AB ₀ =ÁREA BASAL (M ²) NO PRIMEIRO INVENTÁRIO; AB _T = ÁREA BASAL (M ²) NO SEGUNDO INVENTÁRIO; AB _M = ÁREA BASAL (M ²) DOS INDIVÍDUOS MORTOS; AB _R = ÁREA BASAL (M ²) DOS RECRUTAS; AB _D = PERDA EM ÁREA BASAL; AB _G = GANHO EM ÁREA BASAL; M= TAXA DE MORTALIDADE; R= TAXA DE RECRUTAMENTO; G= GANHO; P= PERDA, CHN= TAXA ANUAL DE MUDANÇA LÍQUIDA NO NÚMERO MÉDIO DE ÁRVORES; CHAB= TAXA ANUAL DE MUDANÇA LÍQUIDA EM ÁREA BASAL MÉDIA.	109
TABELA 4. ALTERAÇÕES NAS ESTATÍSTICAS DESCRITIVAS (RAZÃO 2015/2011) PARA MÉTRICAS DE DIVERSIDADE EM QUATRO FORMAÇÕES VEGETAIS, APÓS O ENCHIMENTO DO RESERVATÓRIO DA HIDRELÉTRICA DE JIRAU, NA BACIA DO ALTO RIO MADEIRA. TF=FLORESTA DE TERRA FIRME, DF= FLORESTA DE TERRA FIRME DE TRANSIÇÃO COM DISTÚRBIOS, VF=FLORESTA DE VÁRZEA, C=CAMPINARANA. ALFA DE FISHER, DAP DOS INDIVÍDUOS (CM), ALTURA (M), ÁREA BASAL-AB (M ²), DENSIDADE DA MADEIRA (G CM ⁻³), BIOMASSA AÉREA – AGB (MG), NÚMERO DE INDIVÍDUOS, NÚMERO DE ESPÉCIES COM APENAS UMA OCORRÊNCIA (SINGLETONS), NÚMERO DE ESPÉCIES COM APENAS DUAS OCORRÊNCIAS (DOUBLETONS) E COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA. *VALORES MÁXIMOS E MÍNIMOS INDICADOS.	113
APÊNDICE I – LISTA DE ESPÉCIES AMEAÇADAS	136

RESUMO GERAL

A tese foi realizada no âmbito do “Programa de conservação da Flora da UHE de Jirau”, na bacia do alto Rio Madeira-RO (9°9'35"S, 65°28'8"W), executado pela Embrapa-Cenargen na área de influência do reservatório da hidrelétrica. A composição, estrutura e dinâmica de comunidades arbóreas foram avaliadas em dois biênios no período anterior (2011-2013) e posterior ao enchimento do reservatório (2013-2015). Os protocolos RAPELD foram utilizados para monitoramento de 26 ha de florestas, totalizando 14.345 indivíduos em habitats de campinaranas, floresta de várzea, floresta de terra firme e floresta de terra firme transição. As comunidades foram sumarizadas através da dissimilaridade florística, estrutura e biomassa aérea, usando métodos de agrupamento, ordenações e posteriormente associadas com características físico-químicas do solo, lençol freático, altitude e relevo. A resposta das comunidades aos efeitos das variáveis ambientais foi examinada com análises fatoriais, incluindo traços funcionais e filogenéticos. Os padrões de dominância e raridade foram avaliados através das distribuições do ranque de abundância e a taxa de imigração foi usada para avaliação das respostas do recrutamento aos efeitos do filtro ambiental e da limitação de dispersão. A campinarana foi diferenciada dos demais tipos de florestas, com marcada dominância de poucas espécies e indivíduos de baixo porte, o que resultou em menor diversidade filogenética e funcional. A profundidade média anual do lençol freático e o teor de silte são os principais fatores ambientais associados com a composição, estrutura e traços funcionais das comunidades. As campinaranas situam-se no extremo do gradiente ambiental com lençol freático mais raso e alta concentração de silte. O filtro ambiental em campinaranas atua de forma constante ao longo de todo ciclo de vida dos indivíduos. Apesar do menor número de espécies indicadoras nas campinaranas, os indivíduos foram muito abundantes, o que sugere maior tolerância e adaptações às condições de anóxia provocadas pela inundação regular. Adicionalmente, ocorreram evidências de limitação de dispersão de poucas espécies especialistas entre as comunidades de campinaranas. As campinaranas na margem direita do rio são distintas de outras campinaranas Amazônicas e não estão incluídas em áreas de proteção. Nas demais florestas o filtro ambiental atua progressivamente e aumenta em comunidades com árvores de maior diâmetro. O impacto do reservatório foi maior na floresta de várzea, com alterações na composição, estrutura e diversidade. Nas comunidades com alagamento moderado ocorreu expressivo recrutamento de espécies pioneiras. As campinaranas foram resistentes ao alagamento com a menor perda de espécies e incrementos de diâmetro e altura. As florestas de terra firme dentro de áreas alagadas sofreram impacto severo, com alta mortalidade e praticamente nenhum recrutamento. A grande diferenciação florística e estrutural das florestas dentro da área de influência do reservatório destaca a importância de estratégias para conservação desses habitats. A sobrevivência foi relacionada principalmente com alterações na profundidade do lençol freático causada pelo reservatório. Medidas de controle da sazonalidade do novo pulso de alagamento serão críticas para estabilização do recrutamento e regeneração nas comunidades afetadas, particularmente nas florestas de várzea.

Palavras chave: Floresta ombrófila, composição florística, diversidade, determinantes abióticos, recrutamento.

Community structure, assembly rules and dynamics of tropical trees: responses to environmental gradient and reservoir of a hydroelectric in Madeira River at Amazon basin

ABSTRACT

This thesis was realized within the "Plant Conservation Program of UHE Jirau", coordinated by Embrapa-Cenargen and located in the upper Madeira River basin-RO (9 ° 9'35 "S, 65 ° 28'8" W), in the area of influence of the Jirau hydroelectric reservoir. The composition, structure and dynamics of tree communities were evaluated in two periods of two years, before (2011-2013) and after creation of the reservoir (2013-2015). We followed RAPELD protocols to inventorying 14,345 trees in 26 ha within habitats of campinarana, várzea forest, or floodplain forest, terra firme forest, or upland forest, terra firme forest with disturbance and transitions. The communities were summarized by floristic dissimilarity, structure and aerial biomass, using clustering and ordinations methods. Vegetation patterns were associated with soil physicochemical characteristics, water table depth, altitude and relief. The response of communities, including functional and phylogenetic traits, to the effects of environmental variables was assessed by factor analysis. Patterns of dominance and rarity were evaluated by species rank abundance distributions. Immigration rate was used for partitioning of environmental filters and dispersal limitation, evaluating their effects on recruitment. *Campinarana* was strongly differentiated from other forest types, with a marked dominance of a few species and smaller individuals, resulting in low phylogenetic and functional diversity. The annual average of water table depth and soil silt content were the main environmental factors associated with composition, structure and functional traits of communities. The *campinarana* were located at the extreme of the environmental gradient with a shallower water table and higher silt content. The environmental filters in the *campinarana* operated throughout the entire life cycle of individuals. Despite the lower number of indicator species in *campinaranas*, the individuals were abundant, suggesting higher tolerance and adaptations to conditions of anoxia. In addition, we found evidence of dispersal limitation of few specialist species from other *campinarana* communities. *Campinaranas* on the right bank of the river were distinct from other *campinaranas* in the Amazon basin and they are not included in any protected area. In the other forest types the environmental filter was progressively stronger in communities with trees with larger diameters. The impact of the reservoir was highest in várzea forest, which suffered variation in composition, structure, loss of diversity and basal area, although communities with moderate flooding had relevant recruitment of pioneer species. Flooding was intensive in *campinaranas*, however this vegetation suffered the smallest loss of species, but also increments in diameter and height. The upland forests in the flooded area suffered severe impacts, with high rates of mortality and virtually no recruitment. The great floristic and structural differentiation of forests in the upper Madeira River basin highlights the importance of strategies for conservation of these habitats, especially to várzea forest. Community survival was mainly related to changes in the depth of the water table caused by the filling of the reservoir. Control of the artificial pulse of flooding is critical to stabilize the recruitment and regeneration of trees in flooded areas, especially in várzea forest, and should be adjusted to best represent the seasonal variation in the level of river prior to the reservoir.

Keywords: tropical rain forest, floristics, diversity, abiotic determinants, recruitment.

Capítulo 1

Apresentação

A ecologia de comunidades examina as interações entre os organismos, as origens e os fatores determinantes ecológicos e evolucionários da diversidade biológica. A investigação sobre o que torna as assembleias de espécies mais ou menos similares entre si, em diferentes locais ou épocas, é considerada questão central (Vellend 2010). Desde os primeiros anos dos estudos ecológicos os pesquisadores procuram elucidar se as comunidades são formadas por espécies interagindo em processos não aleatórios (Clements 1916), ou representam conjuntos aleatórios de espécies que toleram ou são adaptadas às mesmas condições ambientais (Gleason 1926). A transição da ciência meramente descritiva para aquela que busca modelos preditivos sobre os mecanismos que estruturam as comunidades biológicas, como as regras de montagem (Keddy 1992), é essencial para embasar a tomada de decisões acerca das políticas ambientais. Atualmente o conceito clássico das regras de montagem vem sendo redefinido em contexto mais amplo. A coocorrência das espécies é produto da chance, padrões históricos de especiação e migração, dispersão, fatores ambientais abióticos e interações bióticas, considerando que estes processos não são mutualmente excludentes (Götzenberger et al. 2012).

A heterogeneidade espacial das comunidades ocupa papel central em muitas teorias ecológicas, como por exemplo, acerca de processos adaptativos, manutenção de espécies ou estabilidade de comunidades (ter Steege et al. 2003). Diversos estudos buscam compreender os fatores estruturais responsáveis pela variação na composição de comunidades bióticas: ex. escala local (Tuomisto & Ruokolainen 2006; Anderson et al. 2011); escala de paisagem (Chust et al. 2006); e escala regional (Pitman et al. 2001).

Dessa forma, convencionou-se a adoção de três escalas para o estudo da diversidade, a local (alfa), entre locais (beta) e regional (gama), que abrange diversas comunidades locais (Whittaker 1972). Muitas teorias foram propostas para explicar os processos que regulam a diversidade de espécies, considerando as diferentes escalas espaciais e temporais (Hill & Hill 2001). A diversidade alfa representa o número de espécies dentro de um pequeno habitat homogêneo. Diferentes processos atuam na

manutenção da diversidade nesta escala (Wright 2002), destacando-se a diversificação de nicho de acordo com a variação ambiental, interações bióticas, a dinâmica de clareiras após distúrbio e efeitos dependentes de densidade, como alelopátia, competição intraespecífica e pestes. A diversidade beta descreve a diversidade entre os habitats, ou a alternância de espécies ao longo de gradientes ambientais. O processo chave operando nesta escala é a diversificação do habitat de acordo com o controle geológico, topográfico e microclimático. A diversidade gama descreve a diversificação continental/regional resultante de especiação alopátrica e simpátrica em climas e ambientes físicos variados (Hill & Hill 2001). A equitabilidade, ou abundância relativa das espécies, é outro aspecto importante da diversidade que indica os padrões de dominância ou raridade.

Teorias sobre determinantes da biodiversidade

As árvores passam por filtros na adequação para diferentes microhabitats, como por exemplo, clareiras de diferentes tamanhos, diferentes tipos de solo e clima, resistência a pragas (Götzenberger et al. 2012; Condit et al. 2013). A teoria de nicho indica que a diversificação biológica é possível através da especialização no uso dos recursos (Hutchinson 1957; Whittaker 1972). Nenhuma espécie consegue ocupar todos os ambientes e utilizar os recursos da forma mais eficaz. Dessa forma, os diferentes tipos de filtros (ex.: bióticos e abióticos), representam a heterogeneidade de habitat, o que permite a coexistência de diferentes espécies como resultado da especialização para zonas particulares ao longo do gradiente ambiental (Whittaker 1972).

A teoria neutra unificada da biodiversidade (“*Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*”-UNTB) assume que as mudanças nas populações e comunidades surgem apenas por deriva ecológica, dispersão estocástica mais limitada e especiação aleatória (Hubbell 1979; Hubbell 1997; Hubbell 2001; Rosindell et al. 2011). A UNTB considera que as espécies são idênticas e competidoras equivalentes em base *per capita*, ou seja, possuem a mesma chance de mortalidade e reprodução. Cada espécie possui taxa média de crescimento estocástico, então a modelagem da dinâmica da comunidade segue caminhada aleatória, dessa forma, o processo foi denominado deriva ecológica, em referência à deriva genética (Hubbell 2001). Contudo, esta caminhada aleatória não é completamente livre e sem restrições, mas é regulada pelo fato de que todas as abundâncias das espécies devem somar um valor constante. Assim,

o conjunto de todas as alterações nas abundâncias, positivas e negativas, deve somar zero.

Recentemente a teoria neutra unificada motivou iniciativas de conciliação entre as perspectivas de nicho e dispersão (Zillio & Condit 2007; Jabot et al. 2008), talvez as contribuições mais importantes da UNTB para o estudo da diversidade até o momento. Entre outros pontos fortes, a teoria considera os efeitos da dispersão e a influência da metacomunidade na diversidade local, destacando como o recrutamento depende da abundância das espécies e dos eventos aleatórios (Rosindell et al. 2011).

Florestas Amazônicas

Ao longo de 55 milhões de anos (Ma) as florestas vêm sendo parte permanente da região Amazônica, que sofreu mudanças dinâmicas ao longo de sua história e afetaram a paisagem e o clima (Hoorn et al. 2010). Quatro eventos históricos contribuíram para os padrões atuais de diversidade biológica: o longo período de isolamento geológico, o soerguimento dos Andes, o fechamento do istmo do Panamá e alterações climáticas globais (Hoorn et al. 2010). O isolamento geológico da América do Sul estendeu-se de 100 a 3,5 Ma e foi iniciado pela separação com a placa Africana e finalizado com o fechamento do istmo do Panamá conectando-se com a América do Norte (Hoorn et al. 2010). Este período de isolamento coincide com grande diversificação de Angiospermas e ocorrência de gêneros restritos na América do Sul (Burnham & Graham 1999). O soerguimento dos Andes no terciário ocorreu entre 65 a 4,5 Ma provocando grandes alterações no relevo, padrões de drenagem, propriedades do solo e condições climáticas na Amazônia (Hoorn et al. 2010). Os Andes criaram habitats diferenciados com solos mais ricos e oportunidades de adaptação com alterações morfológicas e fisiológicas, gerando o surgimento de especiação pelo isolamento (Fine et al. 2005). Os padrões de chuva na Amazônia foram estabilizados em extensas áreas devido ao soerguimento dos Andes e sua barreira natural, que armazena o ar quente e úmido da corrente originada no Oceano Atlântico na direção leste-oeste. Contudo, a variação nos ciclos climáticos provocam clima mais estável no centro da Amazônia e instabilidade nas bordas, que são mais sensíveis a extinção de espécies (ter Steege et al. 2015). Os processos tectônicos e climáticos resultaram em erosão e suprimento de água e sedimentos (Poulsen et al. 2010), esse fluxo originado nos Andes

provoca pulsos de deposição através dos rios tributários para as terras baixas ao leste da bacia Amazônica (Aalto et al. 2006).

A combinação da vasta área geográfica, dos altos níveis de produtividade primária, da variabilidade espacial nas condições edáficas e climáticas, em conjunto com a relativa estabilidade ao longo tempo, tornou a Amazônia uma das regiões com maior riqueza de espécies do planeta (Malhado et al. 2013). O gradiente ambiental na Amazônia frequentemente é descrito em termos de fertilidade do solo e precipitação. A fertilidade dos solos na Amazônia está muito associada com a origem da bacia hidrográfica, solos mais jovens e férteis nos Andes e solos com maior intemperismo na Amazônia central (Quesada et al. 2010).

O igapó e a várzea são os tipos mais comuns de florestas associadas às planícies alagáveis, respectivamente, são florestas inundadas por rios de água escura ou clara, pobres em nutrientes, e rios de água branca, ricos em nutrientes (Prance 1979; Kubitzki 1989b). O regime de inundação e os distúrbios hidro-geomórficos determinam os fluxos de nutrientes e sedimentos através das águas dos rios e sua deposição nos solos de florestas inundáveis (Piedade et al. 2010). Diferenças marcantes nas propriedades químicas da água entre os dois sistemas de rios influenciam a fertilidade do solo e afetam diretamente a composição florística destes tipos florestais (Wittmann et al. 2010). As florestas de terra firme ocorrem em áreas não inundáveis e possuem maior diversidade em relação às florestas em planícies inundáveis (Wittmann et al. 2012; Luize et al. 2015).

As áreas denominadas campinas, campinaranas ou caatingas Amazônicas representam tipos de ilhas funcionais (Prance 1996), formadas por vegetação sobre areia branca (IBGE 2012). Estas formações estão situadas em ampla área, que se estende do Rio Branco ao Rio Negro, no noroeste da Amazônia brasileira até a Venezuela (Coomes & Grubb 1996; Prance 1996). Este habitat é descrito em outros continentes nos trópicos úmidos e conhecido de forma geral como '*heath forests*' (Richards 1996). Também são utilizados os termos '*varillal*' (Colômbia), '*wallaba*', '*white sand forest*' (Guyana) e '*bana*' (Venezuela) (Anderson 1981; Guevara et al. 2016). Ocorrem em muitas condições ambientais na bacia Amazônica e formam *continuum* vegetacional abrangendo desde campos abertos até florestas densas (Prance 1996). A composição florística nas campinaranas varia consideravelmente entre regiões devido à baixa

diversidade, dominância de uma ou poucas espécies e alta incidência de endemismo, (Anderson 1981; Stropp et al. 2011; Adeney et al. 2016; Fine & Baraloto 2016; Guevara et al. 2016).

Muitos estudos em comunidades de plantas na Amazônia vêm reconhecendo a importância da heterogeneidade espacial e ambiental determinando, em diferentes escalas espaciais, os processos ecológicos em árvores (Stropp et al. 2009; Laurance et al. 2010), palmeiras (Vormisto et al. 2004), herbáceas (Costa et al. 2005) e briófitas (Mota de Oliveira & ter Steege 2015). A importância relativa de gradientes ambientais para gerar padrões de distribuição de espécies pode depender da existência de variação suficiente para criação de habitats distintos (Pansonato et al. 2013). O aspecto não aleatório importante sobre a flora Amazônica é o fato da hiperdominância de poucas espécies (Pitman et al. 1999; Pitman et al. 2001). Apenas 1,4% das espécies, entre elas palmeiras, Lecythidaceae e Myristicaceae são hiperdominantes e representam metade de todos os indivíduos arbóreos na Amazônia (ter Steege et al. 2013). Portanto, a maior parte da diversidade não descrita é composta pelas espécies raras, com distribuição restrita. O conhecimento sobre os determinantes da vegetação é altamente relevante para tomada de decisões e manejo para conservação (Milliken et al. 2010).

Biodiversidade e conservação na Amazônia

Apesar dos avanços na descrição de espécies e predição dos padrões de distribuição e diversidade, ainda existe grande demanda de conhecimento básico, porque 30% do total de espécies arbóreas estimadas ainda não foi sequer registrado (ter Steege et al. 2015; ter Steege et al. 2016). Outro fato relevante é que os trabalhos na Amazônia são concentrados na região ocidental sob influência dos Andes (p.ex. Ruokolainen & Tuomisto 2002; Phillips et al. 2003; Tuomisto et al. 2003; Vormisto et al. 2004), e na porção central do bioma (p.ex. Costa et al. 2005; Hugaasen & Peres 2006; Zuquim et al. 2012; Pansonato et al. 2013). Por outro lado, os estudos investigando a associação entre composição florística e fatores ambientais na porção meridional ainda são escassos (p.ex. Jirka et al. 2007).

Estas áreas sofrem intensa fragmentação florestal, que está entre as maiores ameaças para a biodiversidade Amazônica (Laurance et al. 2006; Aragão et al. 2008; Laurance et al. 2011), causada por atividades humanas, como o desmatamento e queimadas (Broadbent et al. 2008; Silvestrini et al. 2011; Brando et al. 2014), que são

promovidos através da rápida expansão de estradas (Fearnside & Graça 2006; Laurance et al. 2009) e outras obras de infraestrutura (Laurance et al. 2001; Davidson et al. 2012; Fearnside et al. 2012). O uso da terra e a ocupação na Amazônia brasileira são mais intensivos nas regiões sudeste, sul e sudoeste, que constituem o arco do desmatamento (Achard et al. 2002; Laurance et al. 2004; Fearnside 2005b; Fearnside & Graça 2006; Arima et al. 2011). A perda e degradação das florestas tropicais implicam no comprometimento de funções e serviços ambientais dessas paisagens, como a regulação da qualidade e fluxos de água, modulação de padrões climáticos regionais e atenuação de doenças infecciosas (Díaz et al. 2006; Foley et al. 2007).

Contrapondo este cenário de degradação ambiental na região Amazônica os estudos científicos das últimas décadas vêm investigando como as grandes obras de infraestrutura do governo brasileiro ameaçam a biodiversidade (Laurance et al. 2004; Bruna & Kainer 2005; Câmara et al. 2005; Schaeffer & Rodrigues 2005). Contudo, a escala espacial dos estudos ecológicos, em geral, não é compatível com a área de influência direta de grandes empreendimentos antrópicos, como por exemplo, as barragens hidrelétricas planejadas, em implantação e operação na bacia Amazônica (Finer & Jenkins 2012; Zarfl et al. 2015).

Diante deste cenário de ocupação antrópica e a evidente necessidade de preservação dos recursos naturais, o monitoramento ambiental é importante ferramenta para manejo e conservação da biodiversidade e dos recursos genéticos de populações naturais *in situ*. Quando bem estruturado e interpretado, o monitoramento é capaz de oferecer informações básicas para avaliar a qualidade dos ecossistemas e, principalmente, para dar suporte a técnicas de manejo, conservação e gestão ambiental.

Programa de monitoramento da flora na UHE Jirau-Rondônia

O presente estudo está inserido no contexto do projeto de pesquisa denominado “Programa de Conservação da Flora da Usina Hidrelétrica Jirau, Rondônia” e executado pela Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia (Cenargen). Trata-se de empreendimento que iniciou a operação em 2013, no alto Rio Madeira, sudoeste da Amazônia brasileira, no estado de Rondônia. O programa tem como objetivo avaliar os da construção do reservatório artificial e outras perturbações antrópicas sobre as comunidades arbóreas, palmeiras e herbáceas de florestas ombrófilas e campinaranas. A vegetação foi amostrada em 2011, antes do enchimento do reservatório, que foi iniciado

em fevereiro 2013, e foi monitorada para estudos de dinâmica poucos meses antes do enchimento (2º semestre de 2013) e após o estabelecimento do reservatório (2º semestre de 2015). A tese está inserida no âmbito desse programa de monitoramento, assim como outras teses em andamento e dissertações concluídas (Moser et al. 2014; Perigolo 2014; Catenacci 2016; Silva 2016). Estudos iniciais foram publicados com indicação de alguns dos potenciais efeitos do alagamento da barragem nas comunidades vegetais (Moser et al. 2014).

O monitoramento da flora deverá se estender em longo prazo, de modo que os efeitos do enchimento do reservatório possam ser acompanhados e avaliados ao longo do tempo. Meu objetivo na tese foi prosseguir as pesquisas de monitoramento dos efeitos das alterações de nível das águas sobre as comunidades vegetais e populações de recursos genéticos florestais ao longo das novas margens do reservatório. Foram examinados os fatores determinantes da variação florística, dos padrões de dominância e raridade, da distribuição e abundância de espécies arbóreas, nesta área na bacia do alto Rio Madeira, com crescente expansão de atividades humanas. Assim, a presente tese trata-se de iniciativa pioneira no estudo de comunidades vegetais sujeitas a flutuações artificiais no regime de inundação de um dos maiores rios tributários na bacia Amazônica, cujos resultados inéditos poderão subsidiar estratégias de conservação dos habitats afetados pelas barragens.

Material e Métodos

Área de Estudo

A área de estudo abrange parte da região na bacia do alto Rio Madeira, na área de influência do reservatório da hidrelétrica de Jirau (9°9'35"S, 9°50'25"S, 65°28'8"O, 64°35'21"O), no município de Porto Velho em Rondônia, sudoeste da Amazônia Legal. A barragem da UHE de Jirau está localizada a 136 km da cidade de Porto Velho. O reservatório possui 258 km² e dessa área, cerca de 136 km² correspondem a inundação natural do rio, resultando acréscimo de área inundada de 108 km² (FURNAS et al. 2005). O enchimento do reservatório foi iniciado no segundo semestre de 2013.

O Rio Madeira é tributário da margem direita do sistema Solimões-Amazonas. Sua bacia hidrográfica é a mais habitada e comercialmente explorada da região, compreende 20% da bacia amazônica e abrange 1,4 milhões de km² (Py-Daniel 2007).

Segundo Martinelli et al. (1989) *apud* (IBAMA 2007), dentre os afluentes amazônicos o Rio Madeira é o maior tributário em termos de descarga de água, contribuindo com aproximadamente 15% total do Rio Amazonas. A área inundável da bacia hidrográfica do Rio Madeira também é a maior da Amazônia, com 61% de cobertura vegetal lenhosa e 33% de cobertura herbácea (Melack & Hess 2010). A análise da série histórica do nível do rio (1994-2004) evidenciou que o ciclo hidrológico para a região do alto Rio Madeira está dividido em período de vazante (maio a agosto); período de seca (setembro e outubro); período de enchente (novembro a fevereiro) e período de cheia (março e abril) (Cardoso & Freitas 2007). É importante destacar que o nível do Rio Madeiro não é muito influenciado pela época de chuva da área de estudo, uma vez que recebe muitos tributários dos Andes, então o regime de chuvas desta região é mais associado às cheias regulares do rio.

O clima na região da UHE-Jirau é do tipo tropical úmido hipertérmico (Cochrane & Cochrane 2011). As temperaturas médias anuais máximas e mínimas são respectivamente 32,2°C e 21,1°C, com umidade relativa anual média do ar de 79% (COGEO - SEDAM 2012). A precipitação média anual varia entre 2.000 e 2.200 mm (Sombroek 2001).

Os solos predominantes na área de estudo são Latossolos vermelho-amarelos (EMBRAPA 2011). Estes solos são associados com floresta ombrófila aberta de terras baixas (IBGE 2004), que também é conhecida como floresta de terra firme devido à ausência de inundação (Kubitzki 1989b). Áreas de transição classificadas como campinaranas (Anderson 1981; IBGE 2012; Adeney et al. 2016) também ocorrem, principalmente na margem direita do Rio Madeira, em áreas planas e alagadas das porções mais baixas do relevo. Os solos nestas áreas são classificados como Gleissolos háplicos distróficos (EMBRAPA 2011), ou *entisols-aquents* (Soil Survey Staff 1999). Adicionalmente, ocorrem Neossolos Flúvicos ou *Fluvisols* associados com várzeas baixas e áreas de transição nas margens do Rio Madeira (Quesada et al. 2011). O rio possui águas brancas, caracterizado pela presença de floresta de várzea em suas margens, alternadas com floresta de terra firme (Prance 1979).

O mapa de uso do solo das áreas de influência direta e indireta do AHE Jirau relata a predominância (63,9%) da associação floresta ombrófila aberta de terras baixas com palmeiras e floresta ombrófila aberta aluvial (Domingues 2010; Moser et al. 2014).

As pastagens artificiais ocupam 15,8% e a transição floresta ombrófila aberta e Campinarana florestada 11,9%. Os demais 8,4% são distribuídos em afloramentos rochosos, bancos de areia, áreas urbanas, ocupações ribeirinhas, formação pioneira de várzea, Campinarana florestada, associação de Campinarana gramíneo-lenhosa com Campinarana. Na margem esquerda do rio é localizado o Parque Nacional do Mapinguari, com 1.744.852 hectares, localizado entre os estados do Amazonas e Rondônia. Na margem direita do rio as florestas são mais fragmentadas em consequência do uso mais intensivo da terra nas fazendas, pastagens, agricultura, estradas e rodovias (BR-364) (Alves et al. 1999; Ferraz et al. 2005).

Desenho amostral

O monitoramento da vegetação foi iniciado em 2011, antes do enchimento do reservatório, com a amostragem de árvores de DAP ≥ 1 cm e palmeiras (com estipe exposto). Foram amostradas parcelas em habitats de floresta ombrófila aberta e campinaranas (IBGE 2012), com 7 parcelas em campinarana, 5 em floresta de várzea, 8 em floresta de terra firme e 6 em floresta de terra firme de transição com distúrbios. Essa classificação das florestas ombrófilas foi baseada nos agrupamentos em níveis de similaridade florística e estrutural da floresta (Capítulo 2). As florestas de transição perturbadas estão em áreas com ocorrência ocasional de queimadas devido à proximidade com pastagens e a exploração de madeira. Essas florestas formaram dois subgrupos com ocorrência de duas espécies em alta abundância, o bambu (*Merostachys* sp.) e no outro subgrupo a sororoca (*Phenakospermum guyannense* (A.Rich.) Endl. ex Miq.), adicionalmente, ocorreram muitas espécies pioneiras nestas comunidades.

As parcelas foram alocadas de acordo com protocolos RAPELD (Costa & Magnusson 2010) em 6 módulos dispostos perpendicularmente ao Rio Madeira. Foram instalados dois módulos próximos à barragem (Caiçara, distrito de Jaci-Paraná), dois módulos na porção intermediária (distrito de Mutum-Paraná) e dois módulos na porção final do reservatório (distrito de Abunã), totalizando 03 (três) módulos na margem direita e 03 (três) módulos na margem esquerda do rio. Cada módulo consiste em duas transecções com cinco quilômetros de comprimento, separados pela distância de um quilômetro entre si. As parcelas foram amostradas em apenas uma transecção dentro do módulo, com exceção das campinaranas onde parcelas foram perdidas e então incluídas as parcelas da transecção adjacente, no módulo de Mutum. A distância entre os módulos

varia de > 1 km a aproximadamente 80 km (Figura 1). As transecções abrangem diferentes cotas de altitude, representando níveis diferenciados de influência do reservatório. As parcelas permanentes são distribuídas de forma sistemática, a cada 1 km ao longo da transecção e abrangem diferentes cotas de altitude, em diferentes níveis de influência da zona de remanso do reservatório (Figura 1). Cada parcela possui 250 m de comprimento com a linha central acompanhando a curva de nível do terreno. As parcelas em curva de nível minimizam a variação interna de relevo e do tipo de solo dentro da unidade amostral, o que permite o uso destas variáveis como preditoras das distribuições de espécies (Magnusson et al. 2005).

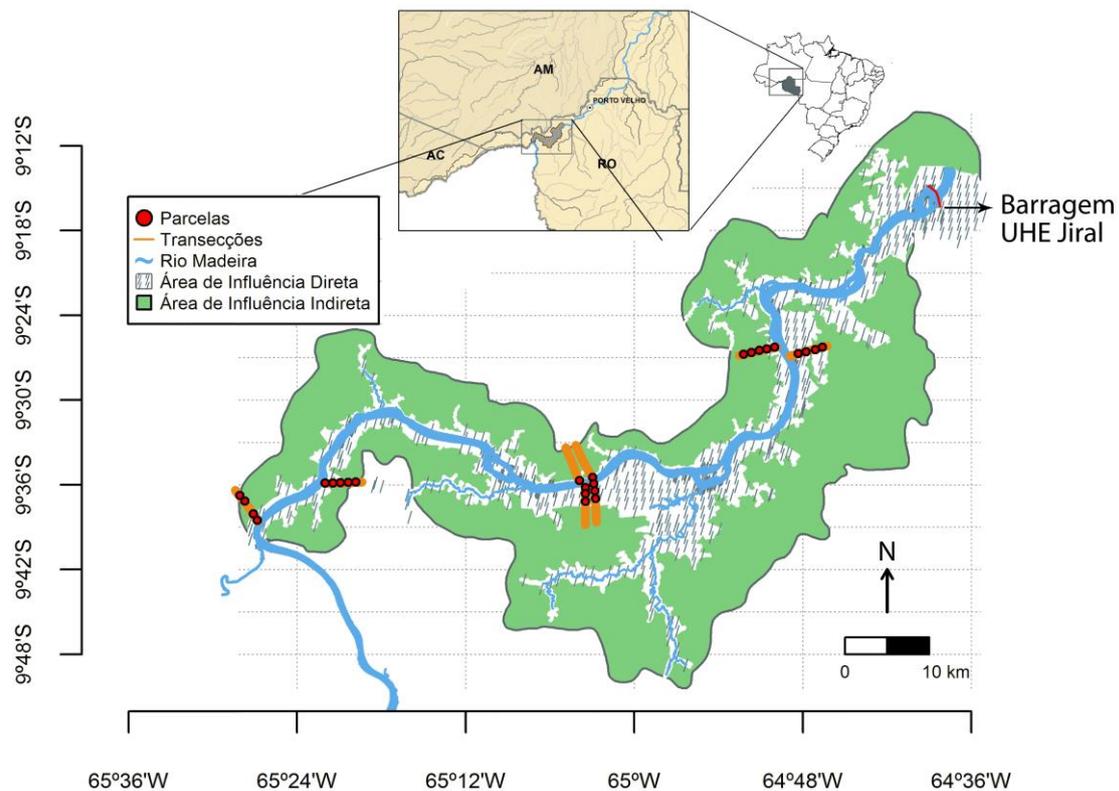


Figura 1. Localização das parcelas de monitoramento da flora na área de influência da UHE Jirau, município de Porto Velho-RO.

O estabelecimento do reservatório alterou o fluxo natural do rio e o regime de inundação, aumentando a amplitude da inundação e a constância da vazão, principalmente durante a estação chuvosa (Figura 2). As estimativas iniciais indicaram que parcelas localizadas nas cotas de altitude entre 82,5 m e 90 m seriam inundadas por períodos mais longos (Fearnside 2006). Contudo, o alagamento passou essa cota

máxima prevista (Capítulo 4). As parcelas localizadas acima da cota máxima de alagamento do reservatório (> 95 m) são essenciais para avaliar os efeitos do reservatório na vegetação, através da comparação entre as áreas com diferentes níveis de alterações ambientais no solo e lençol freático em razão da zona de remanso do reservatório.

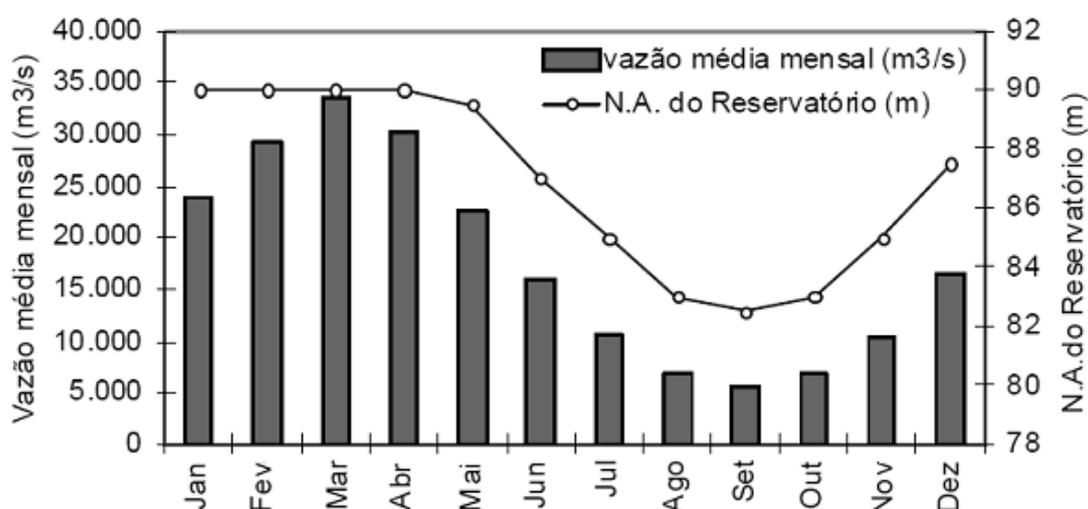


Figura 2. Curva guia estimada para o nível do reservatório da UHE Jirau, município de Porto Velho-RO. N.A.=previsão do nível da água após o estabelecimento do reservatório.

Inventário da flora

As árvores e palmeiras foram amostradas hierarquicamente, de forma que a largura de cada parcela variou conforme o tamanho das árvores: árvores com DAP ≥ 30 cm foram amostradas em 1 hectare (250 m x 40 m), árvores com DAP ≥ 10 cm e < 30 cm foram amostradas em 0,5 hectares (250 m x 20 m) e aquelas com $1 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 10$ cm, amostradas em 0,05 hectares (250 m x 2 m). A altura foi estimada visualmente em 2011 e nos dois inventários de monitoramento subsequentes foi estimada através de telescópio monocular com sensor laser (Trupulse 360B, da empresa Laser Technology). O diâmetro a 1,30 m do solo (DAP) foi mensurado com fita diamétrica, exceto nos indivíduos com DAP ≤ 6 cm, mensurados com paquímetro digital. Todas as árvores foram identificadas com placas de alumínio numeradas e o ponto de medição marcado com tinta spray. Nos indivíduos com sapopemas o diâmetro foi medido a 50 cm acima do final da sapopema. Na presença de irregularidades no tronco, o ponto de medição foi

deslocado para secções cilíndricas mais próximas. As identificações comparadas vêm sendo feitas no Herbário-CEN da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia e herbário da Universidade Federal do Acre (UFAC), utilizando literatura (Ribeiro et al. 1999) e consulta a especialistas botânicos. As amostras férteis foram depositadas nestes herbários e enviadas para especialistas. Os espécimes não férteis foram armazenados no Herbário-CEN para consulta. Adotamos o sistema de classificação APG III-*Angiosperm Phylogeny Group* (Chase & Reveal 2009) e a grafia dos nomes científicos foi conferida com os pacotes ‘*taxize*’ (Chamberlain & Szöcs 2013) e ‘*flora*’ (Carvalho 2016).

Caracterização edáfica, lençol freático e relevo

Foram coletadas porções de solo sem a serrapilheira em quatro intervalos de profundidade: 0-5 cm (retirada a serrapilheira), 5-10 cm, 10-20 cm e 20-30 cm, em seis sub-amostras com intervalos de 50 m ao longo da linha central de cada parcela (Magnusson et al. 2005). As seis sub-amostras de cada intervalo de profundidade foram misturadas e homogeneizadas e as propriedades físicas e químicas foram determinadas de acordo com protocolo de análise (EMBRAPA 1997). As análises físico-químicas do solo incluíram as frações de areia, argila e silte, pH H₂O, pH KCl, cálcio (Ca), magnésio (Mg), potássio (K), sódio (Na), alumínio (Al), acidez total (H + Al), carbono (C), nitrogênio (N), matéria orgânica (MO), fósforo (P), capacidade de troca catiônica (CTC pH 7), capacidade de troca catiônica efetiva (CTC efetiva) e saturação por base (V%). As coletas e análises foram realizadas no primeiro inventário (2011) e foram repetidas após o estabelecimento do reservatório (2015).

Entre fevereiro e maio de 2012, foi instalado em cada parcela um piezômetro em poços de monitoramento com profundidade variando de 5 m a 16 m, usando sensores de pressão barométrica (Solinst Barologger Edge) e pressão da coluna de água (Solinst Levelogger Junior), para a medição contínua, em intervalos de 30 min, antes (2011-2013) e após o enchimento do reservatório da hidrelétrica (2014-2015). Os dados foram compensados e escalonados (Solinst 2012) para indicar a distância, ou profundidade, entre a superfície do solo e o nível da água do lençol freático. Calculamos a profundidade média anual, a média do trimestre mais seco com lençol freático profundo (setembro-novembro) e no trimestre de pico de cheia (janeiro-março). A altitude das parcelas foi obtida a partir do modelo digital do terreno (MDT), pixel de 5 m, construído com dados gerados por levantamento aéreo usando perfilhamento com

sensor laser (nuvem de 3 pontos m^{-2} , largura da faixa de 580 m e altura do voo de 800 m). A declividade em cada parcela foi avaliada como a média e desvio-padrão de cinco medições, espaçadas em 50 m, ao longo da linha central de caminhada, realizadas com clinômetro (Suunto PM-5 Compass), perpendiculares ao eixo principal da parcela, com 10 m de distância entre o medidor e o ponto de referência.

CONCLUSÃO GERAL

Quais as respostas das comunidades arbóreas aos efeitos dos gradientes ambientais, incluindo o alagamento do reservatório da hidrelétrica? A profundidade média anual do lençol freático e o teor de silte são os principais fatores ambientais associados com a composição, estrutura e traços funcionais das comunidades arbóreas. Foram identificados quatro tipos de vegetação florestal, campinarana, floresta de várzea, floresta de terra firme e floresta de terra firme de transição com distúrbios, que inclui habitats com alta abundância de bambu ou sororoca, com evidências de perturbação ocasional de queimadas e corte seletivo.

O reservatório da hidrelétrica impactou os quatro principais tipos florestais ao longo da bacia do alto Rio Madeira. A alta similaridade na composição florística e estrutural dentro e fora da área de impacto do reservatório indicou que as áreas alagadas afetaram parte representativa da biodiversidade da região, evidenciando a necessidade de medidas para conservação desses habitats nas áreas de impacto.

As campinaranas situam-se no extremo do gradiente ambiental com lençol freático mais raso e alta concentração de silte, dominância de poucas espécies, indivíduos de baixo porte e maior densidade média de madeira. A menor diversidade funcional e filogenética nas campinaranas indicou que poucos táxons conservam alguns atributos funcionais, que possivelmente são relacionados com a tolerância e adaptações às condições ambientais restritas, em particular a anóxia. A alta abundância de indivíduos de poucas espécies indicadoras indica a eficiência desse conjunto de características para superar o filtro ambiental. A campinarana foi alagada por longo período, mas sofreu a menor perda de espécies e apresentou incrementos de diâmetro e altura. Essas campinaranas sob gleissolos possuem composição e estrutura distintas, quando comparadas com outras campinaranas Amazônicas em solos de areia branca.

As campinaranas na margem direita do alto Rio Madeira não estão incluídas em nenhuma unidade de conservação. A conservação das campinaranas é importante, estas florestas abrigam diversidade funcional e filogenética de espécies resistentes ao alagamento, adicionalmente, as espécies raras podem sofrer com os efeitos de outras atividades humanas, que provocam a fragmentação de habitats.

A sobrevivência das espécies nas comunidades foi relacionada com a variação na profundidade do lençol freático causada pelo reservatório da hidrelétrica. As florestas de terra firme dentro da área de inundação sofreram impacto severo, com alta mortalidade e praticamente nenhum recrutamento. O alagamento atingiu o maior número de comunidades na floresta de várzea, com diminuição na composição, estrutura, diversidade e área basal. Nas comunidades com alagamento moderado ocorreu expressivo recrutamento de poucas espécies pioneiras.

A perda de habitat de vegetação ripária à montante da barragem, principalmente na floresta de várzea baixa, pode representar riscos para conservação e manutenção desses corredores florestais que ocorrem sob neossolos flúvicos depositados ao longo do canal do Rio Madeira. As altas taxas de mortalidade após os dois primeiros intervalos de enchimento do reservatório foram relacionadas com diferenças no lençol freático e a intensidade de alagamento. O controle do pulso artificial de alagamento é um aspecto crítico para estabilização do recrutamento e regeneração arbórea nas áreas impactadas, fator que deveria regulado para representar a variação sazonal regular antes da barragem do rio.

Capítulo 2

Filtros ambientais em comunidades arbóreas: estrutura, diversidade funcional e filogenética no sudeste da Amazônia brasileira

Resumo

A biodiversidade caracteriza-se por diferentes componentes, entre eles a riqueza de espécies, a diversidade filogenética e funcional. A distribuição de espécies depende da capacidade de dispersão ao longo de habitats heterogêneos, respostas do recrutamento local aos efeitos das condições e recursos ambientais e de interações bióticas. As variações nas formações florestais na bacia do alto Rio Madeira, no sudoeste da Amazônia brasileira, foram sumarizadas em termos de dissimilaridades entre a composição florística e estrutural, usando ocorrência, abundância relativa e biomassa aérea das comunidades arbóreas. Os padrões florísticos e estruturais foram examinados com métodos hierárquicos e análise indireta para avaliar os efeitos do gradiente ambiental, expresso pela composição físico-química do solo, profundidade do lençol freático, altitude e relevo. Usamos análise fatorial para avaliar os efeitos das variáveis ambientais nas comunidades, incluindo controle do componente filogenético e traços funcionais. A vegetação na região do alto Rio Madeira apresenta grande dissimilaridade em termos de composição florística e estrutura arbórea. A profundidade média anual do lençol freático e o teor de silte são os fatores ambientais determinantes que direcionam a composição florística, a estrutura e os traços funcionais das comunidades arbóreas. As campinaranas situam-se no extremo do gradiente ambiental em áreas com menores médias anuais do lençol freático e alta concentração de silte. Na floresta de várzea ocorreu a menor abundância de indivíduos, em contrapartida maior média de DAP e maior área basal por hectare, o que não foi expresso em biomassa aérea, porque a densidade da madeira foi menor nas espécies de várzeas. Campinaranas possuem a maior densidade de indivíduos, porém valores inferiores para todos os demais parâmetros, como riqueza, diversidade funcional, filogenética e biomassa aérea. A associação positiva entre a diversidade funcional e filogenética pode ser evidência da diversificação filogenética relacionada à ocupação de espécies nos estratos verticais da floresta, uma vez que os atributos funcionais foram associados ao tamanho, porte máximo e densidade da madeira. A menor diversidade funcional e filogenética nas campinaranas indicou a conservação de atributos funcionais em poucos táxons, o que possivelmente está relacionado com a tolerância e adaptações para as restritas condições ambientais. Como reflexo, ocorreu o menor número de espécies indicadoras na campinarana, mas com a maior abundância de indivíduos. A menor variação no índice de vegetação-EVI indicou padrões fenológicos mais constantes nas campinaranas, o que sugere estabilidade metabólica mesmo com o filtro da inundação sazonal regular. A diferenciação florística e estrutural das florestas nesta parte da bacia do alto Rio Madeira destaca a importância de medidas de conservação de habitats que não estão incluídos em áreas de proteção, como é o caso das campinaranas na margem direita do rio. A alta similaridade entre comunidades de todos os habitats dentro e fora da área de impacto do reservatório indicou que as áreas alagadas pelo reservatório abrangem parte representativa da biodiversidade da região, evidenciando a necessidade de estratégias para conservação desses habitats.

Palavras chave: Florestas ombrófilas, composição florística, abundância, biomassa aérea, determinantes abióticos.

Introdução

As florestas tropicais incluem os habitats com a maior diversidade florística do planeta (Leigh et al. 2004) e a Amazônia destaca-se com a maior diversidade de espécies arbóreas (ter Steege et al. 2015; ter Steege et al. 2016). As florestas tropicais amazônicas ocorrem em ampla variedade de solos, que refletem variadas origens geológicas e processos geomórficos (Quesada et al. 2011), mas mesmo nos solos relativamente mais pobres em nutrientes ocorre grande diversidade arbórea (Oliveira & Mori 1999). Nesta última década foram obtidos importantes avanços na compreensão sobre as origens (Hoorn et al. 2010) e distribuição da diversidade na floresta tropical Amazônica (ter Steege et al. 2003). A maior parte dos estudos sobre a vegetação na Amazônia foi feita em florestas de terra firme, com diversos trabalhos indicando respostas da composição de espécies aos fatores ambientais em escala local e regional (p.ex. ter Steege et al. 2000; ter Steege et al. 2003; Tuomisto et al. 2003; ter Steege et al. 2006), e da paisagem (p.ex. Tuomisto et al. 1995; Clark et al. 1999). É notório que a heterogeneidade ambiental pode variar em função da escala espacial e o efeito dos determinantes abióticos sobre vegetação depende da amplitude dos gradientes estudados em cada escala (Pansonato et al. 2013).

A ocupação humana vem se intensificando na bacia Amazônica nas últimas décadas, colocando em risco os ecossistemas terrestres (Davidson et al. 2012) e aquáticos (Castello & Macedo 2015). Destacam-se locais onde o desmatamento e a intensidade de uso da terra estão aumentando em taxas alarmantes (Broadbent et al. 2008), em áreas pouco estudadas. O estado de Rondônia na região sudoeste da Amazônia brasileira é exemplo de fronteira do desmatamento em franca expansão (Fearnside & Graça 2006). Na região existem poucos estudos sobre a composição florística, que são pontuais e brevemente descritivos (Absy et al. 1986/1987; Salomão & Lisboa 1988; Maciel & Lisboa 1989; Fearnside & Ferraz 1995), mas recentemente foram iniciados estudos quantitativos sobre os determinantes ambientais dos padrões de distribuição de florestas ombrófilas abertas na região (Moser et al. 2014).

Áreas localizadas na fronteira do desmatamento são exploradas para corte seletivo de madeira, práticas de corte e queima, pecuária e agricultura mecanizada (Achard et al. 2002). Essas atividades humanas tornam a matriz florestal mais fragmentada, o que afeta vários aspectos ecológicos dos fragmentos, como a persistência da fauna, dinâmica florestal, estoque de carbono e padrões de recrutamento de árvores (Broadbent et al. 2008; Laurance et al. 2011). Adicionalmente, na virada do milênio, a demanda energética renovou o interesse nos projetos de grandes hidrelétricas na bacia Amazônica (Finer & Jenkins 2012), que estavam interrompidos devido a graves impactos e pouco retorno obtido em projetos anteriores (Fearnside 1989; Fearnside 2001). Duas novas usinas hidrelétricas entraram em operação no Rio Madeira, a UHE Santo Antônio em 2012 e a montante a UHE Jirau em 2013. Estudo recente analisou a composição e estrutura das florestas ombrófilas abertas localizadas na área de influência da Hidrelétrica de Jirau, destacando a importância da disponibilidade de nutrientes no solo e da proximidade com os rios para os padrões gerais de variações florísticas e estruturais dessas florestas (Moser et al. 2014). Usamos os dados das florestas ombrófilas inicialmente no estudo de Moser et al. (2014) e incluímos 7 ha de florestas inéditas de campinarana e examinamos os padrões de similaridade florística, estrutura arbórea e biomassa aérea da vegetação adjacente, que compreende florestas de várzeas, floresta de terra firme e floresta de terra firme de transição com distúrbios.

Justificativa

Este estudo visa suprir lacunas importantes de conhecimento sobre a ecologia de comunidades arbóreas que podem subsidiar medidas de conservação biológica, considerando a amplitude dos impactos antrópicos na região, principalmente aqueles causados por hidrelétricas. Avaliei os efeitos abióticos (variação sazonal do lençol freático, fatores edáficos, relevo) nos diferentes aspectos da diversidade das florestas e incluímos traços funcionais (densidade da madeira, tamanho, hábito arbóreo ou palmeira) e aspectos filogenéticos na análise da diversidade beta no contexto espacialmente explícito. As seguintes questões orientaram o estudo: *i*) Como a diferenciação de habitat expressa as variações de composição e estrutura das florestas? *ii*) Como as métricas de diversidade (riqueza, diversidade funcional e filogenética) se relacionam com a estrutura e a composição das comunidades? *iii*) Quais variáveis

ambientais influenciam as comunidades arbóreas, controlando o viés da distância espacial, da filogenia e dos traços funcionais?

Material e Métodos

Classificação e ordenação das comunidades: composição, estrutura e biomassa

As dissimilaridades entre as comunidades foram calculadas com índice de Sørensen na matriz de composição florística (presença/ausência) e índice de Bray-Curtis nas matrizes de estrutura (abundância das espécies padronizada pela divisão do total de indivíduos na parcela) e biomassa lenhosa acima do solo – AGB (*above ground biomass*). Os cálculos foram feitos com as funções implementadas no pacote ‘*vegan*’ (Oksanen et al. 2013), do ambiente estatístico R (R Development Core Team 2015). Utilizei o diâmetro e a altura das árvores inventariadas e a densidade da madeira, que foi extraída de bases de dados disponíveis (Chave et al. 2009; Zanne et al. 2009). Os parâmetros foram usados para estimativa da AGB no seguinte modelo preditivo: $AGB = 0,0673 \times (\rho D^2 H)^{0,976}$, onde D é o diâmetro em cm, H é a altura em m, e ρ é a densidade da madeira em $g\ cm^{-3}$ (Chave et al. 2014). Calculamos a AGB de cada indivíduo e construímos uma matriz de espécies por parcela, com a soma dos valores individuais de AGB de cada espécie amostrada na parcela, dividido pela soma de AGB de todos os indivíduos na parcela.

A partir das matrizes de dissimilaridade florística e estrutural foram construímos dendrogramas com método de agrupamento UPGMA para classificação hierárquica das áreas de acordo o nível de dissimilaridade, usando as funções implementadas no pacote *vegan*. Utilizei quatro limiares de dissimilaridade (95-90-85-80%) para o agrupamento de parcelas. As diferenças na dissimilaridade entre os grupos fitofisionômicos formados pela classificação hierárquica foi testada com análise de similaridade (ANOSIM) do pacote *vegan*. Outras dissimilaridades entre as comunidades foram examinadas nas seguintes condições: áreas que seriam afetadas e não afetadas pela barragem da hidrelétrica; margem do rio; áreas em diferentes posições em relação ao reservatório da barragem, na ordem de proximidade, denominados de Caiçara, Mutum e Abunã (Figura 1, Capítulo 1). As dissimilaridades entre os sítios amostrados foram sumarizadas com análise de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS), reconhecido como o método de ordenação (*constrained*) mais robusto em ecologia de comunidades (Minchin 1987). Utilizei modelos aditivos generalizados – GAM (Wood 2006) para ajustar

superfícies de contorno (*smooth surface*) e testar respostas não lineares entre os gradientes de vegetação, expressos nas ordenações, e as variáveis ambientais, métricas de diversidade e padrões fenológicos (EVI), descritos a seguir. Os modelos aditivos generalizados são muito flexíveis e podem oferecer ótimo ajuste na presença de relações não lineares e variáveis preditoras com muito “ruído”. Os modelos foram aplicados com as funções *ordisurf* e *envifit* do pacote *vegan* (Oksanen et al. 2013) no ambiente estatístico R (R Development Core Team 2015).

Análise de espécies indicadoras

Foram examinadas as espécies indicadoras de cada habitat. A boa espécie indicadora é aquela que é predominantemente presente em determinado tipo de habitat específico (fidelidade) e com alta abundância neste tipo de habitat (especificidade) (Dufrene & Legendre 1997). Usamos o índice de espécies indicadoras (Dufrene & Legendre 1997): $IndVal_{ij} = Especificidade_{ij} * Fidelidade_{ij} * 100$, onde, $IndVal_{ij}$ é o valor de indicação da espécie i , em relação ao habitat j , $Especificidade_{ij}$ é a proporção de parcelas em habitats do tipo j com determinada espécie i , e $Fidelidade_{ij}$ é a proporção do número de indivíduos (abundância) da espécie i presente em parcelas de habitat j . Os cálculos de $IndVal$ e a significância foram estimados com permutação usando o pacote “*labdsv*” (Roberts 2015) no ambiente estatístico R (R Development Core Team 2015). Foi calculado o $IndVal$ para as espécies nos grupos de vegetação formados na classificação hierárquica e relacionamos as abundâncias relativas das espécies indicadoras significativas ao longo dos principais gradientes ambientais.

Filogenia

A árvore filogenética para as espécies amostradas (Figura S1) foi gerada com o *software* Phylomatic, a partir da base de dados filogenéticos e ferramenta para montagem de árvores filogenéticas (Webb & Donoghue 2005). As distâncias filogenéticas entre espécies foram estimadas com a árvore “20120829” do Phylomatic. Os ramos da árvore filogenética indicam a ordem das relações entre as filogenias dos grupos de Angiospermas (Stevens 2001) e representam aproximação pragmática da filogenia verdadeira das plantas com sementes (Webb & Donoghue 2005). Foram utilizadas as funções do Phylomatic disponíveis no pacote “*taxize*” (Chamberlain & Szöcs 2013) no ambiente R (R Development Core Team 2015). O comprimento dos

ramos foi calculado com o método de Grafen, usando $q=1$ (Grafen 1989), calculado no pacote “ape” (Paradis et al. 2015). Adicionalmente, cruzamos nosso conjunto de espécies com a árvore filogenética com calibração temporal mais recente (Hedges et al. 2015), resultando em 167 espécies com os ramos datados e representando o tempo evolutivo.

Métricas de diversidade

A diversidade de espécies foi estimada a partir da integração de duas abordagens, a rarefação e a série de números de Hill (Chao et al. 2014). A rarefação é usualmente empregada para controlar os efeitos da abundância e do esforço amostral nas estimativas e comparações entre a riqueza de espécies (Gotelli & Colwell 2001). Os números de Hill são uma família de índices de diversidade que integram a riqueza de espécies e abundância de espécies em classes de medidas de diversidade, chamadas posteriormente de números de Hill, ou número efetivo de espécies (Hill 1973). Os intervalos de confiança em torno dos números de Hill foram estimados com método de reamostragem (*bootstrap*) proposto por Chao et al. (2014), facilitando comparações entre comunidades tanto de amostras rarefeitas e quanto extrapoladas. Usualmente são enfatizados os três primeiros números de Hill: $q=0$ (riqueza de espécies), $q=1$ (exponencial do índice de entropia de Shannon), e $q=2$ (inverso do índice de concentração de Simpson). Em outras palavras, o expoente q determina a sensibilidade do índice às abundâncias relativas das espécies; a diversidade de ordem zero ($q=0$) é completamente insensível às abundâncias das espécies, então, o valor obtido equivale simplesmente à riqueza de espécies. Os valores de $q<1$ valorizam as espécies raras, quando $q=1$, todas as espécies são incluídas com peso proporcional às suas abundâncias na comunidade. Os valores de $q>1$ levam em conta as espécies mais comuns, caracterizando a dominância nas comunidade.

Diversidade Funcional e filogenética

Os valores máximos e medianos da altura total e de diâmetro do tronco em conjunto com a densidade da madeira extraída das bases de dados na literatura foram usados como variáveis contínuas e indicativas da estrutura da vegetação. Hábito (árvore vs. palmeira) e preferência ambiental (espécie com ocorrência em campinarana e/ou floresta *sensu lato*) foram codificados como variáveis binárias. Estes traços funcionais

foram utilizados para calcular o índice de diversidade funcional (FD), métrica contínua de diversidade que inclui pequenas diferenças funcionais entre as espécies, que são ignoradas nas classificações de grupos funcionais, mas que capturam as grandes diferenças funcionais que estes grupos possam indicar (Petchey & Gaston 2002). A métrica FD que foi utilizada tem sua origem na diversidade filogenética de Faith (Faith 1992), calculada com o pacote ‘*picante*’ (Kembel et al. 2010) no ambiente estatístico R. O dendrograma funcional e a árvore filogenética podem ser representados pela mesma estrutura de dados, então, o índice aplicado para a árvore filogenética também pode ser aplicado ao dendrograma funcional, ou na matriz de distância baseada nos traços funcionais (Pavoine & Bonsall 2011).

A diversidade funcional (FD) expressa a variação ou dispersão das espécies em no espaço funcional (Petchey & Gaston 2002; Petchey & Gaston 2006). Alta FD significa que as espécies em determinada comunidade estão distantes no espaço funcional (alta complementaridade), enquanto que baixos valores de FD significam que as espécies possuem traços mais similares, e dessa forma, são mais agrupadas em termos de atributos funcionais (baixa complementaridade). Foi usada a distância de Gower como coeficiente de similaridade (Gower 1971), mais adequado para representar a distância funcional utilizando diferentes tipos de variáveis (contínua, ordinal, binária), seguido pelo agrupamento por UPGMA. FD é definida como a soma do comprimento dos braços do dendrograma funcional, necessários para conectar todas as espécies presentes em determinada comunidade local (Faith 1992). Para cada traço funcional foram calculados os valores médios por espécie e construída a matriz funcional das espécies. No caso dos *singletons* (espécies representadas por apenas um indivíduo), consideramos o valor mensurado do traço funcional para a espécie. A diversidade filogenética (PD) das comunidades foi avaliada usando o mesmo método descrito acima para FD, a partir da árvore completa sem ramos datados (945 espécies) e da árvore filogenética com os ramos datados (167 espécies). A diversidade filogenética calculada com a árvore datada, com apenas 18% das espécies, apresentou associação relevante com a diversidade calculada com a árvore completa ($R^2=0,93$; $p<0,00001$).

Índice de vegetação (EVI)

Os modelos GAM foram usados para relacionar a estrutura sumarizada pela ordenação da AGB com o índice de vegetação-EVI, que indica as condições da

cobertura vegetal, descrevendo e reconstituindo dados de variações fenológicas e sazonalidade da vegetação (Huete et al. 2002; Xiao et al. 2006). Foram utilizadas as imagens do sensor MODIS no produto MOD13Q1, com 16 dias de periodicidade durante o ano de 2011 e resolução espacial de 250 m, processadas com o pacote “MODISTools” (Tuck et al. 2014). O EVI utiliza a banda azul para remover resíduos de contaminação atmosférica como fumaça e nuvens finas (Huete et al. 2002). Através do algoritmo as variações do segundo plano do dossel foram minimizadas e a sensibilidade ampliada para as condições de vegetação densa para esparsa, fornecendo base espacial e temporal para comparações das condições entre vegetações (lpdaac.usgs.gov).

Análise de ordenação estendida (método de três tabelas – RLQ)

O papel dos filtros ambientais foi investigado como mecanismo inerente das regras de montagem em comunidades arbóreas de campinaranas e florestas, usando os métodos de ordenação de três tabelas, ou análise de ordenação RLQ (Dolédec et al. 1996; Weiher et al. 2011). A análise RLQ tradicional permite avaliar a ligação entre as variáveis ambientais em conjunto de sítios com os traços funcionais e abundâncias das espécies habitando estes sítios (Dolédec et al. 1996). Pavoine e colaboradores (2011) desenvolveram abordagem estendida, que permite avaliação do efeito do ambiente na assembleia de espécies, descontado o viés dos traços funcionais, no contexto filogenético espacialmente explícito. Este método conecta os atributos dos sítios na matriz R (variáveis ambientais e posições geográficas), com os atributos de espécies na matriz Q (traços funcionais e posições na filogenia), avaliando o efeito nas comunidades vegetais de cada sítio na matriz L (AGB, abundância e composição) (Pavoine et al. 2011). A abordagem do método estendido permite remover os efeitos da filogenia e da autocorrelação espacial antes de associar os traços funcionais das espécies com o ambiente, descontando-se a associação entre o componente filogenético da variação funcional com o componente espacial da variação ambiental (Pavoine et al. 2011).

RLQ – construção das matrizes e seleção de variáveis

Adotamos o protocolo proposto por Pavoine et al. (2011) para a análise fatorial de cinco matrizes. A matriz L denota as espécies nas comunidades, expressa por dados de ocorrência (presença/ausência), abundância relativa e biomassa aérea (AGB), onde as linhas representam parcelas e as colunas representam as espécies arbóreas. As comunidades foram analisadas através de análise canônica (CA) da matriz L (ter Braak

1986). A matriz E inclui as variáveis quantitativas descrevendo o meio abiótico. As correlações de Pearson foram analisadas entre o lençol freático, relevo e principais características físico-químicas do solo. Foram mantidas na análise apenas as variáveis representando distintas características ambientais, com baixa correlação entre si. A autocorrelação espacial das variáveis ambientais foi testada através do I de Moran (Thioulouse et al. 1995). Na matriz ambiental E (variáveis quantitativas escalonadas para média=0, variância=1) aplicamos análise de componentes principais (PCA). A matriz espacial S foi definida como os autovetores da matriz de vizinhança, analisada com PCA (Thioulouse et al. 1995). Trata-se de uma matriz parcela-por-parcela com medidas binárias, onde 1 indica sítios vizinhos que estão conectados e 0 onde não há conexão (considerando a distância de truncamento de 2,500 metros).

Como os atributos biológicos avaliados são de diferentes tipos de variáveis (dados contínuos e binários), aplicamos a generalização da distância de Gower para conjuntos de variáveis mistas (Pavoine et al. 2009) para comparação dos traços funcionais das espécies. Como resultado, a matriz T com as distâncias funcionais pareadas entre espécies foi sumarizada pela análise de coordenadas principais (PCoA) (Gower 1966). A matriz filogenética P foi definida como matriz de espécies vs. espécies com distância filogenética pareada entre as espécies. A distância filogenética entre duas espécies é avaliada como a soma do comprimento dos ramos ao longo do menor conjunto de ramos conectando as espécies, analisados com PCoA (Legendre et al. 2002).

Usamos o teste *raiz-skewness* (Pavoine et al. 2010) para avaliar os sinais filogenéticos nos traços funcionais, antes da correlação com as variáveis ambientais. Traços funcionais que não apresentaram sinais filogenéticos foram excluídos da análise. A correlação entre traços funcionais e variáveis ambientais foi testada com a versão multivariada da análise “*fourth-corner*”, baseada na soma dos autovalores, para separar quais os traços que separadamente são correlacionados com os fatores ambientais (Dray & Legendre 2008). Foi testada a significância da conexão entre as matrizes resultantes R e Q com o modelo nulo 4 de Dray & Legendre (2008), modelo de permutações das linhas da matriz Q, espécies vs. traços funcionais (ver detalhes em Pavoine *et al.* 2011). Esta abordagem foi aplicada para as matrizes E e T: teste da hipótese de que os traços funcionais das espécies são associados ao ambiente; E e P: teste da hipótese que as

filogenias são associadas ao ambiente; S e T: teste da estruturação espacial dos traços funcionais das espécies.

Em adição, foi testado se as espécies que coocorrem em determinada parcela são mais ou menos (a) relatadas filogeneticamente e (b) similares em relação aos traços, comparado do esperado ao acaso (agrupamento filogenético ou funcional vs. dispersão filogenética ou funcional) (Webb et al. 2002; Pavoine et al. 2010). Para este propósito nós usamos, respectivamente, os testes PQE (*phylogenetic quadratic entropy*), onde as distâncias genéticas entre as espécies são usadas para testar as diferenças filogenéticas entre as comunidades locais; e o teste TQE (*trait quadratic entropy*) para testar diferenças entre os atributos funcionais das comunidades locais usando as distâncias funcionais entre as espécies. Os testes foram desenvolvidos por Pavoine et al. (2010) como adaptação da entropia quadrática nas distâncias filogenéticas (Hardy & Senterre 2007) e designado para avaliar o grau de filtro ambiental vs. a similaridade limitante. A similaridade limitante assume que as forças bióticas (p.ex. competição, mutualismo, facilitação) tendem a manter espécies coexistentes ligeiramente distintas. Em contraste, o filtro ambiental assume que as forças abióticas atuam para manter limites nos traços funcionais. Todas as análises foram feitas no ambiente estatístico R (R Development Core Team 2015) com *scripts* disponibilizados no protocolo descrito (Pavoine et al. 2011).

Resultados

A primeira divisão hierárquica da análise de agrupamento com pelo menos 95% de dissimilaridade estrutural separou os dois tipos principais de florestas, as campinaranas e as demais fisionomias, que compreendem as florestas *sensu lato*. Com 10% de similaridade, as parcelas de florestas foram separadas em floresta de várzea, floresta de terra firme e floresta de terra firme de transição com distúrbios (Figura 1). Os diagramas de ordenação representam de forma nítida a separação em termos de variação estrutural e florística entre as parcelas e os grupos de vegetação formados. (Figura 2).

Com 90% de dissimilaridade foram formados quatro grupos que separam as florestas de várzeas e de terra firme, perturbada e não perturbada, com destaque para subgrupo relacionado com floresta de terra firme de transição e perturbações, com

incidência de bambu, sororoca, corte seletivo e ocorrência ocasional de queimadas. Nesta classificação ocorre a maior média dos valores de espécies indicadoras, comparado com as médias entre os dois grupos da classificação obtida com dissimilaridade de 95% (teste-t=2,05, gl=77,28, $p=0,04$). Maiores limiares de similaridade implicam na divisão de mais grupos, que representam transições entre os tipos de vegetação, muitas vezes com apenas um sítio amostral (Figura 2-a, b), então focamos as inferências nos quatro grupos formados com mais de 90% de dissimilaridade. As estatísticas descritivas de diversidade, composição florística, abundância, biomassa aérea e fenologia são apresentadas na Tabela 1.

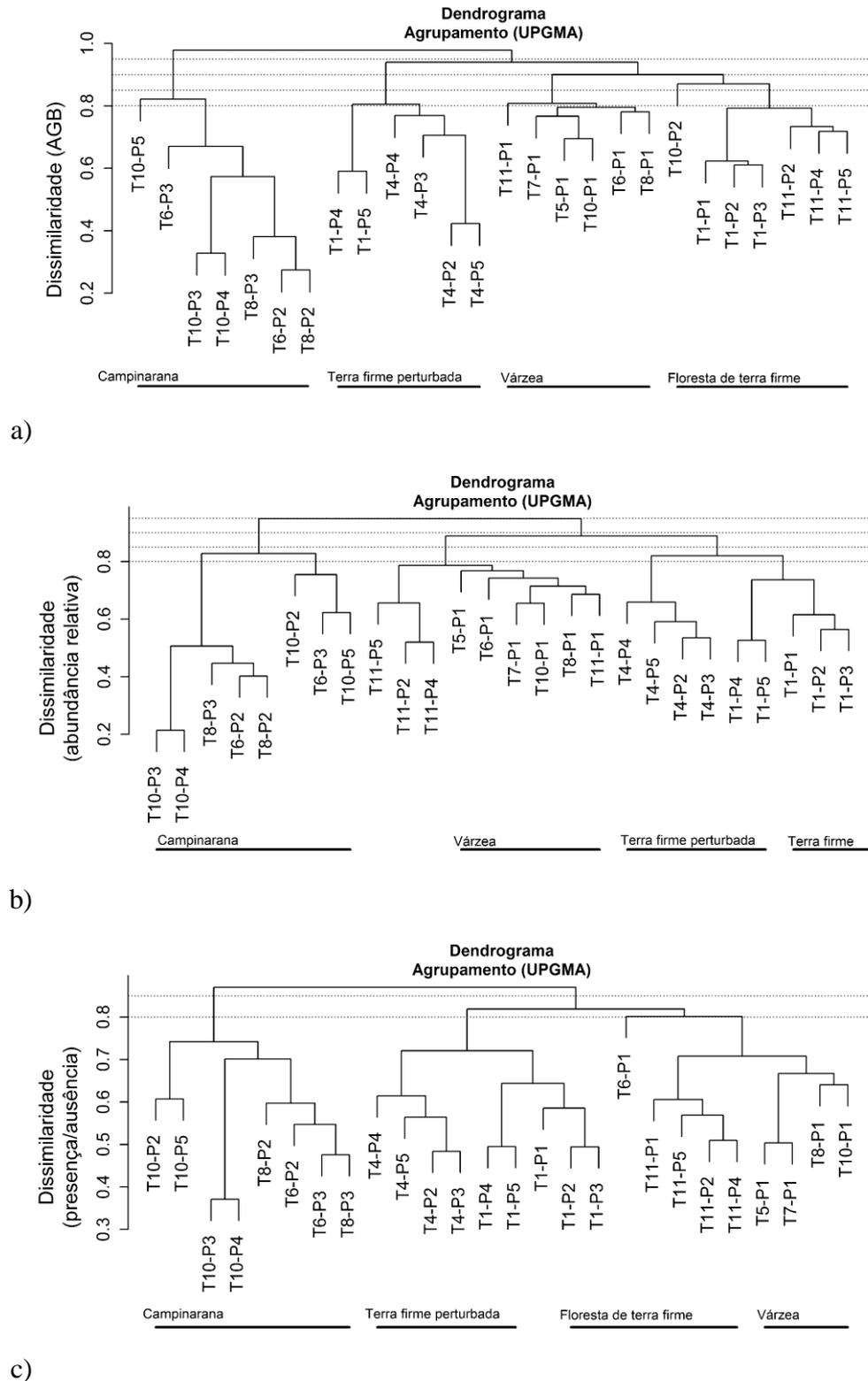


Figura 1. Análise hierárquica de agrupamento de comunidades arbóreas na bacia do alto Rio Madeira, Amazônia, Brasil, baseado nas matrizes de dissimilaridade: (a) biomassa aérea; (b) número de indivíduos; (c) composição florística. Os limiares de dissimilaridade são denotados pelas linhas horizontais, 95%, 90%, 85%, 80%.

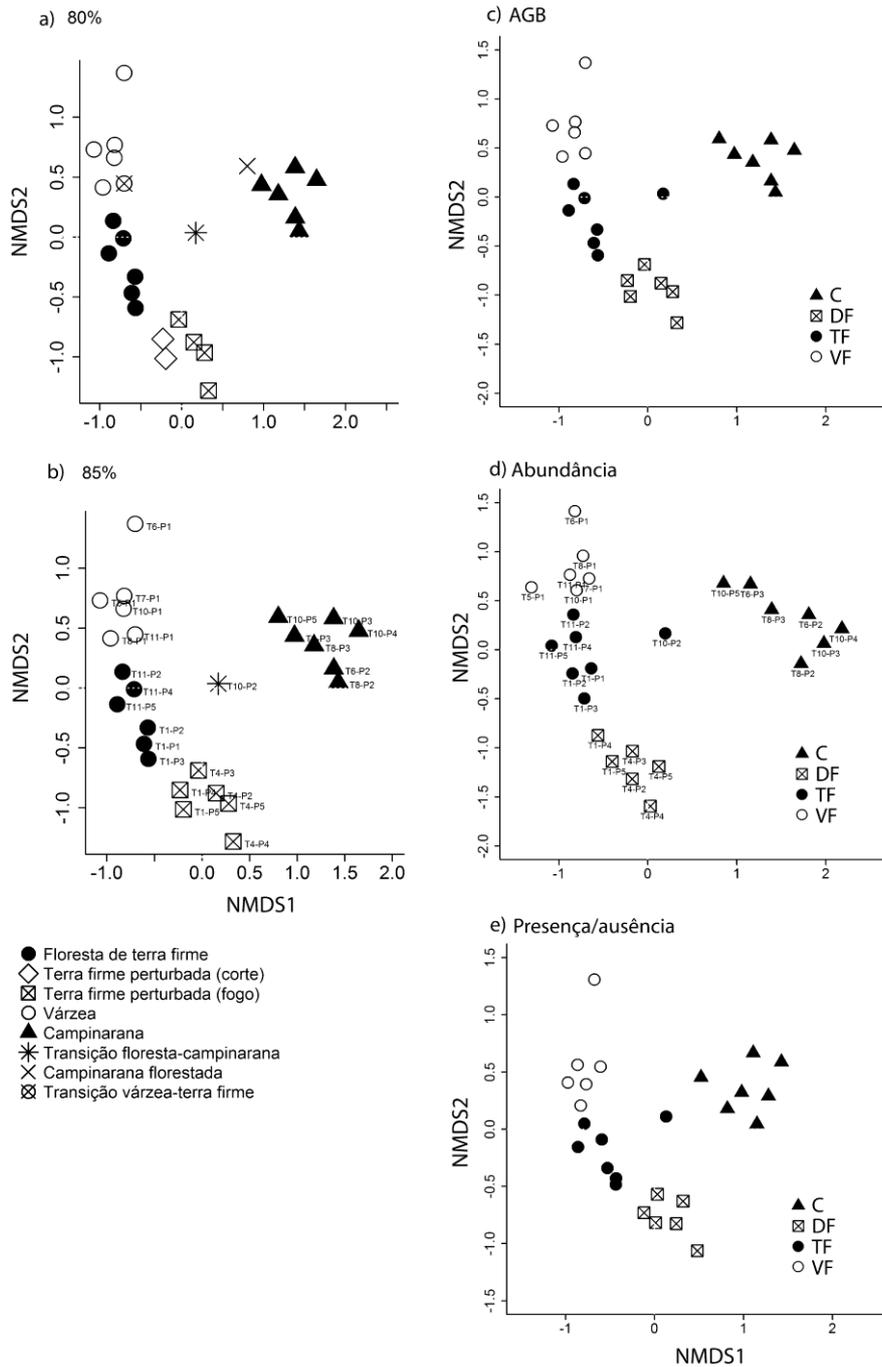


Figura 2. Ordenações (NMDS) das comunidades arbóreas em quatro formações vegetais na bacia do alto Rio Madeira, Amazônia, Brasil. A classificação da vegetação foi baseada no agrupamento hierárquico (UPGMA) das dissimilaridades de AGB (a) 80% de dissimilaridade, oito grupos, separa transições de várzea/terra firme, tipo de perturbação por corte seletivo de madeira, transição campinarana/campinarana florestada; (b) 85% de dissimilaridade, cinco grupos, separa a transição floresta/campinarana. Os quatro grupos formados com 90% de dissimilaridade foram sumarizados: (c) biomassa aérea lenhosa-AGB, $stress=0,09$; (d) abundância, $stress=0,08$; (e) presença/ausência, $stress=0,09$. C=campinarana, DF= floresta de terra firme com distúrbio, TF=floresta de terra firme, VF=floresta de várzea.

Tabela 1. Estatísticas descritivas para métricas de diversidade (alfa de Fisher), diâmetro na altura do peito-DAP (cm), altura (m), área basal-AB (m²), densidade da madeira (g cm⁻³), biomassa aérea-AGB (Mg), número de indivíduos, número de espécies com apenas uma ocorrência (*singletons*), número de espécies com apenas duas ocorrências (*doubletons*), índice de vegetação (EVI) e composição florística, em quatro formações vegetais na bacia do alto Rio Madeira, Amazônia, Brasil. TF=floresta de terra firme, DF= floresta de terra firme de transição com distúrbios, VF=floresta de várzea, C=campinarana. *Valores máximos e mínimos indicados.

	TF		DF		VF		C	
	média	dp	média	dp	média	dp	média	dp
Alfa de Fisher (média/ha)	106,46 ±	31,25	65,04 ±	18,04	68,05 ±	19,12	16,27 ±	7,92
DAP máximo individual (média/ha)	98,21 ±	19,76	63,58 ±	11,83	114,54 ±	21,35	52,66 ±	17,00
DAP médio individual	15,08 ±	14,55	14,02 ±	12,60	17,97 ±	17,02	10,89 ±	8,61
DAP mediano	11,90	-	11,85	-	13,50	-	10,55	-
Altura máxima individual (média/ha)	41,57 ±	5,77	30,67 ±	3,50	37,50 ±	2,74	22,29 ±	8,42
Altura média individual	11,55 ±	7,47	10,64 ±	6,66	10,84 ±	7,32	8,38 ±	4,97
Altura mediana	11,00	-	10,00	-	9,00	-	7,00	-
AB máxima individual (média/ha)	0,78 ±	0,28	0,33 ±	0,12	1,06 ±	0,38	0,24 ±	0,15
AB média individual	0,03 ±	0,07	0,03 ±	0,05	0,05 ±	0,10	0,02 ±	0,02
AB mediana	0,01	-	0,01	-	0,01	-	0,01	-
AB (média/ha)	15,74 ±	2,01	11,78 ±	3,85	16,79 ±	3,79	11,13 ±	3,68
Densidade da madeira individual	0,65 ±	0,15	0,64 ±	0,13	0,60 ±	0,17	0,64 ±	0,10
AGB máxima individual (média/ha)	13,29 ±	5,55	4,36 ±	1,78	9,99 ±	4,52	2,02 ±	1,62

AGB média individual	0,34 ± 1,06	0,24 ± 0,52	0,37 ± 1,05	0,09 ± 0,20
AGB mediana	0,06 -	0,05 -	0,06 -	0,03 -
AGB (média/ha)	155,58 ± 33,57	100,51 ± 36,33	128,09 ± 42,99	64,54 ± 35,36
Abundância (max>min)*	586,00 > 378,00	539,00 > 245,00	488,00 > 220,00	944,00 > 542,00
Abundância (média/ha)	456,57 ± 84,70	422,17 ± 104,60	349,17 ± 88,47	735,86 ± 162,66
Singletons (max>min)*	51,00 > 36,00	43,00 > 21,00	81,00 > 22,00	45,00 > 8,00
Singletons (média/ha)	43,86 ± 5,24	33,33 ± 9,52	39,50 ± 21,27	15,86 ± 13,08
Doubletons (max>min)*	47,00 > 27,00	46,00 > 13,00	40,00 > 14,00	26,00 > 9,00
Doubletons (média/ha)	34,86 ± 7,54	29,33 ± 12,79	31,33 ± 9,95	14,57 ± 6,32
EVI máximo(média/ha)	0,53 ± 0,02	0,51 ± 0,01	0,54 ± 0,01	0,52 ± 0,01
EVI (médio/ha)	0,48 ± 0,06	0,48 ± 0,01	0,33 ± 0,02	0,47 ± 0,02
EVI mediano	0,50 -	0,49 -	0,46 -	0,48 -
Total de Espécies	585,00 -	391,00 -	414,00 -	210,00 -
Total de Gêneros	243,00 -	177,00 -	201,00 -	118,00 -
Total de Famílias	64,00 -	60,00 -	58,00 -	49,00 -
Espécies (média/ha)	171,00 ± 23,05	129,33 ± 28,57	123,17 ± 32,70	59,86 ± 19,95
Gêneros (média/ha)	106,43 ± 14,18	81,00 ± 16,00	86,00 ± 20,99	48,00 ± 10,72
Famílias (média/ha)	41,00 ± 2,58	37,67 ± 3,08	35,67 ± 5,85	28,14 ± 3,08

Análise de dissimilaridade

As ordenações e a ANOSIM indicaram alta dissimilaridade entre campinaranas e florestas *sensu lato*, considerando a estrutura da comunidade representada pela AGB ($R=0,74$; $p=0,001$), abundância ($R=0,82$; $p=0,001$), e composição florística ($R=0,72$; $p=0,001$) (Figura 2-c, d, e). As dissimilaridades (AGB) entre os quatro grupos de habitat foram altas e significativas, em oposição às diferenças não significativas entre as margens do rio, localização geográfica dos módulos RAPELD e entre sítios em áreas de afetadas e não afetadas pelo reservatório (Figura 3).

Diversidade

Florestas de terra firme e florestas de várzea possuem, respectivamente, 17 e 12 vezes mais espécies dominantes comparadas às campinaranas (Figura 4). A estimativa de riqueza com base na rarefação indicou que, o número de espécies é três vezes maior na floresta de terra firme comparado às campinaranas e o dobro na várzea (Figura 4). Apesar da dominância por poucas espécies, a campinarana ainda pode ser considerada rica no número total de espécies e espécies raras, ex. 73 *singletons* e 39 *doubletons*. A diversidade ($q=0$) na floresta de várzea foi 31% menor que na floresta de terra firme, ao passo que a diversidade na campinarana foi 54% menor que em florestas de várzeas (Figura 4). Quando o peso das espécies dominantes aumenta ($q>0$) a diversidade de várzeas foi maior, quando comparada com a floresta de terra firme de transição com distúrbios. As curvas das estimativas do índice de diversidade das espécies dominantes ($q=2$) alcançaram rapidamente assíntota, por ex. apenas oito espécies em campinaranas, o que equivale a 5,6% da diversidade de espécies dominantes em florestas de terra firme (Figura 4). Estes resultados indicaram fortes padrões de dominância em sítios de campinaranas.

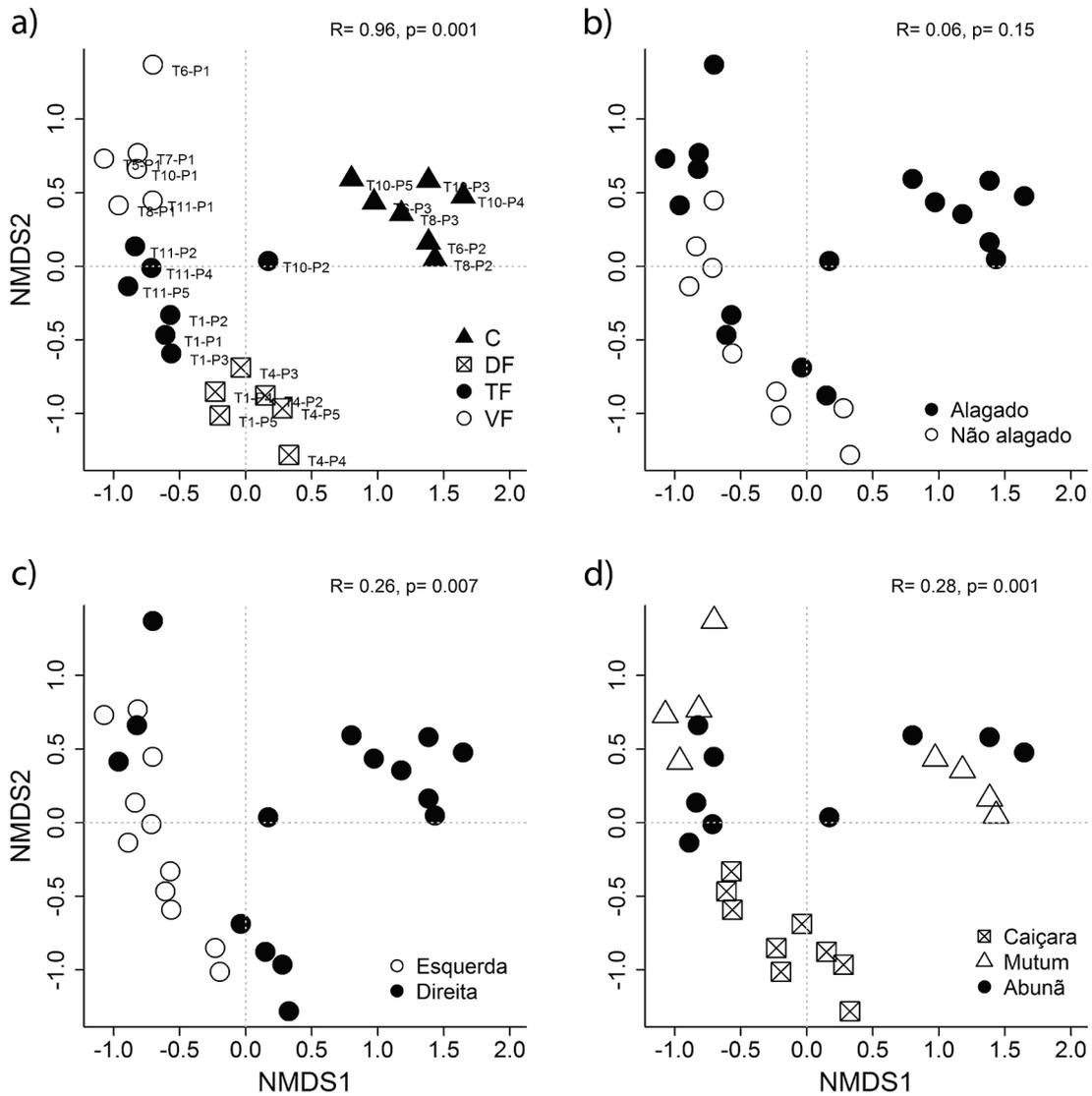


Figura 3. Diagrama de ordenação (NMDS) baseado na dissimilaridade em termos de biomassa aérea em comunidades arbóreas na bacia do alto Rio Madeira, Amazônia, Brasil. As análises de dissimilaridade (ANOSIM) são apresentadas: (a) grupos de vegetação formados com o limiar de 90% de dissimilaridade na análise de agrupamento hierárquico; (b) grupos de parcelas nas áreas afetadas e não afetadas pelo reservatório; (c) grupos de parcelas por margem do rio; (d) três regiões de amostragem ao longo do reservatório da hidrelétrica, Caiçara, Mutum, Abunã, respectivamente no início, meio e final do reservatório.

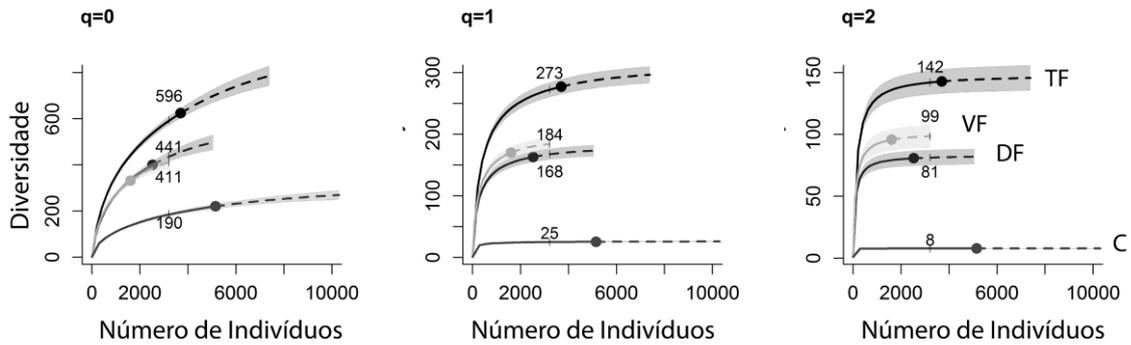


Figura 4. Rarefação baseada no número de indivíduos amostrados (linhas sólidas) e extrapolação (dobro do número de indivíduos, linhas descontínuas) da diversidade arbórea representada pelos números de Hill: $q=0$, riqueza; $q=1$, menor peso para espécies raras; $q=2$, maior peso para espécies dominantes, em quatro habitats florestais na bacia do alto Rio Madeira, Amazônia, Brasil. C=campinarana, DF= floresta de terra firme com distúrbio, TF=floresta de terra firme, VF=floresta de várzea. Os números indicam a rarefação da diversidade em base comparável entre cada fisionomia.

Diversidade funcional e filogenética

A diversidade funcional aumentou linearmente com a diversidade filogenética, mas para determinado valor constante de PD a média de FD nas campinaranas foi menor que em florestas *sensu lato* (Figura 5). Foi observada associação linear entre a diversidade funcional e a diversidade calculada para os números de Hill (rarefação e extrapolação) (Figura S1), destacando a diferença significativa entre as campinaranas e demais florestas. A densidade média da madeira foi maior nos indivíduos de campinaranas (Tabela 1, $F_{3,12954}=71,06$; $p<0,0001$).

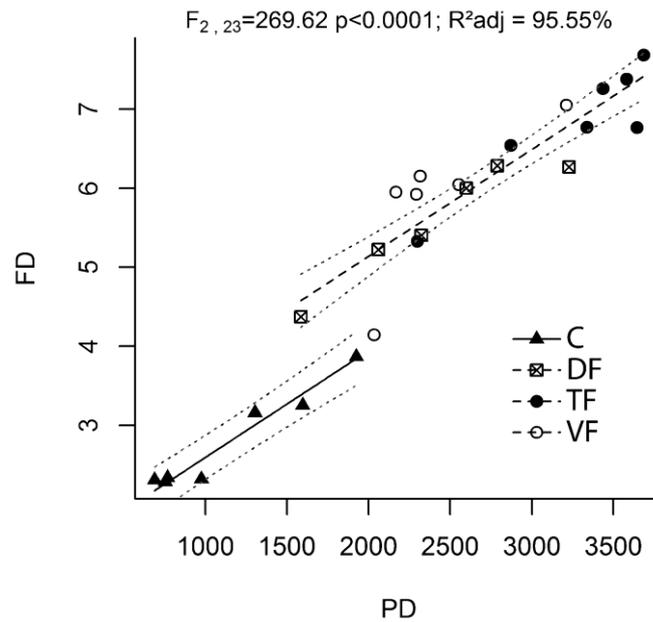
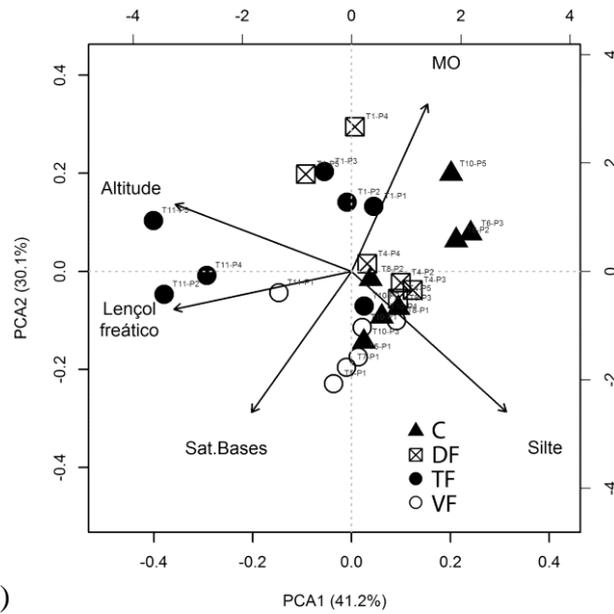


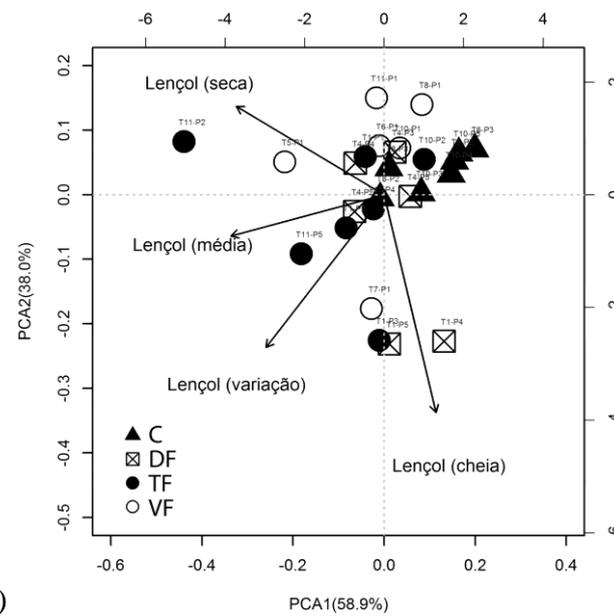
Figura 5. Modelo linear indicando a relação entre a diversidade funcional (FD) e diversidade filogenética (PD) de comunidades arbóreas em quatro formações vegetais na bacia do alto Rio Madeira-RO, Brasil. A diferença entre interceptos dos modelos é significativa apenas para campinaranas. C=campinarana, DF= floresta de terra firme com distúrbio, TF=floresta de terra firme, VF=floresta de várzea.

Modelos aditivos (GAM)

A profundidade média anual do lençol freático é a principal variável que resume a disponibilidade hídrica e também os fatores abióticos em geral (Figura 6). A variação na biomassa aérea das comunidades retida nos dois primeiros eixos da ordenação NMDS foi associada aos menores valores de diversidade funcional, diversidade filogenética, riqueza, espécies dominantes e espécies raras em campinaranas. Esses parâmetros foram intermediários em florestas de várzea e floresta de terra firme de transição com distúrbios, atingindo valores máximos em floresta de terra firme (Figura 7).



a)



b)

Figura 6. Análise de Componentes Principais (PCA) das variáveis ambientais nas parcelas de florestas amostradas em quatro formações vegetais na bacia do alto Rio Madeira, Amazônia, Brasil. C=campinarana, DF= floresta de terra firme com distúrbio, TF=floresta de terra firme, VF=floresta de várzea. (a) O eixo PCA1 foi correlacionado com a profundidade média anual do lençol freático e altitude ($r=-0,55$), e PCA2 com a matéria orgânica, saturação de bases e silte, respectivamente, $r=0,62$; $0,52$; $0,51$; (b) PCA das variáveis descritivas do lençol freático, PCA1 correlacionado com média do lençol ($r=-0,61$) e PCA2 com a profundidade média durante a estação cheia ($r=0,77$).

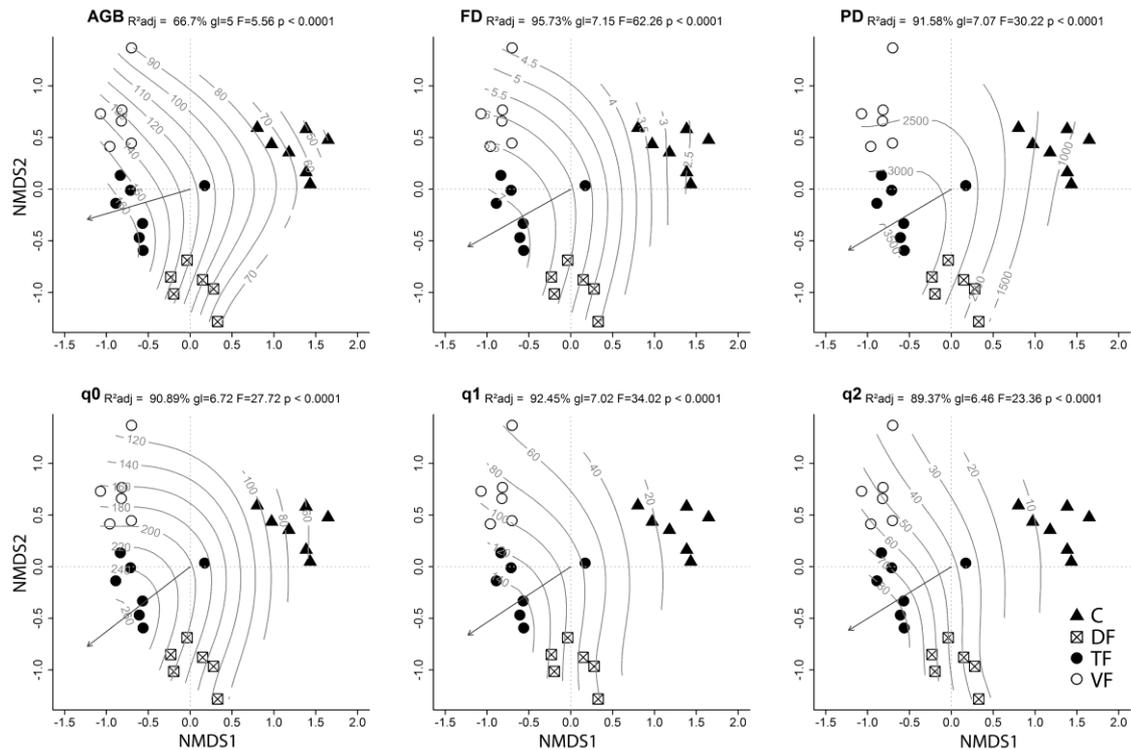


Figura 7. Diagrama de ordenação (NMDS) de comunidades arbóreas, baseado na dissimilaridade em termos de biomassa aérea, em quatro formações vegetais na bacia do alto Rio Madeira, Amazônia, Brasil. C=campinarana, DF= floresta de terra firme com distúrbio, TF=floresta de terra firme, VF=floresta de várzea. São representadas as superfícies de predição ajustadas com modelos aditivos (GAM) para a AGB, diversidade funcional (FD), diversidade filogenética (PD) e diversidade (extrapolada) dos números de Hill: q0= riqueza; q1= menor peso de espécies raras; q2= maior peso de espécies dominantes.

Assim como na análise estendida de RLQ, os contrastes usando ordenações (AGB) e as superfícies de predição (GAM) dos fatores ambientais individuais, também indicaram que o silte e a média do lençol freático são preditores relevantes da composição florística e estrutura arbórea (Figura 8). As superfícies de predição das variáveis espaciais foram significativas, com destaque para latitude e dentre outras variáveis ambientais, a matéria orgânica e nitrogênio (Figura S2). As médias anuais do índice de vegetação (EVI) foram associadas com parcelas de florestas de várzeas (Figura 8d). Os valores máximos de EVI foram registrados na floresta de terra firme conservada e floresta de várzea, entretanto, a resposta fenológica das campinaranas foi mais constantes, com maiores valores mínimos e menor variação anual de EVI (Figura S2).

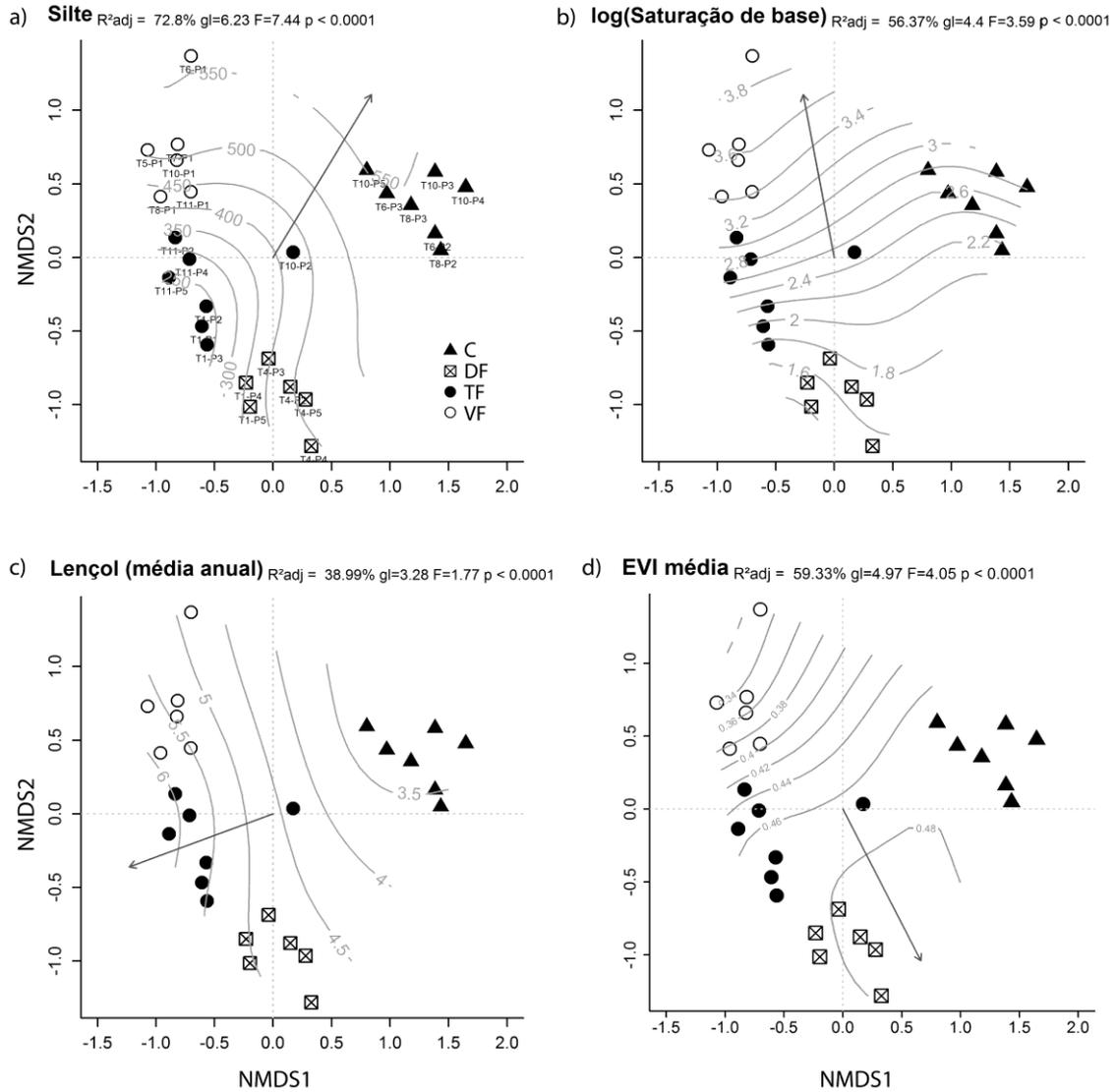
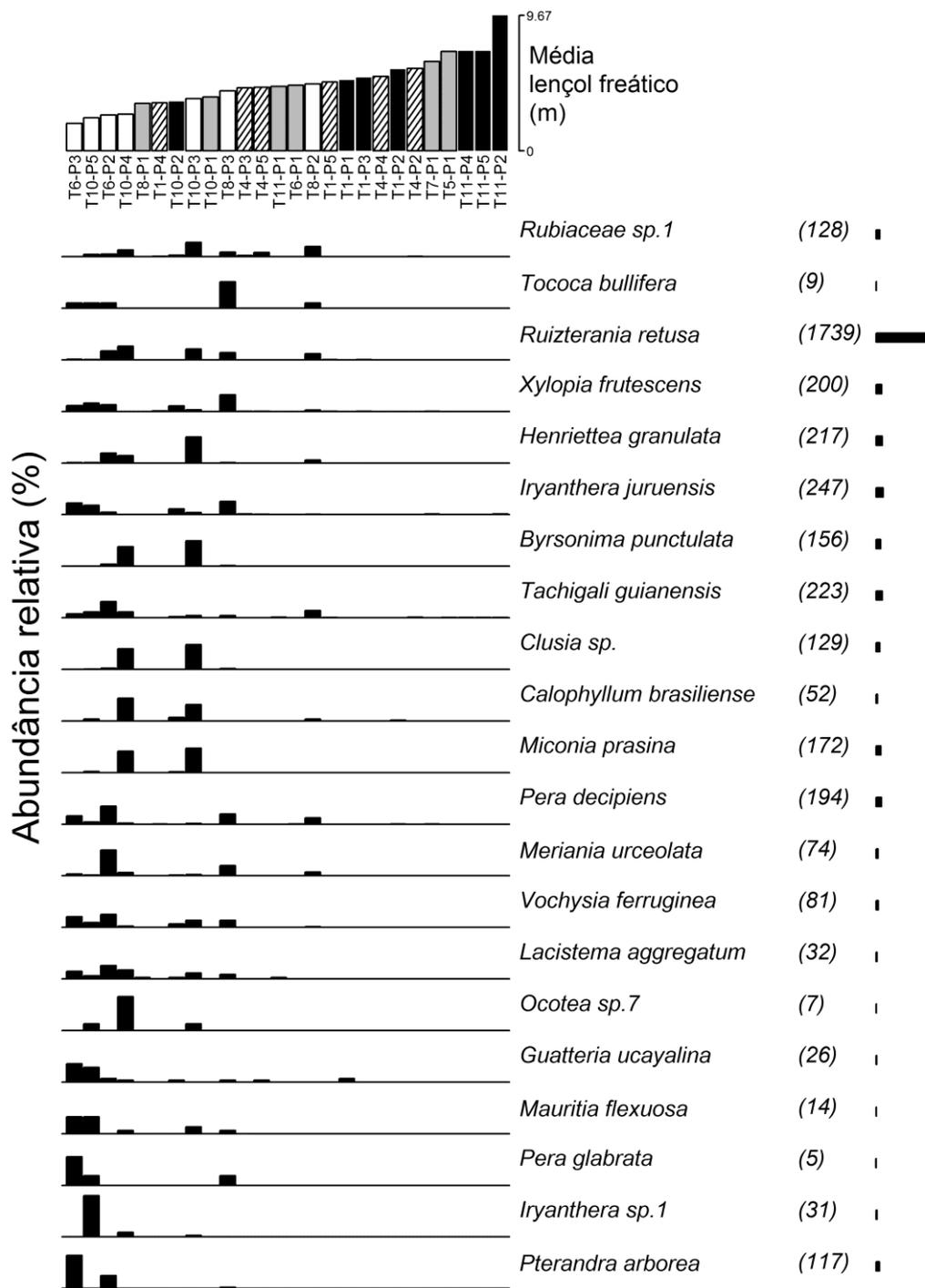


Figura 8. Diagrama de ordenação (NMDS) de comunidades arbóreas, baseado na dissimilaridade em termos de biomassa aérea, em quatro formações vegetais na bacia do alto Rio Madeira, Amazônia, Brasil. C=campinarana, DF= floresta de terra firme com distúrbio, TF=floresta de terra firme, VF=floresta de várzea. Representação das superfícies de predição ajustadas para: (a) concentração de silte (b) saturação de bases; (c) profundidade média anual do lençol freático; (d) para média anual de EVI.

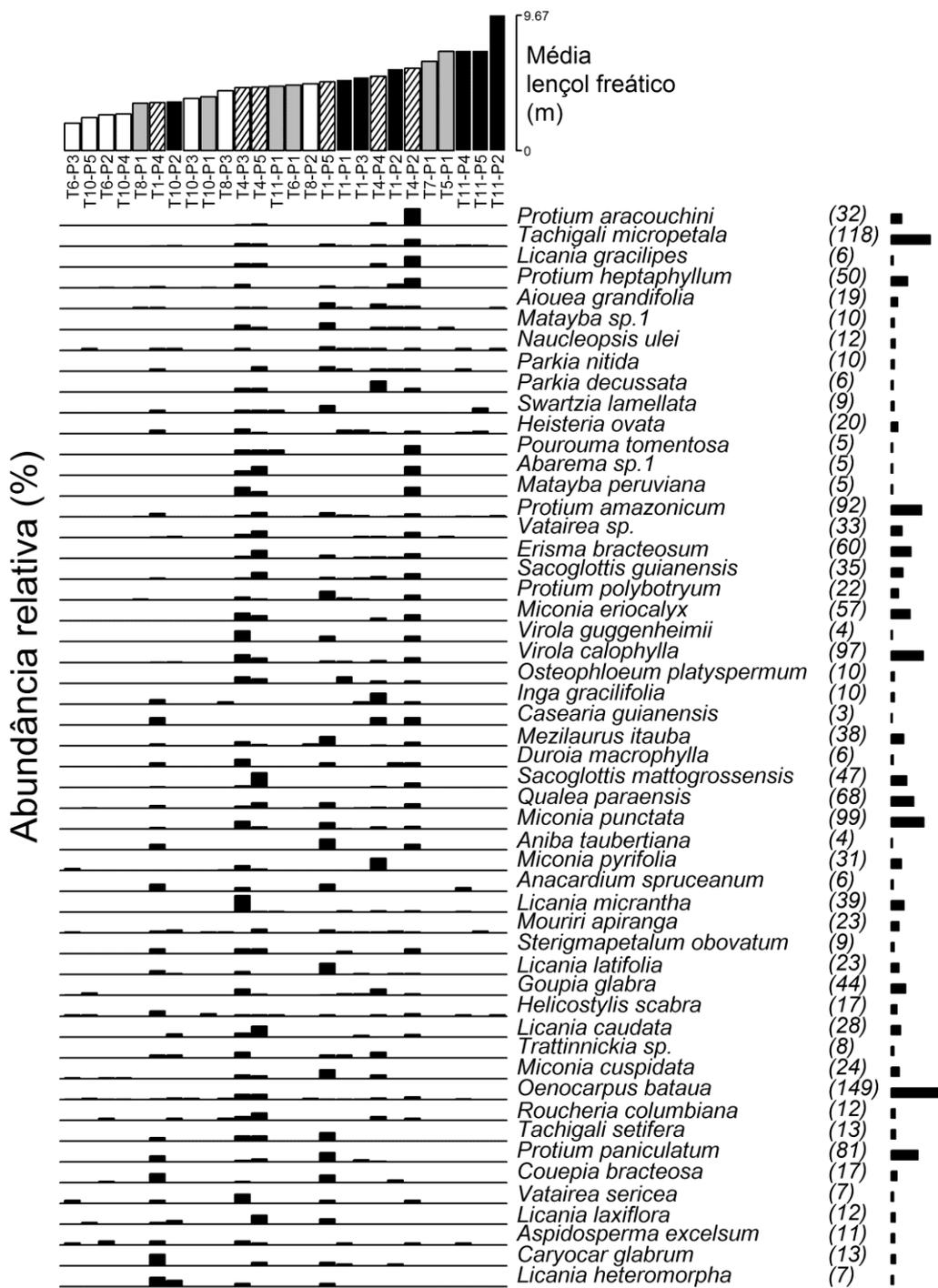
Espécies indicadoras

Foram selecionadas 48 espécies indicadoras na floresta de terra firme, 53 na floresta de terra firme de transição com distúrbios, 37 na floresta de várzea e 21 na campinarana. As espécies indicadoras de cada grupo de vegetação são apresentadas em relação aos principais gradientes ambientais, formados pela profundidade média anual do lençol freático (Figura 9) e a concentração de silte no solo (Figura S3). As espécies indicadoras da floresta de terra firme *Peltogyne paniculata* Benth. e *Bertholletia excelsa* Bonpl., destacaram-se com 4,39 e 3,46 Mg/ha, nas florestas perturbadas *Qualea paraensis* Ducke e *Goupia glabra* Aubl. com 3,3 e 1,9 Mg/ha, a espécie *Eschweilera coriacea* (DC.) S.A.Mori, presente em várzeas e terra firme, com 2,14 Mg/ha, e as espécies indicadoras de várzeas *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A.Juss.) Müll.Arg. e *Maquira coriacea* (H.Karst.) C.C.Berg, com 1,79 e 1,64 Mg/ha. As principais famílias na floresta de terra firme foram Fabaceae, Chrysobalanaceae, Euphorbiaceae, Arecaceae, Moraceae, Lecythidaceae, Burseraceae, Sapotaceae, Annonaceae, Malvaceae, Myristicaceae.

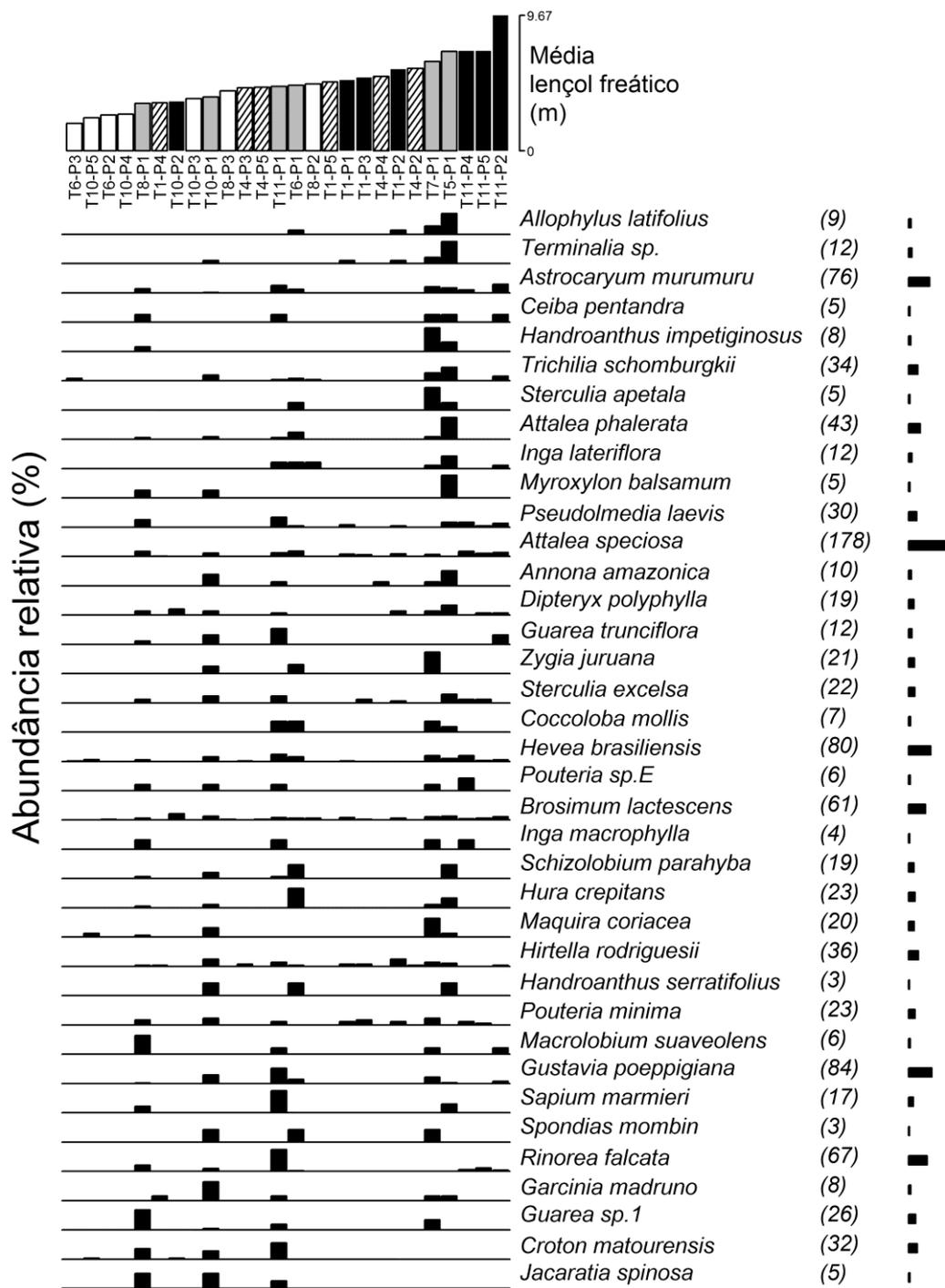
Nas parcelas agrupadas na classificação como florestas de terra firme perturbadas ocorreram dois subgrupos com alta abundância de duas espécies, o bambu (*Merostachys* sp.) e no outro subgrupo a sororoca (*Phenakospermum guyannense* (A.Rich.) Endl. ex Miq.). Ambos os subgrupos de florestas classificadas como perturbadas possuem alta abundância de espécies pioneiras das famílias Fabaceae, Burseraceae, Melastomataceae, Chrysobalanaceae, Vochysiaceae, Myristicaceae, Lauraceae, Arecaceae e Humiriaceae.



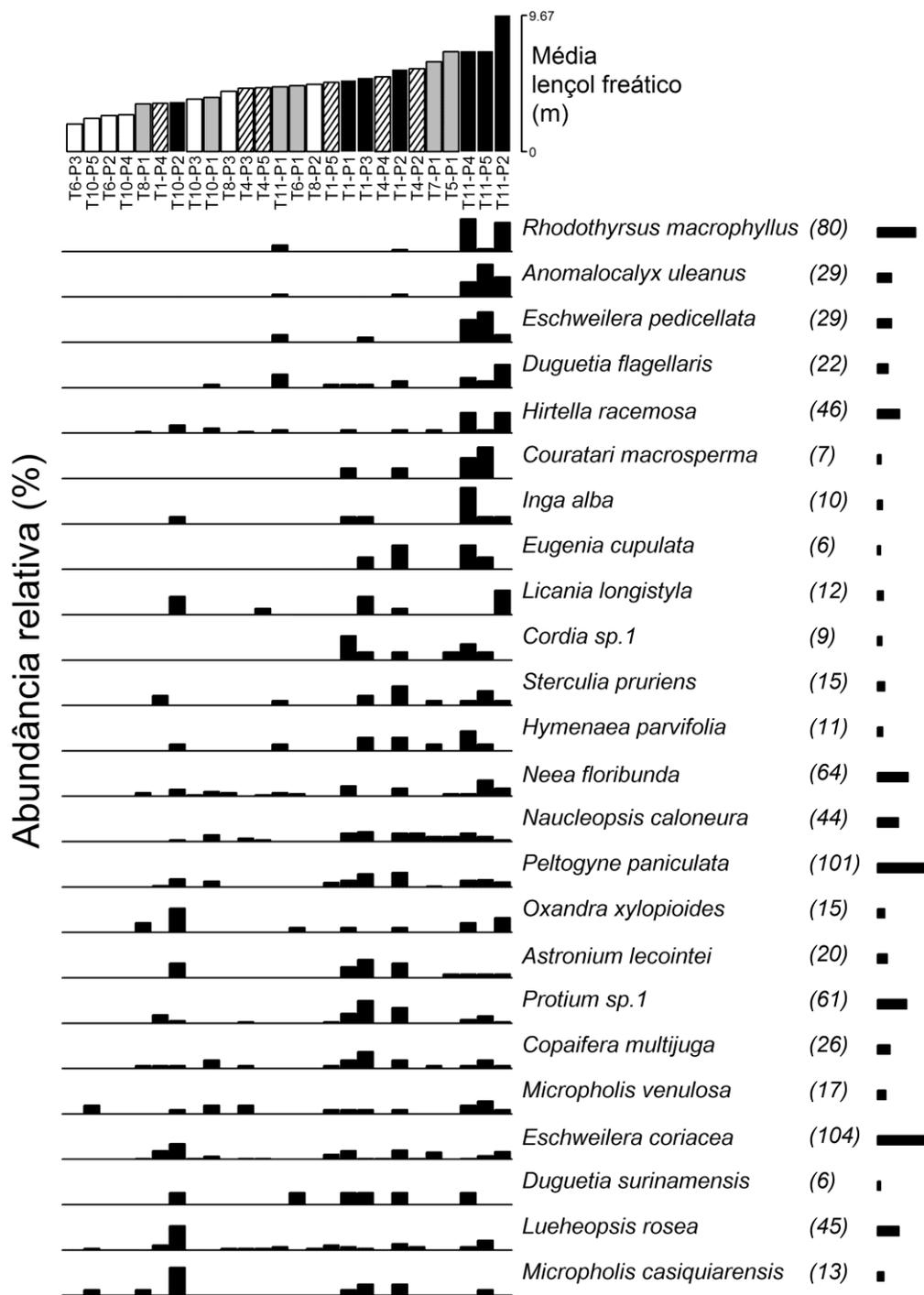
a)



b)



c)



d)

Figura 9. Espécies indicadoras nos quatro grupos de vegetação e abundância relativa associada com a profundidade média anual do lençol freático: (a) campinaranas – barras brancas; (b) floresta de terra firme de transição com distúrbios – barras hachuradas; (c) floresta de várzea – barras cinza; (d) floresta de terra firme – barras pretas. Abundância das espécies é indicada em parênteses e as barras horizontais denotam as abundâncias relativas interespecíficas, padronizadas pelo valor máximo.

Análise de RLQ estendida

Dados de ocorrência

Nas comunidades denotadas pela ocorrência de espécies apenas hábito (palmeira/árvore) e DAP mediano não apresentaram correlações com as variáveis ambientais. O sinal filogenético nos traços funcionais é significativo para todos os traços em conjunto. Foi verificado agrupamento filogenético e funcional significativo em espécies arbóreas com coocorrência nas parcelas, maior associação filogenética e os traços funcionais mais similares, comparado ao esperado pelo acaso no conjunto de espécies regional ($p=0,001$; filogenia e traços funcionais). Na análise estendida de RLQ com dados de ocorrência um único eixo foi retido, ele explicou 84,9% da covariância entre a filogenia, traços funcionais, espaço geográfico e ambiente. Este eixo foi correlacionado positivamente ($r>0.6$) e o teor de silte no solo e negativamente com a média anual do lençol freático. Existem correlações espúrias com a abundância ($r\sim 0.2$), altura mediana e DAP máximo ($r>0.2$).

Dados de Abundância

A partir da abundância de espécies apenas hábito (palmeira/árvore) e preferência ambiental (floresta/campinarana) foram correlacionados significativamente com as variáveis ambientais. Existe sinal filogenético significativo nestes traços. O agrupamento funcional foi significativo nas espécies arbóreas que coocorrem no mesmo sítio, onde seus traços funcionais foram mais similares que o esperado ao acaso no conjunto regional de espécies ($p=0,001$). Entretanto, não há agrupamento filogenético (as espécies em determinado sítio não são filogeneticamente mais relacionadas que o esperado ao acaso, $p=0,117$). O primeiro eixo da análise de RLQ estendida reteve 72,79% da covariância entre filogenia e traços com o espaço e ambiente. Este eixo foi positivamente correlacionado ($r\sim 0,8$) com o teor de silte no solo e negativamente com a média anual da profundidade do lençol freático.

Biomassa aérea-AGB

Para a assembleia representada pela AGB das espécies a preferência ambiental (floresta/campinarana) e a abundância foram correlacionadas com as variáveis ambientais ($p=0,001$), correlação marginal do DAP máximo ($p=0,04$). Não existe sinal filogenético nos traços quando considerados em conjunto ($p=0,47$) (Figura 10). Foi

observado agrupamento significativo de traços funcionais nas espécies coocorrendo nas mesmas parcelas, onde as espécies apresentaram traços funcionais mais similares que o esperado ao acaso no conjunto de espécies regional ($p=0,001$). Contudo, não houve agrupamento filogenético (a relação filogenética entre as espécies em determinada parcela não é maior que o esperado ao acaso, $p=0,881$). O primeiro eixo da RLQ estendida reteve 83,5% da variação de AGB. Este eixo foi positivamente correlacionado ($r\sim 0,7$) com o teor de silte no solo e negativamente com a média anual do lençol freático (Figura 11). Houve alta correlação com abundância ($r>0,8$), e correlação fraca com o DAP máximo ($r=0,4$).

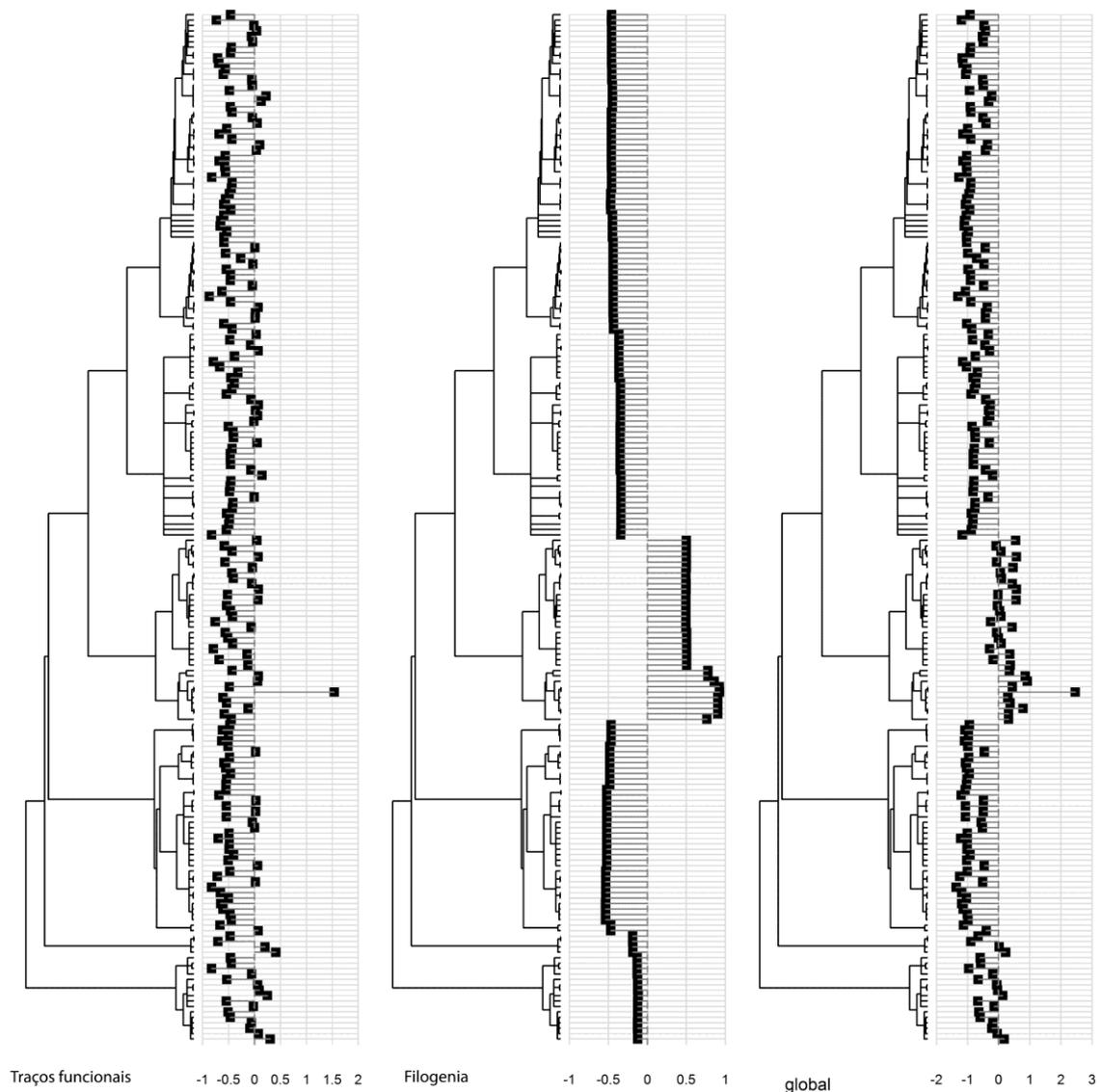


Figura 10. Resultado da análise RLQ visualizado na filogenia. As coordenadas das espécies são definidas como a soma da combinação de variáveis representando características funcionais e a combinação de variáveis filogenéticas. As coordenadas são indicadas pelos símbolos quadrados.

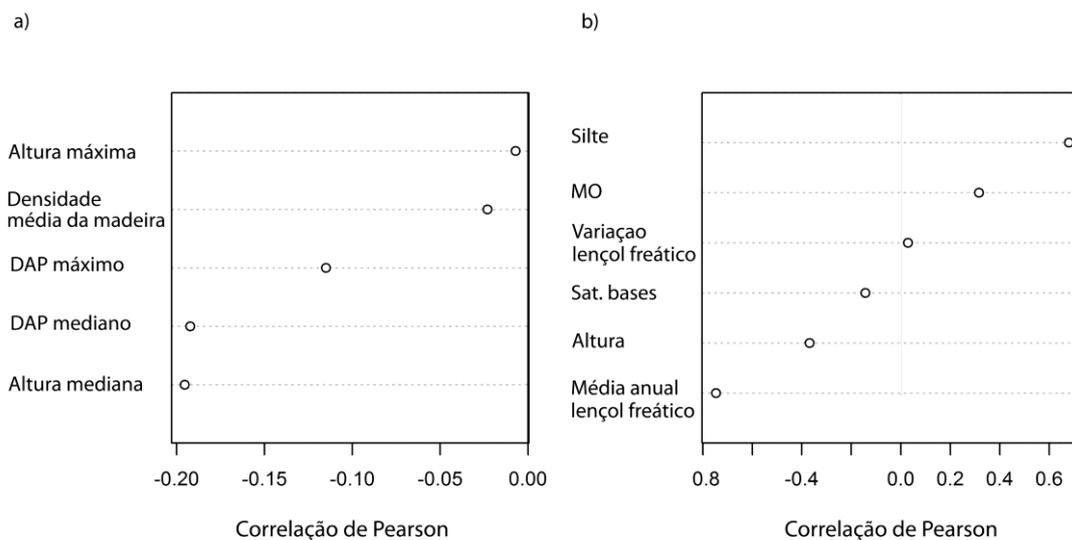


Figura 11. Correlações entre as coordenadas das parcelas sumarizadas no primeiro eixo da análise RLQ e os traços funcionais (a) e as variáveis ambientais (b).

Discussão

A grande dissimilaridade em termos florísticos, estruturais e funcionais que separou as campinaranas e florestas sensu lato foi reflexo das diferenças ambientais entre os habitats. Comunidades arbóreas de campinaranas e florestas de terra firme na Amazônia central, no escudo das Guianas e no alto Rio Negro foram comparadas e observadas altas similaridades dentro das regiões, comparado com a baixa similaridade entre regiões, para ambos os tipos de florestas (Stropp 2011). Isto indica que em amplas escalas espaciais a distância geográfica estrutura a similaridade florística entre as comunidades arbóreas. A ampla escala de impacto do reservatório inclui áreas nos quatro principais tipos florestais ao longo da bacia do alto Rio Madeira. A alta similaridade na composição florística e estrutural dentro e fora da área de impacto do reservatório indicou que as áreas alagadas pelo reservatório incluem comunidades com alta biodiversidade, evidenciando a necessidade de medidas para conservação desses habitats nas áreas de impacto.

A ocorrência de poucas espécies dominantes nas campinaranas resultou na alta abundância de indivíduos, que representam apenas 4% da riqueza total estimada no habitat. A menor diversidade nas campinaranas comparado com as demais comunidades florestais também foi consistentemente observada em outras campinaranas e florestas na Amazônia (Anderson 1981; ter Steege et al. 2000; Boubli 2002; Stropp et al. 2009;

Stropp et al. 2011). Muitas espécies de campinaranas possuem capacidade de longa dispersão, sendo distribuídas pelas diversas manchas de habitat, de forma que esta capacidade de ampla distribuição reduz tanto o endemismo, quanto a evolução de novas espécies em cada mancha de habitat isolada (Prance 1996). Outros autores sugerem que um dos principais mecanismos determinantes das diferenças entre as campinaranas e florestas de terra firme está relacionado com o tamanho da área de cada tipo de habitat e com o menor tamanho da metacomunidade do habitat, no caso das campinaranas (ter Steege et al. 2000; Stropp et al. 2011). As campinaranas na margem direita do alto Rio Madeira estão mais próxima à zona de influência humana como estradas, cidades, incidência de queimadas, corte, desmatamento, exploração de areia. Na região também ocorrem campinaranas sob areia branca, mas não entraram no estudo, pois são mais distantes do rio.

A menor diversidade genética encontrada nas campinaranas foi representada pela predominância de espécies indicadoras das famílias Vochysiaceae, Melastomataceae, Arecaceae, Malpighiaceae, Annonaceae, Fabaceae, Myristicaceae, Rubiaceae, Peraceae e Clusiaceae. A diversidade funcional nas campinaranas foi menor comparada com as florestas *sensu lato*, considerando o mesmo nível de diversidade filogenética. O lençol freático mais superficial nas campinaranas seleciona um pequeno grupo de espécies com traços funcionais adequados, que são muito restritos, adaptações exigidas pelo gradiente ambiental mais restrito.

A associação positiva entre a diversidade funcional e filogenética evidencia que a diversificação filogenética está relacionada à ocupação de nichos nos estratos verticais da floresta, uma vez que os atributos funcionais utilizados foram associados ao tamanho, porte máximo e densidade da madeira. Maiores densidades de madeira são relacionadas com resistência ao embolismo, estabilidade mecânica, crescimento lento, baixa mortalidade, folhas pequenas, ramos curtos e melhores defesas químicas (Chave et al. 2009). Este traço funcional também é crítico para sobrevivência de árvores expostas a distúrbios (Curran et al. 2008). Correlações negativas entre a densidade da madeira e a taxa de mortalidade de árvores adultas são reportadas na Amazônia (Nascimento et al. 2005). A densidade da madeira sintetiza o espectro econômico da madeira, que é evidenciado na variação entre a alocação de recursos para diferentes funções no caule e na planta como todo. Trata-se da forma que a espécie maximiza o *fitness* pela “decisão” de alocação de recursos para aperfeiçoar o crescimento e a

sobrevivência em todos os tecidos (Chave et al. 2009). As famílias com espécies de maiores densidades de madeira em campinaranas foram Chrysobalanaceae, Humiriaceae, Elaeocarpaceae, Myrtaceae, Ochnaceae, Clusiaceae, Moraceae e Vochysiaceae. As espécies com menor densidade de madeira foram das famílias Melastomataceae, Fabaceae, Annonaceae, Myristicaceae, Calophyllaceae, Rubiaceae, Apocynaceae, Arecaceae e Simarubaceae. A taxa de crescimento de árvores também foi negativamente relacionada com a densidade da madeira (Poorter et al. 2010), nas várzeas ocorrem muitas espécies de madeira menos densa, com crescimento rápido. Talvez este seja o principal mecanismo que diferencia as respostas de floresta de várzea e campinaranas ao efeito da inundação. As espécies de várzea crescem mais rapidamente para tentar escapar da coluna de inundação natural, já os indivíduos de campinarana com a madeira mais densa tolerariam as condições de inundação, mantendo crescimento mais lento e conseqüentemente melhorando a estrutura em termos de resistência hidráulica e armazenamento. Como foi abordado no Capítulo 4, as campinaranas foram muito resistentes ao alagamento do reservatório, mas a maior parte dos indivíduos mortos nesse habitat foram espécies com baixa densidade da madeira.

A relação positiva entre a biomassa aérea e a biodiversidade nos diferentes habitats avaliados indica o papel das florestas em estocar carbono. Este padrão foi identificado não somente em sistema temperados simples, mas também na estruturalmente complexa floresta tropical, que possui 96% da riqueza de espécies arbóreas do mundo e estoca 25% do carbono global (Poorter et al. 2015). As florestas de terra firme apresentaram valores de AGB entre 100 e 150 Mg/ha, dentro da amplitude encontrada para a maior parte das florestas de transição no limite sul da bacia Amazônica (Saatchi et al. 2007). A perda de habitats nas florestas de terra firme na margem direita vem ocorrendo nas últimas décadas, por meio da crescente fragmentação e distúrbios causados pelas estradas, rodovias, pastagens, queimadas e exploração de madeira.

A menor sazonalidade na reflectância da vegetação indicou padrão fenológico mais constante nas campinaranas o que sugere adaptações para manutenção de área foliar ativa mesmo na época da cheia, quando o lençol freático foi mais superficial. Florestas de terra firme e floresta de várzea apresentaram maiores picos fenológicos, mas os menores valores mínimos foram observados na várzea, fato que possivelmente é associado com a perda de folhas no período de cheia do rio. A fenologia das espécies foi

correlacionada às alterações sazonais e mudanças no nível da água, conhecido como pulso de inundação, que funciona como regulador temporal para os eventos fenológicos nas florestas inundáveis da Amazônia (Junk et al. 1989). A inundação é fator determinante da estrutura e composição florística entre diferentes tipos florestais em planícies alagadas, com efeito negativo na diversidade, abundância e tamanho, à medida que o nível da inundação (ou o tempo) aumenta (Wittmann et al. 2004; Wittmann et al. 2010; Assis & Wittmann 2011). Muitas espécies perdem as folhas e rebrotam durante a estação de cheia das águas, com o auge da floração, frutificação e maturação de frutos ocorrendo na fase aquática, o que está relacionado com a dispersão pela água ou peixes (Parolin et al. 2010).

Apesar da grande variação sazonal no nível da água, o Rio Madeira segue ao longo de uma calha profunda, então as áreas regularmente inundadas não são extensas, o que restringe a área de várzea em faixas estreitas de Neossolos Flúvicos acompanhando a drenagem do rio. Trata-se de florestas com alta vulnerabilidade ao enchimento do reservatório da hidrelétrica, que provocou alta mortalidade e diminuição da área de habitat (Capítulo 4). A profundidade média anual do lençol freático e a concentração de silte destacaram-se como fatores ambientais determinantes da composição florística e estrutura das comunidades. As campinaranas situam-se no extremo do gradiente ambiental em áreas com a menor profundidade média anual do lençol freático, mais superficial, saturado e aflorado em parte do ano, além da alta concentração de silte. Várias características sugerem que as plantas em campinaranas passam por estresse fisiológico: os arbustos e árvores pequenas, com galhos finos, folhagem reduzida, esclerofilia e copas pequenas (Anderson 1981). A variação estrutural da vegetação em areia branca pode, em geral, ser relacionada ao gradiente de inundação, com florestas sendo repostas por vegetação aberta, na medida em que o nível de inundação aumenta ou a profundidade do lençol diminui (Coomes & Grubb 1996; Damasco et al. 2012). Frequentemente esta vegetação é associada a solos arenosos ou pobres em nutrientes, como os provenientes de intemperismo *in situ* de materiais parentais empobrecidos (quartzitos, granitos), ex. Serra do Cachimbo, transporte e deposição aluvial de areias quartzosas originárias dos Escudos das Guianas e do Brasil (ex. Manaus); e principalmente devido à podzolização (Quesada et al. 2011). Este processo ocorre em função da flutuação no lençol freático, que lixivia a matéria orgânica e os constituintes argilosos do perfil superior do solo (Anderson 1981;

Kubitzki 1989a). Estes autores também destacam a importância do nível de afloramento do lençol determinando a estrutura da vegetação de campinaranas em solos hidromórficos. Na bacia do Rio Negro, extensivas planícies são inundadas, mesmo em solos arenosos, quando ocorrem leitos rochosos superficiais, ou com características de *espodossolos*, ou ainda, devido à infiltração pela água nas margens dos rios periodicamente inundados, que acelera o processo de podzolização (Ab'Saber 2002). Estas campinaranas no norte da Amazônia estão predominantemente em solos arenosos e oligotróficos, ainda assim, a textura e fertilidade do solo são fatores ambientais importantes influenciando a variação na estrutura e composição das comunidades de plantas arbóreas (Damasco et al. 2012). Esses autores destacam que apesar do menor efeito da inundação para explicar a variação naquelas comunidades arbóreas, o nível da água foi maior nas florestas de maior estatura sobre solos mais argilosos e férteis. Nas planícies inundáveis a estrutura da vegetação de campinarana e das florestas de igapó vem sendo associada com a inundação ou ao aumento do lençol na estação chuvosa (Jirka et al. 2007). Ambos os tipos de vegetação compartilham condições oligotróficas ou de alagamento, com limites subjetivos entre as classes fisionômicas, tornando difícil a classificação da vegetação de entre áreas de campinarana e igapó (Damasco et al. 2012). Essas características das campinaranas podem conferir maior tolerância e adaptações para sobrevivência das espécies ao alagamento artificial provocado pelo reservatório da hidrelétrica (Capítulo 4).

A variação florística de campinaranas foi mais influenciada pela profundidade média do lençol freático e menos relacionada ao conteúdo nutricional dos solos. A baixa diversidade florística em solos de areia branca na bacia Amazônica não é necessariamente devido ao baixo conteúdo nutricional dos solos, mas em parte é causada pela sua pequena extensão e natureza fragmentada, resultado do conhecido efeito de espécie-área (ter Steege et al. 2000; Stropp et al. 2011). As campinaranas na região da Amazônia Central ocorrem em pequenos fragmentos disjuntos circundados pela matriz florestal (Anderson 1981). Isto pode explicar porque encontramos menor diversidade nas campinaranas no alto Rio Madeira, comparado a locais próximos do núcleo de distribuição e maiores áreas de campinaranas ao norte da região Amazônica (Guevara et al. 2016).

Questões de conservação

O grau de ameaça devido às constantes práticas de exploração e desenvolvimento varia muito entre os tipos de vegetação. As várzeas são áreas florestais ameaçadas devido ao fácil acesso pela água, combinado com espécies madeireiras de valor (p.ex. *Virola* spp., *Dipteryx polyphylla* (Huber) Ducke e *Hura crepitans* L.) e exploração de látex da seringueira, *Hevea brasiliensis*. Contudo, as barragens hidrelétricas planejadas, em fase de implantação e em operação na bacia Amazônica (Finer & Jenkins 2012) podem causar grande impacto em florestas inundadas, especificamente no alto Rio Madeira onde a floresta de várzea localiza-se em faixas muito estreitas de solo aluvial ao longo do rio (Moser et al. 2014).

As florestas de terra firme abrangem a maior parte da vegetação na região, a alta biodiversidade encontrada neste habitat é ameaçada principalmente pela expansão agropecuária, exploração de madeira, carvão e a proximidade com centros urbanos. Espécies arbóreas de interesse econômico foram intensamente exploradas no estado de Rondônia, como a cerejeira, *Amburana acreana* (Ducke) A.C.Sm. e mogno, *Swietenia macrophylla* King, (Fearnside & Ferraz 1995). A extração de madeira e o desmatamento antecedem a atividade agropecuária, que em conjunto constituem os principais fatores no processo de fragmentação florestal (Broadbent et al. 2008; Laurance et al. 2011), principalmente nas áreas de transição entre o cerrado e floresta. A fragmentação pode ser atenuada com planos de restauração florestal para facilitar a regeneração e o estabelecimento em pastagens abandonadas (Rocha et al. 2016). A barreira geográfica formada pelo Rio Madeira diminuiu a intensidade do uso do solo e ocupação humana. As espécies de maior valor comercial ocorreram em comunidades na margem esquerda do rio, mais conservada e recentemente incorporada dentro da área do Parque Nacional do Mapinguari.

Apesar da grande ampliação do parque a unidade de conservação não inclui o habitat de campinara, que predomina nas áreas baixas na margem direita do rio, mais povoada. Estas campinaranas no alto Rio Madeira também são denominadas “umirizal” (Fearnside 2006), pois apresentam características únicas, como a distribuição restrita e composição florística distinta em relação às demais campinaranas Amazônicas (Capítulo 3). Este fato por si só demandaria a implantação de algum tipo de unidade de conservação que incluísse este tipo de vegetação. Adicionalmente, as áreas de

campinaranas ocorrem predominantemente na margem direita do rio, com relevo mais plano e suscetível ao alcance da zona de remanso do reservatório da hidrelétrica. Os possíveis impactos do reservatório podem incluir a extinção de espécies raras pela mortalidade após os pulsos alagamento e os efeitos da adição de nutrientes, que podem aumentar o estabelecimento e as taxas de crescimento das espécies dominantes, diminuindo a equitabilidade das comunidades (Siddique et al. 2010). A campinarana florestada é associada com o maior conteúdo de silte no solo, por outro lado, os subtipos com estrutura vertical mais baixa, arborizada e gramíneo-lenhosa são relacionados ao aumento da fração de areia (Perigolo 2014). Apesar de não sofrerem ameaças por atividades agrícolas, devido ao baixo teor nutricional dos solos, as campinaranas são perturbadas pela extração de areia e pela ocorrência de fogo, com baixa resiliência a estes distúrbios (Anderson 1981). As campinaranas do presente estudo ocorrem predominantemente em solos com maior teor de silte, mas as campinaranas sobre areia também ocorrem ao longo da bacia do Rio Madeira e podem ser ameaçadas com a exploração de areia.

Conclusões

A vegetação na região do alto Rio Madeira apresenta grande dissimilaridade em termos de composição florística e estrutura arbórea. As campinaranas foram diferenciadas dos demais tipos de florestas com maior abundância de indivíduos de menor porte e marcada dominância de poucas espécies, que representaram apenas 4% da riqueza total estimada neste habitat. A menor diversidade funcional e filogenética nas campinaranas indicou que poucos táxons conservam atributos funcionais, possivelmente relacionados com a tolerância e adaptações para as restritas condições ambientais, em particular a anóxia.

A associação positiva entre a diversidade funcional e filogenética pode ser evidência da diversificação filogenética relacionada à ocupação de espécies nos estratos verticais da floresta, uma vez que os atributos funcionais foram associados ao tamanho, porte máximo e densidade da madeira. Os estimadores de riqueza indicaram que as campinaranas possuem quase metade do número de espécies estimado para a floresta de várzea, o que não quer dizer poucas espécies, contudo, em virtude do padrão de alta dominância, ocorre alta abundância de espécies raras. Os padrões fenológicos nas campinaranas foram mais constantes comparados com as florestas de várzea, que assim

como as florestas de terra firme apresentaram picos fenológicos, mas valores mínimos mais baixos, que podem ser associados com a perda de folhas na época de cheia.

A profundidade média anual do lençol freático e o teor de silte são os fatores ambientais determinantes que direcionam a composição florística, a estrutura e os traços funcionais das comunidades arbóreas. As campinaranas situam-se no extremo do gradiente ambiental em áreas com menores médias anuais do lençol freático e alta concentração de silte.

As campinaranas possuem menos espécies indicadoras, com indivíduos que ocorrem em abundância, mais tolerantes às condições ambientais restritas. A diferenciação florística e estrutural das florestas nesta parte da bacia do alto Rio Madeira destaca a importância de medidas de conservação de habitats que não estão incluídos em áreas de proteção, como é o caso das campinaranas na margem direita do rio. A alta similaridade na composição florística e estrutural dentro e fora da área de impacto do reservatório indicou que as áreas alagadas afetaram parte representativa da biodiversidade da região, evidenciando a necessidade de medidas para conservação da biodiversidade destas áreas alagadas.

Material Suplementar

Figuras

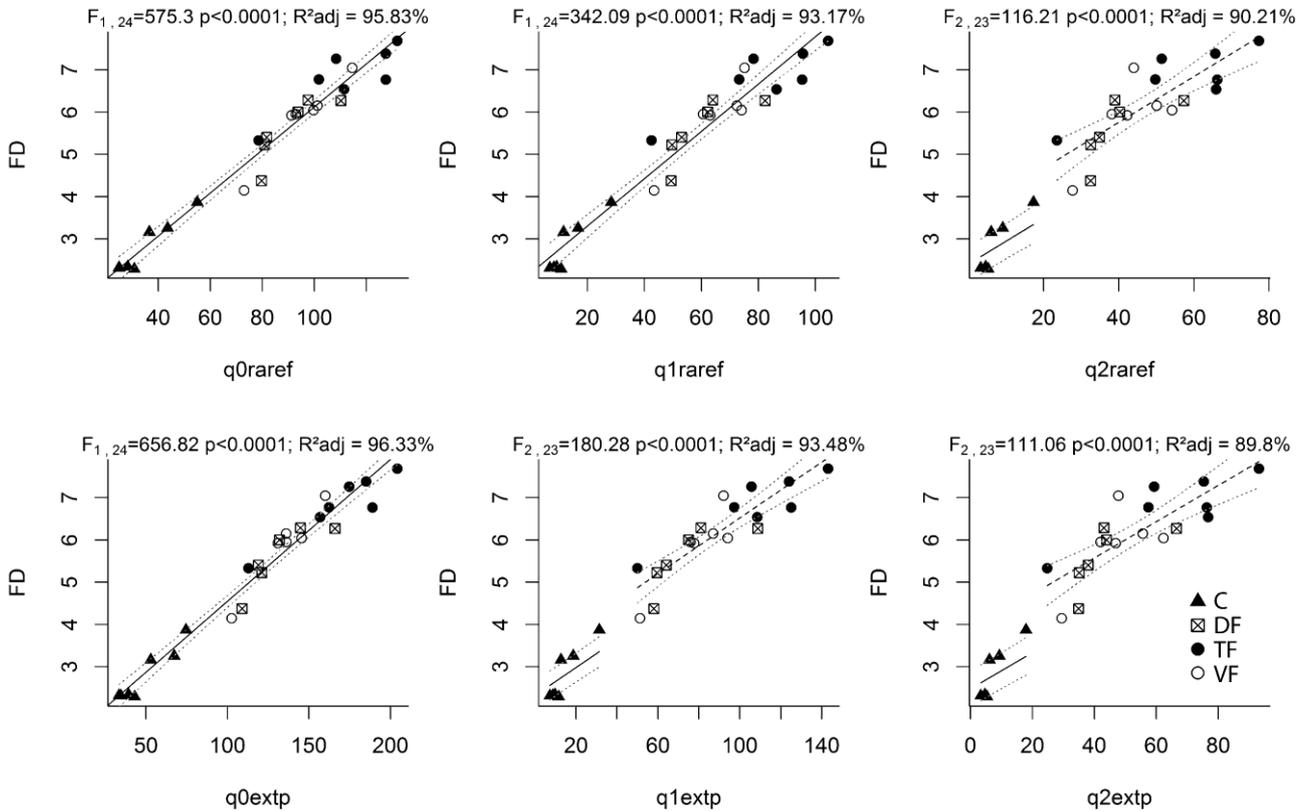


Figura S1. Regressão linear entre a diversidade funcional-FD e as estimativas de diversidades em comunidades arbóreas de quatro formações vegetais na bacia do alto Rio Madeira, Amazônia, Brasil. C=campinarana, DF= floresta de terra firme com distúrbio, TF=floresta de terra firme, VF=floresta de várzea. Os números de Hill indicam: q0= riqueza de espécies; q1= menor peso para espécies raras; q2= maior peso para espécies dominantes, calculado com a rarefação usando o número de indivíduos da parcela menos abundante (raref) e extrapolação baseada no dobro deste número amostral de referência (extp).

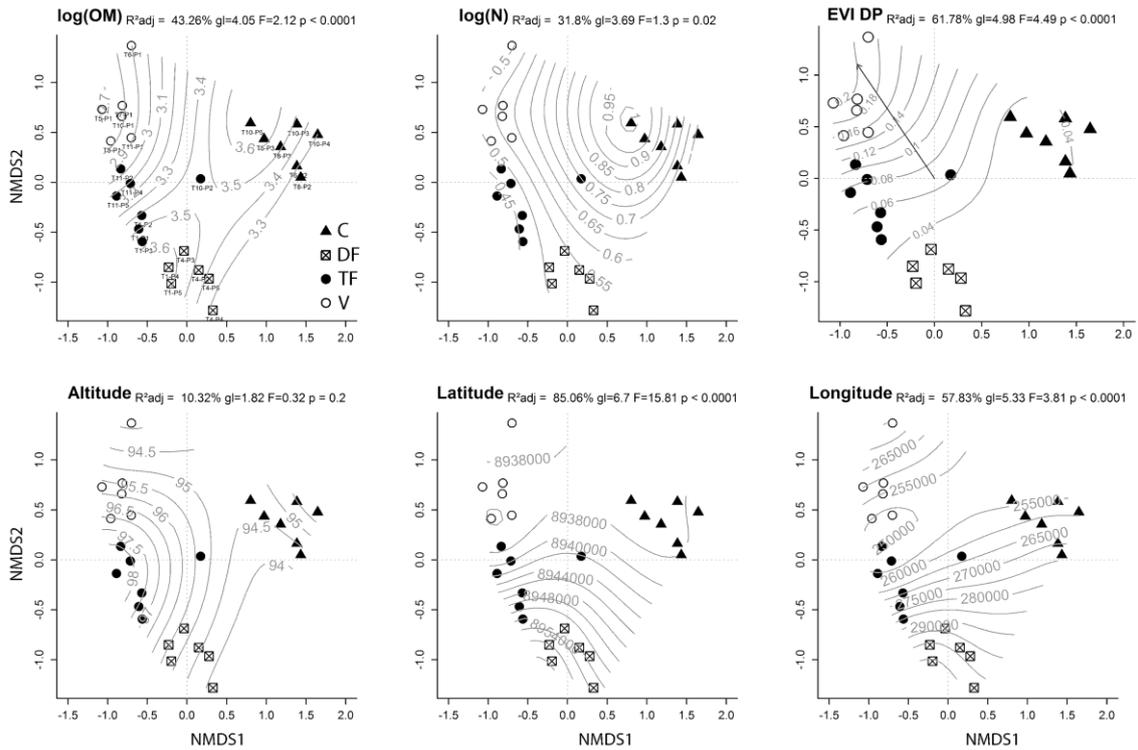
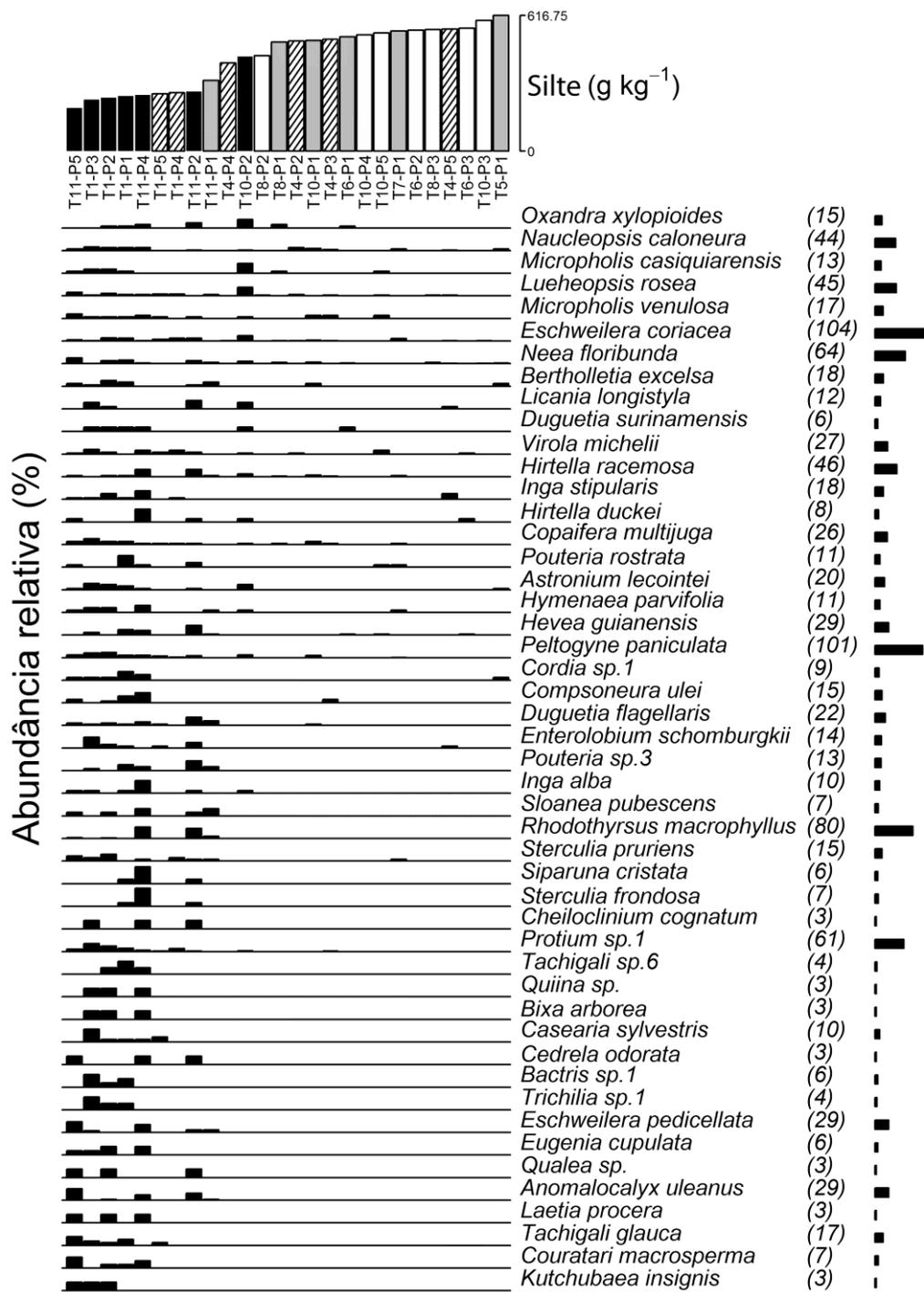
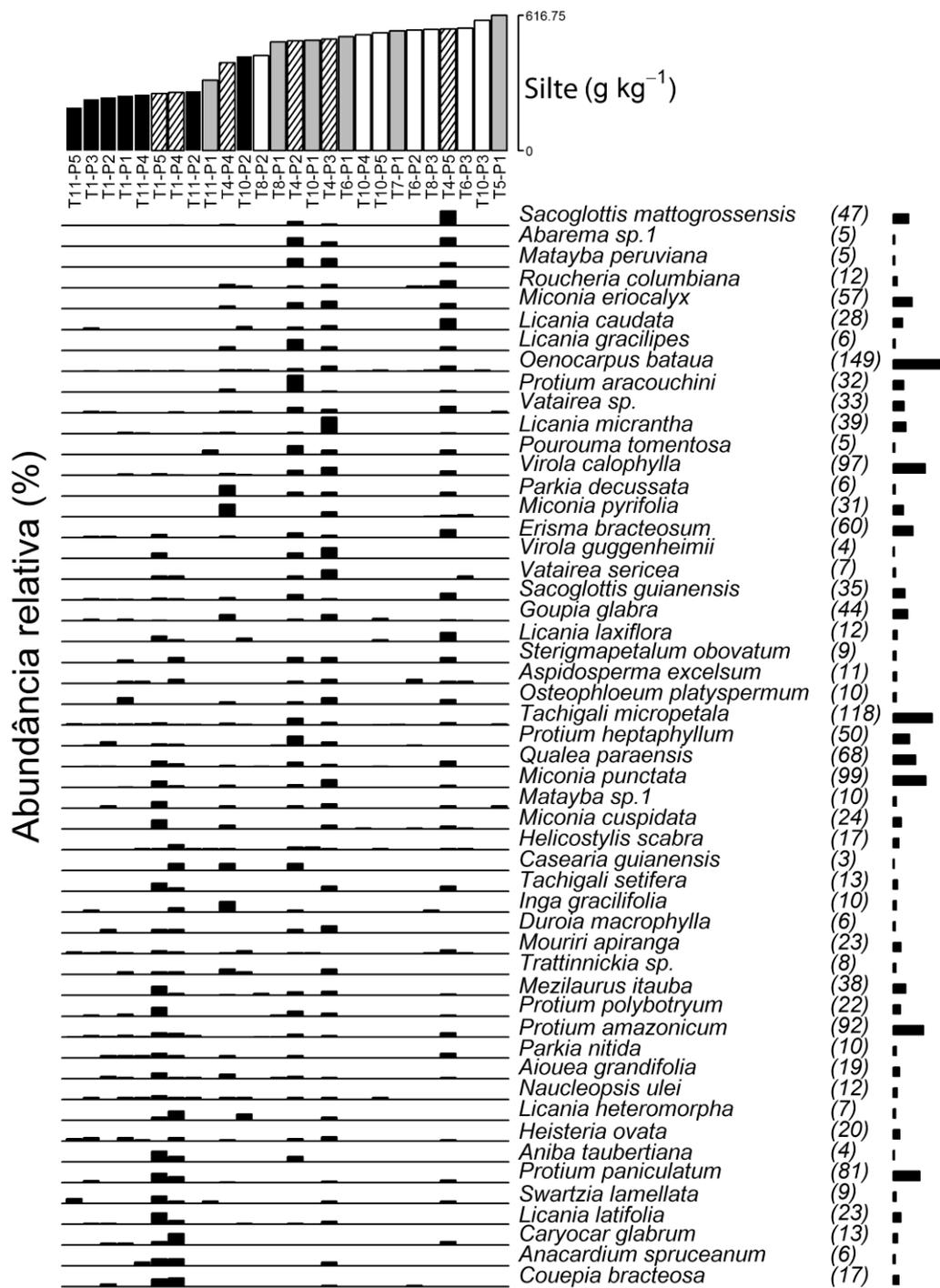


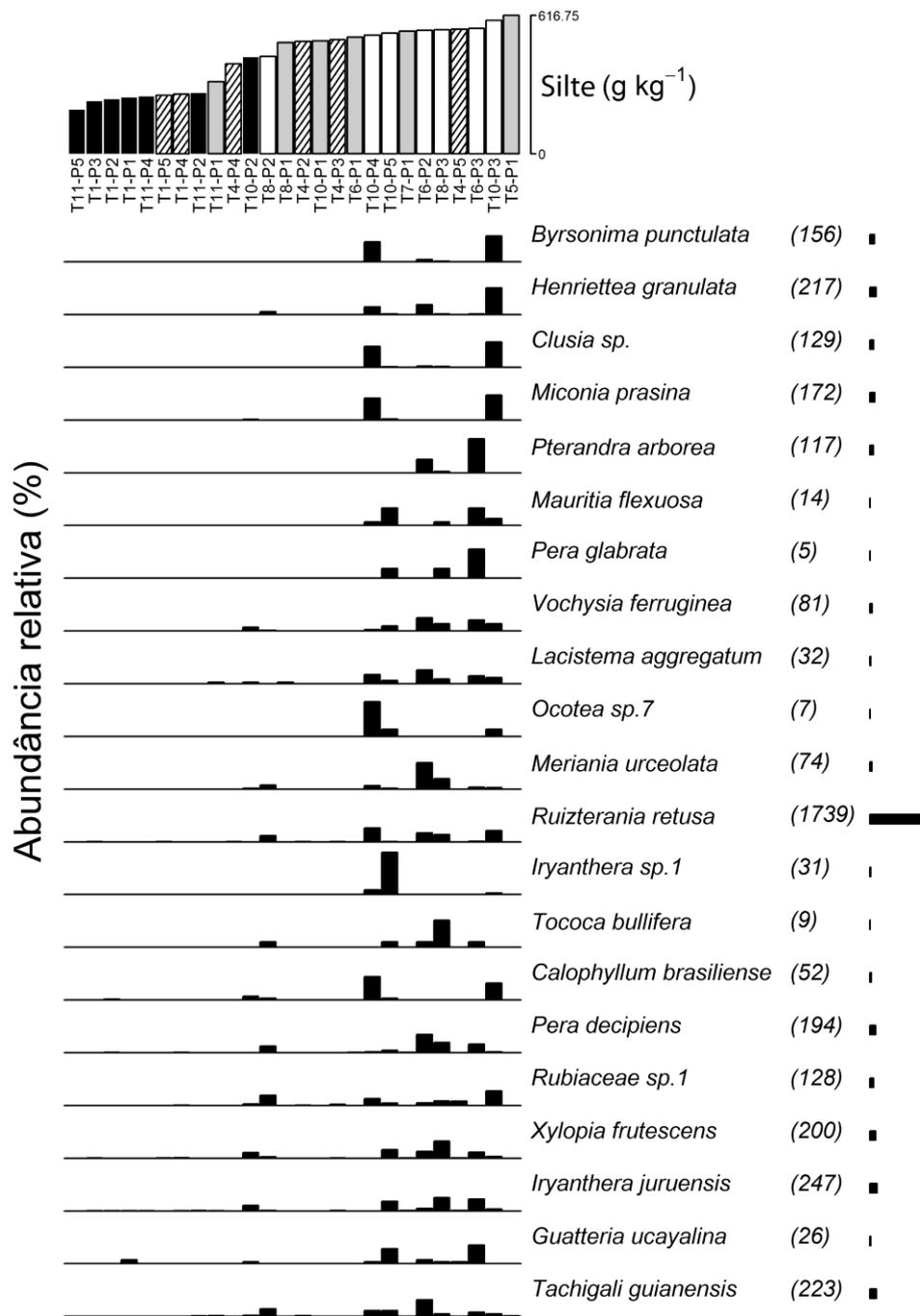
Figura S2. Diagrama de ordenação (NMDS) de comunidades arbóreas, baseado na dissimilaridade de biomassa aérea, em quatro formações vegetais na bacia do alto Rio Madeira, Amazônia, Brasil. C=campinarana, DF= floresta de terra firme com distúrbio, TF=floresta de terra firme, VF=floresta de várzea. As superfícies são modelos aditivos generalizados (GAM) para o ajuste de variáveis ambientais: matéria orgânica do solo (OM), nitrogênio (N), desvio padrão do índice de vegetação anual médio em 2011 (EVI-DP), altitude, latitude e longitude.



a)



b)



d)

Figura S3. Abundância relativa das espécies indicadoras de cada grupo de vegetação relacionada ao gradiente ambiental de concentração de silte: (a) floresta de terra firme – barras negras; (b) floresta de terra firme de transição com distúrbios com bambu, corte seletivo ou ocorrência casual de fogo – barras hachuradas; (c) floresta de várzea – barras cinza; (d) campinaranas – barras brancas. Abundância total da espécie é indicada em parênteses e as barras horizontais denotam as abundâncias relativas interespecíficas, padronizadas pelo valor máximo.

Capítulo 3

Regras de montagem de comunidades arbóreas, abundância e recrutamento de espécies no sudoeste da Amazônia brasileira

Resumo

A relação entre as espécies raras e dominantes foi examinada em comunidades arbóreas e para responder as seguintes questões: (i) Quais modelos descrevem melhor a distribuição do ranque de abundância das espécies em habitats heterogêneos na Amazônia? (ii) A partição da imigração entre o filtro ambiental e filtro de dispersão reflete a influência relativa de efeitos neutros, nicho e limitação da dispersão no recrutamento das comunidades locais? (iii) A composição, a estrutura e as métricas de diversidade das comunidades observadas são representadas por amostras aleatórias da metacomunidade? O estudo foi realizado na bacia do alto Rio Madeira (9°9'35"S, 65°28'8"W), em comunidades arbóreas (26 ha) em quatro habitats: florestas de terra firme, florestas de terra firme perturbada, floresta de várzea e campinaranas. As distribuições do ranque de abundância das espécies foram modeladas para os quatro habitats. A taxa de imigração da teoria neutra unificada foi utilizada como base para examinar os efeitos do filtro ambiental e da limitação de dispersão no recrutamento das comunidades locais. A partir de rotina computacional foram simuladas comunidades teóricas modeladas no contexto da teoria neutra e os parâmetros de diversidade estimados foram comparados com as comunidades observadas. O ranque de distribuição de abundância de espécies nas campinaranas foi definido por alta dominância e ocorrência de espécies raras. Estas comunidades assemelham-se às comunidades teóricas em deriva ecológica, devido à baixa imigração e pouca influência das abundâncias relativas no conjunto de espécies da metacomunidade. Campinaranas e florestas de várzeas possuem maior abundância de indivíduos de espécies indicadoras, o que sugere forte controle ambiental nestes habitats. A diferença entre o recrutamento dos estágios juvenis e adultos é desprezível para campinaranas, o que indicou o forte papel do filtro ambiental atuando no decorrer de todo o ciclo de vida das espécies. A maior dominância ocorre por parte das espécies indicadoras e resistentes às condições ambientais nas campinarana, que apresentou o lençol freático mais superficial. A imigração de novas espécies da metacomunidade é muito baixa em campinaranas, onde o recrutamento é inicialmente limitado pelo filtro ambiental e secundariamente pela limitação de dispersão entre as manchas de habitat. A taxa de imigração para as florestas de terra firme conservada e perturbada foram mais elevadas. Isto indica que distúrbios passageiros, que não alterem permanentemente as condições ambientais, podem provocar eventos de extinção local e monodominância, mas não necessariamente deverão constituir o estado final das comunidades, caso a metacomunidade consiga manter os mesmos níveis de diversidade. A baixa imigração de novas espécies do conjunto da metacomunidade para as campinaranas aumenta a vulnerabilidade do

habitat a distúrbios de curto prazo, como desmatamento e queimadas, o que pode levar a extinções locais de espécies raras e monodominância mais intensa. Isso não deve ocorrer no caso do distúrbio provocado pelo reservatório da hidrelétrica, uma vez que as espécies de campinarana são mais tolerantes às condições de alagamento.

Palavras-chave: Distribuição de abundância, filtro ambiental, limitação de dispersão, metacomunidade, florestas ombrófilas.

Introdução

Comunidades naturais são misturas de espécies que não possuem o mesmo sucesso na ocupação de habitats, de forma que as espécies dominantes excedem todas as demais em termos de biomassa e atividade biológica (Whittaker 1965). Os padrões de raridade e dominância são expressos através da distribuição do ranque de abundância das espécies (RAD), que indica o quanto as espécies são raras ou comuns em relação às outras em determinada comunidade (p.ex. ter Steege et al. 2013). As comunidades constantemente exibem RADs com formato côncavo, ou hipérbole (J reverso), indicando poucas espécies abundantes, as mais comuns à esquerda, em ranque mais baixo, e muitas espécies raras à direita, nos ranques mais elevados (McGill 2003). Este padrão universal ocorre em diferentes comunidades com múltiplas espécies, representando desde bentos marinhos até florestas amazônicas, considerado “lei universal da ecologia” (Tokeshi 1993; McGill 2003; McGill et al. 2007).

Alguns modelos RADs não são apenas ajustes estatísticos, estudos empíricos e teóricos assumem pressupostos sobre os mecanismos que regulam os padrões de abundância relativa das espécies e suas variações ao longo de gradientes ambientais (McGill et al. 2007). A “Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade e Biogeografia – UNTB é proeminente exemplo que procura explicar a origem, manutenção e perda de diversidade, riqueza e abundância em comunidades biológicas (Hubbell 2001; Rosindell et al. 2011). A UNTB unifica a teoria de biogeografia de ilhas (MacArthur & Wilson 1967) com os modelos de distribuição de abundância das espécies (Hubbell 2001). A teoria de biogeografia de ilhas também é um modelo neutro, útil para predição da riqueza de espécies em ilhas, dada a área da ilha e parâmetros associados com imigração (distância) e extinção (nesta área determinada). Entretanto, esta teoria não aborda aspectos da distribuição de abundância de espécies, tópico central nas teorias de

biodiversidade (Magurran & McGill 2011), limitando sua utilidade para ecologia de comunidades. Enquanto que a teoria de biogeografia de ilhas definiu neutralidade em relação à espécie, a UNTB definiu neutralidade em relação ao indivíduo, o que implica nas mesmas probabilidades *per capita* para todos os organismos, ex., equivalência ecológica, nascimento, mortalidade, migração e especiação (Hubbell 2001).

Na teoria neutra unificada de Hubbell as comunidades ecológicas são estruturadas por deriva ecológica ou estocasticidade demográfica e pela imigração e especiação aleatórias. O modelo analisa duas escalas de tempo e espaço. A dinâmica da comunidade local, que é relativamente rápida, e a dinâmica da metacomunidade, que é mais lenta e ocorre em ampla escala espacial. A ligação entre as dinâmicas da comunidade local e da metacomunidade resulta no processo completo de deriva ecológica neste contexto neutro. Assim, a UNTB contextualiza o conceito de metacomunidade, que até então, foi mais abordado em estudos populacionais (Hanski & Gilpin 1991).

A própria definição de metacomunidade pode variar. Considerei a metacomunidade no contexto da abordagem hierárquica, apropriada para investigar o papel relativo do ambiente e da dispersão na composição das comunidades locais (Ricklefs 1987; Whittaker et al. 2001). A metacomunidade pode ser definida como a relação das espécies que ocorrem em determinada região (Hubbell 2001). O outro nível de metacomunidade está associado com o conjunto de espécies do habitat (Zobel 1997), que abrange as espécies capazes de ocorrer no habitat da comunidade local em questão, determinadas pelos seus requerimentos ecológicos. Esta é uma forma de estimar os efeitos de limitação de dispersão, pois as espécies selecionadas conhecidamente são capazes de ocorrer em determinado habitat, então sua ausência em uma comunidade local daquele habitat pode ser devido às falhas na dispersão (Mota de Oliveira & Steege 2015). Neste caso, a comunidade em estudo não é limitada apenas pelos seus indivíduos e habitat, mas ela é adicionalmente influenciada pelo nível hierárquico superior, que é a soma das outras comunidades adjacentes comparáveis. Vamos utilizar as duas abordagens para avaliar o papel dos filtros ambientais e da limitação de dispersão utilizando o a taxa de imigração.

A teoria neutra também prediz que o formato da distribuição de abundância das espécies depende da taxa de imigração "*m*" (Hubbell 2001). O parâmetro de imigração

essencialmente indica a probabilidade de estabelecimento de um indivíduo da metacomunidade para determinada comunidade local, por outro lado “ $1-m$ ” indica a probabilidade de recrutamento a partir da própria comunidade local (Hubbell 2001). Dessa forma, frequências mais elevadas de espécies com abundâncias intermediárias seriam resultado de imigração restrita, com baixo valor de m , direcionado pela limitação de dispersão. Então, a menor imigração da metacomunidade implica na diminuição da abundância de espécies raras e a moda da distribuição é direcionada para as classes de abundância mais altas. Quanto mais rara é a espécie no conjunto da metacomunidade, mais rara e infrequente ela se torna nas comunidades locais, em contrapartida, as espécies comuns tornam-se consistentemente mais abundantes e frequentes (Hubbell 2001). O parâmetro de imigração reflete tanto a limitação de dispersão para as comunidades locais, quanto à intensidade do filtro ambiental pós-dispersão atuando no estabelecimento dos indivíduos (Jabot et al. 2008; Mota de Oliveira & ter Steege 2015). Como tal, este parâmetro pode ser interpretado como métrica que expressa limitação de recrutamento (Jabot et al. 2008).

Esta investigação na reconciliação das regras de montagem de nicho e regras de montagem pela dispersão não é questão trivial (Gravel et al. 2006; Chisholm & Pacala 2010). De fato, atualmente este é um dos problemas fundamentais não resolvidos em ecologia e este debate tem persistido por muito tempo, porque cada perspectiva possui fortes elementos de suporte em diferentes escalas de espaço e tempo (Hubbell 2001; Rosindell et al. 2011). O manejo de acordo com a teoria neutra implica que a recuperação das comunidades após o evento de distúrbio depende mais da manutenção de número adequado de propágulos, através da manutenção da área de habitat, em detrimento da manutenção de características distintas, ou heterogeneidade de habitats.

Neste capítulo examinei as relações entre as espécies dominantes e espécies raras nas comunidades arbóreas em quatro formações florestais, incluindo floresta de terra firme, floresta de terra firme de transição e perturbada, floresta de várzea e campinarana na bacia do alto Rio Madeira, sudoeste da Amazônia. Para tanto foram formuladas as seguintes questões: (i) Quais modelos descrevem melhor a distribuição do ranque de abundância das espécies em na região heterogênea na bacia do alto Rio Madeira? (ii) A partição da imigração entre o filtro ambiental e filtro de dispersão reflete a influência relativa de efeitos neutros, nicho e limitação da dispersão no recrutamento das comunidades locais? (iii) A composição, estrutura e métricas de

diversidade das comunidades observadas são representadas por amostras aleatórias da metacomunidade?

Material e Métodos

Distribuição do Ranque de Abundância das Espécies

Na estimativa paramétrica das RADs foram utilizados os modelos mais comuns: log-série, log-normal, gamma, log-logística e somatório-zero multinomial da teoria neutra unificada-UNTB (McGill et al. 2007). Os modelos estatísticos descritores das RADs são apresentados no Material Suplementar – Apêndice I. Ajustamos modelos às distribuições empíricas de abundância das espécies em floresta de terra firme, floresta de terra firme de transição e perturbada pela ocorrência ocasional de fogo e corte seletivo, floresta de várzea e campinaranas. Foram utilizadas rotinas do pacote “*sad*” (Hankin 2007) e função programada por Daniel Sabatier para cálculo da distribuição log-série, no ambiente estatístico R (R Development Core Team 2015). A seleção de modelos foi feita com o critério de informação de Akaike (Burnham & Anderson 2002) para determinar as RADs com melhor ajuste às distribuições das comunidades observadas.

Recrutamento

Foi utilizado o programa *freeware* TeTame (Chave & Jabot 2008) para estimar o m por máxima-verossimilhança (Etienne 2005) nas comunidades observadas (inferência usando múltiplas amostras), com a premissa de que pertencem ao mesmo conjunto regional. O modelo constitui uma extensão da teoria neutra unificada, com a premissa de que o agrupamento das abundâncias de todas as espécies observadas reflete a abundância regional das espécies na metacomunidade (Jabot et al. 2008). O parâmetro m calculado através desta abordagem será denominado daqui em diante por *metacomunidade/local*. A evidência de filtro ambiental no recrutamento da metacomunidade para os habitats, tipos de vegetação, foi indicada pelo agrupamento dos dados de todas as parcelas de determinado habitat (um único valor de m para cada habitat). Dessa forma, as respostas do recrutamento são examinadas em relação aos efeitos das restrições ambientais de cada habitat e o efeito de limitação de dispersão é

controlado. O parâmetro m calculado com essa abordagem será denominado daqui em diante como *metacomunidade/habitat*.

O papel da limitação de dispersão no recrutamento dentro dos habitats foi indicado usando a metacomunidade de acordo com o conceito de “conjunto de espécies do habitat” (Zobel 1997; Jabot et al. 2008). Calculamos os valores de m para cada local dentro de cada um dos habitats, controlando então o efeito do filtro ambiental, esta abordagem será denominada como *habitat/local*. O uso do “conjunto de espécies do habitat” pode ser útil como forma adicional de estimar efeitos puros da limitação de dispersão (Jabot et al. 2008). O habitat é considerado ambientalmente mais homogêneo e neste caso, desde que as espécies ocorram em qualquer comunidade local do habitat, elas pertencem ao conjunto de espécies do habitat. Portanto, a ausência de espécies em qualquer comunidade local deste habitat pode ser efeito de falhas na dispersão entre as comunidades do habitat, uma vez que o filtro ambiental foi controlado (Mota de Oliveira & ter Steege 2015).

Foi usada regressão linear simples para descrever a relação entre o ambiente e m estimado para as parcelas e avaliamos os efeitos de condições extremas do gradiente ambiental no recrutamento. Caso seja observada correlação o ambiente deve contribuir para determinar o nível de limitação do recrutamento dentro da comunidade local. Associamos m com alguns parâmetros de diversidade, incluindo riqueza, alfa de Fisher, abundância de espécies raras (*singletons*), abundância máxima, diversidade funcional e filogenética, ambas calculadas no Capítulo 2.

O efeito do filtro ambiental no recrutamento ao longo da ontogenia foi avaliado através da variação do parâmetro m em comunidades construídas com diferentes limiares de inclusão de diâmetro à altura do peito (DAP), a partir das comunidades observadas nos quatro habitats. O filtro ambiental pode atuar sob os indivíduos independentemente da espécie, ou diferencialmente entre as espécies (Paoli et al. 2006; Comita et al. 2007). No primeiro caso, a estimativa de m não deve mudar durante a fase de estabelecimento das árvores. Então o tamanho mínimo dos indivíduos incluídos na análise não deverá alterar o m , mesmo que gradualmente, apenas as espécies de dossel sejam consideradas na comunidade (Jabot et al. 2008). Por outro lado, caso o efeito do filtro ambiental provoque respostas diferenciadas entre as espécies é esperada exclusão de algumas espécies da comunidade durante a fase de estabelecimento. Portanto, o

aumento no limiar de inclusão de diâmetro das árvores implica em comunidades gradualmente mais filtradas (Jabot et al. 2008). Estes autores indicaram que as comunidades com apenas grandes árvores devem possuir um m menor, comparado com comunidades incluindo árvores pequenas, usando amostras aleatórias de mesmo tamanho. A ausência de determinada espécie nas maiores classes de DAP pode ser determinada pelo hábito da espécie, por exemplo, uma espécie arbórea de sub-bosque que sempre ocorre com pequeno porte. Portanto, apenas nesta análise, o conjunto de dados foi reduzido para evitar viés, então, todas as espécies com indivíduos que ocorreram apenas na classe de DAP < 10 cm foram retiradas (311 espécies permaneceram no conjunto de dados). Os dados foram reamostrados em 1.000 interações, com repetição, com o tamanho da comunidade padronizado com a rarefação para o número de indivíduos da parcela menos abundante, $n=220$ (Jabot et al. 2008).

Caso a limitação de dispersão seja determinante para montagem das comunidades, a dissimilaridade na composição de espécies deve aumentar com o aumento da distância geográfica entre as comunidades (Condit et al. 2002). Nós testamos esse simples indicativo da limitação de dispersão utilizando regressão linear da dissimilaridade de estrutura florística entre os pares de parcelas (distância de Bray-Curtis nas abundâncias relativas) e a distância Euclidiana das coordenadas geográficas das parcelas, em cada tipo de vegetação. Utilizamos análise de redundância parcial (RDAP) (Borcard et al. 1992) para particionar os efeitos dos fatores ambientais sumarizados em PCA e da distância geográfica na variação da estrutura arbórea, usando a transformação de Hellinger na abundância relativa das espécies (Legendre & Legendre 2012). A variação estrutural total das árvores entre pares de parcelas foi decomposta em quatro componentes: efeito puro do ambiente; efeito puro espacial; variação do efeito combinado do espaço e ambiente; variação não explicada (Legendre et al. 2005; Peres-Neto et al. 2006).

O índice da análise de espécies indicadoras (Dufrêne & Legendre 1997) foi calculado como o produto da frequência relativa e abundância média relativa para cada espécie nos tipos de vegetação (ver Capítulo 2), utilizando o pacote “*labdsv*” (Roberts 2015), no ambiente estatístico R (R Development Core Team 2015). Calculamos a razão entre o número de indivíduos das espécies indicadoras e o número total de indivíduos em cada vegetação, para examinar o efeito indireto do filtro ambiental na seleção de espécies e montagem das comunidades.

Foi examinada a magnitude entre a variação da estrutura das comunidades de campinaranas na margem direita do alto Rio Madeira e outras campinaranas na Amazônia Legal, usando dados publicados na literatura e teses (Maas 1971; Boubli 2002; Ferreira 2009; Mendonça 2011; Stropp et al. 2011; Damasco et al. 2012). A a distância de Bray-Curtis foi utilizada para as abundâncias relativas, Sørensen para ocorrência e então, análise de ordenação (NMDS) entre as unidades amostrais (Legendre & Legendre 2012). Examinamos de forma indireta e exploratória os possíveis efeitos de limitação na dispersão em escala regional, neste tipo de vegetação.

Modelos neutros

Usei o ambiente estatístico R para construir uma rotina de modelo neutro baseado na UNTB, com abordagem adaptada de Mota de Oliveira e ter Steege (2010). O modelo simulou os mecanismos da teoria neutra para construir comunidades neutras teóricas a partir da metacomunidade. Para tanto, o conjunto de espécies da metacomunidade foi estimado através da soma das ocorrências de cada espécie no conjunto de dados original (Hubbell 2001; Jabot et al. 2008). Em seguida, as comunidades teóricas foram simuladas usando os parâmetros J e m , sendo J o número de indivíduos na comunidade e m a taxa de imigração, ou a probabilidade de que um indivíduo seja recrutado da metacomunidade. No primeiro passo, a comunidade local está vazia e o primeiro indivíduo é recrutado aleatoriamente da metacomunidade. No segundo passo, o recrutamento pode ser originado da metacomunidade com probabilidade m ou localmente na própria comunidade com probabilidade $1 - m$. Quando o número de indivíduos for igual a J , a comunidade local segue a dinâmica neutra com 2.000 novas interações. Com objetivo de evitar a sobreposição de gerações, em cada interação ocorre a substituição de todos os indivíduos através de recrutamento aleatório da metacomunidade ou da comunidade local com as respectivas probabilidades, como descrito acima.

O modelo gerou 1.000 comunidades locais teóricas com $J=499$ (abundância média observada nas parcelas) e m variando de 0,1 a 1,0. Estas análises indicaram que a estrutura das comunidades teóricas aleatórias tende a estabilizar com $m > 0,4$. As comunidades teóricas possuem estrutura florística mais similar com o aumento da probabilidade de imigração a partir da metacomunidade, sendo agregadas no centro das ordenações. Então, para investigar cenários mais aproximados com a amplitude de

valores estimados de m nas comunidades observadas (utilizando o TeTame), foi adotada menor amplitude de m (0,01 a 0,32). A frequência das espécies foi calculada nas comunidades neutras teóricas e comparada com a frequência observada nas comunidades observadas em campo. Através dessa abordagem foi avaliada a chance de uma espécie estar presente na comunidade local baseada em sua abundância na metacomunidade. Comparamos a riqueza de espécies, alfa de Fisher, número de *singletons* e abundância máxima das comunidades teóricas e das comunidades empíricas.

Resultados

Distribuição do Ranque de Abundância das Espécies

A distribuição log-série ajustou-se muito bem ao conjunto de dados completo, particularmente nas florestas de várzea, apesar de subestimar a abundância das espécies mais dominantes nas várzeas e campinaranas (Figura 1). Entre os demais modelos estatísticos descritores da abundância de espécies o modelo Poisson-lognormal resultou em bom ajuste geral (Figura S1).

Limitação de recrutamento

Nas campinaranas o recrutamento é originado dentro da própria comunidade, como indica os baixos valores de m para habitat/site (Figura 2). Os habitats florestais, excluindo as campinaranas, possuem maiores taxas de recrutamento a partir da metacomunidade. O parâmetro m foi correlacionado positivamente com o alfa de Fisher, diversidade funcional e filogenética (Figura 3). Comunidades teóricas simuladas que incluem apenas árvores grandes apresentaram valor de m menor, quando comparadas às comunidades que incluem árvores de menor diâmetro (Figura 4). Entretanto, nas campinaranas o filtro ambiental foi intenso ao longo de toda a ontogenia e desenvolvimento dos indivíduos (Figura 4). As dissimilaridades entre as estruturas arbóreas de florestas de terra firme conservadas e perturbadas foram positivamente correlacionadas com a distância espacial, mas a relação não foi significativa ($p > 0,05$) para várzeas e campinaranas (Figura S2).

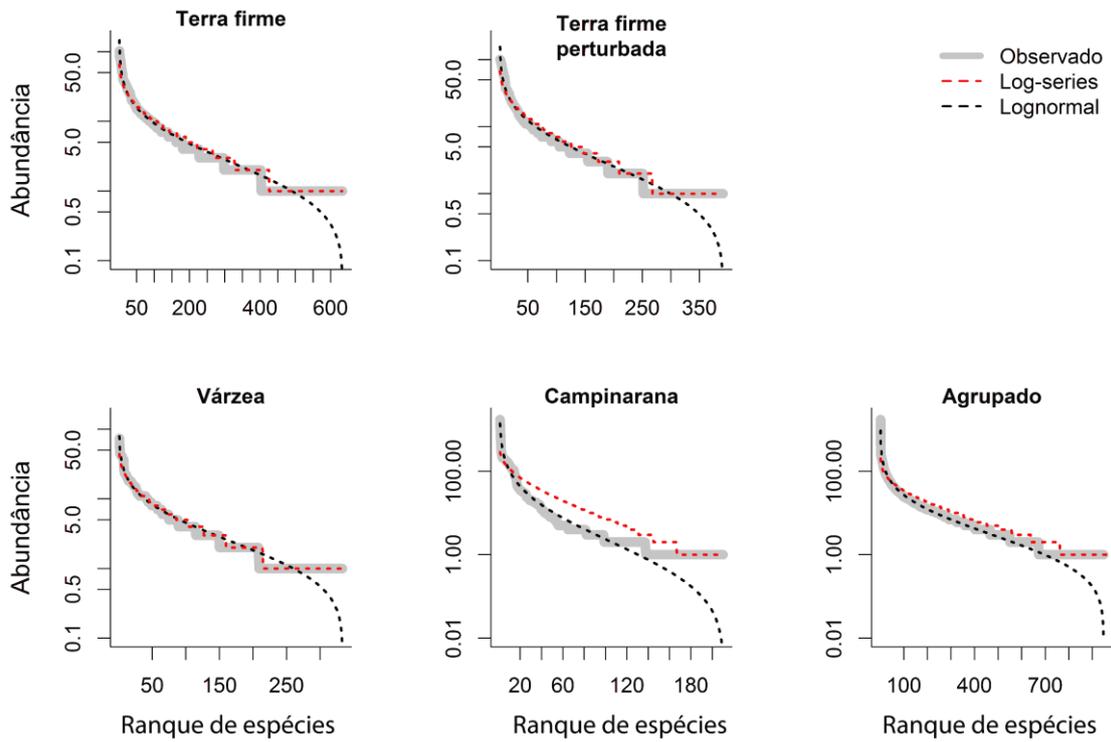


Figura 1. Distribuição de abundância das espécies observadas em quatro tipos de habitats no alto Rio Madeira, sudoeste da Amazônia brasileira. Os valores estimados foram calculados com as distribuições log-série e lognormal.

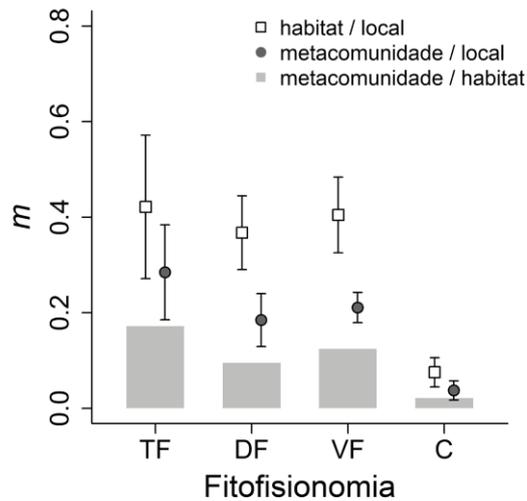


Figura 2. Parâmetro m , da UNTB, representando a probabilidade de imigração ou recrutamento em floresta de terra firme (TF), floresta de terra firme de transição com distúrbios (DF), várzea (VF) e campinaranas (C) no alto Rio Madeira, sudoeste da Amazônia brasileira. Símbolos quadrados indicam os valores médios de m e representam a limitação de dispersão de espécies entre as comunidades locais de cada tipo de vegetação, ou seja, cada habitat tem sua própria metacomunidade formada pelo “conjunto de espécies do habitat”. O desvio padrão é representado pelas linhas verticais. Nas barras cinza, os valores de m representam o papel do filtro ambiental na imigração da metacomunidade para os habitats, que são representados pelo agrupamento das espécies de todas as comunidades locais em cada habitat. Os círculos representam as médias da probabilidade de imigração da metacomunidade para cada comunidade local.

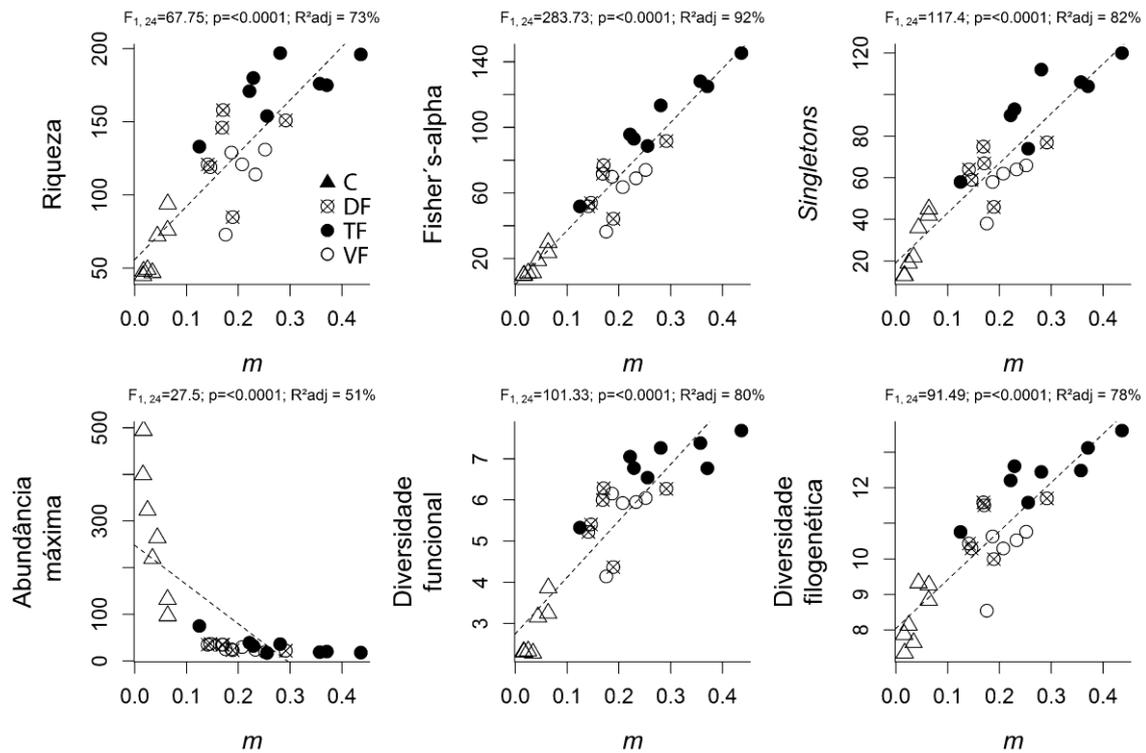


Figura 3. Relação entre a imigração (m) e as métricas de diversidade para árvores em quatro habitats florestais no alto Rio Madeira, sudoeste da Amazônia brasileira. C=campinarana, DF= floresta de terra firme com distúrbio, TF=floresta de terra firme, VF=floresta de várzea. As métricas de diversidade são apresentadas no Capítulo 2: riqueza de espécies, alfa de Fisher, abundância de indivíduos com apenas uma ocorrência (*singletons*), abundância máxima da espécie, diversidade funcional (FD) e diversidade filogenética (PD).

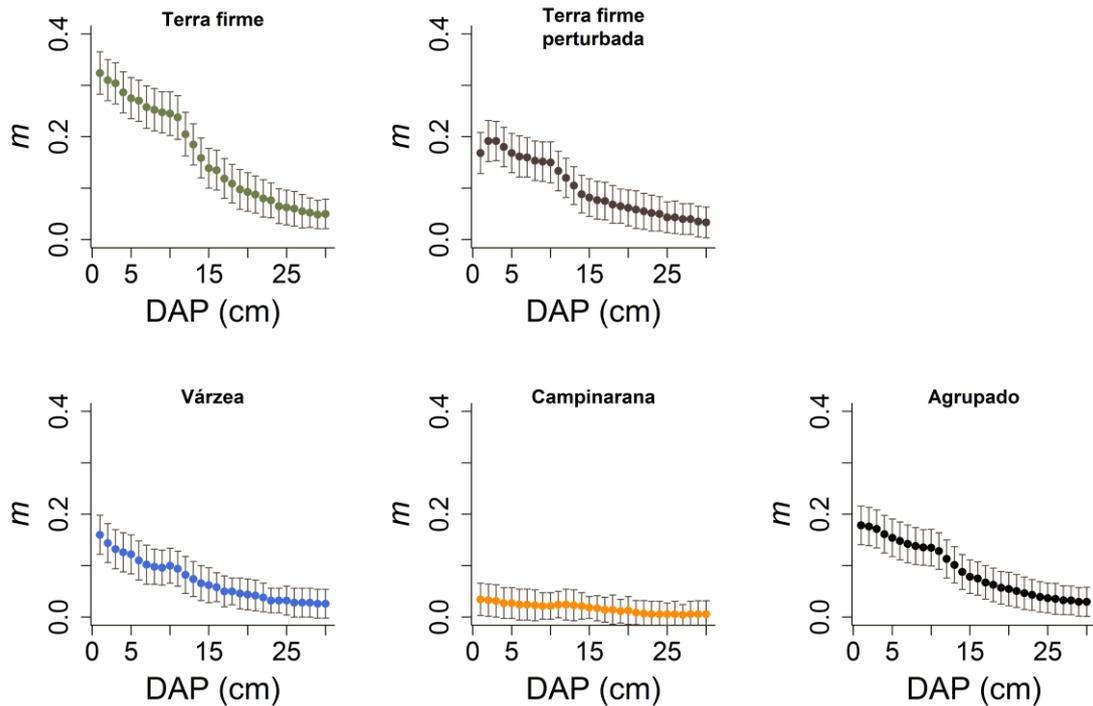


Figura 4. Estimativa da imigração (m) a partir da metacomunidade (conjunto de todas as espécies arbóreas) em quatro habitats florestais no alto Rio Madeira, sudoeste da Amazônia brasileira. As comunidades foram reamostradas usando o critério mínimo de inclusão de diâmetro à altura do peito (DAP), considerando amplitude de 1 a ≥ 30 cm. O tamanho amostral foi padronizado para 220 indivíduos (abundância mínima observada nas parcelas) e 1.000 comunidades foram simuladas seguindo a dinâmica neutra de somatório-zero em 2.000 interações. Barras verticais indicam o desvio-padrão.

O parâmetro m foi associado aos dois principais gradientes ambientais e as maiores taxas de imigração ocorrem em locais com menor concentração de silte (Figura S3). A relação entre a imigração e a profundidade do lençol freático foi diferenciada entre os habitats, mas considerando a resposta geral da vegetação o aumento da imigração é associado positivamente com o aumento da profundidade média do lençol freático (Figura S3). No extremo do gradiente ambiental com alta concentração de silte e baixa profundidade do lençol freático as campinaranas apresentaram menores valores de m , comparado com as demais florestas. A partição de variância de toda estrutura arbórea indicou que os fatores ambientais sintetizados pelo eixo da PCA explicam 11% da variação na abundância de espécies, a distância espacial 8% e o efeito conjunto do ambiente e espaço explica 4%, com todas as frações testáveis significativas ($p < 0.001$). A ação do filtro ambiental, particularmente a profundidade do lençol e o teor de silte no solo, foi o principal fator atuando sobre comunidades de campinaranas, explicando 55%

da variação na estrutura da vegetação (Figura S4). Nas campinaranas 73,1% dos indivíduos são espécies indicadoras, 51,2% em florestas de terra firme de transição e perturbadas, 37,3% em floresta de várzea e apenas 25,1% dos indivíduos são espécies indicadoras na floresta de terra firme. A razão entre o número de espécies indicadoras e o total de espécies em cada tipo de vegetação apresentou pouca variação (Tabela 1).

Tabela 1. Número de espécies, indivíduos e proporção de espécies indicadoras e indivíduos de espécies indicadoras em quatro tipos de vegetação no alto Rio Madeira, sudoeste da Amazônia brasileira. TF=floresta de terra firme; DF=floresta de terra firme de transição com distúrbios; VF=floresta de várzea; C=campinarana.

	TF	DF	VF	C
Total de espécies	633	391	333	210
Espécies Indicadoras	58	52	46	23
Porcentagem de espécies indicadoras (%)	9,2	13,0	13,8	11,0
Total de indivíduos	3.684	2.533	1.607	5.151
Total de indivíduos de espécies indicadoras	923	1.298	600	3.764
Porcentagem de indivíduos de espécies indicadoras (%)	25,1	51,2	37,7	73,1

Modelos Neutros

Os parâmetros de diversidade estimados a partir dos modelos neutros apresentaram importantes diferenças comparadas com as métricas estimadas nas comunidades observadas (Figura 5). Os modelos neutros superestimam a riqueza em toda amplitude de m . Nos modelos de imigração restrita com m muito baixo, ex. $m < 0,05$, a abundância máxima da primeira espécie não nomeada do ranque foi subestimada, por outro lado, a abundância máxima foi sobrestimada com $m > 0,05$. Os cenários com maior limitação de recrutamento a partir da metacomunidade, baixos valores de m , indicaram maior valor médio e maior variância para estimativas de abundância da primeira espécie não nomeada no ranque de dominância (Figura S5). Os modelos neutros também estimaram menos *singletons* e, conseqüentemente, menores valores de alfa de Fisher. Os modelos neutros com alta imigração produziram comunidades teóricas mais equitativas, comparado às comunidades geradas em cenários de imigração restrita (Figura 6).

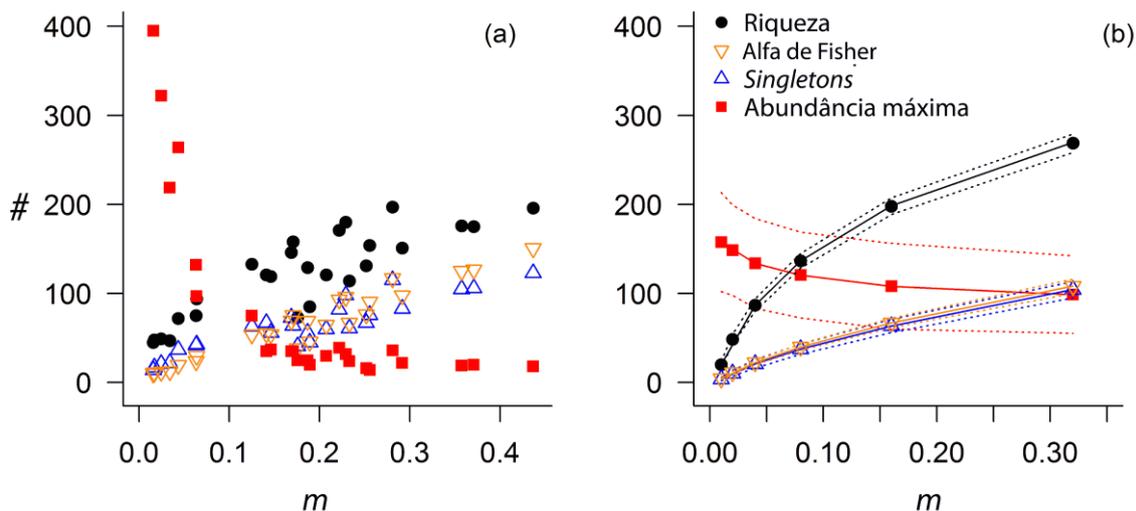


Figura 5. Valores dos parâmetros de diversidade: riqueza (número de indivíduos), alfa de Fisher, abundância de *singletons* e abundância máxima, relacionados com a taxa de imigração= m (a) dados observados em 26 parcelas (26 ha) de floresta de terra firme, floresta de várzea e campinaranas no alto Rio Madeira-RO, sudoeste da Amazônia brasileira. (b) Média e desvio-padrão dos parâmetros estimados para 1.000 comunidades teóricas modeladas no contexto da teoria neutra (após 2.000 interações) em cenários de diferentes probabilidades de imigração (m) a partir da metacomunidade.

Na análise de ordenação as campinaranas foram posicionadas no centro da distribuição no espaço dimensional das comunidades neutras teóricas, em cenários de recrutamento restrito e dentro das próprias comunidades locais (baixo m) (Figura 6). Quando as comunidades teóricas foram montadas com altas probabilidades de imigração da metacomunidade, a diversidade beta foi menor, originando comunidades mais equitativas e semelhantes ao conjunto regional de espécies. Dessa forma, as comunidades teóricas foram agrupadas na origem do espaço dimensional e as parcelas de campinaranas tornaram-se progressivamente distantes das comunidades neutras teóricas, assim como das parcelas de florestas *sensu lato* (primeiro eixo da NMDS, Figura 6).

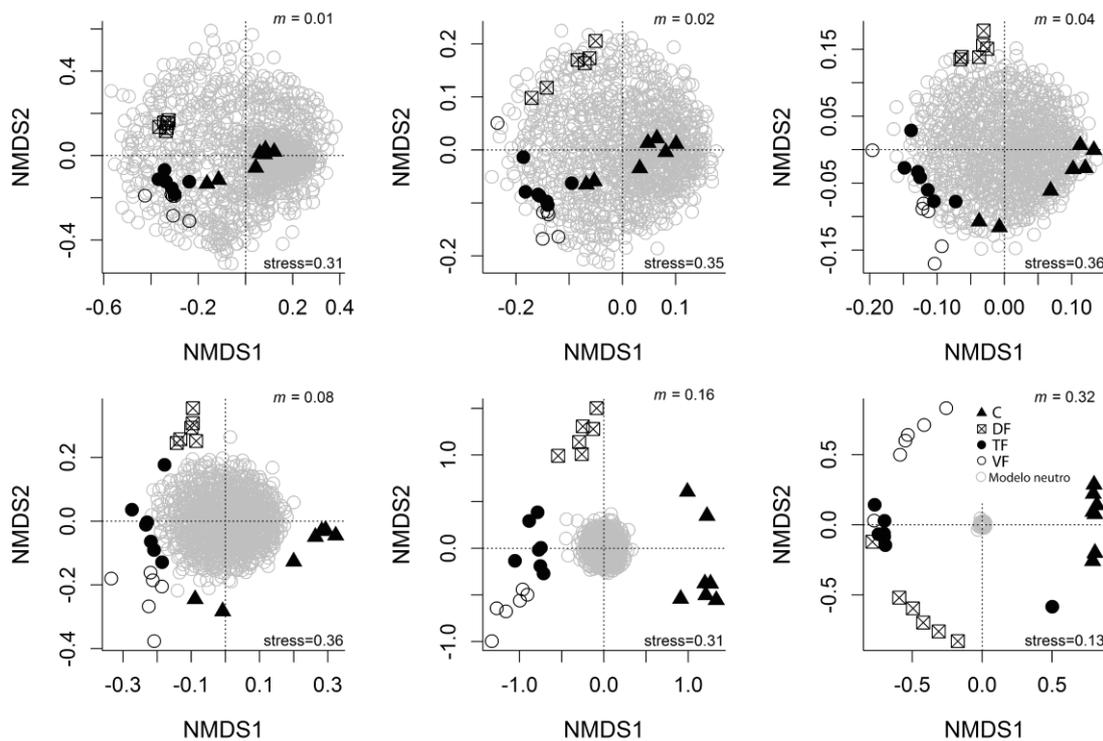


Figura 6. Diagrama de ordenação (NMDS) das comunidades observadas em quatro tipos de habitats no alto Rio Madeira, sudoeste da Amazônia brasileira e comunidades teóricas. C=campinarana, DF= floresta de terra firme com distúrbio, TF=floresta de terra firme, VF=floresta de várzea; As comunidades teóricas (círculos cinza) foram montadas no contexto da teoria neutra unificada, $n=1.000$, após 2.000 interações, em diferentes cenários de imigração (m) do conjunto de espécies da metacomunidade.

Nas comunidades teóricas simuladas a frequência de espécies é correlacionada com as abundâncias na metacomunidade, esta tendência é linear nos cenários com baixos valores de m , chegando à assíntota nos cenários de maior imigração (Figura S6). As duas espécies mais abundantes foram omitidas das figuras com propósito de favorecer a visualização: *Ruizterania retusa* (Spruce ex Warm.) Marc.-Berti, espécie mais abundante no inventário arbóreo e dominante nos sítios de campinara; e *Euterpe precatória* Mart., espécie mais abundante em florestas de várzea. A abundância máxima nas comunidades teóricas foi correlacionada com a abundância na metacomunidade de diferentes formas. Nos cenários de imigração restrita, baixo m , as espécies mais abundantes na metacomunidade também foram representadas nas comunidades teóricas locais com alta abundância (Figura S7). Na medida em que o valor de m aumentou as espécies abundantes na metacomunidade não contribuíram expressivamente para as abundâncias máximas nas comunidades teóricas, similar à correlação entre o desvio padrão (Figura S8). Na medida em que m aumenta, o desvio padrão da abundância

média nas comunidades locais teóricas diminuiu, em particular para as espécies mais abundantes na metacomunidade.

Nos cenários de recrutamento restrito as espécies mais abundantes na metacomunidade ocorreram como *singletons* nas comunidades teóricas locais (Figura S9). Contudo, com o aumento de m a frequência como *singleton* foi maior para espécies com valores intermediários de abundância. Quando comunidades locais foram mais conectadas com a metacomunidade através de maiores níveis de imigração, as abundâncias ajustadas da comunidade local (padronizadas para o número de indivíduos da metacomunidade) foram mais similares àsquelas na metacomunidade (Figura S10). Esta relação foi linear, com pequeno desvio na medida em que m aumenta. Por sua vez, a correlação entre frequência na comunidade teórica e frequência nas parcelas observadas é sempre positiva, mas diminuiu com o aumento de m (Figura S11).

Variação regional da composição e estrutura de campinaranas

As campinaranas na Amazônia apresentaram grande variação na estrutura e composição florística (Figura 7). As campinaranas na margem direita do alto Rio Madeira foram mais distintas quando considerada a abundância relativa das espécies, posicionadas na extremidade do *continuum* de variação estrutural da vegetação retido no primeiro eixo da ordenação (Figura 7-a).

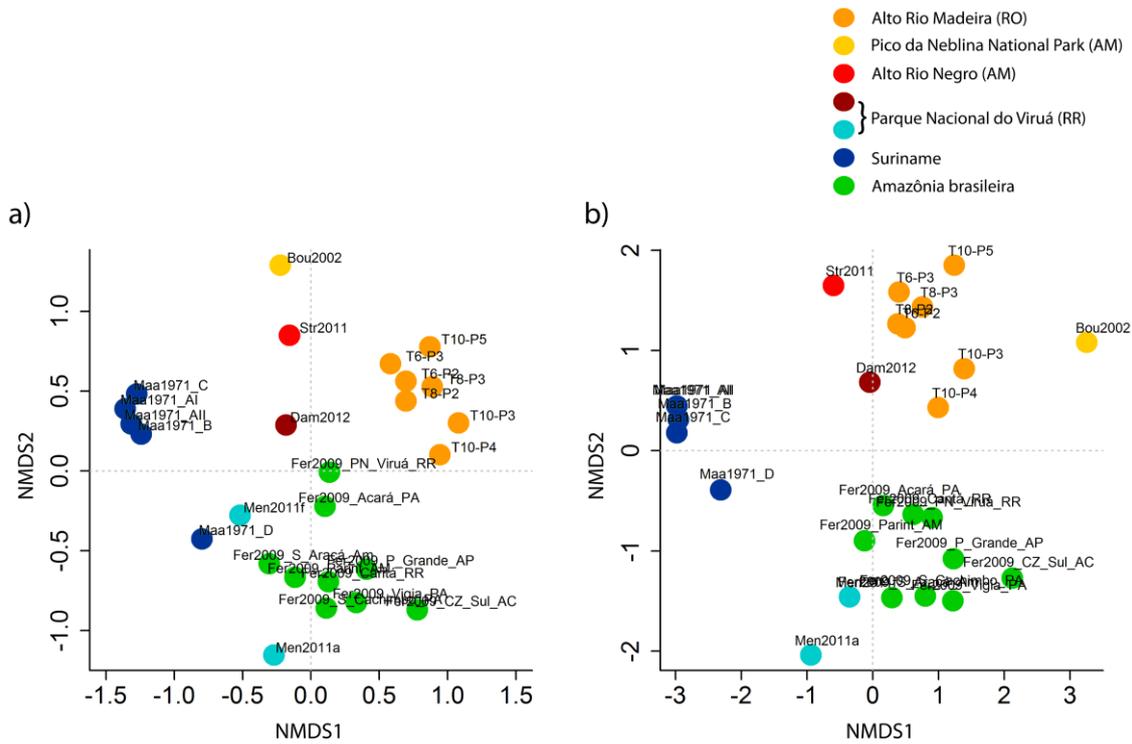


Figura 7. Ordenação (NMDS) da abundância relativa (a) e ocorrência (b) de espécies arbóreas em parcelas de campinaranas na bacia Amazônica. Os pontos alaranjados destacam as campinaranas observadas no presente estudo, no alto Rio Madeira, sudoeste da Amazônia brasileira.

Discussão

Distribuição de abundância das espécies

As comunidades em todos os tipos de vegetação apresentaram o padrão de abundância com poucas espécies dominantes e muitas espécies raras, típico da distribuição log-série. Na UNTB assume-se que a metacomunidade apresenta distribuição com formato log-série (Hubbell 2001). Esse padrão é muito comum nas florestas tropicais e vem sendo associado com os níveis de hiperdominância de algumas espécies, que são especialistas nos seus habitats e possuem ampla distribuição geográfica, mas são dominantes apenas em uma ou duas regiões da bacia Amazônica (ver Steege et al. 2013). Na bacia do Rio Madeira as diferenças na proporção de espécies dominantes e raras foram marcantes entre os diferentes tipos de vegetação.

Foi esperada maior proporção de indivíduos pertencentes às espécies indicadoras nas comunidades montadas sob filtro ambiental mais intenso. O que foi corroborado na análise, pois apesar da semelhança na proporção relativa de espécies indicadoras em cada tipo de vegetação (9-14%), a maior parte dos indivíduos nos habitats com elevadas restrições ambientais pertence a espécies indicadoras, 73% em campinaranas e 37% em florestas de várzea. Importante notar que 51% dos indivíduos da floresta de terra firme de transição com distúrbios são espécies indicadoras, possivelmente resultado das restrições ecológicas causadas pelas queimadas ocasionais e corte de madeira. Nas áreas com vestígios de ocorrência de fogo a família Melastomataceae foi comum e representada pelas espécies mais abundantes, *Bellucia grossularioides* (L.) Triana, *Miconia pyrifolia* Naudin, *Miconia eriocalyx* Cogn. A família Hypericaceae foi abundante com a espécie *Vismia guianensis* (Aubl.) Choisy, que possui resistência ao fogo e alta capacidade de rebrota, comum em pastagens abandonadas da região, onde a ausência de queimadas favorece a dinâmica da regeneração da vegetação (Rocha et al. 2016).

Espécies pioneiras também foram abundantes em Fabaceae como *Tachigali micropetala* (Ducke) Zarucchi & Pipoly, *Inga longiflora* Spruce ex Benth. E Myristicaceae com *Virola calophylla* Warb. Estas espécies são pioneiras de rápido crescimento, baixa densidade da madeira e demandam luz, como em aberturas de

clareiras (Chave et al. 2009). As florestas de terra firme de transição ou perturbadas não apresentaram restrições severas de imigração da metacomunidade, considerando-se a escala de resposta dos habitats avaliados. Além da capacidade de dispersão passiva destas espécies, as espécies pioneiras estão muito associadas aos animais dispersores (Bianconi et al. 2007; Nicola et al. 2007; Ortega-Álvarez & Lindig-Cisneros 2012). A dispersão é facilitada em comunidades com alta conectividade e muito influenciada pelas características do habitat, como fragmentação e a permeabilidade das áreas não florestais ao movimento dos propágulos e seus dispersores (Damschen et al. 2008). Dessa forma, a floresta de transição perturbada pode ser considerada como importante habitat para facilitação da mobilidade dos propágulos entre habitats florestais.

Os altos níveis de abundância de indivíduos e os padrões de alta dominância de algumas espécies indicadoras reforça o papel do filtro ambiental como o maior determinante da montagem de comunidades em campinaranas. Outro aspecto não examinado, mas que pode ser importante é o tamanho das campinaranas em geral, como resultado do efeito espécie-área (MacArthur & Wilson 1967). A diversidade regional e o tamanho de habitat de campinaranas são menores, comparado com os habitats de floresta de terra firme, o que foi indicado nas relações de espécie-área na Amazônia (Stropp et al. 2011). A baixa diversidade de comunidades arbóreas nas campinaranas possivelmente ocorre como resposta de determinado conjunto de espécies ao efeito da menor área de habitat, uma vez que campinaranas formam pequenas manchas desconectadas, principalmente no sudoeste da Amazônia brasileira e na margem direita do alto Rio Madeira (Adeney et al. 2016).

Recrutamento

A vegetação nas campinaranas apresentou recrutamento restrito e intenso filtro ambiental, que superou o efeito de limitação na dispersão. A maior parte do recrutamento se origina na própria comunidade local. O recrutamento de juvenis e árvores adultas de campinaranas foi muito baixo e limitado ao longo de toda ontogenia das espécies. Os solos de campinaranas possuem baixo potencial para amenizar a acidez, o que pode limitar a mineralização de nitrogênio e inibir o recrutamento de algumas espécies de plântulas (Proctor 1999).

A maior probabilidade de recrutamento estimada na floresta de terra firme pode estar associada à matriz florestal com maior área de habitat e relativamente bem

conectada na área de estudo. O tamanho do fragmento de habitat florestal e os níveis de conectividade entre eles são componentes chave na manutenção de espécies que facilitam a dispersão de propágulos nos fragmentos, através de aves (Martensen et al. 2008) e mamíferos (Pardini et al. 2005). Comunidades diversificadas, como florestas de terra firme, podem manter mais propágulos e dispersores (Tews et al. 2004). O presente estudo destacou a forte associação positiva entre a probabilidade de imigração e outros componentes da biodiversidade como o alfa de Fisher, diversidade funcional e diversidade filogenética.

Nas comunidades florestais que incluíram apenas árvores grandes houve recrutamento de poucas espécies, como sugerem os baixos valores de m , expressando gradual filtro ambiental em comunidades com árvores de DAP >15 cm. O filtro ambiental na floresta de terra firme afeta progressivamente o recrutamento das espécies nas maiores classes de diâmetro pela crescente competição por recursos como luz e nutrientes (Paoli et al. 2006; Comita et al. 2007). A diversidade também é favorecida na classe regenerante, porque parte das espécies possuem baixa taxa de estabelecimento em áreas de habitat com grandes árvores adultas da mesma espécie (Connell 1970; Janzen 1970). Isto pode explicar a maior imigração, ou recrutamento, observado nos regenerantes na floresta de terra firme.

O *turnover* de diversidade, ou diversidade beta, não foi relacionado com a distância geográfica em campinaranas e florestas de várzea, portanto a limitação de dispersão nestes habitats foi um fator secundário com menor importância. Florestas de várzea são conectadas pelo sistema de rios, com espécies dispersas pela água (hidrocoria) e por peixes (Gottsberger 1978; Kubitzki & Ziburski 1994). Dentro de pequena escala espacial a estrutura vertical das campinaranas variou de comunidades mais abertas com alta dominância até vegetação florestal com maior diversificação de espécies e estratos verticais. A partição de variância também indicou importante papel do controle ambiental para as comunidades de campinaranas.

Nas florestas de terra firme e de várzea a magnitude do efeito das variáveis ambientais foi inferior. Comunidades biológicas sem limitações de dispersão são mais similares e o *turnover* espacial das espécies é determinado por fatores ambientais (Tuomisto et al. 2003). Comunidades florestais de alta diversidade e limitações de dispersão tendem a apresentar agregação especial de espécies, com o *turnover* espacial

da diversidade relacionado à distância geográfica (Condit et al. 2002). A heterogeneidade de habitat promove a ocorrência da vegetação em manchas, adicionalmente, devido à limitação de dispersão ocorre um gradual *turnover* nos conjuntos de espécies entre áreas distantes (Tuomisto et al. 2003). As análises indicaram as evidências do forte controle ambiental no habitat e campinaranas e a importância da limitação de dispersão nos habitats de floresta de terra firme. A heterogeneidade nestes padrões deve ser levada em conta na delimitação de áreas de conservação e estratégias para viabilizar a conservação de parte representativa da biodiversidade, principalmente nesta área de influência do reservatório da hidrelétrica de Jirau.

Modelos neutros

Nos cenários de restrita imigração (baixo m) a estrutura e composição das comunidades arbóreas observadas em campinaranas foram mais similares com as comunidades neutras teóricas. Entretanto, de forma geral, os modelos neutros superestimaram a riqueza de espécies e subestimaram a abundância máxima. Isto pode ser efeito de processos não neutros atuando na diversidade, dominância e composição das comunidades arbóreas (Götzenberger et al. 2012). As estimativas das comunidades neutras teóricas não foram capazes de prever a alta abundância de poucas espécies dominantes em floresta de várzea e campinaranas. As respostas dessas espécies dominantes ocorreram em virtude dos processos não neutros atuando sob as comunidades destes habitats.

Comunidades observadas em campinaranas e florestas de várzea, com imigração restrita têm mais espécies filtradas pelos fatores ambientais e poucas espécies podem se estabelecer e recrutar. Contudo, apesar do menor número de espécies indicadoras, seus indivíduos são muito frequentes e abundantes nas comunidades, provavelmente devido à tolerância e adaptações às condições ambientais limitantes, principalmente em campinaranas inundadas e floresta de várzea. Este é o caso de *Ruizterania retusa* e *Henriettea granulata* Berg ex Triana em campinaranas, *Euterpe precatoria* Mart. e *Xylopia frutescens* Aubl. na floresta de várzea. Em qualquer cenário de imigração nos modelos neutros as predições de abundância máxima da primeira espécie do ranque foi praticamente constate, o que indica relativa estabilidade da abundância das espécies dominantes em comunidades teóricas, independentemente da identidade das espécies.

Portanto, esse padrão de dominância nas comunidades observadas com maior filtro ambiental, foi menos relacionado com a dispersão ao acaso, em condições de imigração limitada. Por outro lado, foi mais relacionado à presença de atributos funcionais, que permitem a adaptação aos filtros ambientais, possibilitando maior sucesso reprodutivo e traduzido na maior abundância dessas espécies.

Nas comunidades teóricas isoladas e construídas com baixa probabilidade de imigração observamos que as espécies menos abundantes na metacomunidade podem se tornar muito abundantes nas comunidades locais. Nestes casos, a deriva ecológica, ou a dinâmica neutra governada pela estocasticidade demográfica, possui longo tempo entre os raros eventos de imigração para conduzir a abundância relativa de uma espécie para 0, extinção local, ou 1, monodominância (Hubbell 2001). Dessa forma, quando comunidades locais são isoladas as espécies passam a maior parte do tempo ou ausente da comunidade, caso usual, ou ocasionalmente monodominante, devido a raros eventos de imigração de novas espécies da metacomunidade e subsequente recrutamento predominantemente da própria comunidade local. O número elevado de espécies raras mesmo em comunidades com forte dominância, como as campinaranas, pode ser influência do conjunto de espécies regional da metapopulação, uma vez que campinarana é naturalmente dominada por poucas espécies. Contudo, o recrutamento observado nas campinaranas foi, em maior parte, originado na própria comunidade local, dessa forma, o elevado número de espécies raras neste habitat pode ser resultado da limitação de dispersão destas raras espécies especialistas entre as manchas de campinaranas.

Implicações para conservação

O isolamento das comunidades locais de campinarana e a baixa probabilidade de imigração podem comprometer a conservação dessas espécies raras, os *singletons*. A conservação das espécies raras é mais difícil em paisagens fragmentadas, aumentando a vulnerabilidade e o risco de extinção (ter Steege et al. 2015). Campinaranas são habitats que ocorrem naturalmente em manchas na bacia Amazônica, principalmente na região sul (Anderson 1981; Adeney et al. 2016); então, a probabilidade de espécies raras se tornarem localmente extintas é maior por unidade de tempo, porque novos eventos de imigração são menos prováveis após extinção estocástica local. As espécies endêmicas de florestas sob areia branca possuem papel importante para conservação da

biodiversidade, pois elas representam combinações únicas de diversidade funcional e filogenética (Fine & Baraloto 2016; Guevara et al. 2016). As campinaranas da área de estudo ocorrem em gleissolos com alto teor de silte e apesar de algumas semelhanças estruturais, apresentam muitas diferenças em relação às campinaranas de outras áreas na Amazônia. Estes resultados indicam as particularidades e ameaças principalmente para as espécies raras das campinaranas estudadas no alto Rio Madeira, reforçando a importância da inclusão destes habitats em unidades de conservação.

Adicionalmente, as campinaranas na margem direita do alto Rio Madeira ocorrem em manchas e, aparentemente, o habitat não é associado com o pulso natural de inundação do rio. Durante o auge da estação chuvosa as campinaranas são inundadas pela água clara e não foi observada interação com o sistema do Rio Madeira, que possui água branca rica em sedimentos. Porém, a partir do barramento do rio em 2013 para aproveitamento hidrelétrico, as águas brancas do Madeira chegaram às planícies de campinaranas, carreando sedimentos e conseqüentemente alterando as propriedades físico-químicas da água. As espécies de campinaranas devem suportar o distúrbio do alagamento artificial pelo reservatório, pois a presença do rigoroso filtro ambiental atuando por meio do lençol freático superficial, realizou seleção prévia das espécies tolerantes a este tipo de condição. Contudo, as respostas ao efeito da adição de nutrientes depositados pelas águas do Rio Madeira não serão conhecidas em curto prazo. Além disso, as campinaranas podem ser vulneráveis a outros tipos de impactos, principalmente relacionados com perda de habitat, devido às queimadas e desmatamento da vegetação.

Conclusões

As comunidades florestais apresentam padrões de alta dominância e muitas espécies raras descritas pela distribuição log-série de Fisher. A distribuição de espécies de campinaranas apresentou desvio da série de Fisher nas classes de abundância intermediária e exibiu padrões mais acentuados de poucas dominantes e abundantes, mas ainda assim estimou a ocorrência de muitas espécies raras.

Nas campinaranas o efeito do filtro ambiental é muito forte e determinou a composição e estrutura dessas comunidades, limitando o recrutamento de espécies, que

não conseguem se estabelecer a partir da metacomunidade. Secundariamente, ocorre limitação de dispersão de poucas espécies especialistas entre as campinaranas. O filtro ambiental também é intenso para o estabelecimento de árvores em várzeas, contudo, menos severo comparado às campinaranas. A diferença entre o recrutamento de juvenis e adultos em campinaranas é desprezível, indicando que o filtro ambiental é intenso e atua constantemente ao longo de todas as fases de vida das espécies neste habitat. Nas florestas de várzea, floresta de terra firme e floresta de terra firme de transição com distúrbios a ação do filtro ambiental foi progressivamente maior com o aumento do tamanho do diâmetro das árvores. A baixa imigração de novas espécies do conjunto da metacomunidade para as campinaranas aumenta a vulnerabilidade do habitat a distúrbios de curto prazo, como desmatamento e queimadas, o que pode ocasionar extinções locais de espécies raras e monodominância mais intensa.

A variação estrutural das campinaranas é similar àquela encontrada em comunidades teóricas com imigração muito limitada. A baixa imigração de novas espécies do conjunto da metacomunidade para as campinaranas aumenta a vulnerabilidade do habitat a distúrbios, o que pode levar a extinções locais de espécies raras e monodominância mais intensa. As estimativas de riqueza de espécies dos modelos neutros foram próximas aos valores observados nas comunidades. Entretanto, os modelos neutros subestimaram o alfa de Fisher, singletons e principalmente a abundância máxima de indivíduos nos cenários com menores probabilidades de imigração da metacomunidade. Este desvio da neutralidade ficou evidente no caso das campinaranas, que apresentaram os fortes padrões de dominância de espécies em resposta ao gradiente ambiental muito restrito.

Material suplementar

Apêndice I – Métodos

Distribuições de Ranque de Abundância–RADs

Muitos modelos estatísticos foram propostos para explicar o formato côncavo das RADs (Motomura 1932; Doi & Mori 2013). Comunidades menos diversificadas possuem RADs que se ajustam melhor à série geométrica (Whittaker 1965). O autor ressalta que a distribuição log-série de Fisher (Fisher et al. 1943) ajusta-se às partes superiores íngremes e porção média mais plana das RADs, estimando excessivo número de espécies raras. Então, ele propôs que a distribuição log-normal (Preston 1948) explicaria melhor a abundância relativa das espécies em comunidades naturais. Na distribuição de log-série a classe modal que inclui a maior parte das espécies é a classe com as espécies raras, os *singletons* com apenas um indivíduo.

O alfa de Fisher é o parâmetro associado com esta distribuição de abundância e independentemente do ajuste entre a RAD observada e a log-série de Fisher, o alfa é amplamente utilizado com métrica de diversidade, porque não sofre viés de esforço amostral (ter Steege et al. 2003; ter Steege et al. 2006). A distribuição log-normal está entre os modelos de RADs mais aplicados e a falta de ajuste dos dados observados a este modelo é interpretado como indicativo de distúrbios (Ugland & Gray 1982). Alguns estudos mostraram que a log-série é bom descritor de comunidades sem distúrbios, mas em cenários de distúrbio a log-normal é quebrada em curvas independentes, resultando em distribuições abundâncias multimodais (Ugland & Gray 1982; Dornelas et al. 2009). Este modelo foi proposto como método padrão para avaliar o nível de conservação do ecossistema, em contraste com a maior parte das métricas que requerem controle de referência para comparação com a comunidade perturbada (Gray 1981; Kevan et al. 1997).

A teoria neutra unificada prediz que o formato da distribuição de abundância das espécies em comunidades locais é uma função que inclui a taxa de imigração (m) e concilia o conflito entre Preston e Fisher. Preston descobriu que a distribuição empírica de abundância relativa das espécies possui moda interna (Preston 1948), com maior frequência de espécies com abundância intermediária. Hubbell (2001) atribui este resultado à imigração restrita ou baixo valor de m , como por exemplo, devido à

limitação na dispersão. Então, se m decresce, a abundância das espécies raras diminui e a moda da distribuição é direcionada para as classes de espécies mais abundantes. Quanto mais rara é a espécie no conjunto da metacomunidade, mais rara e infrequente ela se torna nas comunidades locais, mas as espécies comuns tornam-se consistentemente mais abundantes e frequentes nas comunidades locais. Dessa forma, a distribuição log-normal (Preston 1948) constitui teoria de amostragem para abundância de espécies nas comunidades locais, enquanto a distribuição de Fisher (Fisher et al. 1943) é teoria de amostragem para a metacomunidade (Hubbell 2001). As distribuições, os parâmetros (nos parêntesis) e as fórmulas dos modelos são apresentados abaixo, de acordo com McGill (2011).

Log-série (c): esta distribuição é o limite de distribuição binomial negativa (Poisson gamma), quando ela está distante da distribuição Poisson, truncada na abundância zero. A probabilidade de amostrar abundância 0 é removida por reescalonamento (Fisher et al. 1943). O alfa (α) de Fisher tecnicamente não é parâmetro da distribuição, mas uma função implícita, $S = \alpha \ln[1 + N / \alpha]$, onde, S é a riqueza de espécies e N abundância total. A estimativa do único parâmetro da log-série (c) pode ser feita pela solução numérica da equação:

$$\bar{n}_1 = \frac{c}{-(1-c)\log(1-c)} * p(n) = kc^n/n$$

onde, $k = -1/\ln(1-c)$.

Log-normal (μ , σ , cv): Esta distribuição possui dois parâmetros, a média (μ) e o desvio padrão (σ) das abundâncias log-transformadas, usualmente em base natural. A média é parâmetro de escala, ou posição no eixo-x das abundâncias, mas o formato da curva depende da interação entre a média e o desvio padrão. O coeficiente de variação ($cv = \sigma / \mu$) descreve a forma, $cv \ll 1$ indica normalidade e *skewness* aumenta na medida em que cv aumenta. A estimativa é feita com transformação logarítmica, seguida pelo cálculo da média e desvio padrão, usando a equação:

$$p(n) = \exp[-\log(n/\mu)^2/(2\sigma^2)]/[n\sigma(2\pi)^{1/2}]$$

Gamma (*scale, shape*): A distribuição gamma é uma distribuição contínua de probabilidades de amplitude $(0, \infty)$. É amplamente usada em matemática, pois é distribuição genérica e flexível. Difere da log-normal, porque seus dois parâmetros são divididos em um parâmetro de escala (posição no eixo-x) e de forma, com amplitude modal

para unimodal próximo de $N=0$. A distribuição gamma não é tradicionalmente utilizada para RADs, mas em alguns casos mostra melhores ajustes (Plotkin & Muller-Landau 2002). Esta distribuição é muito utilizada em estudos de estrutura populacional (Jurisch et al. 2012).

$$p(n) = \frac{(n/\text{scale})^{\text{shape}-1} \exp(-n/\text{scale})}{\Gamma(n)\text{scale}}$$

onde, $\Gamma(n)$ é a função gamma.

ZSM (m, θ): As equações de nascimento-morte-imigração da teoria neutra unificada podem ser resolvidas para produzir o que é denominado distribuição multinomial de somatório zero (ZSM) (Hubbell 2001; Etienne 2005; McGill 2011), apesar da premissa de somatório zero não ser fundamental (Etienne et al. 2007). Possui dois parâmetros, a taxa de especiação (θ) e a probabilidade de indivíduos imigrarem da metacomunidade para a comunidade local (m). Na prática estes valores são impossíveis de mensurar, então, θ e m são estimados usando máxima verossimilhança e métodos combinatórios (Etienne 2005).

Apêndice II – Figuras

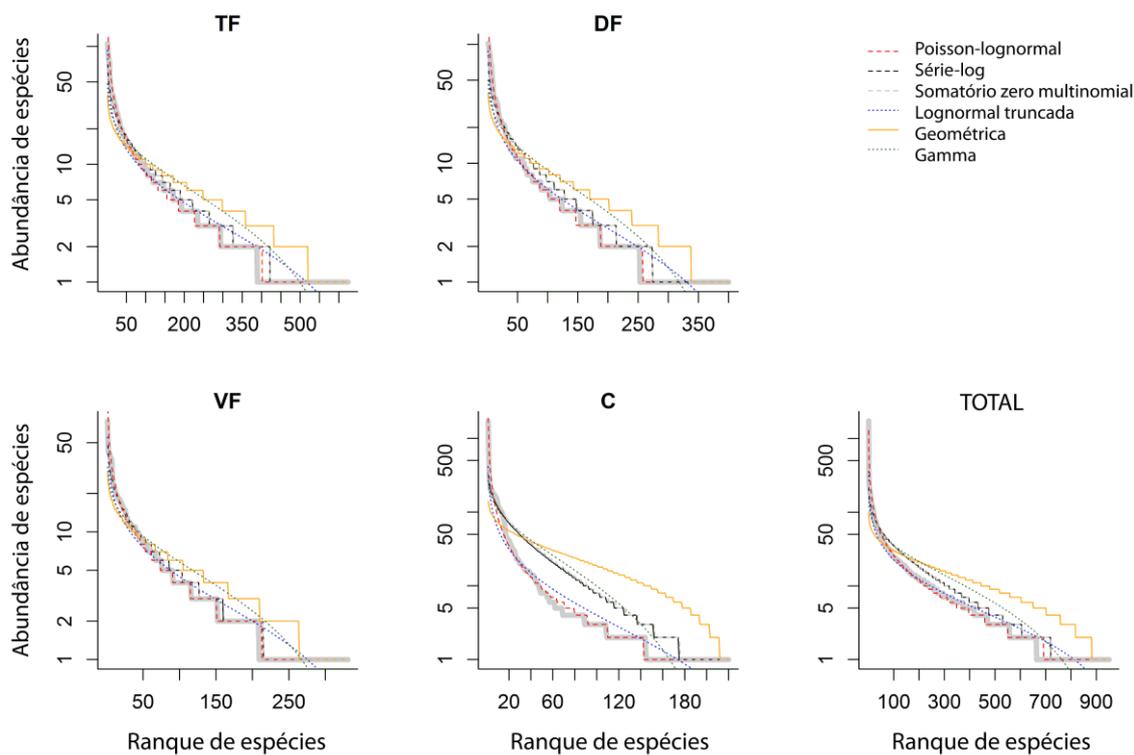


Figura S1. Distribuições do ranque de abundância das espécies arbóreas observadas em quatro habitats florestais no alto Rio Madeira, sudoeste da Amazônia brasileira. TF= floresta de terra firme, DF= floresta de terra firme de transição com distúrbios, VF= floresta de várzea, C= campinaranas, TOTAL= conjunto total de espécies dos habitats agrupadas.

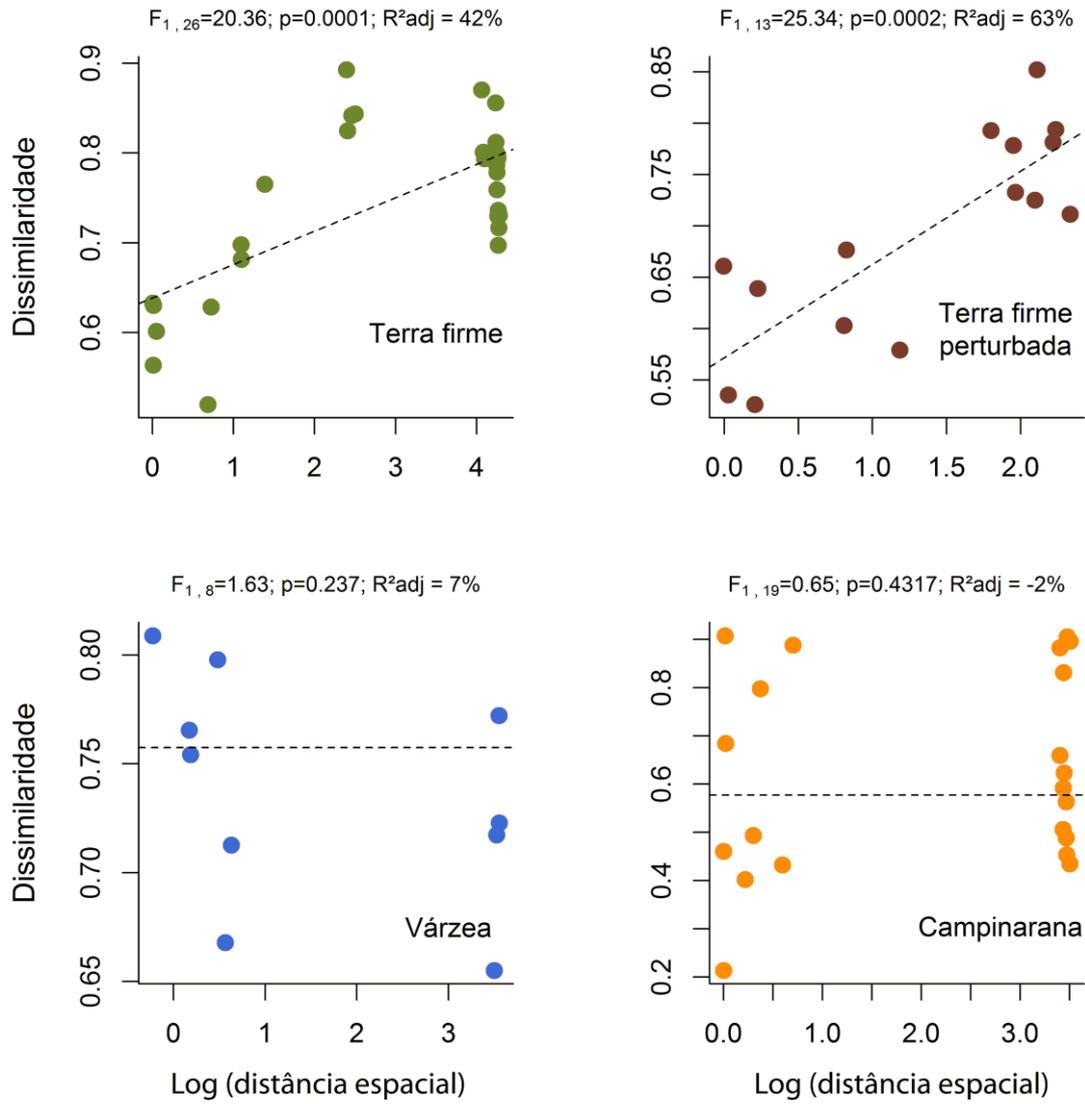


Figura S2. Dissimilaridades na estrutura arbórea entre pares de unidades amostrais e o logaritmo da distância espacial (km) em quatro habitats florestais no alto Rio Madeira, sudoeste da Amazônia brasileira.

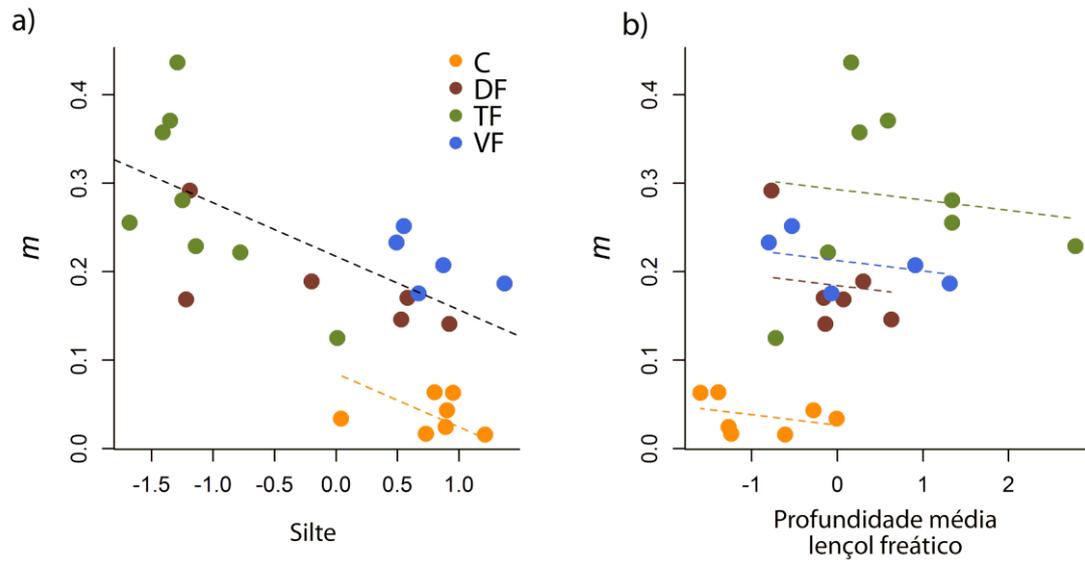


Figura S3. Correlação entre a imigração ou parâmetro m da UNTB e as principais variáveis do gradiente ambiental (valores padronizados) em parcelas nos quatro habitats florestais no alto Rio Madeira, sudoeste da Amazônia brasileira. (a) Conteúdo de silte do solo: $F_{4,21}=21,74$, $p<0,0001$, $R^2_{ajust}=76,8\%$. (b) Profundidade média anual do lençol freático: $F_{4,21}=13,99$, $p<0,0001$, $R^2_{ajust}=67,5\%$.

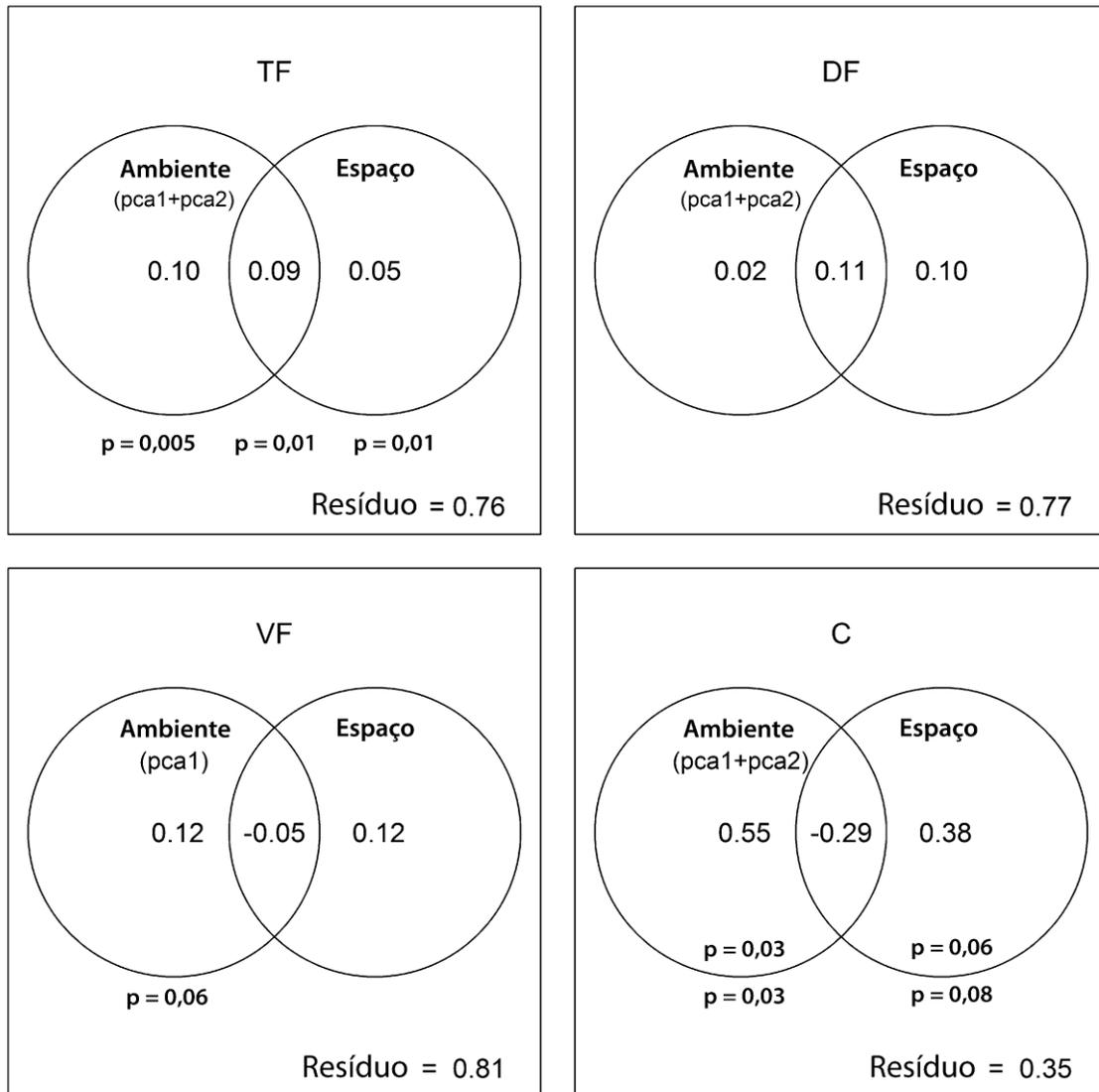


Figura S4. Partição de variância de quatro habitats florestais no alto Rio Madeira, sudoeste da Amazônia brasileira, indicando os efeitos das variáveis ambientais (eixos da PCA) e a distância geográfica. (TF) floresta de *terra firme*: pca1= profundidade média anual do lençol freático, pca2= saturação de bases; (DF) floresta de terra firme de transição com distúrbios: pca1= silte, pca2= saturação de bases; (VF) floresta de várzea: pca1= saturação de bases, pca2= profundidade média anual do lençol freático; (C) campinarana: pca1= profundidade média anual do lençol freático+silte, pca2= saturação de bases. A significância das frações testáveis é indicada dentro dos diagramas para os efeitos puros, e fora dos diagramas para efeitos compartilhados: a+b; a+b+c; b+c (a=ambiente, b=ambiente+espaço, c=espaço).

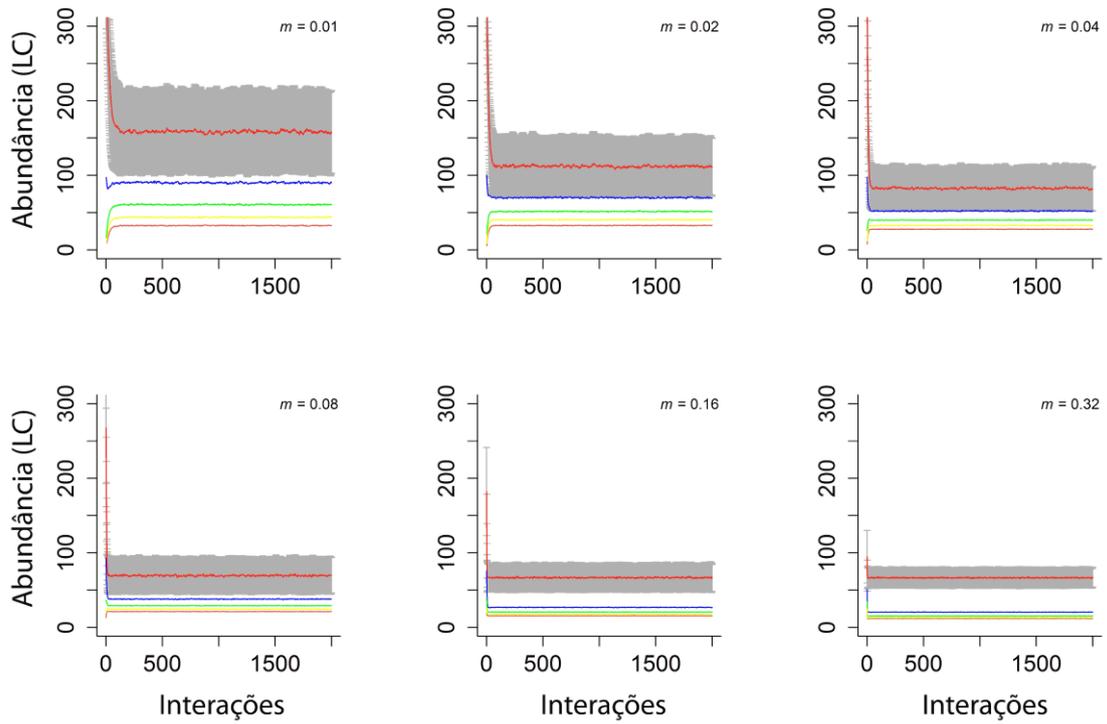


Figura S5. Abundância média das primeiras cinco espécies, não nomeadas, nas distribuições do ranque de abundância de 1.000 comunidades teóricas (LC) em cada ciclo da dinâmica neutra (2.000 interações). Intervalos de confiança 95% são indicados para as estimativas de abundância média da 1ª espécie no ranque (cinza).

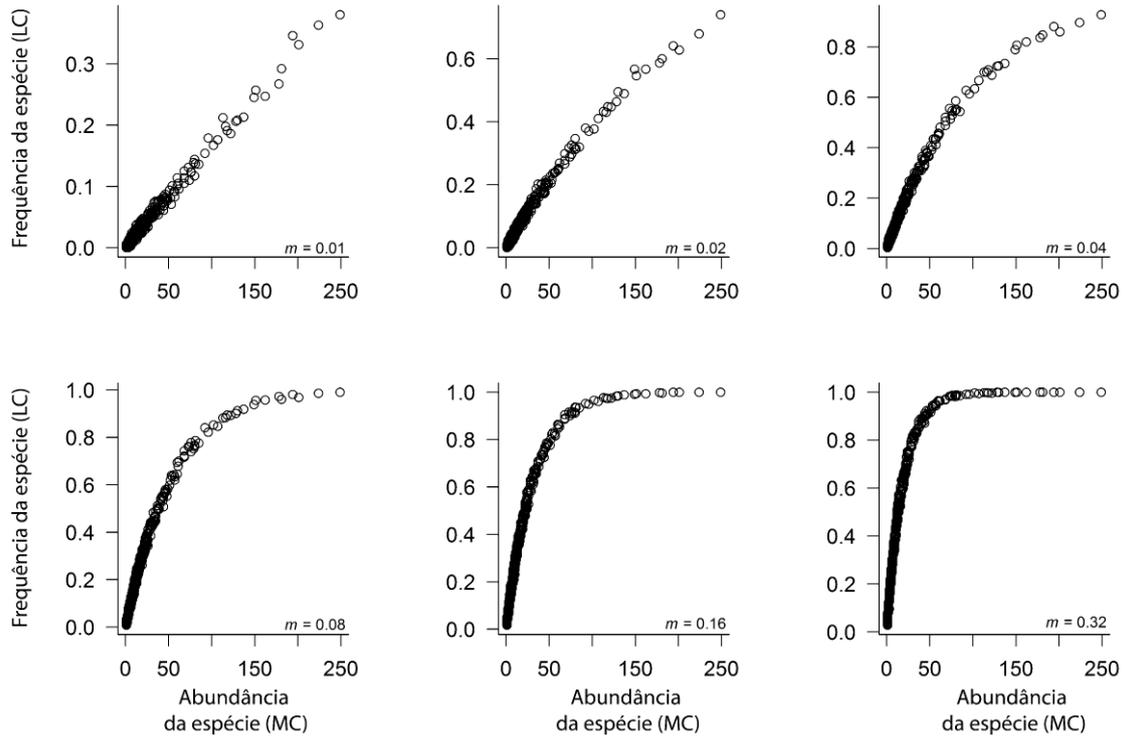


Figura S6. Relação entre a abundância da espécie na metacomunidade (MC) e a frequência em 1.000 comunidades teóricas (LC). As comunidades neutras teóricas foram montadas no contexto da UNTB, com diferentes probabilidades de imigração (m) a partir do conjunto de espécies da metacomunidade.

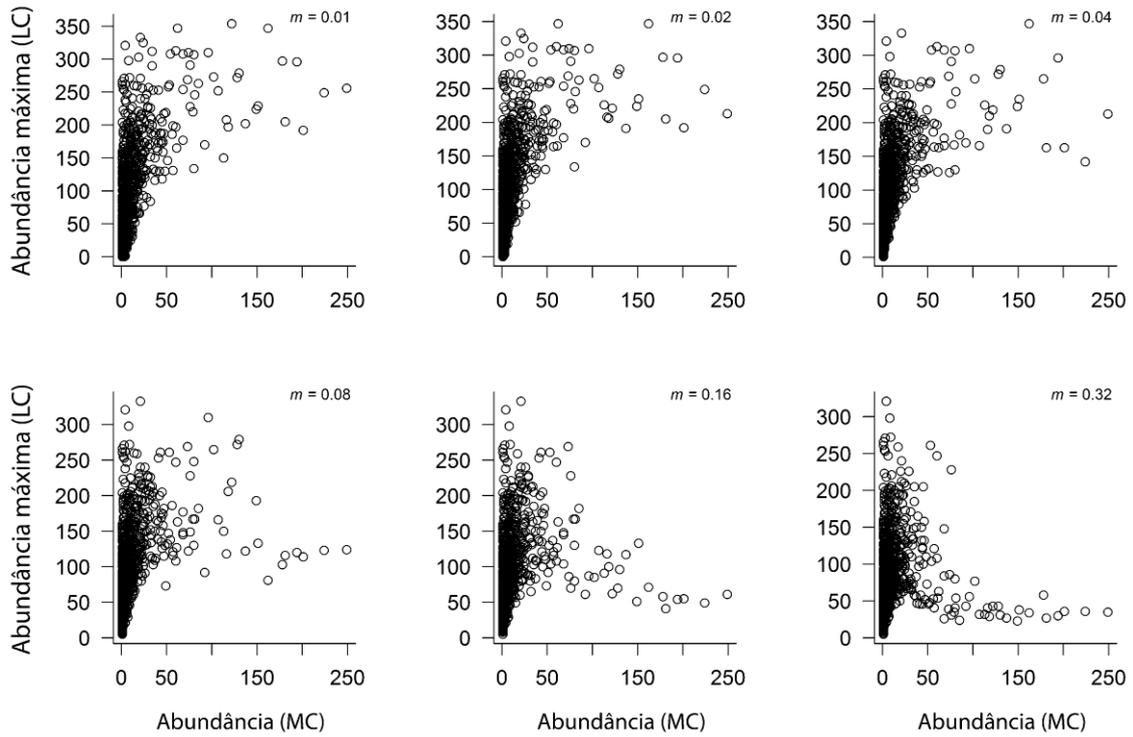


Figura S7. Relação entre a abundância de espécies na metacomunidade (MC) e a abundância máxima da espécie em 1.000 comunidades teóricas (LC). As comunidades neutras teóricas foram montadas no contexto da UNTB, com diferentes probabilidades de imigração (m) a partir do conjunto de espécies da metacomunidade.

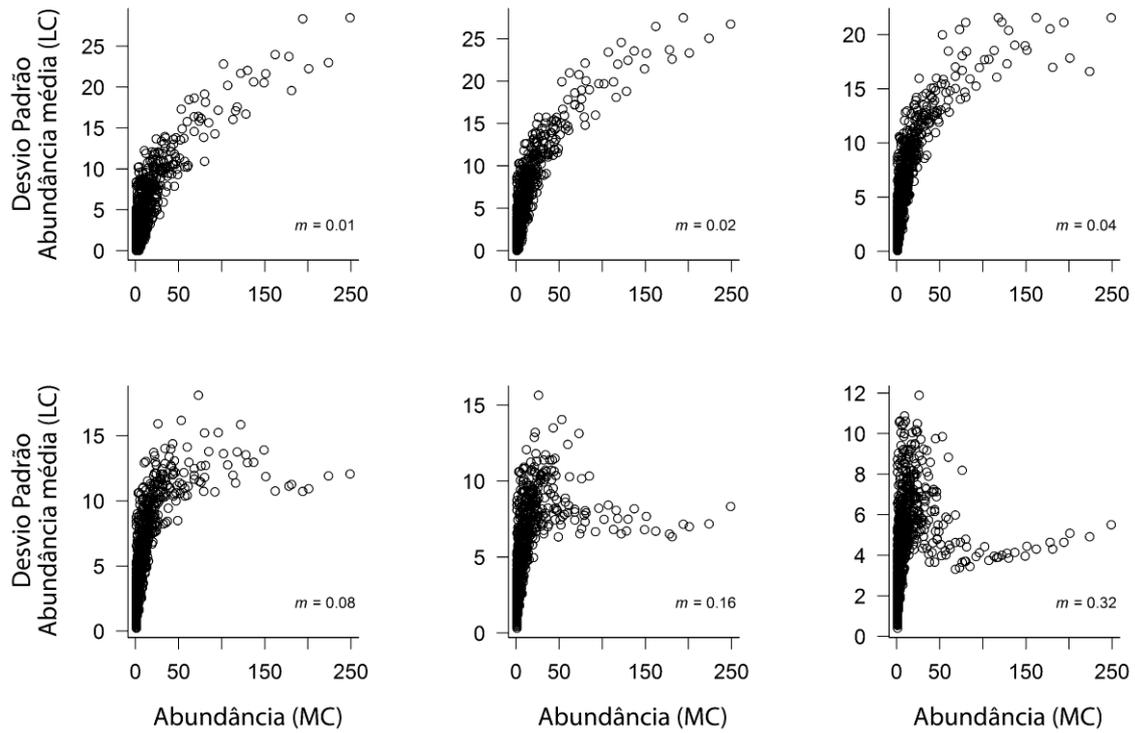


Figura S8. Abundância de espécies na metacomunidade (MC) correlacionada com o desvio padrão da abundância média estimada para espécies em 1.000 comunidades locais teóricas (LC). As comunidades neutras teóricas foram montadas no contexto da UNTB, com diferentes probabilidades de imigração (m) a partir do conjunto de espécies da metacomunidade.

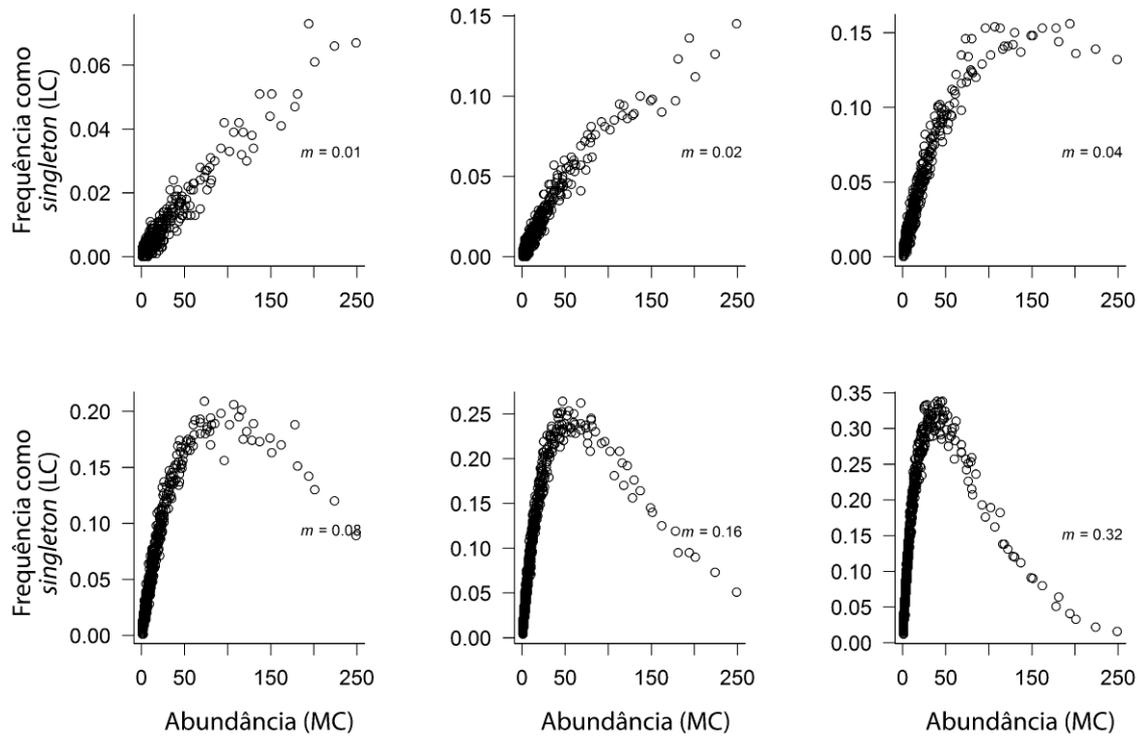


Figura S9. Relação entre abundância da espécie na metacomunidade (MC) e a frequência que a espécie ocorre como *singleton* (apenas um indivíduo) em 1.000 comunidades locais teóricas (LC). As comunidades neutras teóricas foram montadas no contexto da UNTB, com diferentes probabilidades de imigração (m) a partir do conjunto de espécies da metacomunidade.

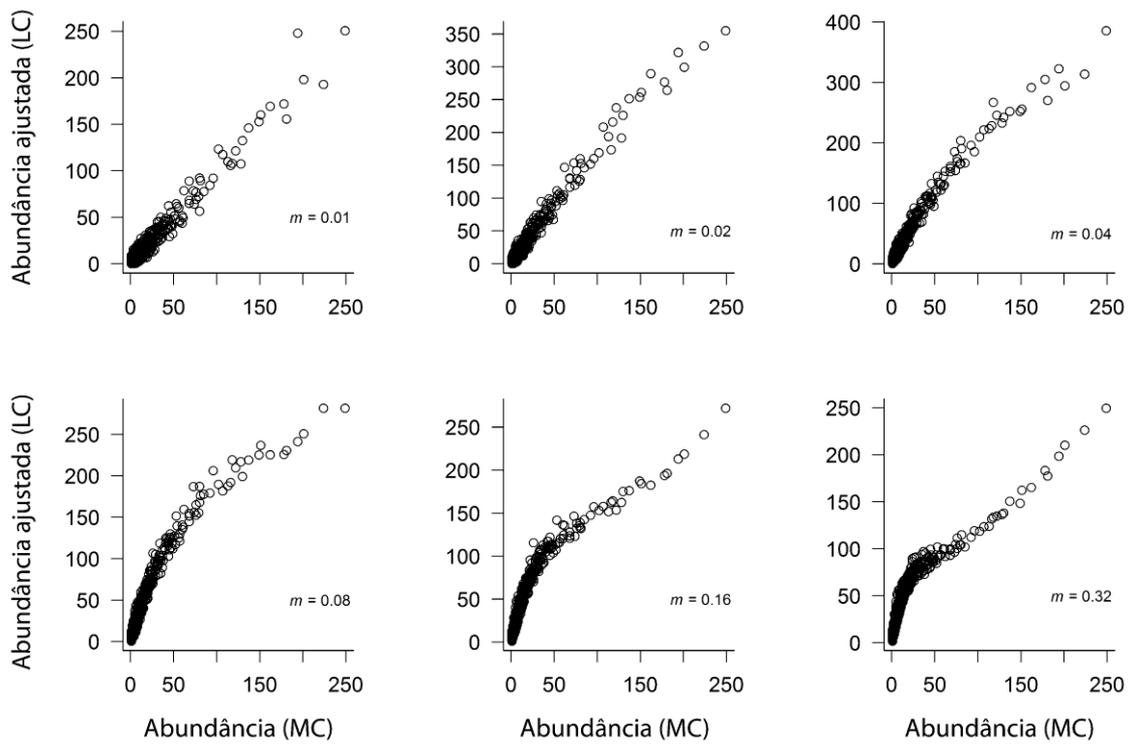


Figura S10. Relação entre a abundância das espécies na metacomunidade (MC) e a abundância média ajustada, ponderada pelo número total de indivíduos na metacomunidade, em 1.000 comunidades locais teóricas (LC). As comunidades neutras teóricas foram montadas no contexto da UNTB, com diferentes probabilidades de imigração (m) a partir do conjunto de espécies da metacomunidade.

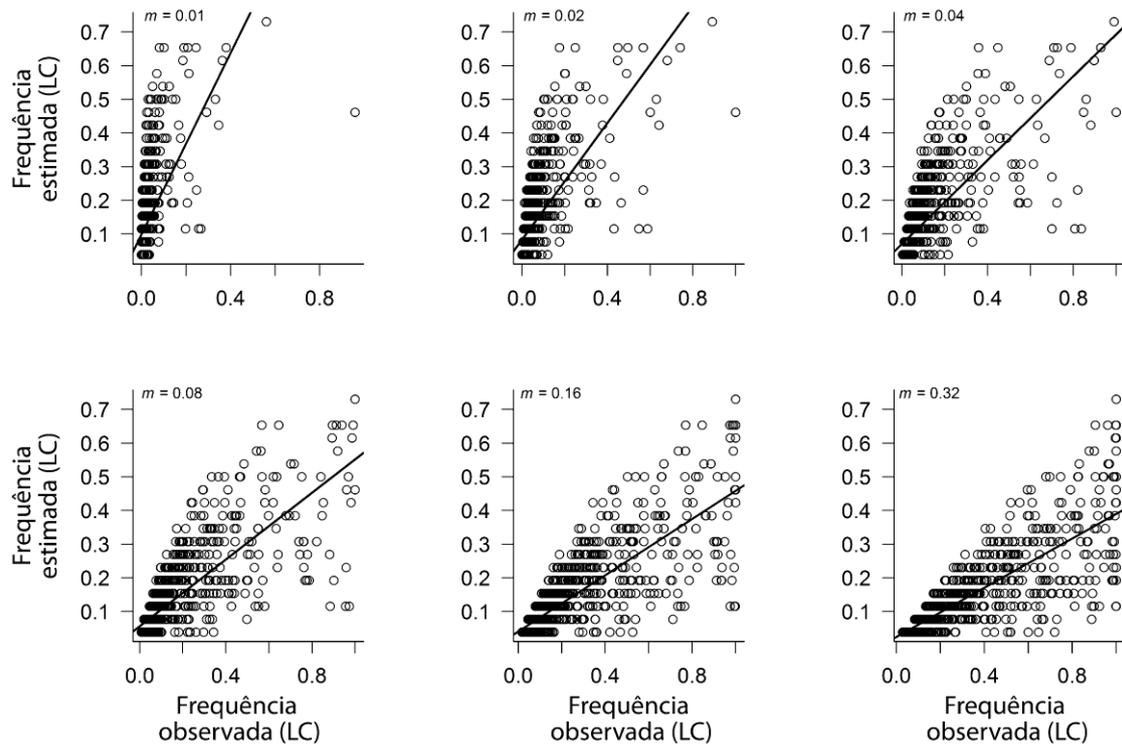


Figura S11. Frequência da espécie observada em quatro habitats florestais na bacia do alto Rio Madeira correlacionada frequência estimada em 1.000 comunidades locais teóricas (LC). As comunidades neutras teóricas foram montadas no contexto da UNTB, com diferentes probabilidades de imigração (m) a partir do conjunto de espécies da metacomunidade.

Capítulo 4

Dinâmica de comunidades arbóreas na área de influência do reservatório da UHE Jirau, bacia do alto Rio Madeira

Resumo

Nas duas últimas décadas houve renovado interesse em explorar o potencial hidrelétrico dos rios Amazônicos, com considerável aumento no número de empreendimento de grande porte em operação e em fase de planejamento. O objetivo do presente estudo foi avaliar as respostas da dinâmica de comunidades arbóreas aos efeitos do reservatório da hidrelétrica de Jirau, que entrou em operação em 2013, na bacia do alto Rio Madeira. A composição, estrutura e a dinâmica de comunidades foram examinadas em dois biênios, no período anterior e posterior ao alagamento, em quatro habitats florestais na área de influência do reservatório: campinarana, floresta de várzea, floresta de terra firme e floresta de terra firme de transição com distúrbios. Foi examinada a resposta da taxa de mortalidade aos efeitos das alterações ambientais provocados pelo alagamento artificial. A diferença na profundidade média do lençol freático entre o período anterior e após o enchimento do reservatório foi o fator determinante da mortalidade arbórea. A área de remanso do reservatório alterou a composição, estrutura e dinâmica dos quatro tipos principais de florestas encontradas nesta região do alto Rio Madeira. O alagamento foi intenso em parcelas na floresta de várzea, que exibiram alta mortalidade, mas em algumas áreas com alagamento moderado ocorreu expressivo recrutamento de poucas espécies pioneiras. As campinaranas também sofreram alagamento, contudo, apresentaram baixa mortalidade e perda de espécies, exibindo maior resistência, em curto prazo, comparado com as florestas de várzea. As florestas de terra-firme na área de influência direta do reservatório sofreram impacto severo, com alta mortalidade e praticamente nenhum recrutamento. Estas respostas diferenciadas refletem mecanismos de tolerância ou adaptações das espécies de campinaranas ao alagamento, uma vez que o lençol freático é naturalmente mais superficial neste habitat. A conservação dos habitats na área de influência do reservatório deve considerar a manutenção do regime de alagamento artificial incorporando maior sazonalidade de inundação. Dessa forma, seriam mantidas condições mais próximas ao pulso de inundação regular da bacia hidrográfica, facilitando a regeneração, recrutamento e estabelecimento nos habitats afetados.

Palavras-chave: Mudanças florística, mudança estrutural, monitoramento da vegetação, mortalidade, recrutamento, floresta Amazônica.

Introdução

A expansão da demanda energética vem causando aumento considerável no número de empreendimentos hidrelétricos de grande porte e ameaçando as principais bacias hidrográficas que abrigam grande parte da biodiversidade do planeta (Zarfl et al. 2015). A partir do ano 2001 também foi intensificada a demanda energética do Brasil, quando então houve renovado interesse nos projetos de hidroelétricas (Carvalho 2006). Na bacia Amazônica existem pelo menos 154 grandes barragens em operação e 21 em construção (Castello & Macedo 2015). As barragens hidrelétricas na bacia Amazônica possuem histórico polêmico (Junk & Mello 1990) e suscitaram controvérsias sobre seus impactos, entre eles, os de natureza ecológica e social (Fearnside 1989; Fearnside 2001; Fearnside 2005a; Finer & Jenkins 2012).

Quando o reservatório do empreendimento hidrelétrico é construído a vazão do rio é regulada de acordo com os planos de operação, com taxa máxima constante, ou são alterados de acordo com o cronograma variável, com taxas acima desta constante. Quando a entrada excede a saída, o armazenamento aumenta, elevando o nível do reservatório e inundando os locais a montante da barragem. Dessa forma, o fluxo natural do rio e o pulso de inundação sofrem alterações na frequência e intensidade regular (Junk et al. 1989). Este pulso de inundação é a força que direciona o ecossistema da planície de inundação e mantém seu equilíbrio dinâmico. Assim, o ecossistema responde às taxas de elevação e drenagem, bem como a amplitude, duração, frequência e regularidade dos pulsos (Junk et al. 1989). Pulsos imprevisíveis (em rios de baixa ordem) impedem a adaptação de organismos, mas por outro lado, pulsos regulares permitem que os organismos desenvolvam adaptações e estratégias para utilização eficiente dos habitats e recursos (Junk et al. 1989).

Alguns empreendimentos hidrelétricos na Amazônia já mostraram que além dos impactos sociais, ocorrem custos ambientais substanciais, como a perda de floresta, perda de habitats e emissão de gases estufa (Fearnside 2001). As barragens provocam diversas alterações no meio físico, que incluem a elevação do lençol freático no entorno do reservatório, realocação das margens do rio, menor variação sazonal, deposição e translocação de nutrientes e ruptura na conectividade dos ecossistemas (Fearnside 2001; Shafroth et al. 2002; Finer & Jenkins 2012). Em longo prazo, tais alterações podem

afetar a diversidade e a estrutura da vegetação no entorno do reservatório e da floresta de terra firme adjacente (Fearnside 2001; Parolin & Wittmann 2010). No entanto, tais variações não serão imediatas e ocorrerão de acordo com a dinâmica ecológica local e a capacidade de adaptação das espécies.

O presente estudo tem como objetivo avaliar as mudanças florísticas, estruturais e taxas de recrutamento e mortalidade em resposta aos impactos dos dois primeiros anos de operação do reservatório de Jirau, na bacia do alto Rio Madeira, sudoeste da Amazônia brasileira. As seguintes questões orientaram o estudo: (i) Como o estabelecimento do reservatório afetará a variação na composição e estrutura florística de espécies arbóreas? (ii) Qual efeito das alterações ambientais do reservatório na sobrevivência das árvores?

Métodos

A primeira etapa do monitoramento da vegetação ocorreu no segundo semestre de 2011, de acordo com o protocolo descrito na introdução geral (Capítulo 1). A estrutura da vegetação foi reavaliada em 2013, antes do enchimento do reservatório, e em 2015 após o início das operações do empreendimento. Os indivíduos ingressantes foram amostrados utilizando a mesma metodologia da primeira medição, recebendo numeração própria e marcação do ponto de medição. Não foi possível realizar a reamostragem em duas parcelas de terra firme no intervalo intermediário de monitoramento em 2013, devido aos efeitos antecipados do alagamento decorrente da cheia histórica do Rio Madeira. O enchimento foi iniciado no segundo semestre de 2013 e coincidiu com evento extremo de cheia, ocorrido em dezembro daquele ano, o maior em 100 anos de registros históricos na bacia do Rio Madeira. Estes eventos resultaram no gradiente de inundação dentro dos habitats das comunidades arbóreas na área de influência do reservatório, com 17 parcelas afetadas e 9 não afetadas.

A dinâmica da vegetação arbórea foi examinada a partir das taxas anuais médias de mortalidade e de recrutamento e as taxas anuais médias de ganho (ou acréscimo) e de perda (ou decréscimo) em área basal, utilizando modelos exponenciais (Sheil et al. 1995; Sheil et al. 2000). Segundo estes autores o cálculo dessas variáveis deve considerar mudanças no tamanho da comunidade por intervalo de tempo em proporção

constante ao tamanho inicial da comunidade. As equações utilizadas são descritas abaixo:

$$M = 1 - (1 - [N_0 - N_t] / N_0)^{1/t} \quad (\text{Mortalidade})$$

$$R = 1 - (1 - N_r / N_t)^{1/t} \quad (\text{Recrutamento})$$

$$P = 1 - (1 - (AB_0 - AB_m - AB_d) / AB_0)^{1/t} \quad (\text{Perda})$$

$$G = 1 - (1 - (AB_r + AB_g) / (AB_r + AB_g + AB_t))^{1/t} \quad (\text{Ganho})$$

Onde:

M - taxa anual média de mortalidade;
R - taxa anual média de recrutamento;
G - taxa anual média de ganho;
P - taxa anual média de perda;
N₀ - número de árvores do primeiro levantamento;
N_t - número de árvores do segundo levantamento
m - número de árvores mortas;
r - número de árvores recrutadas;
t - tempo decorrido entre os dois levantamentos;
AB₀ - área basal do primeiro levantamento;
AB_t - área basal do segundo levantamento;
AB_m - área basal das árvores mortas;
AB_r - área basal das árvores recrutadas;
AB_d - decréscimo em área basal das árvores sobreviventes;
AB_g - incremento em área basal das árvores sobreviventes.

Calculamos as taxas de mudança líquida no período, usando as seguintes fórmulas (Korning & Balslev 1994):

$$Ch_N = (N_t / N_0)^{1/t} - 1$$

$$Ch_{AB} = (AB_t / AB_0)^{1/t} - 1$$

Onde:

Ch_N - taxa de mudança líquida em número de árvores;
Ch_{AB} - taxa de mudança líquida em área basal.

As alterações na composição e estrutura florística após o enchimento do reservatório foram examinadas usando dendrogramas com método de agrupamento UPGMA para classificação hierárquica e ordenação não hierárquica com a técnica de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) (Legendre & Legendre 2012).

Assim como no Capítulo 1 os dados foram separados em termos de composição florística utilizando a ocorrência (presença/ausência) e estrutura utilizando a abundância relativa e biomassa aérea relativa, padronizadas pela divisão do valor encontrado para cada espécie pelo total da parcela. No cálculo das dissimilaridades foi aplicado o índice de Sørensen na matriz de composição florística e o índice de Bray-Curtis nas matrizes de estrutura (abundância e biomassa aérea). A biomassa aérea (AGB) foi estimada com modelos preditivos (Chave et al. 2014), usando os diâmetros e alturas observadas e a densidade da madeira da base de dados disponível (Chave et al. 2009; Zanne et al. 2009), detalhado no Capítulo 2.

Comparamos as distribuições do ranque de abundância das espécies (RAD) (McGill et al. 2007) entre o período anterior e posterior ao enchimento do reservatório, nos habitats de floresta de terra firme, floresta de terra firme de transição com distúrbios, floresta de várzea e campinaranas. Ajustamos as distribuições empíricas com o modelo log-série (Fisher et al. 1943). As análises foram feitas usando funções disponíveis no pacote “*vegan*” (Oksanen et al. 2013) do ambiente estatístico R (R Development Core Team 2015). O número de famílias, gêneros e espécies indicadoras (Dufrêne & Legendre 1997) foi calculado com teste de significância por permutação com o pacote “*labdsv*” (Roberts 2015).

Caracterizamos a intensidade da inundação em cada parcela usando adaptação do índice de intensidade do alagamento (Wright et al. 2015), calculado como o somatório da altura da coluna d’água em cada dia que a parcela permaneceu inundada. O intervalo temporal de 10 meses foi utilizado para caracterizar o lençol freático no período anterior ao enchimento do reservatório e nos dois anos posteriores ao início da operação da hidrelétrica. Utilizei a média anual, a média do trimestre mais seco com lençol freático profundo (setembro-novembro), o trimestre de cheia (janeiro-março), bem como a diferença dessas estatísticas descritivas entre o período anterior e posterior ao enchimento do reservatório (Figura S1). As leituras foram feitas com piezômetros e os equipamentos usados para o acompanhamento do nível do lençol freático foram descritos na introdução geral (Capítulo 1). A calibração das medidas da profundidade do lençol freático foi necessária para incorporar a magnitude do alagamento acima do solo, uma vez que as medições dos sensores dentro dos piezômetros retratam o lençol freático até o nível do solo. Dessa forma, os registros da série temporal do nível do Rio Madeira foram disponibilizados pela ESBR em quatro regiões do reservatório (Figura S2) e

relacionados com a altitude das parcelas (Capítulo 1). Adicionalmente, foi mensurada a altura máxima do alagamento em algumas parcelas, registrada na marca uniforme de sedimentos no caule das árvores. Essa informação foi usada como o limiar para o ajuste das lacunas de dados do lençol freático com a série temporal do nível do rio, calibrada pela altitude da parcela.

Os modelos aditivos generalizados – GAM (Wood 2006) foram utilizados para examinar a resposta da taxa de sobrevivência arbórea aos efeitos das alterações no lençol freático, altitude acima do nível do mar e intensidade de inundação. As unidades amostrais foram categorizadas em dois grupos, parcelas alagadas dentro da área de influência direta do reservatório na cota de altitude ≤ 95 m e parcelas controle na área de influência indireta, com altitude > 95 m. As principais variáveis físico-químicas do solo foram mensuradas, incluindo textura, bases trocáveis, pH, matéria orgânica e Al, antes e após o estabelecimento do reservatório. As variáveis foram padronizadas para média zero e variância um. Ver procedimentos de coleta e análise das amostras de solos no Capítulo 1. A análise de componentes principais (PCA) foi utilizada para reduzir a dimensionalidade das variáveis ambientais e representar as alterações ambientais nas unidades amostrais após o alagamento.

Aplicamos modelos lineares de efeitos mistos (Zuur et al. 2009) para avaliar as respostas das variáveis ambientais testando a interação entre as áreas (controle e alagadas) e o período (antes e após o enchimento do reservatório). A identidade da parcela foi incluída como efeito aleatório para considerar o viés das medidas repetidas no tempo e a significância foi avaliada com o teste de máximo-verossimilhança, de acordo com os protocolos estabelecidos na literatura (Zuur et al. 2009), com o pacote “nlme” (Pinheiro et al. 2011), do ambiente estatístico R (R Development Core Team 2015).

Resultados

Foram amostrados 14.345 indivíduos arbóreos entre 2011-2015, abrangendo 1.016 espécies (635 determinadas), distribuídas em 308 gêneros e 79 famílias. Classificamos 381 morfotipos, dentre estes, identificamos 157 gêneros, 24 famílias e

quatro indeterminadas. Foram determinadas de 64 a 68% das espécies durante as etapas de monitoramento (Tabela 1).

A taxa de mortalidade média anual no período anterior ao enchimento da barragem em 2011-2013 foi de 2,48%, não houve diferença entre as áreas: área de influência direta=2,8%; área de influência indireta=1,95%, $F_{1,22}=1,28$; $p=0,27$ (Tabela 2). Após o enchimento da barragem em 2014-2015 a mortalidade média anual foi de 31%, contudo, foi maior nas áreas de influência direta=46,8% e menor na área de influência indireta=4,54%, $F_{1,22}=11,06$; $p<0,01$ (Tabela 3). Estes testes não incluem as duas parcelas de terra firme não amostradas no inventário intermediário de 2013 devido aos efeitos da cheia histórica que precedeu o primeiro alagamento do reservatório no mesmo período. Na parcela mais próxima ao rio (T1-P1) houve mortalidade total após os dois pulsos artificiais de alagamento e na parcela adjacente (T1-P2) houve mortalidade, mas com muita regeneração (Tabela 3).

As maiores taxas de mortalidade antes do enchimento do reservatório foram de 7-9% em duas comunidades de floresta de várzea. O efeito do alagamento foi intenso, com a mortalidade total de indivíduos em três comunidades, nos habitats de floresta de várzea, floresta de terra firme e floresta de terra firme de transição com perturbações. Nos locais severamente afetados, com sobrevivência de 15%, não houve regeneração e recrutamento, mas em várzeas onde a sobrevivência foi de 25-30% observamos taxa de recrutamento de indivíduos equivalente, a maior entre todas as comunidades (Tabela 3). No período anterior ao reservatório 21 espécies foram extintas localmente e após o alagamento 210 espécies foram extintas, a maior parte delas espécies raras e pouco abundantes na área (Figura 1).

Foram registradas 66 espécies caracterizadas com algum grau de ameaça (Apêndice I), entre elas, 35 espécies merecem mais atenção. As criticamente ameaçadas foram *Licania conferruminata* Prance, *Nycticalanthus speciosus* Ducke, *Pradosia decipiens* Ducke, *Pouteria pallens* T.D.Penn. Sete espécies classificadas como ameaçadas, destacando-se *Virola surinamensis* (Rol. ex Rottb.) Warb., *Pouteria minima* T.D.Penn., *Trichilia micropetala* T.D.Penn. e *Micropholis splendens* Gilly ex (Aubrév.), que ocorreram em abundância na área de influência do reservatório e foram dizimadas após o alagamento. Na floresta de várzea ocorreu a espécie ameaçada *Inga suberosa* T.D.Penn. com poucos indivíduos, mas todos mortos após o alagamento. Na floresta de

terra firme ocorreram duas espécies ameaçadas em pequena abundância e não foram afetadas pelo alagamento, *Rhodostemonodaphne recurva* van der Werff e *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze. Entre as 19 espécies classificadas como vulneráveis destacaram-se *Mezilaurus itauba* (Meisn.) Taub. ex Mez, *Bertholletia excelsa* Bonpl., *Trichilia schomburgkii* C.DC. e *Sorocea guilleminiana* Gaudich., com populações abundantes e alta mortalidade após o alagamento do reservatório. Outras espécies com pequenas populações e classificadas como vulneráveis também sofreram impacto do reservatório como *Hymenaea parvifolia* Huber, *Guarea trunciflora* C.DC., *Trichilia areolata* T.D.Penn. Cinco espécies foram classificadas em risco de ameaça, quatro delas ocorreram com populações pequenas severamente afetadas pelo alagamento, *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos, *Bowdichia virgilioides* Kunth, *Pouteria cicatricata* T.D.Penn., *Pouteria platyphylla* (A.C.Sm.) Baehni. Outras 31 espécies foram classificadas como baixo risco de ameaça, contudo, a maior parte possuía populações nas áreas de influência direta do reservatório e sofreram alta mortalidade.

Tabela 1. Número de indivíduos em diferentes níveis taxonômicos e aspectos da dinâmica das árvores monitorados na área de influência da hidrelétrica de Jirau, na bacia do alto Rio Madeira, antes do alagamento (2011-2013) e após o enchimento do reservatório (2015).

	2011	2013	2015
Espécies	947	937	767
Determinadas	608	601	519
Gêneros	297	296	273
Famílias	78	76	75
Morfotipos:	339	336	248
Apenas gênero	144	142	114
Apenas família	22	21	19
Indeterminadas	2	3	3
Número de indivíduos	12.975	11.644	8.209
Recrutadas	-	677	691
Mortos	-	550	4.893
Extinções locais	-	21	210

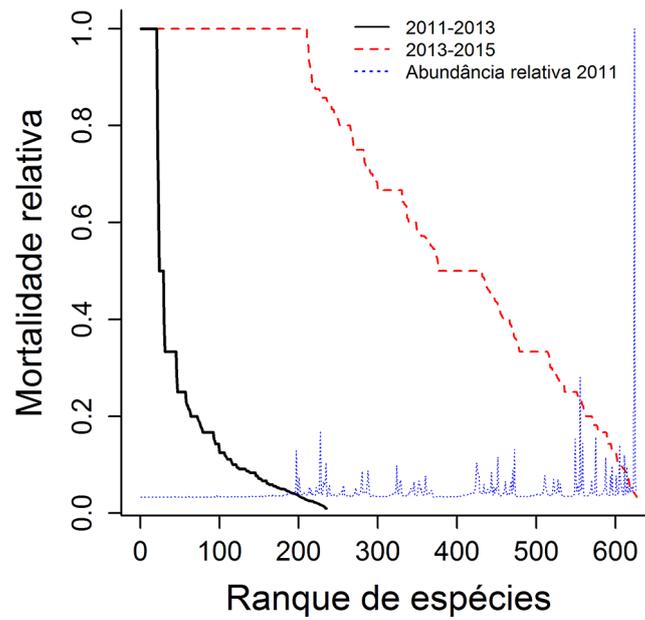


Figura 1. Mortalidade relativa de espécies arbóreas no período anterior ao reservatório em 2011-2013 e após o alagamento em 2013-2015, nas áreas de influência direta e indireta da UHE Jirau, bacia do alto Rio Madeira, Brasil. A abundância relativa em 2011 é indicada para as espécies do ranque de mortalidade após o alagamento do reservatório.

Tabela 2. Parâmetros demográficos e taxas anuais da dinâmica de comunidades arbóreas na área de influência da hidrelétrica de Jirau, alto Rio Madeira, antes do enchimento do reservatório (2011-2013). Parcelas=unidades amostrais; Fito=floresta de terra firme (TF), floresta de terra firme de transição com distúrbios (DF), floresta de várzea (VF) e campinarana (C); AI=área de influência direta (D) e indireta (I) do reservatório; N_0 =número de indivíduos no primeiro inventário; N_t = número de indivíduos no segundo inventário; m= indivíduos mortos; r= recrutadas; t= intervalo de tempo (anos) entre os inventários; AB_0 =área basal (m^2) no primeiro inventário; AB_t = área basal (m^2) no segundo inventário; AB_m = área basal (m^2) dos indivíduos mortos; AB_r = área basal (m^2) dos recrutadas; AB_d = perda em área basal; AB_g = ganho em área basal; M= taxa de mortalidade; R= taxa de recrutamento; G= ganho; P= perda, Chn= taxa anual de mudança líquida no número médio de árvores; Chab= taxa anual de mudança líquida em área basal média.

Parcelas	Fito	AI	No	Nt	m	r	t	AB₀	AB_t	AB_m	AB_r	AB_d	AB_g	M	R	G	P	Chn	Chab
T10-P1	VF	D	349	287	62	21	2,16	18,06	15,03	3,50	0,32	-0,08	0,55	0,09	0,03	0,03	0,53	-0,09	-0,08
T6-P1	VF	D	220	190	30	33	2,03	10,30	8,94	1,98	0,29	-0,07	0,69	0,07	0,08	0,05	0,55	-0,07	-0,07
T8-P3	C	D	768	719	49	41	2,04	16,09	15,62	1,10	0,43	-0,07	0,71	0,03	0,03	0,03	0,72	-0,03	-0,01
T4-P4	DF	I	245	230	15	47	2,16	4,63	5,26	0,05	0,56	-0,03	0,70	0,03	0,08	0,09	0,85	-0,03	0,06
T1-P5	DF	I	501	470	31	30	2,19	14,89	15,17	0,21	0,31	-0,06	0,56	0,03	0,03	0,02	0,84	-0,03	0,01
T6-P2	C	D	748	703	45	42	2,14	12,29	12,44	0,43	0,19	-0,09	0,67	0,03	0,03	0,03	0,77	-0,03	0,01
T8-P2	C	D	546	517	29	22	2,03	11,98	12,00	0,45	0,29	-0,09	0,56	0,03	0,02	0,03	0,78	-0,03	0,00
T5-P1	VF	D	379	358	21	11	2,22	20,84	20,98	0,69	0,15	-0,10	0,94	0,03	0,01	0,02	0,77	-0,03	0,00
T6-P3	C	D	542	519	23	32	1,86	13,66	13,60	0,52	0,63	-0,10	0,57	0,02	0,03	0,04	0,81	-0,02	0,00
T8-P1	VF	D	302	288	14	14	2,04	15,26	15,66	0,51	0,85	-0,05	0,95	0,02	0,02	0,05	0,80	-0,02	0,01
T11-P2	TF	I	531	509	22	17	1,93	15,55	14,91	1,01	0,21	-0,08	0,45	0,02	0,02	0,02	0,75	-0,02	-0,02
T11-P1	VF	I	488	468	20	16	1,94	16,44	16,13	1,05	0,22	-0,07	0,81	0,02	0,02	0,03	0,75	-0,02	-0,01
T4-P3	DF	D	539	515	24	31	2,16	13,42	13,39	0,66	0,11	-0,05	0,68	0,02	0,03	0,03	0,74	-0,02	0,00

T11-P4	TF	I	514	494	20	18	1,92	15,58	15,75	0,32	0,20	-0,05	0,54	0,02	0,02	0,02	0,86	-0,02	0,01
T4-P2	DF	D	436	418	18	25	2,16	14,95	15,20	0,50	0,04	-0,05	0,80	0,02	0,03	0,02	0,78	-0,02	0,01
T7-P1	VF	D	357	342	15	17	2,21	19,83	18,51	2,03	0,12	-0,06	0,77	0,02	0,02	0,02	0,64	-0,02	-0,03
T4-P5	DF	I	443	425	18	39	2,16	11,69	11,95	0,33	0,14	-0,05	0,64	0,02	0,04	0,03	0,79	-0,02	0,01
T10-P2	TF	D	586	570	16	22	1,92	11,76	11,92	0,11	0,07	-0,14	0,41	0,01	0,02	0,02	0,87	-0,01	0,01
T10-P5	C	D	675	656	19	26	2,06	11,13	11,44	0,22	0,22	-0,05	0,59	0,01	0,02	0,03	0,83	-0,01	0,01
T1-P4	DF	I	369	359	10	27	2,19	11,12	11,35	0,26	0,31	-0,04	0,53	0,01	0,03	0,03	0,81	-0,01	0,01
T11-P5	TF	I	398	389	9	31	1,91	15,23	15,40	0,46	0,32	-0,04	0,67	0,01	0,04	0,03	0,83	-0,01	0,01
T1-P3	TF	I	386	377	9	27	2,17	17,39	17,83	0,35	0,28	-0,02	0,81	0,01	0,03	0,03	0,83	-0,01	0,01
T10-P3	C	D	944	926	18	63	1,83	5,13	5,24	0,09	0,26	-0,09	0,30	0,01	0,04	0,05	0,84	-0,01	0,01
T10-P4	C	D	928	915	13	25	2,06	7,66	7,84	0,05	0,05	-0,07	0,29	0,01	0,01	0,02	0,87	-0,01	0,01
T1-P1	TF	D	403	-	-	-	-	17,09	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
T1-P2	TF	D	378	-	-	-	-	17,59	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabela 3. Parâmetros demográficos e taxas anuais da dinâmica de comunidades arbóreas em parcelas na área de influência da hidrelétrica de Jirau, alto Rio Madeira, após o enchimento do reservatório (2013-2015). Parcelas=unidades amostrais; Fito= floresta de terra firme (TF), floresta de terra firme de transição com distúrbios (DF), floresta de várzea (VF) e campinaranas (C); AI=área de influência direta (D) e indireta (I) da barragem; N_0 =número de indivíduos inventariados em 2013; N_t = número de indivíduos em 2015; m= indivíduos mortos; r= recrutas; t= intervalo de tempo (anos) entre os inventários; AB_0 =área basal (m^2) no primeiro inventário; AB_t = área basal (m^2) no segundo inventário; AB_m = área basal (m^2) dos indivíduos mortos; AB_r = área basal (m^2) dos recrutas; AB_d = perda em área basal; AB_g = ganho em área basal; M= taxa de mortalidade; R= taxa de recrutamento; G= ganho; P= perda, Chn= taxa anual de mudança líquida no número médio de árvores; Chab= taxa anual de mudança líquida em área basal média.

Parcelas	Fito	AI	No	Nt	m	r	t	AB_0	AB_t	AB_m	AB_r	AB_d	AB_g	M	R	G	P	Chn	Chab
T1-P1	TF	D	403	0	403	0	3,96	17,09	0,00	17,09	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	-1,00	-1,000
T4-P3	DF	D	546	0	546	0	2,00	13,50	0,00	13,50	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	-1,00	-1,000
T6-P1	VF	D	223	0	223	0	2,02	9,24	0,00	9,24	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	-1,00	-1,000
T4-P2	DF	D	443	6	437	0	2,01	15,24	0,20	15,04	0,00	0,00	0,00	0,88	0,00	0,00	0,01	-0,88	-0,885
T7-P1	VF	D	359	7	352	0	2,03	18,63	0,56	18,05	0,00	-0,02	0,00	0,86	0,00	0,00	0,02	-0,86	-0,822
T5-P1	VF	D	369	21	348	92	2,03	21,13	2,16	18,93	4,54	-0,08	0,03	0,76	0,56	0,43	0,05	-0,76	-0,675
T10-P1	VF	D	308	23	285	99	2,19	15,35	1,74	13,64	3,41	-0,02	0,06	0,69	0,53	0,39	0,05	-0,69	-0,629
T8-P1	VF	D	302	33	269	0	2,02	16,51	2,18	14,34	0,00	-0,04	0,05	0,66	0,00	0,01	0,07	-0,67	-0,632
T1-P2	TF	D	378	100	278	9	3,69	17,59	6,61	11,54	0,15	0,00	0,55	0,30	0,02	0,03	0,11	-0,30	-0,233
T10-P2	TF	D	592	384	208	8	2,07	11,99	10,10	2,33	0,36	-0,04	0,49	0,19	0,01	0,04	0,54	-0,19	-0,080
T6-P3	C	D	551	372	179	26	1,90	14,23	12,03	2,94	0,23	-0,06	0,79	0,19	0,04	0,04	0,56	-0,19	-0,085
T8-P3	C	D	760	550	210	31	1,74	16,05	14,22	2,16	0,18	-0,21	0,54	0,17	0,03	0,03	0,67	-0,17	-0,067

T10-P3	C	D	989	695	294	51	2,07	5,50	5,18	0,38	0,21	-0,15	0,22	0,16	0,03	0,04	0,68	-0,16	-0,029
T6-P2	C	D	745	581	164	14	1,66	12,63	11,68	0,98	0,11	-0,30	0,35	0,14	0,01	0,02	0,75	-0,14	-0,046
T4-P4	DF	I	277	215	62	56	1,73	5,82	5,04	1,11	0,77	-0,03	0,40	0,14	0,13	0,11	0,61	-0,14	-0,079
T10-P4	C	D	940	732	208	56	1,84	7,89	7,70	0,31	0,27	-0,13	0,26	0,13	0,04	0,04	0,79	-0,13	-0,013
T10-P5	C	D	682	553	129	31	1,84	11,66	10,66	1,32	0,35	-0,10	0,44	0,11	0,03	0,04	0,68	-0,11	-0,047
T8-P2	C	D	539	452	87	33	1,74	12,30	11,44	1,28	0,28	-0,10	0,53	0,10	0,04	0,04	0,72	-0,10	-0,040
T1-P5	DF	I	500	457	43	11	1,50	15,48	14,81	0,84	0,05	-0,11	0,29	0,06	0,02	0,02	0,84	-0,06	-0,029
T4-P5	DF	I	464	420	44	44	1,73	12,09	11,67	0,98	0,75	-0,05	0,60	0,06	0,06	0,06	0,76	-0,06	-0,020
T1-P4	DF	I	386	357	29	13	1,51	11,66	10,67	1,19	0,15	-0,06	0,27	0,05	0,02	0,03	0,77	-0,05	-0,057
T11-P1	VF	I	484	452	32	26	2,07	16,34	15,98	1,11	0,51	-0,10	0,86	0,03	0,03	0,04	0,72	-0,03	-0,011
T1-P3	TF	I	404	385	19	3	1,52	18,11	17,61	0,84	0,03	-0,09	0,42	0,03	0,01	0,02	0,86	-0,03	-0,018
T11-P4	TF	I	512	494	18	26	2,07	15,95	16,03	0,38	0,70	-0,08	0,55	0,02	0,02	0,04	0,82	-0,02	0,003
T11-P5	TF	I	420	407	13	25	2,07	15,72	15,74	0,47	0,46	-0,06	0,56	0,02	0,03	0,03	0,80	-0,02	0,001
T11-P2	TF	I	526	513	13	37	2,08	15,12	15,31	0,30	0,39	-0,08	0,57	0,01	0,03	0,03	0,83	-0,01	0,006

Os quatro habitats foram afetados de diferentes formas pelo alagamento como indicam os contrastes entre as curvas de abundância de espécies (Figura 2). As florestas de várzea foram mais impactadas com 66,7% de mortalidade média ($F_{3,20}=5,48$; $p<0,01$). A maioria das florestas de terra firme perturbada e transição estavam em áreas afetadas pelo remanso do reservatório, com mortalidade média de 36%. As florestas de terra firme conservadas situam-se em áreas mais altas, com mortalidade média de 5,2% (a taxa de mortalidade de terra firme sobe para 22% com a inclusão das duas parcelas não inventariadas em 2013).

As campinaranas foram intensamente alagadas na área de remanso do reservatório, contudo a mortalidade média foi de 14%. As florestas de várzea sofreram os maiores impactos na diversidade, área basal e biomassa aérea (Tabela 4), com perda de 55% das espécies, 69% da área basal/ha e 83% de biomassa aérea média/ha. As árvores sobreviventes em campinaranas apresentaram incremento 13% em DAP médio individual, 14% em altura média individual e 11% em biomassa aérea média individual no período posterior ao alagamento (Tabela 4).

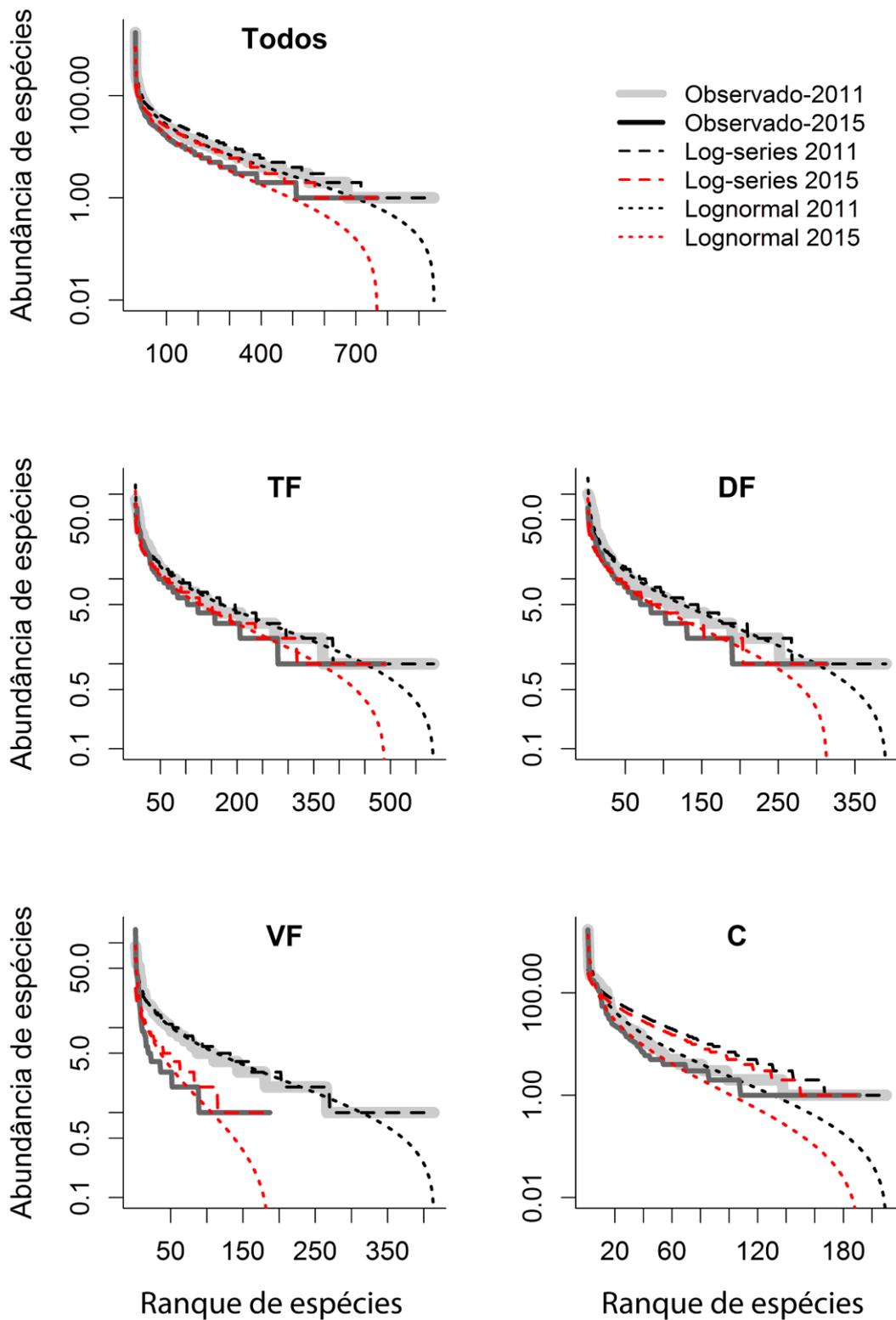


Figura 2. Distribuições de abundância de espécies em comunidades arbóreas na área de influência da hidrelétrica de Jirau, na bacia do alto Rio Madeira, Amazônia. TF= floresta de terra firme; DF= floresta de terra firme de transição com distúrbios; VF= floresta de várzea; C= campinarana; Todos= conjunto total dos indivíduos.

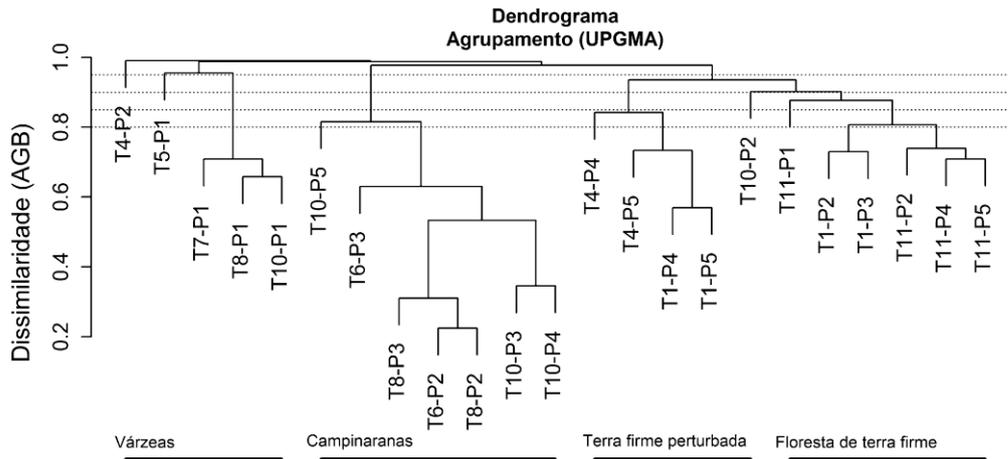
Tabela 4. Alterações nas estatísticas descritivas (razão 2015/2011) para métricas de diversidade em quatro formações vegetais, após o enchimento do reservatório da hidrelétrica de Jirau, na bacia do alto Rio Madeira. TF=floresta de terra firme, DF= floresta de terra firme de transição com distúrbios, VF=floresta de várzea, C=campinarana. Alfa de Fisher, DAP dos indivíduos (cm), altura (m), área basal-AB (m²), densidade da madeira (g cm⁻³), biomassa aérea – AGB (Mg), número de indivíduos, número de espécies com apenas uma ocorrência (*singletons*), número de espécies com apenas duas ocorrências (*doubletons*) e composição florística. *Valores máximos e mínimos indicados.

	TF		DF		VF		C	
	média	dp	média	dp	média	dp	média	dp
Alfa de Fisher (média/ha)	0,67 ±	1,63	0,71 ±	1,98	0,27 ±	2,11	0,81 ±	0,94
DAP máximo individual (média/ha)	0,81 ±	1,92	0,77 ±	2,21	0,50 ±	2,23	1,03 ±	1,03
DAP médio individual	1,03 ±	0,99	1,05 ±	0,95	0,99 ±	0,85	1,13 ±	1,02
DAP mediano	1,05	-	1,05	-	1,10	-	1,07	-
Altura máxima individual (média/ha)	0,82 ±	2,82	0,76 ±	3,51	0,70 ±	5,15	1,07 ±	0,97
Altura média individual	1,07 ±	1,06	1,10 ±	1,03	0,85 ±	1,08	1,14 ±	1,07
Altura mediana	1,09	-	1,20	-	0,71	-	1,26	-
AB máxima individual (média/ha)	0,76 ±	1,18	0,70 ±	1,25	0,39 ±	1,58	1,04 ±	1,07
AB média individual	1,33 ±	1,00	1,00 ±	1,00	0,80 ±	0,90	1,00 ±	1,50
AB mediana	0,91	-	0,91	-	1,43	-	1,00	-
AB (média/ha)	0,76 ±	2,15	0,62 ±	1,52	0,31 ±	1,64	0,96 ±	0,82
Densidade da madeira individual	1,02 ±	1,00	1,02 ±	1,08	0,85 ±	1,18	1,00 ±	1,10
AGB máxima individual (média/ha)	0,71 ±	1,12	0,62 ±	1,09	0,28 ±	1,09	1,00 ±	1,00

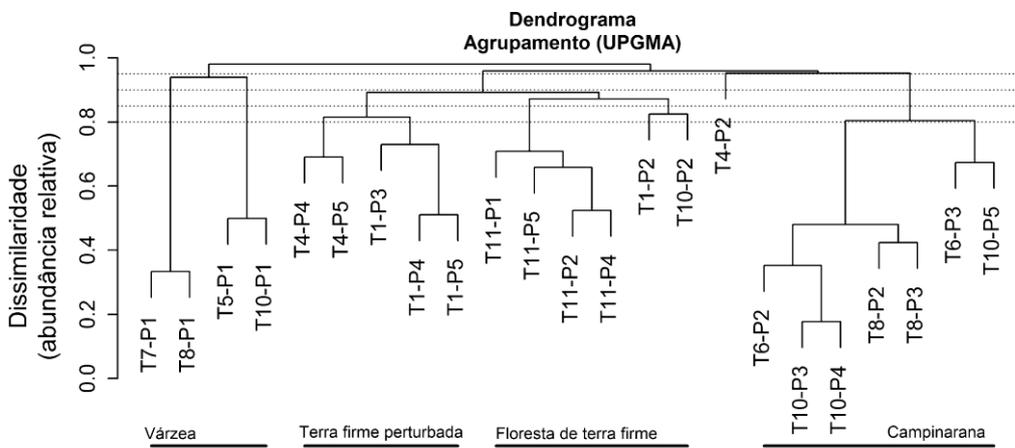
AGB média individual	1,00 ± 0,95	1,00 ± 0,96	0,68 ± 0,93	1,11 ± 1,05
AGB mediana	1,00 -	1,20 -	1,00 -	1,33 -
AGB (média/ha)	0,69 ± 1,23	0,54 ± 1,35	0,17 ± 1,07	0,85 ± 0,77
Abundância (max>min)*	0,94 > 0,29	0,87 > 0,02	0,98 > 0,03	0,83 > 0,73
Abundância (média/ha)	0,75 ± 2,45	0,62 ± 2,05	0,36 ± 2,04	0,81 ± 0,84
Singletons (max>min)*	1,47 > 0,22	1,23 > 1,48	2,02 > 0,14	1,16 > 1,00
Singletons (média/ha)	0,95 ± 5,67	0,91 ± 2,58	0,73 ± 3,11	1,08 ± 1,21
Doubletons (max>min)*	1,09 > 0,59	1,41 > 0,08	0,20 > 0,07	0,54 > 0,33
Doubletons (média/ha)	0,84 ± 2,53	1,02 ± 2,14	0,10 ± 0,32	0,69 ± 0,58
Total de Espécies	0,84 -	0,80 -	0,45 -	0,91 -
Total de Gêneros	0,90 -	0,88 -	0,62 -	0,93 -
Total de Famílias	0,89 -	0,90 -	0,76 -	0,88 -
Espécies (média/ha)	0,71 ± 3,39	0,65 ± 2,38	0,28 ± 2,13	0,81 ± 0,95
Gêneros (média/ha)	0,72 ± 3,34	0,65 ± 2,57	0,28 ± 2,23	0,83 ± 0,96
Famílias (média/ha)	0,71 ± 6,33	0,65 ± 5,71	0,30 ± 2,70	0,82 ± 1,14

No período anterior ao impacto a vegetação foi classificada em dois grandes grupos com 90% de dissimilaridade, campinaranas e florestas *sensu lato* (Capítulo 2). Após o impacto, observamos que as mudanças na composição, abundância e biomassa aérea foram maiores nas florestas de várzea, o que também implicou na formação de dois grupos, neste mesmo nível de dissimilaridade, o grupo de florestas de várzea e outro grupo maior com as comunidades de campinaranas, floresta de terra firme, conservada e floresta de terra firme de transição com perturbações (Figura 3).

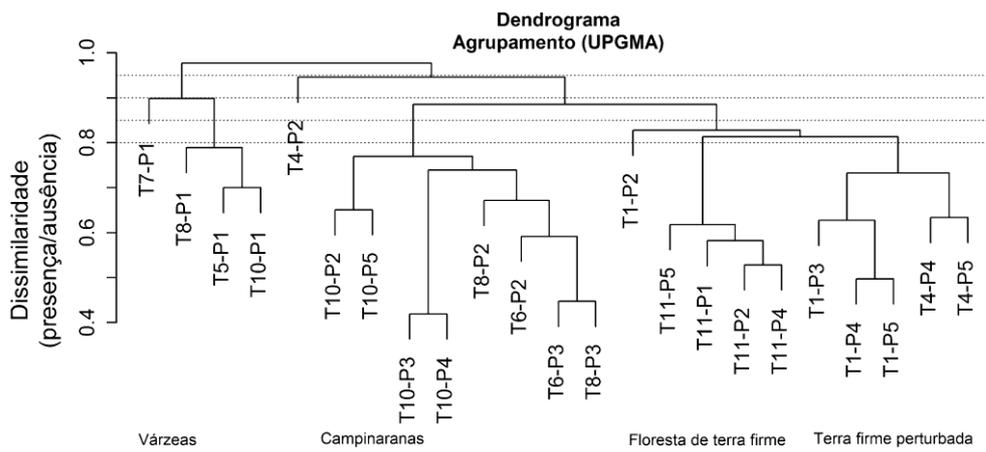
As florestas de várzea inundadas representaram a maior variação na vegetação após o impacto do reservatório em termos de dissimilaridade florística, abundância e funcionamento pelo estoque de carbono na biomassa aérea (Figura 4). Entre os habitats severamente afetados, podemos observar maior similaridade nas comunidades de campinaranas (Figura 4). Na área de remanso do reservatório a as florestas de terra firme perturbada, com histórico de queimadas ocasionais e corte seletivo de madeira, sofreram grandes alterações após o impacto do reservatório, principalmente em termos de composição de espécies. A congruência entre os escores das ordenações das parcelas antes e após o enchimento (Figura 4) é maior que esperada ao acaso, segundo análise de Procrustes, o que sugere que as mudanças na vegetação no conjunto de todas as comunidades não foram significativas: $m^2=0,361$, correlação= 0,799, $p<0,0001$ (biomassa aérea-AGB); $m^2= 0,405$, correlação= 0,771, $p<0,0001$ (abundância relativa) e $m^2=0,441$, correlação=0,748, $p<0,0001$ (ocorrência).



a)



b)



c)

Figura 3. Análise hierárquica de agrupamento de comunidades arbóreas na área de influência da hidrelétrica de Jirau na bacia do alto Rio Madeira, baseado nas matrizes de dissimilaridade: (a) biomassa aérea; (b) número de indivíduos; (c) composição florística. Os limiares de dissimilaridade são denotados pelas linhas horizontais, 95%, 90%, 85%, 80%.

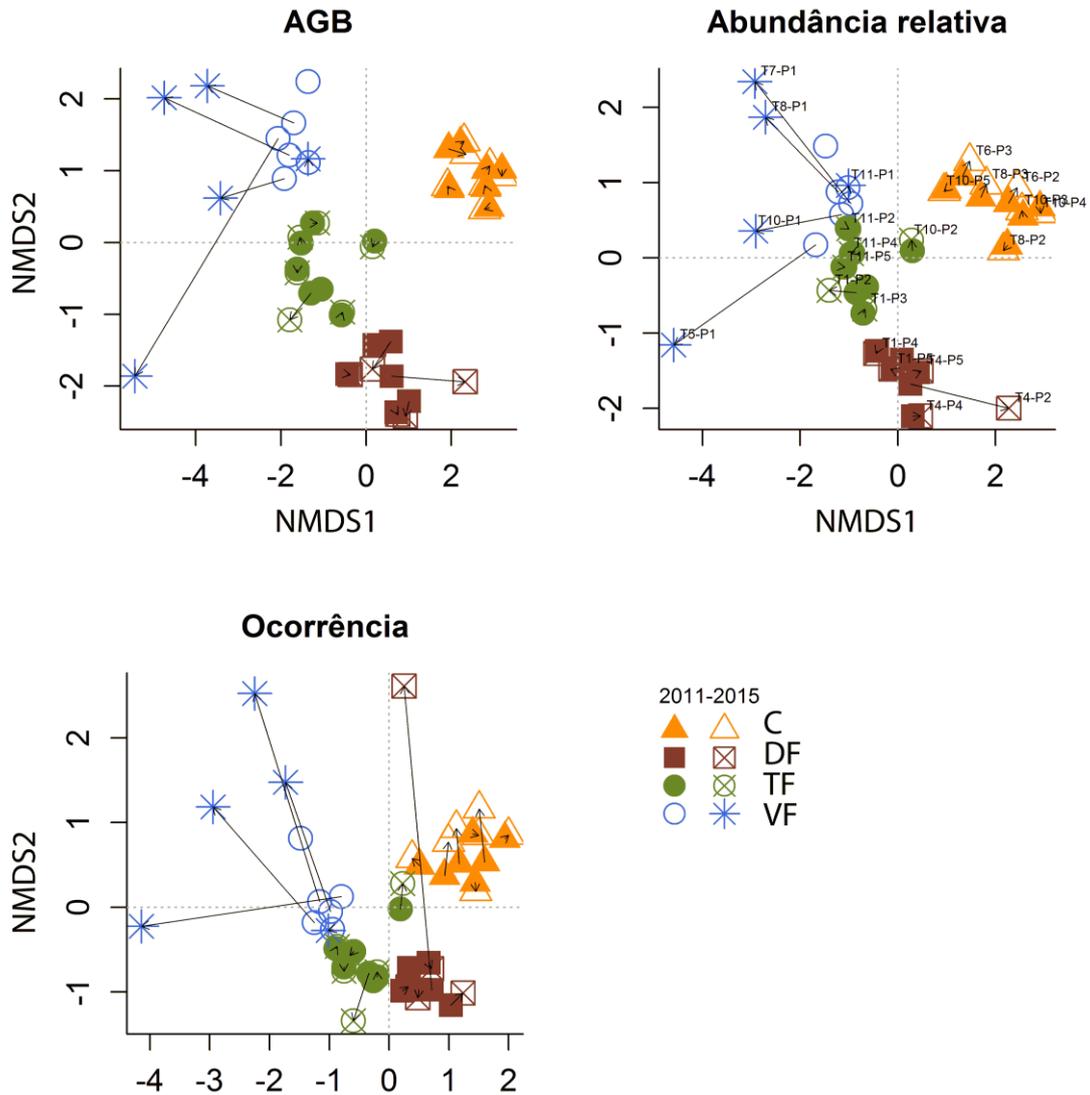


Figura 4. Escalonamento dimensional não-métrico (NMDS) de comunidades arbóreas amostradas na área de influência da hidrelétrica de Jirau, na bacia do Rio Madeira. C=campinarana, DF= floresta de terra firme com distúrbio, TF=floresta de terra firme, VF=floresta de várzea. Representações da biomassa lenhosa aérea-AGB, abundância relativa e ocorrência das espécies, antes do enchimento do reservatório (2011) e após o enchimento (2015).

Após o impacto da cheia apenas uma espécie, a palmeira *Attalea phalerata* Mart. ex Spreng., foi selecionada como indicadora significativa em habitat de floresta de várzea (Figura 5). As florestas de terra firme perturbada que sofreram alagamento também perderam muitas espécies, o que implicou em diminuição do número de espécies indicadoras (Figura 5). De forma geral, as famílias botânicas com maiores incrementos de diâmetro e menor variação média foram: Melastomataceae (*Miconia* spp., *Bellucia grossularioides* (L.) Triana, *Henriettea granulata* Berg ex Triana, Ochnaceae (*Ouratea discophora* Ducke), Urticaceae (*Cecropia ficifolia* Warb. ex Snehl.), Malpighiaceae (*Byrsonima punctulata* A.Juss.), Fabaceae (*Stryphnodendron duckeanum* Occhioni, *Tachigali* spp., *Cassia swartzioides* Ducke, *Inga* spp.) e Annonaceae (*Bocageopsis multiflora* (Mart.) R.E.Fr., *Duguetia flagellaris* Huber, *Xylopia frutescens* Aubl.

Destacou-se o crescimento em diâmetro de Hypericaceae (*Vismia guianensis* (Aubl.) Choisy), Vochysiaceae (*Vochysia* spp), Chrysobalanaceae (*Parinari parvifolia* Sandwith, *Couepia chrysocalyx* (Poepp. & Endl.) Benth. ex Hook. f., *Pagamea guianensis* Aubl., *Licania laxiflora* Fritsch), Myristicaceae (*Virola calophylla* Warb.), Sapotaceae (*Micropholis mensais* (Baehni) Aubrév.), Lacistemataceae (*Lacistema aggregatum* (P.J.Bergius) Rusby), Calophyllaceae (*Calophyllum brasiliense* Cambess.), Burseraceae (*Protium* spp.), Nyctaginaceae (*Neea floribunda* Poepp. & Endl.), Euphorbiaceae (*Hevea brasiliensis* (Willd. ex A.Juss.) Müll.Arg.), Lecythidaceae (*Gustavia poeppigiana* O.Berg, *Goupia glabra* Aubl., *Eschweilera* spp.), Moraceae (*Sorocea muriculata* Miq.), Violaceae (*Rinorea falcata* (Mart. ex Eichler) Kuntze, *Paypayrola grandiflora* Tul.) (Figura S3). O crescimento em diâmetro no período anterior ao alagamento foi maior em florestas de terra firme perturbadas (Figura S4) e diminuiu em todas as vegetações após o enchimento do reservatório ($F_{7, 19633}=17,78$, $p<0,0001$).

A diferença na profundidade média anual do lençol freático explicou 71,1% da taxa de mortalidade após o impacto do reservatório (Figura 6-a). As parcelas de campinara foram submetidas a diferentes intensidades de alagamento (IF), mas apresentaram baixa mortalidade e com pequena variação (Figura 6-b). As ordenações das unidades amostrais pelas características ambientais indicaram que a saturação de bases resumiu as variações ambientais nas parcelas no período anterior ao reservatório (Figura 7-a) e a textura do solo após o impacto do reservatório (Figura 7-b). O gradiente

ambiental das áreas alagadas sofreu alterações físicas no teor de silte e areia, alterações químicas de pH e concentração de alumínio, alterações no lençol freático, com diminuição da média anual e na estação seca (Figura 8).

As principais alterações nas propriedades físico-químicas do solo após a inundação estão relacionadas ao percentual de silte e saturação de bases (Figura 9). Dois principais tipos de mudanças ocorreram no solo de florestas de várzea e campinaranas, algumas parcelas sofreram diminuição na proporção de silte, outras, aumento na saturação de bases (Figura 9). Nas parcelas de floresta de terra firme conservada, inundadas após o enchimento do reservatório, a concentração de silte aumentou; em parcelas de floresta de terra firme de transição com distúrbios e que foram inundadas pelo reservatório a concentração de silte diminuiu. A inundação provocou diminuição na profundidade média do lençol freático, com mudanças associadas à intensidade da inundação (Figura S2), expressa pelo índice de intensidade de alagamento-IF (Figura 10). Ao todo 17 unidades amostrais sofreram inundação com o enchimento do reservatório, permanecendo em média 156 ± 50 dias alagadas (Figura S1).

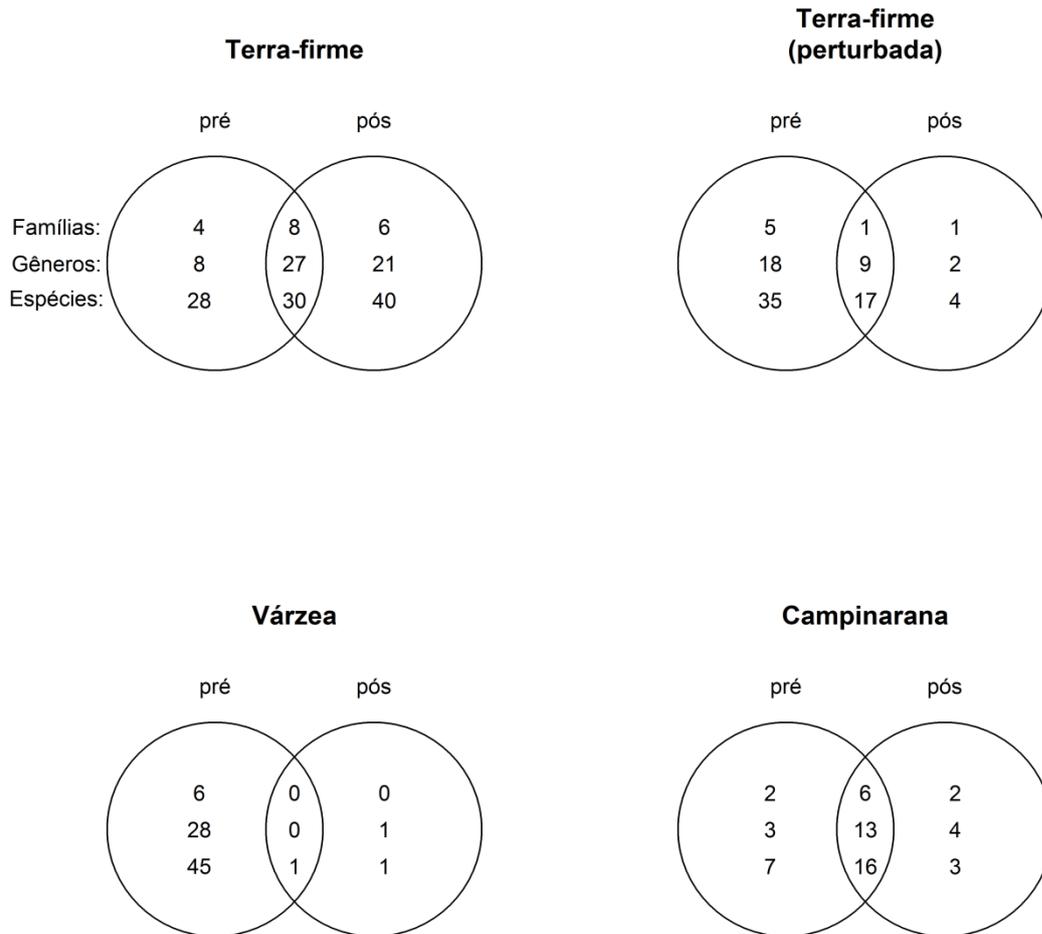


Figura 5. Número de famílias, gêneros e espécies arbóreas indicadoras em quatro vegetações na área de influência da hidrelétrica de Jirau, na bacia do alto Rio Madeira. Valores calculados para o período anterior ao enchimento do reservatório (pré-2011) e a após o enchimento do reservatório (pós-2015).

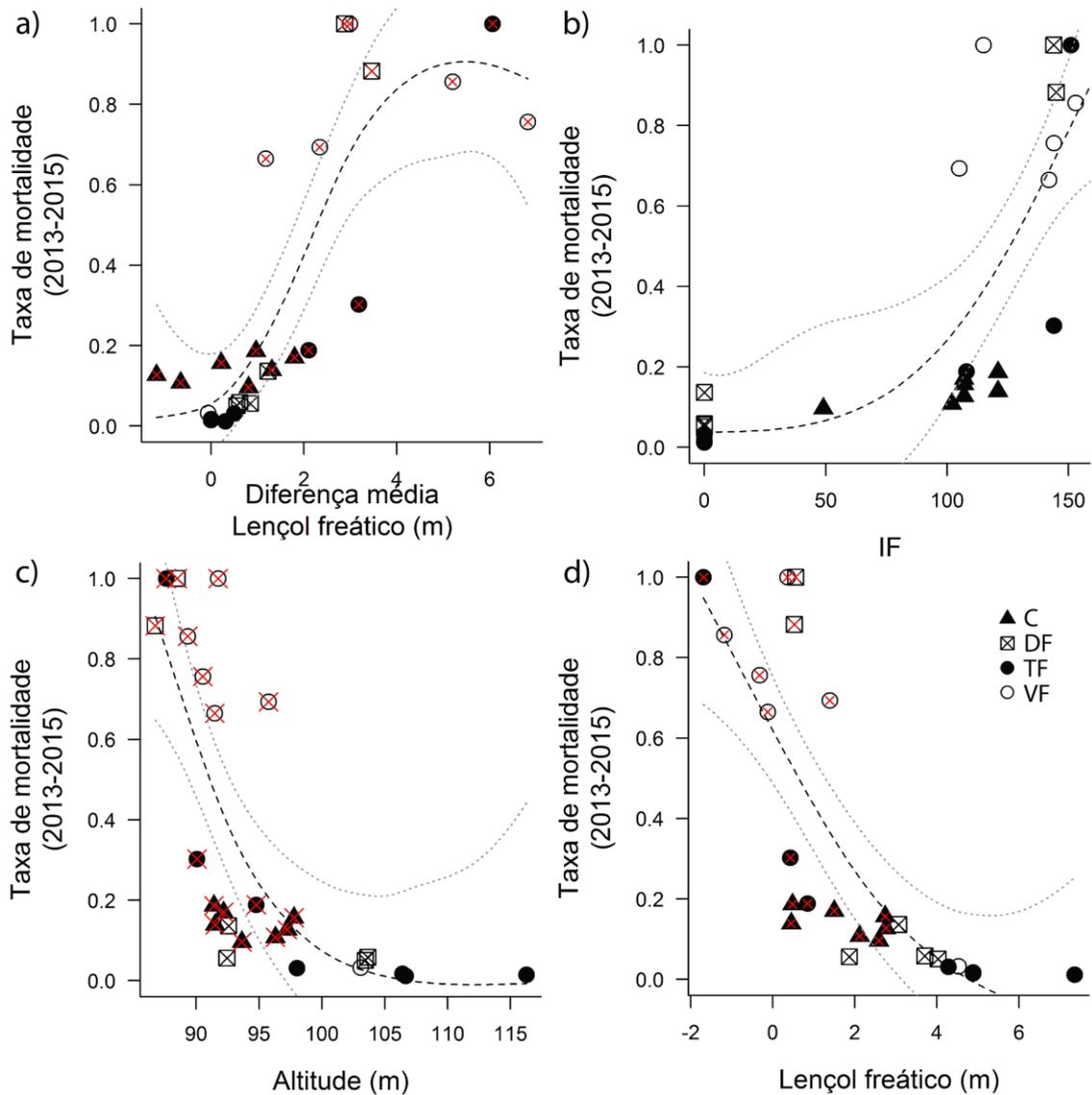


Figura 6. Sobrevivência dos indivíduos na área de influência da hidrelétrica de Jirau, na bacia do alto Rio Madeira. C=campinarana, DF= floresta de terra firme com distúrbio, TF=floresta de terra firme, VF=floresta de várzea. Curvas estimadas com modelos aditivos (GAM): (a) Diferença entre profundidade média anual do lençol antes (2012-2013) e após (2014-2015) o enchimento ($R^2_{ajust}= 71,1\%$; $F=15,54$; $gl=3,24$; $p<0,0001$); (b) Índice de inundação-IF, somatório da coluna de alagamento nos dias a parcela permaneceu alagada, no primeiro ano do reservatório ($R^2_{ajust}= 62,7\%$; $F=17,82$; $gl=2,03$; $p<0,0001$); (c) altitude ao nível do mar ($R^2_{ajust}= 60,3\%$; $F=9,69$; $gl=2,65$; $p=0,0001$); (d) profundidade média anual do lençol dois anos após o enchimento ($R^2_{ajust}= 60,1\%$; $F=15,17$; $gl=2,02$; $p<0,0001$). Parcelas afetadas pela inundação são indicadas pelo “x”.

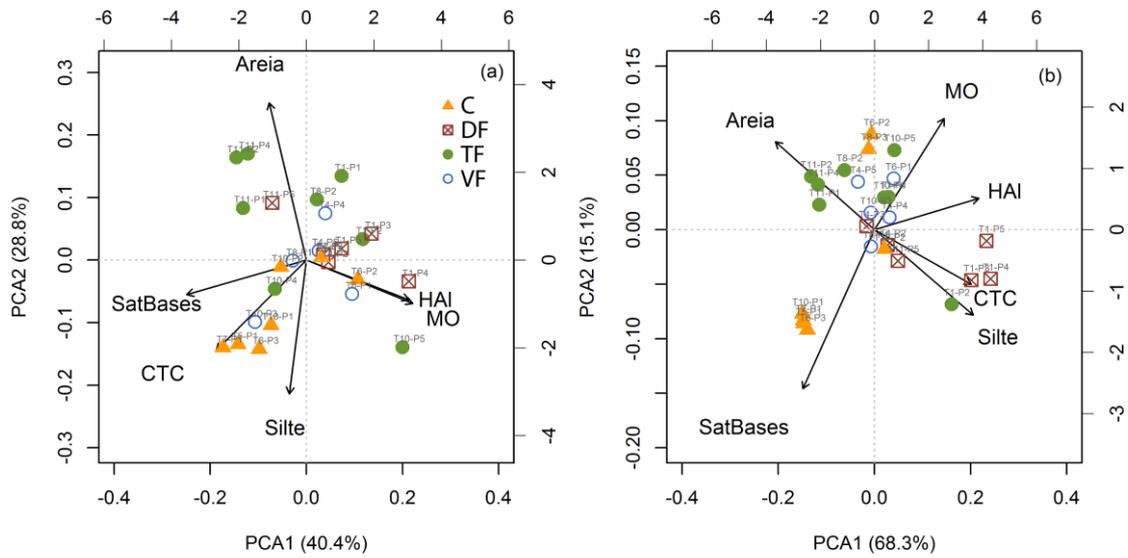


Figura 7. Análise de componentes principais das variáveis físico-químicas do solo em unidades amostrais na área de influência da hidrelétrica de Jirau, na bacia do alto Rio Madeira. C=campinarana, DF= floresta de terra firme com distúrbio, TF=floresta de terra firme, VF=floresta de várzea. Período de amostra em (a) 2011 anterior ao reservatório e (b) 2015 período posterior ao enchimento do reservatório.

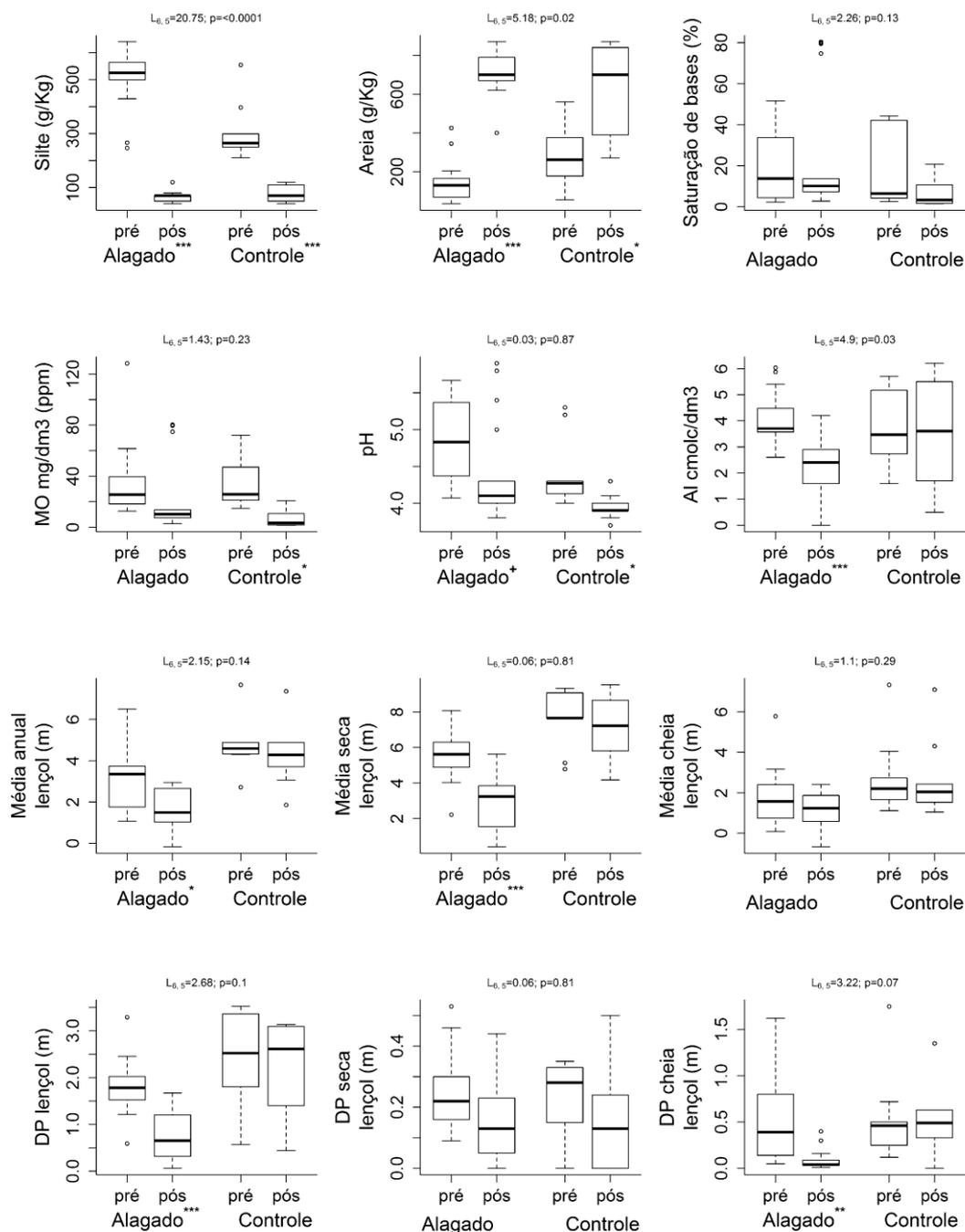


Figura 8. Variáveis físico-químicas do solo, média (anual, trimestre mais seco, trimestre de cheia) e desvio padrão (DP) da profundidade do lençol freático nas áreas alagadas e controle, em unidades amostrais na área de influência da hidrelétrica de Jirau, na bacia do alto Rio Madeira, antes (pré) e a após (pós) o enchimento do reservatório. *Boxplots* denotam estatísticas descritivas (mediana, 2° e 3° quartil, amplitude, valores extremos). São indicados os valores de verossimilhança e significância para as interações entre Alagado x Controle, antes e após o enchimento da barragem. Os valores-p para comparações dentro de cada tratamento são indicados pelos símbolos: (+) $p \leq 0,05$; (*) $p \leq 0,01$; (**) $p \leq 0,001$; (***) $p \leq 0,0001$.

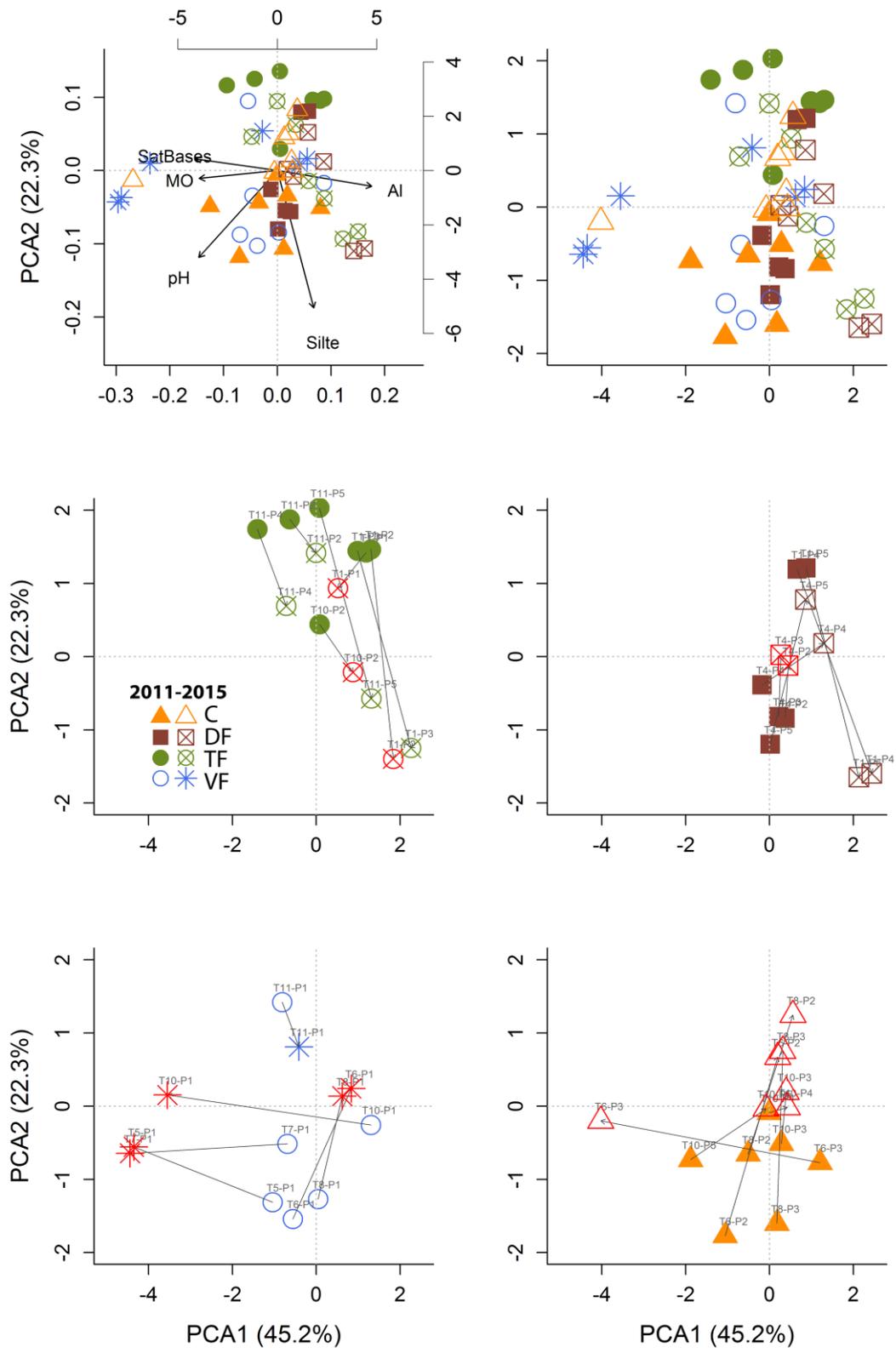


Figura 9. Análise de componentes principais (PCA) das variáveis de solo em unidades amostrais na área de influência da hidrelétrica de Jirau, na bacia do alto Rio Madeira, no período anterior (2011) e no período posterior (2015) ao enchimento do reservatório.

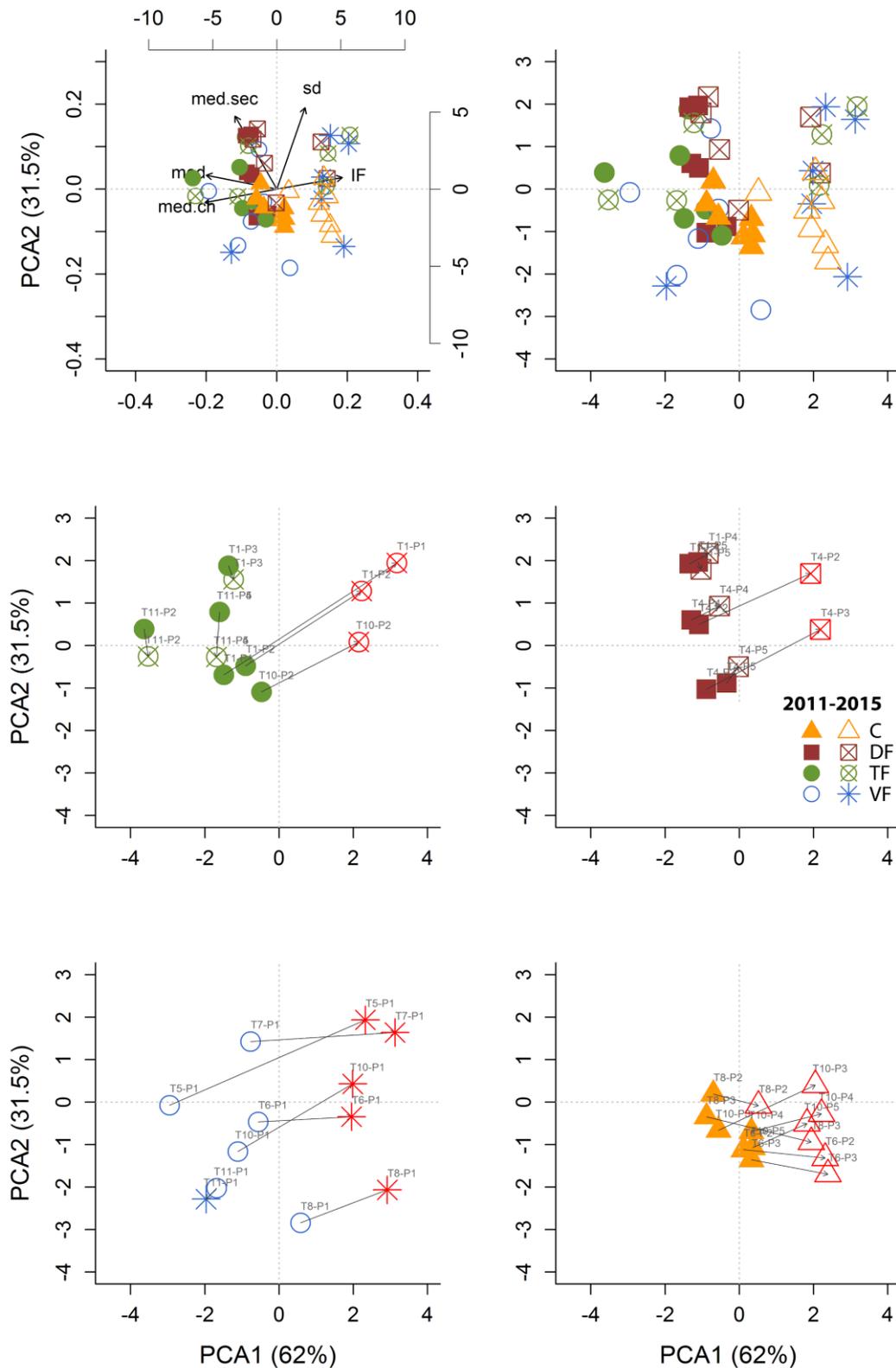


Figura 10. Análise de componentes principais das estatísticas descritivas da profundidade do lençol freático de unidades amostrais na área de influência da hidrelétrica de Jirau, na bacia do alto Rio Madeira, no período anterior (2011) e no período posterior (2015) ao enchimento do reservatório.

Discussão

A vegetação arbórea nas campinaranas foi mais resistente ao impacto do alagamento, com a menor perda de diversidade, abundância, área basal e biomassa aérea. A coluna de água do alagamento e a longa duração da inundação resultam em condições de anóxia nos espaços radiculares, levando a redução da atividade radicular, déficit hídrico na copa e causa “seca fisiológica”, com consequente dormência cambial, que fica evidente pela formação de anéis de crescimento (Worbes & Fichtler 2010). O solo anaeróbico induz alterações fisiológicas, que incluem mudanças na respiração, fotossíntese, síntese de proteínas, nutrição mineral, relações hormonais e exposição a vários compostos fitotóxicos (Kozłowski 2002). A tolerância ao estresse devido à privação de oxigênio pode variar de poucas horas a muitos dias ou semanas, conforme a espécie, os órgãos diretamente afetados e estágio de desenvolvimento da planta (Vartapetian & Jackson 1997). As diferentes respostas ao alagamento ocorreram em função da tolerância e adaptações das espécies nas comunidades afetadas. O lençol freático das campinaranas foi naturalmente mais superficial no período anterior ao enchimento do reservatório, com inundação sazonal da vegetação pelo afloramento regular do lençol freático de águas claras, não associadas às águas brancas do Rio Madeira. A resposta positiva do crescimento das árvores após o alagamento pelo reservatório pode ser reflexo da presença de espécies com adaptações para condições de anóxia, favorecendo a manutenção do metabolismo. Entre as espécies com alta taxa de sobrevivência destacou-se *Calophyllum brasiliense* Cambess. (Clusiaceae), que apresenta alterações em resposta a longos períodos de alagamento (ex.: 150 dias), como hipertrofia de lenticelas, aumento de diâmetro e desenvolvimento de raízes adventícias (Oliveira & Joly 2010). No Capítulo 2 foi sugerido que o EVI, índice de vegetação, mais constante das campinaranas, é evidência da manutenção do metabolismo das plantas inundadas durante a cheia regular, enquanto que as várzeas perdem suas folhas.

Outro aspecto importante que deve ser considerado é o possível efeito da adição de nutrientes depositados pelo reservatório, que ocorreu em campinaranas e principalmente em florestas de várzea. As campinaranas no norte da Amazônia estão predominantemente em solos arenosos e oligotróficos, ainda assim, a textura e fertilidade do solo são fatores ambientais importantes influenciando a variação na

estrutura e composição das comunidades arbóreas de campinaranas e florestas adjacentes (Damasco et al. 2012). No caso das campinaranas sob influencia do reservatório no Rio Madeira o solo mais rico pode aumentar ainda mais os padrões de monodominância, favorecendo o crescimento das espécies que são tolerantes ao alagamento. A adição de macronutrientes no solo podem aumentar o estabelecimento e as taxas de crescimento das espécies dominantes, diminuindo a equitabilidade das comunidades em florestas tropicais (Siddique et al. 2010). A maior saturação de bases e matéria orgânica em florestas de várzea pode contribuir para o estabelecimento das espécies pioneiras que iniciaram o recrutamento ou novas espécies imigrantes. Contudo, as espécies precisam passar pelo novo filtro ambiental imposto pelo do reservatório.

O maior impacto do reservatório na floresta de várzea resultou em alterações na variação florística e estrutural e a separação em um grupo distinto dos demais habitats. A distribuição dos diferentes tipos de florestas inundáveis é determinada por adaptações e tolerância das espécies aos diferentes níveis de alagamento e períodos de inundação, sendo observado extremo zoneamento de habitats e espécies ao longo do gradiente de inundação (Wittmann et al. 2006; Wittmann et al. 2010). Apenas 2,6% das espécies ocorrem ao longo de todo gradiente de inundação (Wittmann et al. 2004). A falta de oxigênio nas raízes é possivelmente o efeito adverso mais relevante e a sobrevivência das plantas depende de complexos ajustes anatômicos e bioquímicos, alcançados em escala limitada (Scarano 1998). Sobrevivem as espécies capazes de tolerar condições com baixo oxigênio, pelo menos temporariamente (Malanson 1993). As florestas de várzea dentro da área de influencia do reservatório foram sujeitas ao extremo do gradiente de inundação. As alterações na estrutura e composição de espécies na floresta de várzea após o enchimento do reservatório foram exemplos dessas respostas, resultando em comunidades empobrecidas, com apenas uma espécie indicadora, a palmeira *Attalea phalerata*. A perda de espécies indicadoras fica evidente comparada ao registro feito no período anterior ao reservatório (Capítulo 2).

O reservatório provocou mudanças drásticas na dinâmica regular do rio e o maior impacto para sobrevivência das árvores foi causado pela diminuição na profundidade do lençol freático e pela intensidade do alagamento. O reservatório elevou a cota do rio, que permaneceu mais constante, menos sazonal e alterou o gradiente de inundação que foi relacionado com a mortalidade arbórea. A diversidade florística nas florestas de várzea varia conforme a altura média da inundação, isto é bem

documentado na bacia Amazônica (Wittmann et al. 2006). Contudo, o reservatório está promovendo distúrbio permanente e mudanças drásticas nas áreas alagadas. As florestas de várzea foram sujeitas ao alagamento artificial com coluna d'água de até 5 m de altura ao longo de três meses. Essa condição de estresse requer um conjunto de adaptações para sobrevivência e mesmo entre as espécies comuns nas florestas inundáveis, poucas sobreviveram ao alagamento mais intenso. As comunidades na floresta de várzea do alto Rio Madeira coexistiram com o pulso natural de inundação menos intenso e mais sazonal, comparado ao novo regime artificial de alagamento que mantém o nível do rio elevado durante maior parte do tempo.

Apesar da ocorrência de espécies tolerantes a inundação em floresta de várzea, a intensidade do novo regime de alagamento imposto pelo reservatório foi determinante para alta mortalidade de indivíduos e perda de espécies. Nas florestas de várzea da Amazônia a inundação natural é associada com regime de distúrbio complexo, relacionado com a dinâmica do rio, taxas de sedimentação, oxigenação do substrato, intensidade luminosa e disponibilidade de água na estação seca, impondo diferentes restrições para as plantas (Wittmann & Junk 2003; Wittmann et al. 2004; Wittmann et al. 2010; Luize et al. 2015). As diferenças sazonais provocadas pelo pulso de inundação regular do rio influencia toda biologia da planície inundada e formam os gradientes de nutrientes e luminosidade ao longo da zona de transição aquática e terrestre (Junk et al. 1989). As condições de umidade são importantes, porque áreas ripárias incluem locais com condições mais secas até mais saturados, usualmente extremos sazonais e esta amplitude de condições cria o gradiente ambiental onde as espécies são distribuídas. A manutenção desses processos será importante para seleção das espécies remanescentes e o sucesso de estabelecimento de novos recrutas. A regeneração, incremento de biomassa e sustentabilidade destas florestas demandam ciclos periódicos de inundação e drenagem do solo, mas são suprimidos pela inundação prolongada do solo (Luize et al. 2015).

Nas parcelas de várzea moderadamente afetadas pelo alagamento duas espécies pioneiras apresentaram alto recrutamento, *Muntingia calabura* L. (Muntingiaceae) e *Cecropia ficifolia* (Urticaceae). *M. calabura* pode rapidamente invadir amplas áreas perturbadas com alta densidade de sementes e a densidade de adultos declina de milhares de indivíduos/ha para poucos indivíduos/ha em poucos anos (Fleming et al. 1985). O gênero *Cecropia* possui espécies que produzem frutos capazes de flutuar na

água, condição importante para dispersão em grandes distâncias (Oliveira-Wittmann et al. 2010). Enquanto a dispersão de muitas espécies de várzea ocorre pelas águas dos rios e peixes (Kubitzki & Ziburski 1994), o estabelecimento é restrito à fase terrestre, que depende da localização ao longo do gradiente de inundação e pode ser viável por poucos meses (Oliveira-Wittmann et al. 2010). O estabelecimento regular de espécies na floresta de várzea é mediado por inundações de pequena escala e pelo gradiente de radiação luminosa (Marinho et al. 2010). As grandes barragens alteram os padrões hidrológicos e a geomorfologia dos ambientes fluviais, que constitui a base da estrutura física dos ecossistemas e influencia o componente biológico (Graf 2006). Conseqüentemente, os processos físicos continuamente alteram o canal do rio criando condições que permitem o estabelecimento de comunidades vegetais específicas. Esses processos determinam as trocas de nutrientes e matéria orgânica entre o rio e a planície de inundação, afetando as condições minerais e a umidade do solo, responsável pelo estresse anaeróbico do solo (Graf 2006). A estabilidade desses bancos de regeneração dependerá da estabilidade do regime de alagamento, que definirá os limiares da distribuição das plantas neste novo gradiente de umidade formado pelo reservatório.

As florestas de terra-firme na área de influência direta do reservatório sofreram impacto severo, com alta mortalidade e praticamente nenhum recrutamento, possivelmente pela ausência de espécies e diásporos capazes de tolerar os dois eventos de alagamento consecutivos. O distúrbio do reservatório será constante e aumentará as restrições de recrutamento devido às condições extremas de alagamento durante o período das cheias.

A perda de habitats de vegetação ripária à montante da barragem, principalmente na várzea baixa, poderá ser maior do que nas florestas de terra firme e campinaranas, devido à configuração desse habitat. As florestas de várzea ocorrem sob fluvisolos distribuídos ao longo do canal do Rio Madeira (Quesada et al. 2011), portanto essas florestas assumem configuração espacial de corredores paralelos à linha de drenagem do rio e podem sofrer com a perda de área devido ao estabelecimento do reservatório. Neste caso, o efeito espécie-área é por si mesmo importante questão de conservação, porque com a perda de área do habitat é previsível a perda de espécies. Estudos recentes mostram que parte da vegetação em florestas de planícies inundadas na Amazônia é endêmica e parcialmente adaptada ao alagamento (Wittmann et al. 2010). Contudo, outros estudos indicam que as florestas de várzea na América do Sul são dominadas por

alta proporção de espécies arbóreas generalistas, amplamente distribuídas, que não são limitadas às planícies de inundação (Wittmann et al. 2006; Wittmann et al. 2012). Em todos os casos as florestas de várzea nas planícies inundáveis são importantes devido à alta produção de biomassa, produtos florestais e baixas taxas de decomposição (Piedade et al. 2010; Wittmann et al. 2010). Desempenham vários serviços ecológicos como o controle de erosão e enchentes, atenuação da lixiviação de nutrientes de áreas agrícolas, suporte à biodiversidade e manutenção da qualidade da água (Wittmann et al. 2004; Assis & Wittmann 2011). A conservação dos habitats de floresta de várzea na área de influência do reservatório deveria considerar o monitoramento e a possibilidade de manutenção de regime de alagamento mais sazonal, para favorecer condições mais próximas possíveis ao pulso de inundação regular da bacia hidrográfica.

Nas áreas afetadas pelo reservatório de Jirau as diferentes alterações físicas relacionadas à textura e bases trocáveis no solo, indicam diferentes tipos de fluxos, estoque e mobilidade de sedimentos e nutrientes. O acompanhamento periódico do novo pulso de inundação e das transformações físicas nas áreas inundadas será importante para avaliar a estabilidade dos novos canais e bancos formados, bem como a frequência e a magnitude da deposição de materiais nas áreas de remanso e sua possível influência sobre a vegetação. A bacia do Rio Madeira é a maior na Amazônia, recebe grande aporte de sedimentos dos Andes e possui a terceira maior vazão, depois do Amazonas e Solimões (Fearnside 2013). Portanto, em virtude da magnitude do efeito do barramento do rio no nível do lençol freático, podemos esperar contínuas transformações ambientais, conseqüentemente, alterações na composição, estrutura e dinâmica das comunidades arbóreas nos próximos anos.

Conclusões

As florestas de várzea e as campinaranas foram os habitats com mais comunidades alagadas pelo reservatório, mas com respostas diferenciadas ao alagamento. O maior impacto ocorreu na composição e estrutura da floresta da floresta de várzea, com perda de diversidade, espécies, área basal e biomassa aérea. As campinaranas foram mais resistentes, com menor perda de espécies, exibindo incrementos de diâmetro, altura e biomassa aérea após o estabelecimento do reservatório. A composição florística em floresta de terra firme em áreas alagadas pelo

reservatório também foi alterada, indicando a sensibilidade da vegetação às condições de anóxia.

A sobrevivência das espécies nas comunidades foi relacionada principalmente com a diferença na profundidade do lençol freático causada pelo enchimento do reservatório da hidrelétrica. A intensidade do alagamento não afetou as campinaranas da mesma forma que causaram a mortalidade arbórea em todos outros tipos de vegetação florestal. As respostas ao alagamento foram diferenciadas desde a mortalidade total com ausência de recrutamento, comunidades com regeneração em floresta de terra firme e comunidades com recrutamento de espécies pioneiras na floresta de várzea. As florestas de várzea permaneceram alagadas durante maior período e apresentaram alta mortalidade, mas em algumas áreas onde o alagamento foi moderado ocorreu expressivo recrutamento de espécies pioneiras, em particular dos gêneros *Cecropia* e *Muntingia*. As florestas de terra firme conservada ocorreram em áreas mais altas na área de influência indireta do reservatório, mas algumas comunidades dentro da área de inundação sofreram impacto severo, com alta mortalidade e praticamente nenhum recrutamento.

A conservação dos habitats na área de influência do reservatório deve considerar o monitoramento e a possibilidade de manutenção do regime de alagamento mais sazonal. Dessa forma, seriam mantidas condições mais próximas ao pulso de inundação regular da bacia hidrográfica, facilitando a regeneração, recrutamento e estabelecimento nos habitats afetados. A área de remanso do reservatório alterou a composição, estrutura e dinâmica dos quatro tipos principais de florestas encontradas nesta região do alto Rio Madeira. Os impactos do reservatório são elevados, assim como a alta diversidade de habitats e espécies encontradas dentro da área de influência, o que evidencia o grau de ameaça sobre a biodiversidade Amazônica.

Material Suplementar

Figuras

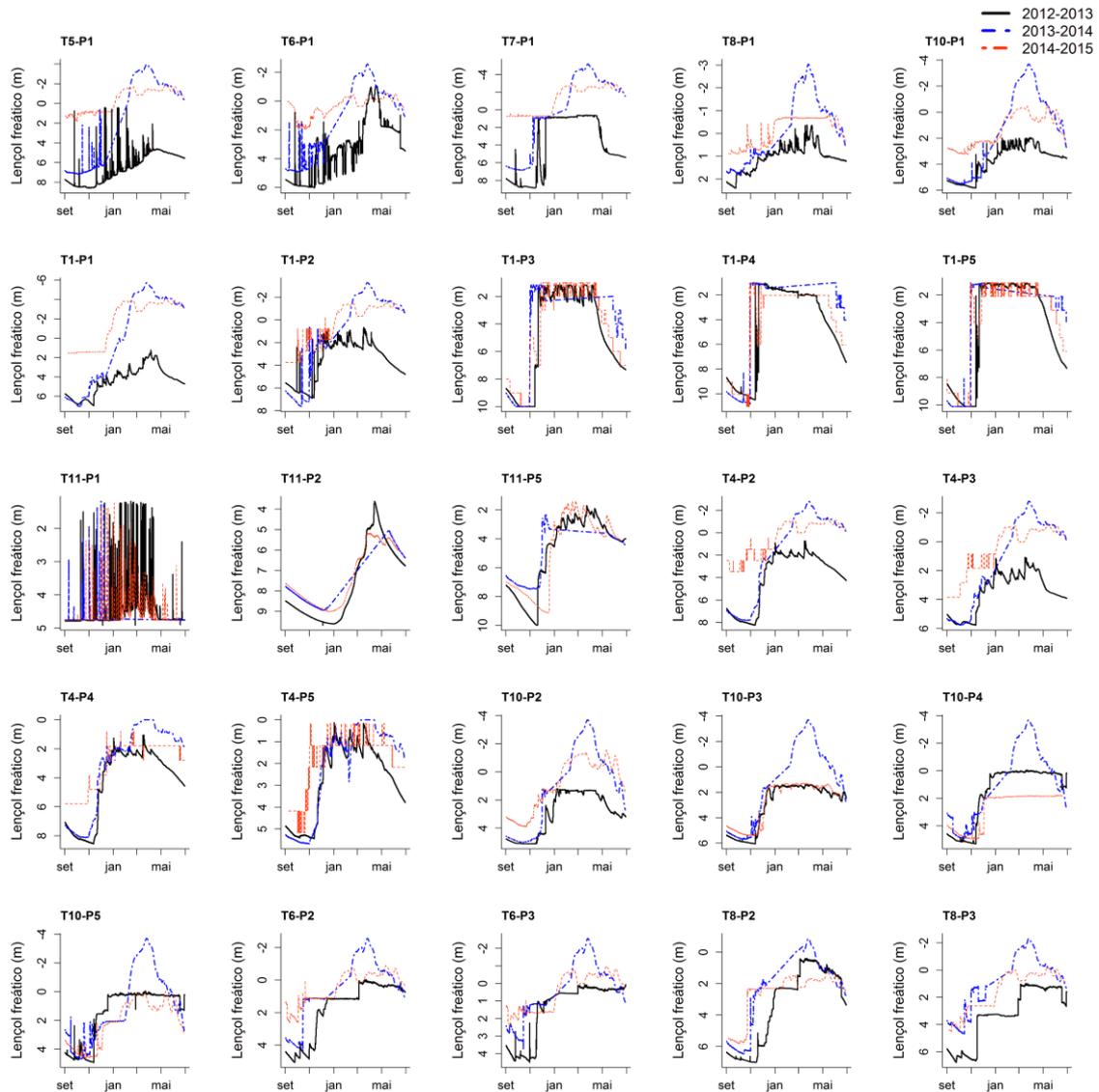


Figura S1. Profundidade do lençol freático nas parcelas amostradas na área de influência da hidrelétrica de Jirau, na bacia do alto Rio Madeira. Curvas de referência antes (2012-2013) e após dois pulsos artificiais de enchimento do reservatório (2013-2014 e 2014-2015).

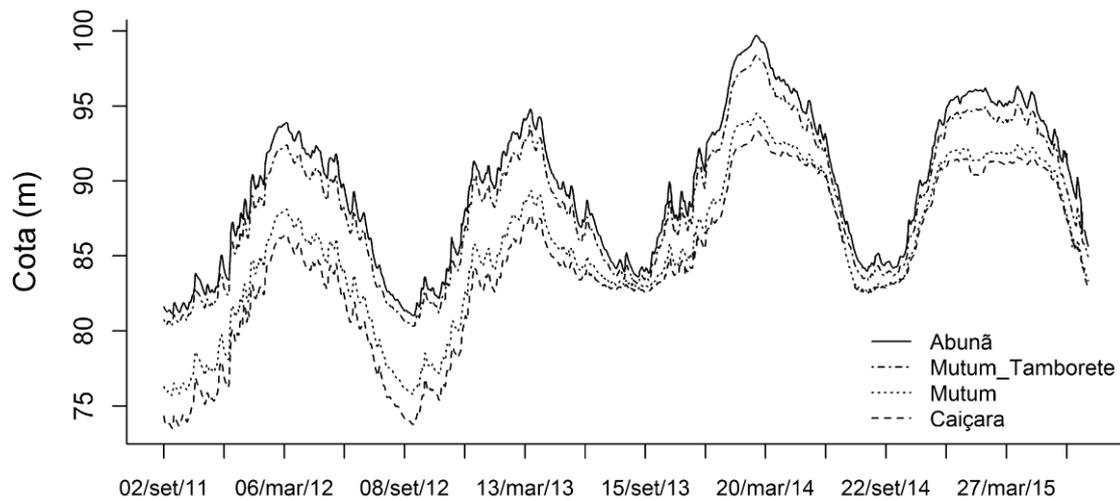


Figura S2. Registro do nível do Rio Madeira nos módulos de monitoramento da vegetação antes (2011-2013) e após o enchimento do reservatório de Jirau (2013-2015), na bacia do alto Rio Madeira. As curvas foram registradas na região inicial do reservatório (Caiçara), mediana (Mutum e Mutum_Tamborete) e final (Abunã). Dados disponibilizados pela ESBR.

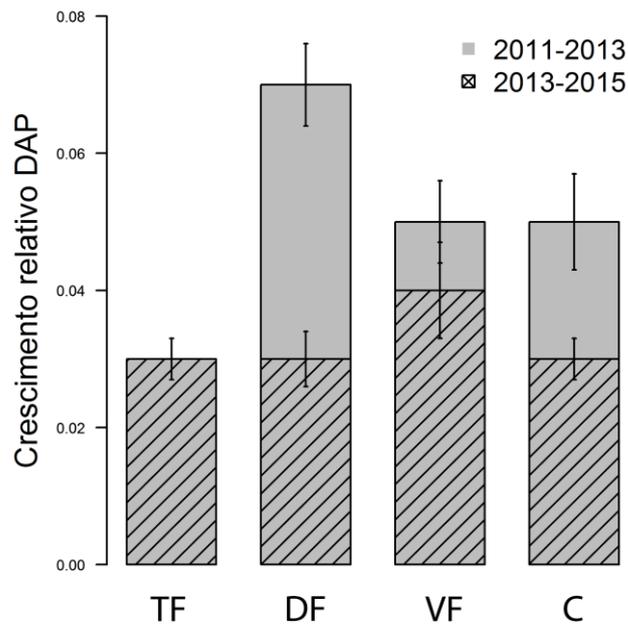


Figura S4. Crescimento médio relativo de diâmetro (DAP cm) dos indivíduos de comunidades arbóreas em quatro habitats florestais na área de influência da hidrelétrica de Jirau, na bacia do alto Rio Madeira, no período anterior ao enchimento do reservatório (2011-2013) e período posterior (2013-2015). As linhas verticais indicam o erro padrão da média.

Apêndice I – Lista de espécies ameaçadas

Lista das espécies arbóreas ameaçadas com ocorrência em quatro habitats na área de influência da hidrelétrica de Jirau, bacia do alto Rio Madeira, Amazônia. TF=floresta de terra, DF= floresta de terra firme de transição com distúrbios, VF= floresta de várzea, C= campinarana, AID= área de influência direta do reservatório, AII= área de influência indireta, N (2011) é o número de indivíduos antes do reservatório e N (2015) o número de indivíduos após o alagamento. As espécies indicadoras dos habitats (*) antes do alagamento do reservatório foram destacadas em negrito. O status de conservação das espécies foi apresentado: CR= crítico, EN= ameaçada, VU=vulnerável, NT= quase ameaçada, LC= menor preocupação, LR= baixo risco, incluindo o ranque dos níveis de ameaça (amplitude de 0 a 5), segundo a lista vermelha da IUCN.

Família	Espécie	TF	DF	VF	C	AID	AII	N (2011)	N (2015)	Status IUCN	Ranque IUCN
Anacardiaceae	<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott	x		x		x	x	7	5	LC	0
Annonaceae	<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.		x			x	x	4	1	LC	0
Apocynaceae	<i>Aspidosperma spruceanum</i> Benth. ex Müll.Arg.	x				x		2	1	LC	0
Arecaceae	<i>Attalea phalerata</i> Mart. ex Spreng.			*		x	x	43	25	LC	0
	<i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz & Pav.	x					x	1	1	LC	0
Bignoniaceae	<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos			*		x		8	0	NT	1
Bixaceae	<i>Bixa arborea</i> Huber	*				x	x	3	2	LC	0
	<i>Cochlospermum regium</i> (Mart. ex Schrank) Pilg.			x		x		2	0	LC	0
Burseraceae	<i>Protium tenuifolium</i> (Engl.) Engl.	x					x	1	1	VU (A2c)	2
Caricaceae	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A.DC.			*		x	x	5	1	LC	0
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	*	x	x		x	x	46	30	LC	0
	<i>Licania conferruminata</i> Prance	x			x	x	x	4	3	CR (B1+2c)	4
Fabaceae	<i>Andira vermifuga</i> (Mart.) Benth.	x	x	x		x	x	3	2	LC	0
	<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F.Macbr.	x		x			x	2	2	VU	2
	<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	x	x			x	x	7	2	NT	1
	<i>Enterolobium schomburgkii</i> (Benth.) Benth.	*	x			x	x	14	11	LC	0
	<i>Hymenaea parvifolia</i> Huber	*		x		x	x	11	8	VU	2

Família	Espécie	TF	DF	VF	C	AID	AII	N (2011)	N (2015)	Status IUCN	Ranque IUCN
	<i>Hymenolobium excelsum</i> Ducke	x		x			x	3	2	VU	2
	<i>Inga bicoloriflora</i> Ducke	x		x			x	5	6	VU (B1+2c)	2
	<i>Inga macrophylla</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	x		*		x	x	4	2	LC	0
	<i>Inga stipularis</i> DC.	*	x		x	x	x	18	17	LC	0
	<i>Inga suberosa</i> T.D.Penn.	x		x		x		2	0	EN (B1+2c)	3
	<i>Macrobium suaveolens</i> Benth.	x		*		x	x	6	2	LC	0
	<i>Macrosamanea pubiramea</i> (Steud.) Barneby & J.W.Grimes				x	x		1	0	LC	0
	<i>Ormosia flava</i> (Ducke) Rudd			x		x	x	1	1	LC	0
	<i>Zygia racemosa</i> (Ducke) Barneby & J.W.Grimes	x				x	x	10	10	LC	0
Lauraceae	<i>Mezilaurus itauba</i> (Meisn.) Taub. ex Mez		*		x	x	x	38	22	VU	2
	<i>Rhodostemonodaphne recurva</i> van der Werff	x					x	1	1	EN	3
Lecythidaceae	<i>Bertholletia excelsa</i> Bonpl.	*		x		x	x	18	9	VU (A1acd+2cd)	2
	<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze	x					x	3	3	EN (A1ac)	3
	<i>Couratari guianensis</i> Aubl.	x					x	1	0	VU (A2bcde)	2
	<i>Couratari longipedicellata</i> W.A.Rodrigues	x	x				x	2	2	VU (B1+2c, D1)	2
	<i>Couratari tauari</i> O.Berg			x	x	x		1	1	VU (D2)	2
	<i>Eschweilera truncata</i> A.C.Sm.	x	x			x	x	5	5	LC	0
Melastomataceae	<i>Miconia tomentosa</i> (Rich.) D.Don		x		x	x		3	1	LR/lc	0
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i> L.	*					x	3	3	VU (A1cd+2cd)	2
	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl		x				x	3	2	VU (B1+2c)	2
	<i>Guarea trunciflora</i> C.DC.	x		*		x	x	12	9	VU (B1+2c)	2
	<i>Trichilia areolata</i> T.D.Penn.	x	x			x	x	2	2	VU (B1+2c)	2
	<i>Trichilia micropetala</i> T.D.Penn.	x	x	x		x	x	35	18	EN (B1+2c)	3
	<i>Trichilia schomburgkii</i> C.DC.	x		*	x	x	x	34	6	VU (A1ac)	2
Moraceae	<i>Brosimum lactescens</i> (S.Moore) C.C.Berg	x	x	*	x	x	x	61	29	LC	0
	<i>Brosimum utile</i> (Kunth) Pittier				x	x		1	1	VU (B1+2c)	2

Família	Espécie	TF	DF	VF	C	AID	AII	N (2011)	N (2015)	Status IUCN	Ranque IUCN
	<i>Ficus americana</i> subsp. <i>greiffiana</i> (Dugand) C.C. Berg				x	x		1	1	LR/lc	0
	<i>Ficus trigonata</i> L.			x		x		1	0	LC	0
	<i>Helicostylis tomentosa</i> (Poepp. & Endl.) Rusby	x	x		x	x	x	3	1	LC	0
	<i>Sorocea guilleminiana</i> Gaudich.	x		x	x	x	x	18	7	VU (A1c)	2
Myristicaceae	<i>Virola surinamensis</i> (Rol. ex Rottb.) Warb.			x	x	x		24	6	EN (A1ad+2cd)	3
Myrtaceae	<i>Eugenia florida</i> DC.			x		x		2	0	LC	0
Olacaceae	<i>Minuartia guianensis</i> Aubl.	x	x	x		x	x	10	3	LR/nt	0
Rubiaceae	<i>Coussarea hydrangeifolia</i> (Benth.) Müll.Arg.			x		x		1	0	LC	0
	<i>Genipa americana</i> L.			x		x		3	0	LC	0
Rutaceae	<i>Nycticalanthus speciosus</i> Ducke	x				x		1	0	CR	4
Sapotaceae	<i>Manilkara cavalcantei</i> Pires & W.A.Rodrigues ex T.D.Penn.	x		x			x	4	3	VU (B1+2c)	2
	<i>Micropholis casiquiarensis</i> Aubrév.	*		x	x	x	x	13	11	LC	0
	<i>Micropholis cylindrocarpa</i> (Poepp.) Pierre			x			x	0	1	LC	0
	<i>Micropholis madeirensis</i> (Baehni) Aubrév.	x					x	3	3	LC	0
	<i>Micropholis splendens</i> Gilly ex Aubrév.		x			x		8	0	EN	3
	<i>Pouteria cicatricata</i> T.D.Penn.	x				x		2	0	NT	1
	<i>Pouteria minima</i> T.D.Penn.	x		*		x	x	23	8	EN (B1+2c)	3
	<i>Pouteria pallens</i> T.D.Penn.			x		x		1	0	CR (B1+2c)	4
	<i>Pouteria petiolata</i> T.D.Penn.	x					x	1	1	VU (B1+2c, D2)	2
	<i>Pouteria platyphylla</i> (A.C.Sm.) Baehni	x		x		x		5	0	NT	1
	<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	x	x	x		x	x	12	8	LC	0
	<i>Pouteria retinervis</i> T.D.Penn.	x					x	2	2	NT	1
	<i>Pradosia decipiens</i> Ducke	x	x	x		x	x	8	1	CR (B1+2a)	4

Pranchas fotográficas

Florestas na área de influência do reservatório da UHE Jirau após os primeiros dois pulsos de alagamento artificial em 2014 e 2015.



(a) Floresta de várzea no final da área de influência do reservatório de Jirau, margem esquerda do alto Rio Madeira. (b) Regeneração de embaúba (*Cecropia*) e calabura (*Muntingia*) às margens do rio. (c) Área nas proximidades da barragem. (d) Floresta de várzea com mortalidade total; (e) na borda da zona de impacto crítico do reservatório. (f) Primeiro igarapé a 850 m de distância do rio; (g) segundo igarapé a 1700 m do rio.



(a) Floresta de terra firme na borda de impacto do reservatório, com alta taxa de mortalidade, mas ocorrência de regeneração e pequeno recrutamento. (b) Floresta de terra firme no início da parcela de inventário da vegetação, indicado pelo piezômetro de monitoramento do lençol freático. (c, d) Floresta de terra firme de transição com perturbações. (e) Floresta de terra firme, trilha de caminhada central da parcela de monitoramento.



(a) Campinarana florestada com indicação da altura máxima de 2,40 m da coluna de água acima do solo no primeiro alagamento do reservatório em 2014. (b) Campinarana florestada. (c) Campinarana florestada com abundância de butiti (*Mauritia flexuosa*), buritiranas (*Mauritiella armata*) e tachis (*Tachigali guianensis*). (d) Áreas de supressão da vegetação próxima aos módulos de monitoramento da vegetação. (e) Floresta de terra firme de transição com alta mortalidade de árvores na zona crítica de impacto do alagamento. As escalas indicam o nível máximo da coluna de água em 2014, no primeiro alagamento do reservatório=2,8 m e em 2015 no segundo alagamento=1,2 m. Notar vestígios de incidência de fogo. (f) Floresta de terra firme de transição com perturbações próxima à zona de impacto crítico do reservatório com alta taxa de sobrevivência e recrutamento.

CONCLUSÕES FINAIS

Encontramos alta diversidade arbórea nos principais habitats na bacia do alto Rio Madeira. A grande variação florística e estrutural foi relacionada ao gradiente ambiental formado pela profundidade do lençol freático e silte. As campinaranas se destacaram no extremo desse gradiente, com lençol freático mais superficial e secundariamente, maior teor de silte. As restrições ambientais impõem diferenciações na riqueza, composição florística, estrutura e funcionamento das campinaranas. Poucas espécies indicadoras dominaram este habitat, selecionadas pelo filtro ambiental, possivelmente devido ao conjunto de atributos essenciais que possuem para sobreviver em locais inundados, dessa forma, ocorreram em alta abundância e apresentaram alta taxa de sobrevivência ao alagamento artificial do reservatório. A diversidade arbórea das campinaranas na margem direita do alto Rio Madeira foi muito distinta de outras campinaranas sob areia branca na região Amazônica. As campinaranas foram resistentes ao alagamento, mas sofreram perda de espécies raras e não são conhecidos os efeitos da adição de nutrientes em virtude do alagamento pelo rio.

As florestas de várzea ocorreram no outro extremo do *continuum* de variação da vegetação, em termos de composição florística e estrutural. Os valores intermediários de riqueza e diversidade funcional e filogenética das florestas de várzea também refletiram o efeito do gradiente ambiental, contudo foi mais relacionado com maior o teor de silte no solo e, secundariamente, com a menor profundidade do lençol freático. As florestas de várzea coexistiram com o pulso regular de inundação do rio, que foi mais sazonal e menos intenso antes do estabelecimento da barragem. Na floresta de várzea ocorreu a maior perda de biodiversidade após o alagamento, com alta mortalidade de espécies criticamente ameaçadas. Adicionalmente, a perda da área de habitat devido à realocação das margens do reservatório pode representar riscos para manutenção dos padrões de diversidade das florestas de várzea distribuídas ao longo do Rio Madeira. A regeneração foi possível em áreas com moderada intensidade de alagamento, entretanto, foi restrita a poucas espécies.

As florestas de terra firme ocorreram em áreas com menor teor de silte e maior profundidade do lençol freático, condições ambientais menos restritas, que permitiram o estabelecimento de mais espécies, compartilhando diretos estratos e recursos.

Destacaram-se com alta riqueza, diversidade filogenética e funcional. Poucas comunidades de terra firme sofreram impactos diretos do reservatório, contudo houve alta mortalidade nas parcelas afetadas. A floresta de terra firme conservada ocorreu principalmente na margem esquerda do rio, dentro da área do parque nacional, com muitas espécies arbóreas ameaçadas. A taxa de imigração na floresta de terra firme é mais elevada, o que reflete melhor conexão entre as comunidades do habitat. Por outro lado, as florestas de terra firme de transição com distúrbios estão localizadas principalmente na margem direita do rio foram sujeitas ao efeito de ações antrópicas como queimadas, abertura de pastagens e corte seletivo. Nestes habitats os padrões de diversidade foram intermediários, mas destaca-se o maior número de espécies indicadoras, como uma possível resposta para a diversificação de microhabitats criados pelos distúrbios.

A diminuição na profundidade média do lençol freático após o alagamento do reservatório foi a principal causa de mortalidade em todos os habitats, com exceção de campinaranas. O controle do pulso artificial de alagamento é um aspecto crítico para estabilização do recrutamento e regeneração arbórea nas áreas impactadas, fator que deveria considerado para maior aproximação da variação sazonal regular antes da barragem do rio.

O ineditismo do estudo na região, a escala de amostragem de indivíduos, somado ao importante e primeiro passo do monitoramento em longo prazo fazem deste trabalho uma marco inicial, indicativo das ameaças sobre os habitats florestais na bacia do Alto Rio Madeira. Os próximos estudos podem responder as questões acerca desses fenômenos de recolonização: serão progressivos e duradouros? Os pulsos de recrutamento serão mantidos com o novo regime do lençol freático? Como as campinaranas vão reagir a deposição de nutrientes? Haverá translocação da área de habitat da floresta de várzea?

Referências

- Aalto, R., Dunne, T. & Guyot, J.L. 2006. Geomorphic controls on Andean denudation rates. *The Journal of Geology* 114: 85-99.
- Ab'Saber, A.N. 2002. Bases para o estudo dos ecossistemas da Amazônia brasileira. *Estudos Avançados* 16: 7-30.
- Absy, M.A., Prance, G.T. & Barbosa, E.M. 1986/1987. Inventário florístico de floresta natural na área da estrada Cuiabá-Porto Velho (BR-364). *Acta Amazonica* 16/17: Sup.: 85-121.
- Achard, F., Eva, H., Stibig, H.-J., Mayaux, P., Gallego, J., Richards, T. & Malingreau, J.-P. 2002. Determination of Deforestation Rates of the World's Humid Tropical Forests. *Science* 297: 999-1002.
- Adeney, J.M., Christensen, N.L., Vicentini, A. & Cohn-Haft, M. 2016. White-sand Ecosystems in Amazonia. *Biotropica* 48: 7-23.
- Alves, D., Pereira, J., De Sousa, C., Soares, J. & Yamaguchi, F. 1999. Characterizing landscape changes in central Rondonia using Landsat TM imagery. *International Journal of Remote Sensing* 20: 2877-2882.
- Anderson, A. 1981. White-Sand Vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13: 199-210.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L.(...) & Swenson, N.G. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14: 19-28.
- Aragão, L.E.O., Malhi, Y., Barbier, N., Lima, A., Shimabukuro, Y., Anderson, L. & Saatchi, S. 2008. Interactions between rainfall, deforestation and fires during recent years in the Brazilian Amazonia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 363: 1779-1785.
- Arima, E.Y., Richards, P., Walker, R. & Caldas, M.M. 2011. Statistical confirmation of indirect land use change in the Brazilian Amazon. *Environmental Research Letters* 6: 024010.
- Assis, R.L. & Wittmann, F. 2011. Forest structure and tree species composition of the understory of two central Amazonian várzea forests of contrasting flood heights. *Flora* 206: 251-260.
- Bianconi, G.V., Mikich, S.B., Teixeira, S.D. & Maia, B.H.L.N.S. 2007. Attraction of Fruit-Eating Bats with Essential Oils of Fruits: A Potential Tool for Forest Restoration. *Biotropica* 39: 136-140.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. 1992. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Boubli, J.P. 2002. Lowland floristic assessment of Pico da Neblina National Park, Brazil. *Plant Ecology* 160: 149-167.
- Brando, P.M., Balch, J.K., Nepstad, D.C., Morton, D.C., Putz, F.E., Coe, M.T.(...) & Nóbrega, C.C. 2014. Abrupt increases in Amazonian tree mortality due to drought–fire interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111: 6347-6352.
- Broadbent, E.N., Asner, G.P., Keller, M., Knapp, D.E., Oliveira, P.J.C. & Silva, J.N. 2008. Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. *Biological Conservation* 141: 1745-1757.
- Bruna, E.M. & Kainer, K.A. 2005. A Delicate Balance in Amazonia. *Science* 307: 1044-1045.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach*. Springer Verlag.

- Burnham, R.J. & Graham, A. 1999. The History of Neotropical Vegetation: New Developments and Status. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 546-589.
- Câmara, G., Aguiar, A., Escada, I., Amaral, S., Carneiro, T., Monteiro, A.M.(...) & Becker, B. 2005. Amazon Deforestation Models. *Science* 307: 1043-1044.
- Cardoso, R.S. & Freitas, C.E.d.C. 2007. Desembarque e esforço de pesca da frota pesqueira comercial de Manicoré (Médio Rio Madeira), Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 37: 605-611.
- Carvalho, G. 2016. flora: Tools for Interacting with the Brazilian Flora 2020. R package version 0.2.7. <http://CRAN.R-project.org/package=flora>.
- Carvalho, G.O. 2006. Environmental Resistance and the Politics of Energy Development in the Brazilian Amazon. *The Journal of Environment & Development* 15: 245-268.
- Castello, L. & Macedo, M.N. 2015. Large-scale degradation of Amazonian freshwater ecosystems. *Global Change Biology* 22: 990-1007.
- Catenacci, F.S. 2016. *Lecythidaceae Poit. na região do Alto Rio Madeira, Rondônia*. Mestrado Dissertação, Universidade de Brasília.
- Chamberlain, S. & Szöcs, E. 2013. taxize - taxonomic search and retrieval in R. *F1000Research* in <http://f1000research.com/articles/2-191/v2> 2.
- Chao, A., Chiu, C.-H. & Jost, L. 2014. Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45: 297-324.
- Chase, M.W. & Reveal, J.L. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 122-127.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. & Zanne, A.E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351-366.
- Chave, J. & Jabot, F. 2008. TeTame 2.1: estimation of neutral parameters by maximum likelihood. In. <http://chave.ups-tlse.fr/projects/tetame.htm>, Université Paul Sabatier, Toulouse, France
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M.S., Delitti, W.B.C.(...) & Vieilledent, G. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology* 20: 3177-3190.
- Chisholm, R.A. & Pacala, S.W. 2010. Niche and neutral models predict asymptotically equivalent species abundance distributions in high-diversity ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 15821-15825.
- Chust, G., Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Lao, S. & Pérez, R. 2006. Determinants and spatial modeling of tree β -diversity in a tropical forest landscape in Panama. *Journal of Vegetation Science* 17: 83-92.
- Clark, D.B., Palmer, M.W. & Clark, D.A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80: 2662-2675.
- Clements, F.E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington.
- Cochrane, T.T. & Cochrane, T.A. 2011. *Amazon Forest and Savanna Lands: A guide to the climates, vegetation, landscapes, and soils of central tropical South America*. CreateSpace Independent Publishing Platform.
- COGEO - SEDAM 2012. *Boletim Climatológico de Rondônia - Ano 2010*. COGEO - SEDAM (Coordenadoria de Geociências – Secretaria de Estado do Desenvolvimento Ambiental), Porto Velho.

- Comita, L.S., Condit, R. & Hubbell, S.P. 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology* 95: 482-492.
- Condit, R., Engelbrecht, B.M., Pino, D., Pérez, R. & Turner, B.L. 2013. Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 5064-5068.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B.(...) & Villa, G. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666-669.
- Connell, J. 1970. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Pudoc, E.P.D.B.a.G.G.W. (ed.) *Dynamics of Population*.
- Coomes, D.A. & Grubb, P.J. 1996. Amazonian Caatinga and Related Communities at La Esmeralda, Venezuela: Forest Structure, Physiognomy and Floristics, and Control by Soil Factors. *Vegetatio* 122: 167-191.
- Costa, F.R.C. & Magnusson, W.E. 2010. The need for large-scale, integrated studies of biodiversity—the experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia. *Braz. J. Nat. Conserv* 8: 3-12.
- Costa, F.R.C., Magnusson, W.E. & Luizao, R.C. 2005. Mesoscale Distribution Patterns of Amazonian Understorey Herbs in Relation to Topography, Soil and Watersheds. *Journal of Ecology* 93: 863-878.
- 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 Ecology* 33: 442-450.
- Damasco, G., Vicentini, A., Castilho, C.V., Pimentel, T.P. & Nascimento, H.E. 2012. Disentangling the role of edaphic variability, flooding regime and topography of Amazonian white-sand vegetation. *Journal of Vegetation Science* 24: 384-394.
- Damschen, E.I., Brudvig, L.A., Haddad, N.M., Levey, D.J., Orrock, J.L. & Tewksbury, J.J. 2008. The movement ecology and dynamics of plant communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 19078-19083.
- Davidson, E.A., Araújo, A.C., Artaxo, P., Balch, J.K., Brown, I.F., Bustamante, M.M.C.(...) & Longo, M. 2012. The Amazon basin in transition. *Nature* 481: 321-328.
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F.S., III & Tilman, D. 2006. Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being. *PLoS Biol* 4: e277.
- Doi, H. & Mori, T. 2013. The discovery of species–abundance distribution in an ecological community. *Oikos* 122: 179-182.
- Dolédec, S., Chessel, D., Ter Braak, C. & Champely, S. 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* 3: 143-166.
- Domingues, M.J. 2010. UHE Jirau- Inventário Floretal e Estudos Fitossociológicos. In, pp. 199. *Juris Ambientis- Energia Sustentável do Brasil*, Curitiba.
- Dornelas, M., Moonen, A.C., Magurran, A.E. & Bàrberi, P. 2009. Species abundance distributions reveal environmental heterogeneity in modified landscapes. *Journal of Applied Ecology* 46: 666-672.
- Dray, S. & Legendre, P. 2008. Testing the species traits–environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89: 3400-3412.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- EMBRAPA 1997. *Manual de métodos de análise de solo*. Embrapa Solos, Rio de Janeiro.

- EMBRAPA 2011. *O novo mapa de solos do Brasil legenda atualizada escala 1:5.000.000*. Embrapa Solos, Rio de Janeiro.
- Etienne, R.S. 2005. A new sampling formula for neutral biodiversity. *Ecology Letters* 8: 253-260.
- Etienne, R.S., Alonso, D. & McKane, A.J. 2007. The zero-sum assumption in neutral biodiversity theory. *Journal of Theoretical Biology* 248: 522-536.
- Faith, D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61: 1-10.
- Fearnside, P. 2013. Decision-making on Amazon dams: Politics trumps uncertainty in the Madeira River sediments controversy. *Water Alternatives* 6: 313-325.
- Fearnside, P., Laurance, W.F., Cochrane, M.A., Bergen, S., Sampaio, P., Barber, C.(...) & Fernandes, T. 2012. The future of Amazonia: models to predict the consequences of future infrastructure in Brazil's multi-annual plans. *Novos Cadernos* 15: 25-52.
- Fearnside, P.M. 1989. Brazil's Balbina Dam: Environment versus the legacy of the pharaohs in Amazonia. *Environmental Management* 13: 401-423.
- Fearnside, P.M. 2005a. Brazil's Samuel Dam: Lessons for hydroelectric development policy and the environment in Amazonia. *Environmental Management* 35: 1-19.
- Fearnside, P.M. 2005b. Desmatamento na Amazônia brasileira: história, índices e consequências. *Megadiversidade* 1: 113-123.
- Fearnside, P.M. 2001. Environmental Impacts of Brazil's Tucuruí Dam: Unlearned Lessons for Hydroelectric Development in Amazonia. *Environmental Management* 27: 377-396.
- Fearnside, P.M. 2006. Pareceres dos consultores sobre o Estudo de Impacto Ambiental do Projeto para aproveitamento hidrelétrico de Santo Antônio e Jirau, Rio Madeira-RO. Parecer Técnico sobre ecossistemas. Parte B, Volume 1, Parecer 8. In: *Pareceres Técnicos dos Especialistas Setoriais—Aspectos Físicos/Bióticos. Relatório de Análise do Conteúdo dos Estudos de Impacto Ambiental (EIA) e do Relatório de Impacto Ambiental (RIMA) dos Aproveitamentos Hidrelétricos de Santo Antônio e Jirau no, Rio Madeira, Estado de Rondônia.* , pp. 1-15. Ministério Público do Estado de Rondônia, Porto Velho, Rondônia. 2 Vols. Disponível em: http://philip.inpa.gov.br/publ_livres/2006/Parte%20B%20Vol%201%20Relat%C3%B3rio%20Philip%20Fearnside.pdf.
- Fearnside, P.M. & Ferraz, J. 1995. A Conservation Gap Analysis of Brazil's Amazonian Vegetation. In, pp. 1134-1147. Blackwell Publishing for Society for Conservation Biology.
- Fearnside, P.M. & Graça, P.M.L.A. 2006. BR-319: Brazil's Manaus-Porto Velho Highway and the potential impact of linking the arc of deforestation to central Amazonia. *Environmental Management* 38: 705-716.
- Ferraz, S.F.B., Vettorazzi, C.A., Theobald, D.M. & Ballester, M.V.R. 2005. Landscape dynamics of Amazonian deforestation between 1984 and 2002 in central Rondônia, Brazil: assessment and future scenarios. *Forest Ecology and Management* 204: 69-85.
- Ferreira, C.A.C. 2009. Análise comparativa de vegetação lenhosa do ecossistema campina na Amazônia brasileira. *Tese doutorado. INPA, Manaus*.
- Fine, P.V.A. & Baraloto, C. 2016. Habitat Endemism in White-sand Forests: Insights into the Mechanisms of Lineage Diversification and Community Assembly of the Neotropical Flora. *Biotropica* 48: 24-33.
- Fine, P.V.A., Daly, D.C. & Cameron, K.M. 2005. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of burseracear trees in the western Amazon. *Evolution* 59: 1464-1478.

- Finer, M. & Jenkins, C.N. 2012. Proliferation of Hydroelectric Dams in the Andean Amazon and Implications for Andes-Amazon Connectivity. *PLoS ONE* 7: e35126.
- Fisher, R.A., Corbet, A.S. & Williams, C.B. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *The Journal of Animal Ecology* 12: 42-58.
- Fleming, T.H., Williams, C.F., Bonaccorso, F.J. & Herbst, L.H. 1985. Phenology, seed dispersal, and colonization in *Muntingia calabura*, a neotropical pioneer tree. *American Journal of Botany*: 383-391.
- Foley, J.A., Asner, G.P., Costa, M.H., Coe, M.T., DeFries, R., Gibbs, H.K.(...) & Snyder, P. 2007. Amazonia Revealed: Forest Degradation and Loss of Ecosystem Goods and Services in the Amazon Basin. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5: 25-32.
- FURNAS, Construtora Norberto Odebrecht S.A. & Leme Engenharia 2005. Estudo de Impacto Ambiental Aproveitamentos Hidrelétricos Santo Antônio e Jirau, Rio Madeira-RO. 6315-RT-G90-001. In: FURNAS Centrais Elétricas S.A, Construtora Norberto Odebrecht S.A. & Leme Engenharia (eds.).
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. In, pp. 379-391.
- Gottsberger, G. 1978. Seed Dispersal by Fish in the Inundated Regions of Humaita, Amazonia. *Biotropica* 10: 170-183.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A.(...) & Zobel, M. 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* 87: 111-127.
- Gower, J.C. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27: 857-871.
- Gower, J.C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53: 325-338.
- Graf, W.L. 2006. Downstream hydrologic and geomorphic effects of large dams on American rivers. *Geomorphology* 79: 336-360.
- Grafen, A. 1989. The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*: 119-157.
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M. & Messier, C. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* 9: 399-409.
- Gray, J.S. 1981. Detecting pollution induced changes in communities using the log-normal distribution of individuals among species. *Marine Pollution Bulletin* 12: 173-176.
- Guevara, J.E., Damasco, G., Baraloto, C., Fine, P.V.A., Peñuela, M.C., Castilho, C.(...) & ter Steege, H. 2016. Low Phylogenetic Beta Diversity and Geographic Neo-endemism in Amazonian White-sand Forests. *Biotropica* 48: 34-46.
- Hankin, R.K.S. 2007. Introducing untb, an R package for simulating ecological drift under the unified neutral theory of biodiversity. *Journal of Statistical Software* 22: 1-15.
- Hanski, I. & Gilpin, M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 3-16.
- Hardy, O.J. & Senterre, B. 2007. Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. *Journal of Ecology* 95: 493-506.

- Haugaasen, T. & Peres, C.A. 2006. Floristic, edaphic and structural characteristics of flooded and unflooded forests in the lower Rio Purús region of central Amazonia, Brazil. *Acta Amazonica* 36: 25-35.
- Hedges, S.B., Marin, J., Suleski, M., Paymer, M. & Kumar, S. 2015. Tree of life reveals clock-like speciation and diversification. *Molecular Biology and Evolution* 32: 835-845.
- Hill, J. & Hill, R. 2001. Why are tropical rain forests so species rich? Classifying, reviewing and evaluating theories. *Progress in Physical Geography* 25: 326-354.
- Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432.
- Hoorn, C., Wesselingh, F., Ter Steege, H., Bermudez, M., Mora, A., Sevink, J.(...) & Figueiredo, J. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927-931.
- Hubbell, S.P. 1979. Tree Dispersion, Abundance, and Diversity in a Tropical Dry Forest. *Science* 203: 1299-1309.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Hubbell, S.P. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs* 16: S9-S21.
- Huete, A., Didan, K., Miura, T., Rodriguez, E.P., Gao, X. & Ferreira, L.G. 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of Environment* 83: 195-213.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- IBAMA 2007. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. Parecer Técnico nº 014/2007. In: COHID/CGENE/DILIC/IBAMA (ed.), pp. 221, Brasília, 21 de março de 2007.
- IBGE 2012. *Manual técnico da vegetação brasileira*. 2 ed. IBGE, Rio de Janeiro.
- IBGE 2004. Mapa de Biomas do Brasil e o Mapa de Vegetação do Brasil. In: IBGE, I.B.d.G.e.E.-. (ed.). Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística- IBGE. Disponível em: <http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/21052004biomashtml.shtm>.
- Jabot, F., Etienne, R.S. & Chave, J. 2008. Reconciling neutral community models and environmental filtering: theory and an empirical test. *Oikos* 117: 1308-1320.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist* 104: 501-528.
- Jirka, S., McDonald, A.J., Johnson, M.S., Feldpausch, T.R., Couto, E.G. & Riha, S.J. 2007. Relationships between Soil Hydrology and Forest Structure and Composition in the Southern Brazilian Amazon. *Journal of Vegetation Science* 18: 183-194.
- Junk, W.J., Bayley, P.B. & Sparks, R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences* 106: 110-127.
- Junk, W.J. & Mello, J.A.S.N.d. 1990. Impactos ecológicos das represas hidrelétricas na bacia amazônica brasileira. *Estudos Avançados* 4: 126-143.
- Jurisch, K., Hahn, K., Wittig, R. & Bernhardt-Römermann, M. 2012. Population Structure of Woody Plants in Relation to Land Use in a Semi-arid Savanna, West Africa. *Biotropica* 44: 744-751.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.

- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D.(...) & Webb, C.O. 2010. Picante: {R} tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26: 1463-1464.
- Kevan, P.G., Greco, C.F. & Belaoussoff, S. 1997. Log-normality of biodiversity and abundance in diagnosis and measuring of ecosystemic health: pesticide stress on pollinators on blueberry heaths. *Journal of Applied Ecology*: 1122-1136.
- Korning, J. & Balslev, H. 1994. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. *Journal of Vegetation Science* 5: 77-86.
- Kozlowski, T. 2002. Physiological-ecological impacts of flooding on riparian forest ecosystems. *Wetlands* 22: 550-561.
- Kubitzki, K. 1989a. Amazon lowland and Guayana Highland. Historical and ecological aspects of their floristic development. *Rev. Acad. Colomb. Cienc* 17: 271-276.
- Kubitzki, K. 1989b. The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forests. *Plant Systematics and Evolution* 162: 285-304.
- Kubitzki, K. & Ziburski, A. 1994. Seed Dispersal in Flood Plain Forests of Amazonia. *Biotropica* 26: 30-43.
- Laurance, S.G., Laurance, W.F., Andrade, A., Fearnside, P.M., Harms, K.E., Vicentini, A. & Luizão, R.C. 2010. Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: a landscape-scale study. *Journal of Vegetation Science* 21: 96-106.
- Laurance, W.F., Albernaz, A.K.M., Fearnside, P.M., Vasconcelos, H.L. & Ferreira, L.V. 2004. Deforestation in Amazonia. *Science* 304: 1109.
- Laurance, W.F., Camargo, J.L.C., Luizão, R.C.C., Laurance, S.G., Pimm, S.L., Bruna, E.M.(...) & Lovejoy, T.E. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation* 144: 56-67.
- Laurance, W.F., Cochrane, M.A., Bergen, S., Fearnside, P.M., Delamônica, P., Barber, C.(...) & Fernandes, T. 2001. The future of the Brazilian Amazon. *Science* 291: 438-439.
- Laurance, W.F., Goosem, M. & Laurance, S.G.W. 2009. Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 659-669.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A., Ribeiro, J.E.L.S., Giraldo, J.P.(...) & D'Angelo, S. 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 19010-19014.
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75: 435-450.
- Legendre, P., Desdevises, Y. & Bazin, E. 2002. A statistical test for host-parasite coevolution. *Systematic Biology* 51: 217-234.
- Legendre, P. & Legendre, L. 2012. *Numerical ecology*. Elsevier.
- Leigh, E.G., Davidar, P., Dick, C.W., Terborgh, J., Puyravaud, J.P., Steege, H. & Wright, S.J. 2004. Why do some tropical forests have so many species of trees? *Biotropica* 36: 447-473.
- Luize, B.G., Silva, T.S., Wittmann, F., Assis, R.L. & Venticinqu, E.M. 2015. Effects of the flooding gradient on tree community diversity in várzea forests of the Purus river, central Amazon, Brazil. *Biotropica* 47: 137-142.
- Maas, P.J. 1971. Floristic observation on forest types in Western Suriname. I and II. *Mededelingen van het Botanisch Museum en Herbarium van de Rijksuniversiteit te Utrecht* 350: 269-302.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.

- Maciel, U.N. & Lisboa, P.L.B. 1989. Estudo florístico de 1 hectare de mata de terra firme no km 15 da rodovia Presidente Médici-Costa Marques (RO-429), Rondônia. *Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi. sér. Bot.* 5: 25-37.
- Magnusson, W.E., Lima, A.P., Luizão, R., Luizão, F., Costa, F.R.C., Castilho, C.V.d. & Kinupp, V.F. 2005. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica* 5: 19-24.
- Magurran, A.E. & McGill, B.J. 2011. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, New York.
- Malanson, G.P. 1993. *Riparian landscapes*. Cambridge University Press.
- Malhado, A., Ladle, R., Whittaker, R., Neto, A., Malhi, Y. & ter Steege, H. 2013. The ecological biogeography of Amazonia. *Frontiers of Biogeography* 5: 103-112.
- Marinho, T.A.d.S., Piedade, M.T. & Wittmann, F. 2010. Distribution and population structure of four Central Amazonian high-várzea timber species. *Wetlands Ecology and Management* 18: 665-677.
- Martensen, A.C., Pimentel, R.G. & Metzger, J.P. 2008. Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: implications for conservation. *Biological Conservation* 141: 2184-2192.
- McGill, B.J. 2003. Does Mother Nature really prefer rare species or are log-left-skewed SADs a sampling artefact? *Ecology Letters* 6: 766-773.
- McGill, B.J. 2011. Species abundance distributions. In: Magurran, A.E. & McGill, B.J. (eds.) *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*, pp. 105-122. Oxford University Press, New York.
- McGill, B.J., Etienne, R.S., Gray, J.S., Alonso, D., Anderson, M.J., Benecha, H.K.(...) & White, E.P. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* 10: 995-1015.
- Melack, J.M. & Hess, L.L. 2010. Remote sensing of the distribution and extent of wetlands in the Amazon basin. In: Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J. & Parolin, P. (eds.) *Amazonian floodplain forests: Ecophysiology, biodiversity and sustainable management*, pp. 43-59. Springer.
- Mendonça, B.A.F. 2011. *Campinaranas Amazônicas: Pedogênese e relações solo-vegetação*. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Viçosa.
- Milliken, W., Zappi, D., Sasaki, D., Hopkins, M. & Pennington, R. 2010. Amazon vegetation: how much don't we know and how much does it matter? *Kew Bulletin* 65: 691-709.
- Minchin, P.R. 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio* 69: 89-107.
- Moser, P., Oliveira, W.L., Medeiros, M.B., Pinto, J.R., Eisenlohr, P.V., Lima, I.L.(...) & Simon, M.F. 2014. Tree species distribution along environmental gradients in an area affected by a hydroelectric dam in southern Amazonia. *Biotropica* 46: 367-376.
- Mota de Oliveira, S. & ter Steege, H. 2015. Bryophyte communities in the Amazon forest are regulated by height on the host tree and site elevation. *Journal of Ecology* 103: 441-450.
- Motomura, I. 1932. On the statistical treatment of communities. *Zool. Mag* 44: 379-383.
- Nascimento, H.E., Laurance, W.F., Condit, R., Laurance, S.G., D'Angelo, S. & Andrade, A.C. 2005. Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. *Journal of Vegetation Science* 16: 625-634.
- Nicola, T.M., David, B.L. & Joern, F. 2007. Faunal response to revegetation in agricultural areas of Australia: A review. *Ecological Management & Restoration* 8: 199-207.

- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B.(...) & Wagner, H. 2013. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-8. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Oliveira-Wittmann, A., Lopes, A., Conserva, A.D.S., Wittmann, F. & Piedade, M.T. 2010. Seed germination and seedling establishment of Amazonian floodplain trees. In: Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J. & Parolin, P. (eds.) *Amazonian floodplain forests: Ecophysiology, biodiversity and sustainable management*, pp. 259-280. Springer, London, New York.
- Oliveira, A.A. & Mori, S.A. 1999. A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. *Biodiversity & Conservation* 8: 1219-1244.
- Oliveira, V.C. & Joly, C.A. 2010. Flooding tolerance of *Calophyllum brasiliense* Camb.(Clusiaceae): morphological, physiological and growth responses. *Trees* 24: 185-193.
- Ortega-Álvarez, R. & Lindig-Cisneros, R. 2012. Feathering the Scene: The Effects of Ecological Restoration on Birds and the Role Birds Play in Evaluating Restoration Outcomes. *Ecological Restoration* 30: 116-127.
- Pansonato, M.P., Costa, F.R.C., de Castilho, C.V., Carvalho, F.A. & Zuquim, G. 2013. Spatial Scale or Amplitude of Predictors as Determinants of the Relative Importance of Environmental Factors to Plant Community Structure. *Biotropica* 45: 299-307.
- Paoli, G.D., Curran, L.M. & Zak, D.R. 2006. Soil nutrients and beta diversity in the Bornean Dipterocarpaceae: evidence for niche partitioning by tropical rain forest trees. *Journal of Ecology* 94: 157-170.
- Paradis, E., Blomberg, S., Bolker, B., Claude, J., Cuong, H.S., Desper, R.(...) & Vienne, D.d. 2015. ape: Analyses of Phylogenetics and Evolution. R package version 3.3. <http://ape-package.ird.fr/>.
- Pardini, R., de Souza, S.M., Braga-Neto, R. & Metzger, J.P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation* 124: 253-266.
- Parolin, P. & Wittmann, F. 2010. Struggle in the flood: tree responses to flooding stress in four tropical floodplain systems. *AoB Plants* 2010.
- Parolin, P., Wittmann, F. & Schöngart, J. 2010. Tree Phenology in Amazonian Floodplain Forests. In: Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J. & Parolin, P. (eds.) *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*, pp. 105-126. London, New York, Springer.
- Pavoine, S., Baguette, M. & Bonsall, M.B. 2010. Decomposition of trait diversity among the nodes of a phylogenetic tree. *Ecological Monographs* 80: 485-507.
- Pavoine, S. & Bonsall, M. 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews* 86: 792-812.
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A.B., Gachet, S. & Daniel, H. 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118: 391-402.
- Pavoine, S., Vela, E., Gachet, S., De Bélair, G. & Bonsall, M.B. 2011. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology* 99: 165-175.
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S. & Borcard, D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87: 2614-2625.

- Perigolo, N.A. 2014. *Caracterização dos tipos vegetacionais do médio Rio Madeira, Rondônia*. Mestrado Dissertação, Universidade de Brasília.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. 2002. Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 269: 1721-1727.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.
- Phillips, O.L., Vargas, P.N., Monteagudo, A.L., Cruz, A.P., Zans, M.E.C., Sánchez, W.G.(...) & Rose, S. 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology* 91: 757-775.
- Piedade, M.T.F., Ferreira, C.S., Wittmann, A.d.O., Buckeridge, M. & Parolin, P. 2010. Biochemistry of Amazonian Floodplain Trees. In: Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J. & Parolin, P. (eds.) *Amazonian floodplain forests: Ecophysiology, biodiversity and sustainable management*, pp. 123-134. Springer, London, New York.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & R Development Core Team 2011. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-100.
- Pitman, N.C.A., Terborgh, J., Silman, M.R. & Nuñez V, P. 1999. Tree species distributions in an upper amazonian forest. *Ecology* 80: 2651-2661.
- Pitman, N.C.A., Terborgh, J.W., Silman, M.R., Núñez V, P., Neill, D.A., Cerón, C.E.(...) & Aulestia, M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology* 82: 2101-2117.
- Plotkin, J.B. & Muller-Landau, H.C. 2002. Sampling the species composition of a landscape. *Ecology* 83: 3344-3356.
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J.-C., Peña-Claros, M.(...) & Sass-Klaassen, U. 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* 185: 481-492.
- Poorter, L., van der Sande, M.T., Thompson, J., Arets, E.J.M.M., Alarcón, A., Álvarez-Sánchez, J.(...) & Peña-Claros, M. 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 24: 1314-1328.
- Poulsen, C.J., Ehlers, T.A. & Insel, N. 2010. Onset of convective rainfall during gradual late Miocene rise of the central Andes. *Science* 328: 490-493.
- Prance, G.T. 1996. Islands in Amazonia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 351: 823-833.
- Prance, G.T. 1979. Notes on the vegetation of amazonia III. The terminology of amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia* 31: 26-38.
- Preston, F.W. 1948. The Commonness, And Rarity, of Species. *Ecology* 29: 254-283.
- Proctor, J. 1999. Heath forests and acid soils. *Botanical Journal of Scotland* 51: 1-14.
- Py-Daniel, L.R. 2007. Caracterização da área amostrada. In: Py-Daniel, L.R., Deus, P.C., Henriques, A.L., Pimpão, D.M. & Ribeiro, O.M. (eds.) *Biodiversidade do Médio Madeira*, pp. 35-44. Ministério do Meio Ambiente, Manaus.
- Quesada, C., Lloyd, J., Anderson, L., Fyllas, N., Schwarz, M. & Czimczik, C. 2011. Soils of Amazonia with particular reference to the RAINFOR sites. *Biogeosciences* 8: 1415-1440.
- Quesada, C.A., Lloyd, J., Schwarz, M., Patiño, S., Baker, T.R., Czimczik, C.(...) & Paiva, R. 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences* 7: 1515-1541.

- R Development Core Team 2015. R: A language and environment for statistical computing. ver. 3.1.3. In. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ribeiro, J.E.L., Hopkins, M.J.G., Vicentini, A., Sothers, C.A., Costa, M.A.S., Brito, J.M.(...) & Procópio, L.C. 1999. *Flora da reserva Ducke: Flora da reserva Ducke: Flora da reserva Ducke: guia de identificação de plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. Editora INPA, Manaus-AM.
- Richards, P.W. 1996. *The tropical rain forest: an ecological study*. 2 ed. Cambridge.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science* 235: 167-171.
- Roberts, D.W. 2015. labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology. R package version 1.7-0. <http://CRAN.R-project.org/package=labdsv>.
- Rocha, G.P., Vieira, D.L. & Simon, M.F. 2016. Fast natural regeneration in abandoned pastures in southern Amazonia. *Forest Ecology and Management* 370: 93-101.
- Rosindell, J., Hubbell, S.P. & Etienne, R.S. 2011. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)* 26: 340-348.
- Ruokolainen, K. & Tuomisto, H. 2002. Beta-Diversity in Tropical Forests. *Science* 297: 1439.
- Saatchi, S.S., Houghton, R., Dos Santos Alvala, R., Soares, J. & Yu, Y. 2007. Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Global Change Biology* 13: 816-837.
- Salomão, R.d.P. & Lisboa, P.L.B. 1988. Análise ecológica da vegetação de uma floresta pluvial tropical de terra firme, Rondônia. *Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi. sér. Bot.* 4: 195-233.
- Scarano, F.R. 1998. A Comparison of dispersal, germination and establishment of woody plants subjected to distinct flooding regimes in Brazilian flood prone forests and estuarine vegetation. *Oecologia Brasiliensis* 4: 177-193.
- Schaeffer, R. & Rodrigues, R.L.V. 2005. Underlying Causes of Deforestation. *Science* 307: 1046.
- Shafroth, P.B., Stromberg, J.C. & Patten, D.T. 2002. Riparian Vegetation Response to Altered Disturbance and Stress Regimes. *Ecological Applications* 12: 107-123.
- Sheil, D., Burslem, D.F.R.P. & Alder, D. 1995. The Interpretation and Misinterpretation of Mortality Rate Measures. *Journal of Ecology* 83: 331-333.
- Sheil, D., Jennings, S. & Savill, P. 2000. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 765-800.
- Siddique, I., Vieira, I.C.G., Schmidt, S., Lamb, D., Carvalho, C.J.R., Figueiredo, R.d.O.(...) & Davidson, E.A. 2010. Nitrogen and phosphorus additions negatively affect tree species diversity in tropical forest regrowth trajectories. *Ecology* 91: 2121-2131.
- Silva, T.R. 2016. *Modelagem de nicho ecológico para espécies arbóreas raras em área sob impactos antrópicos no sudoeste da Amazônia brasileira*. Mestrado Dissertação, Universidade de Brasília.
- Silvestrini, R.A., Soares-Filho, B.S., Nepstad, D., Coe, M., Rodrigues, H. & Assunção, R. 2011. Simulating fire regimes in the Amazon in response to climate change and deforestation. *Ecological Applications* 21: 1573-1590.
- Soil Survey Staff 1999. Soil taxonomy. In. USDA-NRCS, US Gov. Print. Office Washington, DC.
- Solinst 2012. Levelogger Software 4.0.3. In.
- Sombroek, W. 2001. Spatial and Temporal Patterns of Amazon Rainfall. *Ambio* 30: 388-396.
- Stevens, P.F. 2001. Angiosperm Phylogeny Website. Version 12, July 2012, <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- Stropp, J., Sleen, P.V.d., Assunção, P.A., Silva, A.L.d. & Steege, H.T. 2011. Tree communities of white-sand and terra-firme forests of the upper Rio Negro. *Acta Amazonica* 41: 521-544.

- Stropp, J., Ter Steege, H. & Malhi, Y. 2009. Disentangling regional and local tree diversity in the Amazon. *Ecography* 32: 46-54.
- Stropp, J.C. 2011. Towards an understanding of tree diversity in Amazonian forests. *Tese Doutorado. Utrecht University.*
- ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical Correspondence Analysis: A New Eigenvector Technique for Multivariate Direct Gradient Analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.
- ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Peres, C.A., Guevara, J.E.(...) & Gamarra, L.V. 2015. Estimating the global conservation status of more than 15,000 Amazonian tree species. *Science Advances* 1: 1-10.
- ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R.P., Guevara, J.E.(...) & Silman, M.R. 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science* 342.
- ter Steege, H., Vaessen, R.W., Cárdenas-López, D., Sabatier, D., Antonelli, A., de Oliveira, S.M.(...) & Salomão, R.P. 2016. The discovery of the Amazonian tree flora with an updated checklist of all known tree taxa. *Scientific Reports* 6: 29549.
- ter Steege, H., Pitman, N., Sabatier, D., Castellanos, H., Van Der Hout, P., Daly, D.C.(...) & Morawetz, W. 2003. A spatial model of tree α -diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12: 2255-2277.
- ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Phillips, O.L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A.(...) & Vásquez, R. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443: 444-447.
- ter Steege, H., Sabatier, D., Castellanos, H., Van Andel, T., Duivenvoorden, J., Oliveira, A.A.(...) & Mori, S. 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology* 16: 801-828.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M., Schwager, M. & Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92.
- Thioulouse, J., Chessel, D. & Champely, S. 1995. Multivariate analysis of spatial patterns: a unified approach to local and global structures. *Environmental and Ecological Statistics* 2: 1-14.
- Tokeshi, M. 1993. Species abundance patterns and community structure. *Advances in Ecological Research* 24: 111-186.
- Tuck, S.L., Phillips, H.R.P., Hintzen, R.E., Scharlemann, J.P.W., Purvis, A. & Hudson, L.N. 2014. MODISTools – downloading and processing MODIS remotely sensed data in R. *Ecology and Evolution* 4: 4658-4668.
- Tuomisto, H. & Ruokolainen, K. 2006. Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. *Ecology* 87: 2697-2708.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Kalliola, R., Linna, A., Danjoy, W. & Rodriguez, Z. 1995. Dissecting Amazonian Biodiversity. *Science* 269: 63-66.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. 2003. Dispersal, Environment, and Floristic Variation of Western Amazonian Forests. *Science* 299: 241-244.
- Ugland, K.I. & Gray, J.S. 1982. Lognormal distributions and the concept of community equilibrium. *Oikos*: 171-178.
- Vartapetian, B.B. & Jackson, M.B. 1997. Plant adaptations to anaerobic stress. *Annals of Botany* 79: 3-20.
- Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85: 183-206.

- Vormisto, J., Svenning, J.-C., Hall, P. & Balslev, H. 2004. Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazon basin. *Journal of Ecology* 92: 577-588.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*: 475-505.
- Webb, C.O. & Donoghue, M.J. 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes* 5: 181-183.
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T. & Bentivenga, S. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366: 2403-2413.
- Whittaker, R.H. 1965. Dominance and Diversity in Land Plant Communities: Numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution. *Science* 147: 250-260.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J. & Field, R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453-470.
- Wittmann, F., Householder, E., Piedade, M.T., Assis, R.L., Schöngart, J., Parolin, P. & Junk, W.J. 2012. Habitat specificity, endemism and the neotropical distribution of Amazonian white-water floodplain trees. *Ecography* 35: 01-18.
- Wittmann, F. & Junk, W.J. 2003. Sapling communities in Amazonian white-water forests. *Journal of Biogeography* 30: 1533-1544.
- Wittmann, F., Junk, W.J. & Piedade, M.T.F. 2004. The várzea forests in Amazonia: flooding and the highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession. *Forest Ecology and Management* 196: 199-212.
- Wittmann, F., Schöngart, J. & Junk, W.J. 2010. Phytogeography, species diversity, community structure and dynamics of central Amazonian floodplain forests. In: Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J. & Parolin, P. (eds.) *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*, pp. 61-102. Springer, London New York.
- Wittmann, F., Schöngart, J., Montero, J.C., Motzer, T., Junk, W.J., Piedade, M.T.(...) & Worbes, M. 2006. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography* 33: 1334-1347.
- Wood, S.N. 2006. *Generalized additive models: an introduction with R*. Chapman & Hall.
- Worbes, M. & Fichtler, E. 2010. Wood anatomy and tree-ring structure and their importance for tropical dendrochronology. In: Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J. & Parolin, P. (eds.) *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*, pp. 329-346. Springer, London New York.
- Wright, A.J., Ebeling, A., de Kroon, H., Roscher, C., Weigelt, A., Buchmann, N.(...) & Hildebrandt, A. 2015. Flooding disturbances increase resource availability and productivity but reduce stability in diverse plant communities. *Nature communications* 6.
- Wright, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.
- Xiao, X., Hagen, S., Zhang, Q., Keller, M. & Moore, B. 2006. Detecting leaf phenology of seasonally moist tropical forests in South America with multi-temporal MODIS images. *Remote Sensing of Environment* 103: 465-473.

- Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L.(...) & Chave, J. 2009. Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. In. Dryad Data Repository.
- Zarfl, C., Lumsdon, A.E., Berlekamp, J., Tydecks, L. & Tockner, K. 2015. A global boom in hydropower dam construction. *Aquatic Sciences* 77: 161-170.
- Zillio, T. & Condit, R. 2007. The impact of neutrality, niche differentiation and species input on diversity and abundance distributions. *Oikos* 116: 931-940.
- Zobel, M. 1997. The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution* 12: 266-269.
- Zuquim, G., Tuomisto, H., Costa, F.R., Prado, J., Magnusson, W.E., Pimentel, T.(...) & Figueiredo, F.O. 2012. Broad Scale Distribution of Ferns and Lycophytes along Environmental Gradients in Central and Northern Amazonia, Brazil. *Biotropica* 44: 752-762.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Verlag, London.