



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO**  
**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA**

**IGOR DO VALE GONÇALVES**

**PADRÕES DE DIVERSIDADE FLORÍSTICA EM MOSAICOS AGRÍCOLAS DO  
ESTADO DO PARÁ**

**BELÉM**  
**2018**

**IGOR DO VALE GONÇALVES**

**PADRÕES DE DIVERSIDADE FLORÍSTICA EM MOSAICOS AGRÍCOLAS DO  
ESTADO DO PARÁ**

Tese apresentada à Universidade Federal Rural da  
Amazônia, como parte dos requisitos do Programa  
de Pós-Graduação em Ciências Florestais para  
obtenção do título de **Doutor**.

Área de concentração: Ecologia e Ecofisiologia de  
Árvores

Orientadora: Dra. Izildinha de Souza Miranda

Co-orientadora: Dra. Danielle Mitja

**BELÉM**

**2018**

---

Gonçalves, Igor do Vale

Padrões de diversidade florística em mosaicos agrícolas do Estado do Pará / Igor do Vale Gonçalves. – Belém, PA, 2018.  
98 f.

Tese ( Doutorado em Ciências Florestais: área de concentração em Ecologia e Ecofisiologia de árvores) – Universidade Federal Rural da Amazônia, 2018.

Orientadora: Izildinha de Souza Miranda.

1. Diversidade Florística. 2. Mosaicos Agrícolas. 3. Biodiversidade.  
4. Riqueza de espécies 5. Similaridade florística 6. Sucessão florestal  
7. Uso da Terra - Tipos. I. Miranda, Izildinha de Souza, (orient.) II.  
Título

CDD – 582.13

---

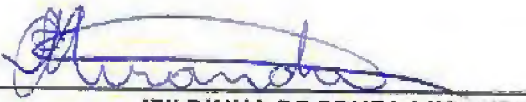
**IGOR DO VALE GONÇALVES**

**PADRÕES DE DIVERSIDADE FLORÍSTICA EM MOSAICOS AGRÍCOLAS DO  
ESTADO DO PARÁ**

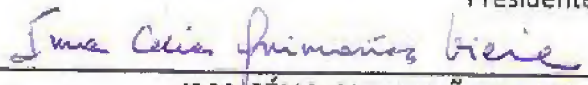
Tese apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia, como parte dos requisitos do Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, área de concentração em Ecologia e Ecofisiologia de Árvores, para obtenção do título de **Doutor**.

**Data da Aprovação: 23 de fevereiro de 2018**

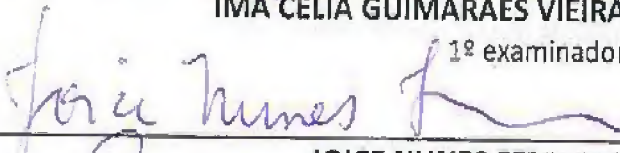
**Banca Examinadora:**

  
\_\_\_\_\_  
**IZILDINHA DE SOUZA MIRANDA**  
Presidente

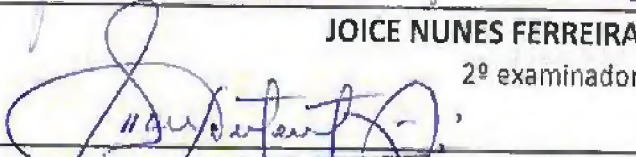
Dra. Izildinha Souza Miranda  
Universidade Federal Rural da  
Amazônia

  
\_\_\_\_\_  
**IMA CÉLIA GUIMARÃES VIEIRA**  
1º examinador

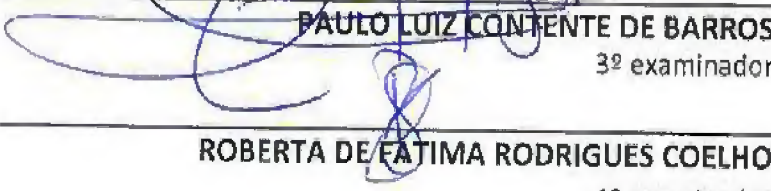
Dra. Ima Célia Guimarães Vieira  
Museu Paraense Emílio Goeldi

  
\_\_\_\_\_  
**JOICE NUNES FERREIRA**  
2º examinador

Dra. Joice Nunes Ferreira  
Embrapa Amazônia Oriental

  
\_\_\_\_\_  
**PAULO LUIZ CONTEDE DE BARROS**  
3º examinador

Dr. Paulo Luiz Contente de Barros  
Universidade Federal Rural da  
Amazônia

  
\_\_\_\_\_  
**ROBERTA DE FÁTIMA RODRIGUES COELHO**  
4º examinador

Dra. Roberta de Fátima Rodrigues  
Coelho  
Instituto Federal do Pará

Aos meus pais, que sempre acreditaram no valor da educação.  
À minha orientadora, que sempre apostou na minha capacidade.

Ao Fábio Oliveira, que esteve sempre ao meu lado.

Ao Juca, meu filhote, *in memoriam*.

Mas acima de tudo,

Ao avanço da Ciência Florestal na Amazônia.

À conservação da biodiversidade tropical.

À agricultura familiar.

## Agradecimentos

A Baco, deus do vinho e da natureza.

À Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA) através do Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais pela oportunidade do curso.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro através da bolsa de doutorado que garantiu o meu sustento e o desenvolvimento da pesquisa florestal na Amazônia.

Aos ex-presidentes Luiz Inácio Lula da Silva e Dilma Rousseff pelo investimento destinado à educação superior como “nunca antes na história deste país”.

Ao Institut de Recherche Pour le Développement (IRD) e à French Agence Nationale de la Recherche (Processos ANR-06-PADD-001-011 e ANR 06 BIODIV 009-01), ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico-CNPq (Processos No. 490649/2006-8 e 484990/2007-1) e Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia (INCT) - Centro de Pesquisas em Biodiversidade e Uso da Terra da Amazônia, cujo apoio permitiu a realização desta tese.

Aos agricultores familiares que receberam e contribuíram com as equipes de coleta de campo e permitiram a realização deste e de inúmeros estudos provenientes do Projeto AMAZ.

À Profa. Dra. Izildinha Miranda, orientadora, amiga e maior inspiração profissional desde sua turma de Ecologia Florestal no quinto semestre do meu curso de graduação em Engenharia Florestal, há 9 anos. Há nove anos estamos juntos. Responsável pela minha paixão pela Ciência e Conservação da Biodiversidade. Se não fosse pelas convenções técnicas, estaria em primeiro lugar nesta lista. Sua contribuição na minha vida profissional e pessoal é imensurável e sempre constante. Muitas palavras são poucas para expressar o respeito e a gratidão que tenho por ti. Obrigado, obrigado, obrigado!

À Dra. Danielle Mitja, minha co-orientadora, pela dedicação e contribuições intelectuais, profissionais e pessoais. Obrigado pela amizade e ajuda na realização desta tese.

Ao Prof. Dr. Luiz Gonzaga da Silva Costa que através do Grupo de Pesquisa Biodiversidade da Amazônia (BIOAMA) me proporcionou inúmeras oportunidades de experiência acadêmica e profissional. Por cada uma delas, lhe serei para sempre grato.

Ao Prof. Dr. Fernando Cristóvam da Silva Jardim, *in memoriam*, pelo exemplo de profissional que sempre me foi. Referência do Manejo Florestal na Amazônia e sempre

disposto a contribuir com a ciência, nunca me negou ajuda. Esteve presente na minha formação como professor da graduação, orientador em estágio de docência e banca de mestrado. Sua participação em mais essa conquista me fará muita falta. Descanse em paz.

À Profa. Dra. Gracialda Costa Ferreira e Profa. Dra. Selma Toyoko Ohashi por me apresentarem o prazer de ser professor, pela inspiração de constante renovação e aprendizado, pelo admirável senso de comunidade e união entre colegas de trabalho. O respeito que vocês adquiriram é reflexo do respeito que vocês transmitem pelo outro. Obrigado pelas viagens e parcerias ao longo do período em que pude trabalhar ao lado das duas.

Aos membros da banca, Dra. Ima Célia Guimarães Vieira, Dr. Gustavo Schwartz, Dr. Paulo Contente, Dra. Joice Ferreira, Dra. Roberta Coelho e Dr. Rodrigo Geroni pelo convite aceito, pelo tempo, dedicação e contribuições à esta tese. Em especial à Dra. Ima Vieira que tem participado das minhas avaliações acadêmicas desde o mestrado.

Ao meu namorado, parceiro, amigo, Fábio Oliveira dos Santos, pelo amor, dedicação e companheirismo ao longo desses quatro anos. Nossa história começou junto com esse doutorado e tem sido uma grande aventura desde então. Você foi meu maior suporte nessa jornada, com quem pude dividir minhas alegrias e frustrações. Sem contar as ajudas com o Photoshop, você também é parte desta conquista. Te amo.

Aos meus pais, Enaíva do Vale e Salustriano Gonçalves, meus apoiadores incondicionais. Espero sempre dar motivos de orgulho para que me chamem de filho, pois a razão de tudo isso é vocês.

Aos demais membros das famílias Do Vale e Gonçalves, minhas irmãs, avó, avô, tias, tios, primos e primas. Para sempre juntos.

Aos meus companheiros de festas temáticas, ralhos e conversas impróprias para o local de trabalho, em ordem alfabética para não machucar a sensibilidade à “flor da pele” de ninguém, Fábio Leão, Graciliano Santos, Jéssica Reis, Mariana Oliveira, Renan Ribeiro, Thalyta Daniel e demais “bioamers”. Em especial, à Jéssica Reis, por sempre compartilhar do meu “mundinho”.

Ao Dalton Cardoso e demais amigos que contribuíram de forma direta e indireta para esta tese. Foram quatro longos anos que se passaram em um piscar de olhos. Durante esse período muitas pessoas foram essenciais, não só para o desenvolvimento desta tese, mas para a formação de quem eu sou, e de quem eu pretendo ser.

Os meus mais sinceros agradecimentos a todos!

“No começo pensei que estivesse lutando para salvar  
seringueiras,  
Depois pensei que estava lutando para salvar a  
Floresta Amazônica.  
Agora, percebo que estou lutando pela humanidade”

**Chico Mendes**

“Seja a mudança que você quer ver no mundo”

**Mahatma Gandhi**



## Resumo

A maioria das paisagens tropicais é composta principalmente por mosaicos dinâmicos que envolvem múltiplos usos da terra. As mudanças no tipo de uso da terra têm sido apontadas como a principal causa de perda da biodiversidade global. Neste cenário, objetivo desta tese foi analisar os padrões de diversidade florística em três mosaicos agrícolas do Estado do Pará, com a finalidade de contribuir com o avanço do conhecimento sobre as consequências das mudanças de tipos de uso da terra no contexto amazônico. Os padrões de diversidade florística em mosaicos agrícolas foram estudados a partir de três perspectivas: processo sucessional em mosaicos agrícolas, estimativa de riqueza de espécies e similaridade florística em diferentes tipos de uso da terra. O estudo foi realizado em três assentamentos rurais localizados nos municípios de Parauapebas, Nova Ipixuna e Pacajá. Cada assentamento foi considerado com um mosaico agrícola. Cinco pontos de coleta foram estabelecidos em nove fazendas familiares de cada mosaico. A vegetação foi inventariada em três estratos verticais e considerou árvores, arbustos, lianas, herbáceas e palmeiras. Nove tipos de uso da terra foram classificados. A análise de correspondência retificada revelou a existência de um gradiente florístico sucessional relacionado com os tipos de uso da terra em cada mosaico agrícola. O avanço da sucessão foi maior nos mosaicos agrícolas em que a área de cobertura florestal era maior e mais bem conservada. A variação da riqueza de espécies entre diferentes mosaicos rurais e tipos de uso da terra foi analisada em escala local e da paisagem através de curvas de rarefação estabelecidas para três estratos verticais da vegetação. A riqueza de espécies foi fortemente influenciada pela composição dos tipos de uso implantados em cada fazenda familiar na paisagem. Florestas secundárias tiveram maior riqueza em mosaicos com maior cobertura florestal de alta riqueza na paisagem. O índice de Morisita-Horn foi utilizado para comparar a similaridade florística entre os tipos de uso da terra. A fragmentação da paisagem e a menor cobertura florestal tiveram efeitos deletérios sobre a similaridade média entre os tipos de uso dos mosaicos agrícolas. O maior número de espécies raras foi associado aos tipos de uso da terra mais avançados na sucessão e presentes em mosaicos com maior cobertura florestal.

**Palavras-chave:** Amazônia. Biodiversidade. Tolerantes à sombra. Riqueza de espécies. Similaridade florística. Sucessão florestal. Tipos de uso da terra.

## Abstract

Most tropical landscapes are mainly composed of dynamic mosaics that involve multiple land uses. Changes in land use type have been identified as the main cause of global biodiversity loss. In this scenario, the objective of this thesis was to analyze the patterns of floristic diversity in three agricultural mosaics of the Pará State, Brazil, with the purpose of contributing to the advancement of knowledge about the consequences of changes in land use types in the Amazon context. The patterns of floristic diversity in agricultural mosaics were studied from three perspectives: successional process in agricultural mosaics, estimation of species richness and floristic similarity in different types of land use. The study was carried out in three rural settlements located in the municipalities of Parauapebas, Nova Ipixuna and Pacajá. Each settlement was considered as an agricultural mosaic. Five collection points were established in nine family ranches of each mosaic. The vegetation was inventoried in three vertical strata and considered trees, shrubs, lianas, herbaceous and palm trees. Nine types of land use were classified. A detrended correspondence analysis revealed the existence of a successional floristic gradient related to land use types in each agricultural mosaic. The progression of succession was greater in agricultural mosaics where the forest cover area was larger and better conserved. The variation of species richness between different rural mosaics and land use types was analyzed at local and landscape scale through rarefaction curves established for three vertical strata of vegetation. Species richness was strongly influenced by the composition of land use types implanted in each farm in the landscape. Secondary forests had greater richness in mosaics with greater forest cover of high richness in the landscape. The Morisita-Horn index was used to compare the floristic similarity between land use types. The fragmentation of the landscape and the lower forest cover had deleterious effects on the average similarity between the land use types of the agricultural mosaics. The highest number of rare species was associated with the land use types most advanced in succession and present in mosaics with higher forest cover.

**Keywords:** Amazon. Biodiversity. Floristic similarity. Forest succession. Land use. Shade-tolerant. Species richness.

## Lista de Ilustrações

- Figura 1.1.** Localizações de três municípios do Estado do Pará, na Amazônia Oriental, onde os mosaicos agrícolas foram inventariados. A comunidade de Palmares II está localizada em Parauapebas, Maçaranduba em Nova Ipixuna e Travessão 338-S em Pacajá..... 28
- Figura 1.2.** Ordenações DCA usando uma matriz de presença/ausência de espécies em três mosaicos agrícolas (A = Palmares II, B = Maçaranduba e C = Travessão 338-S). As elipses pretas representam diferentes grupos com base em tipos de uso da terra. Quando as elipses pretas se sobrepõem, os grupos não diferem um do outro. As setas azuis indicam a correlação entre os grupos funcionais e as ordenações DCA (ENVFIT;  $p < 0,01$ ) como mostrado na Tabela 1.3, onde P = pioneiras e T = tolerantes à sombra. As siglas de tipos de uso da terra são como na Tabela 1.1..... 34
- Figura 1.3.** Ordenações de DCA usando uma matriz de presença/ausência de espécies que comparam os três mosaicos agrícolas (Palmares II, Maçaranduba e Travessão 338-S). As elipses pretas representam diferentes grupos com base em tipos de uso da terra (A) e mosaicos agrícolas (B). Quando as elipses pretas se sobrepõem, os grupos não diferem um do outro. As siglas de tipos de uso da terra são como na Tabela 1.1..... 36
- Figura 1.4.** Árvore de regressão multivariada usando uma matriz de abundância de  $\log(n + 1)$  das  $n$  espécies encontradas nos 135 pontos de coleta dos três mosaicos agrícolas (Palmares II, Maçaranduba e Travessão 338-S). Os tipos de uso da terra (A) e os mosaicos (B) foram utilizados como fator de agrupamento. Em cada "ramo" da árvore, as quatro espécies indicadoras mais significativas com o índice de correlação mais alto estão listadas (Tabela 1.3). A porcentagem da variância explicada pelas ramificações, número de observações ( $n$ ) e frequência média de cada ramo também é mostrada..... 40
- Figura 1.5.** Árvore de regressão multivariada usando uma matriz de abundância de  $\log(n + 1)$  das  $n$  espécies encontradas nos 45 pontos de coleta de cada mosaico agrícola, Palmares II (A), Maçaranduba (B) e Travessão 338-S (C). Os tipos de uso da terra foram utilizados como fator de agrupamento. Em cada "ramo" da árvore, as quatro espécies indicadoras mais significativas com o índice de correlação mais alto estão listadas (Tabela 1.3). A porcentagem da variância explicada pelas ramificações, número de observações ( $n$ ) e frequência média de cada ramo também é mostrada..... 41
- Figura 2.1.** Partição aditiva da diversidade florística (em %) em diferentes tipos de uso da terra em três mosaicos rurais (a = Palmares II, b = Maçaranduba, c = Travessão 338-S) na região do "arco do desmatamento", Amazônia Oriental. Azul = diversidade  $\alpha$  (riqueza total por ponto amostral); verde = diversidade  $\beta_1$  (riqueza entre pontos) e rosa = diversidade  $\beta_2$  (riqueza entre fazendas familiares). Siglas para tipos de uso como na Tabela 1.1..... 58

**Figura 2.2.** Curvas de acumulação de riqueza de espécies por abundância de indivíduos que comparam os tipos de uso da terra (ver siglas na Tabela 1.1) por estrato (inferior, médio, superior) em três mosaicos rurais (Palmares II, Maçaranduba, Travessão 338-S) na região do “arco do desmatamento”, Amazônia Oriental. Linhas contínuas indicam interpolação e linhas tracejadas indicam extrapolação. Letras diferentes indicam diferença significativa entre tipos de uso considerando os intervalos de confiança a 95% (áreas sombreadas)..... 60

**Figura 2.3.** Curvas de acumulação de espécies por amostra que comparam os três estratos florísticos (a = inferior, b = médio e c = superior) entre três mosaicos agrícolas (Palmares II, Maçaranduba, Travessão 338-S) na região do “arco do desmatamento”, Amazônia Oriental. Linhas contínuas indicam interpolação e linhas tracejadas indicam extrapolação. Letras diferentes indicam diferença significativa entre mosaicos considerando os intervalos de confiança a 95% (áreas sombreadas por tipo de uso)..... 64

## Lista de Tabelas

<b>Tabela 1.1.</b> Número de pontos de coleta por tipo de uso em três mosaicos agrícolas (PII = Palmares II, M = Maçaranduba, T338S = Travessão 338-S) na região do “arco do desmatamento”, Estado do Pará, Brasil.....	30
<b>Tabela 1.2.</b> Número de espécies por grupo funcional em três mosaicos agrícolas (Palmares II, Maçaranduba e Travessão 338-S). Porcentagens calculadas com base no número total de espécies. As espécies raras ocorreram em até 10% dos pontos de coleta, espécie mais frequentes ocorreram em mais de 10% dos pontos de coleta.....	33
<b>Tabela 1.3.</b> Ajustamento ambiental (ENVFIT) de grupos funcionais correlacionados com as ordenações DCA da composição florística de três mosaicos agrícolas (Figura 1.2), onde $r^2$ = coeficiente de determinação e $p$ = probabilidade. Os valores DCA1 e DCA2 são equivalentes aos valores de inércia dos eixos 1 e 2 de cada ordenação DCA.....	39
<b>Tabela 2.1.</b> Riqueza dos estratos inferior, médio e superior dos tipos de uso da terra (ver siglas na Tabela 1.1) de três mosaicos rurais (Palmares II, Maçaranduba, Travessão338-S) na região do “arco do desmatamento”, Amazônia Oriental. N = Número de amostras, Ind = número de indivíduos, S = espécies inventariadas, S-est = número estimado de espécies, Sd = desvio padrão estimado.....	59
<b>Tabela 2.2.</b> Número de indivíduos (Ind), espécies inventariadas (S), número estimado de espécies (S-est) e desvio padrão estimado (SD) encontrados nos três estratos florísticos (inferior, médio, superior) de três mosaicos agrícolas (Palmares II, Maçaranduba, Travessão 338-S) na região do “arco do desmatamento”, Amazônia Oriental. Número estimado de espécies e desvio padrão estimado foram obtidos a partir da extrapolação do número de amostras considerando $n = 45$ .....	63
<b>Tabela 3.1.</b> Número de espécies, singletons, doubletons e espécies exclusivas tolerantes à sombra por tipo de uso em três mosaicos agrícolas do Pará.....	78
<b>Tabela 3.2.</b> Similaridade de Morisita para espécies tolerantes à sombra (em negrito) e número de espécies compartilhadas (em itálico) entre os tipos de uso de Palmares II.....	79
<b>Tabela 3.3.</b> Similaridade de Morisita para espécies tolerantes à sombra (em negrito) e número de espécies compartilhadas (em itálico) entre os tipos de uso de Maçaranduba.....	79
<b>Tabela 3.4.</b> Similaridade de Morisita para espécies tolerantes à sombra (em negrito) e número de espécies compartilhadas (em itálico) entre os tipos de uso de Travessão 338-S.....	79

<b>Tabela 3.5.</b> Abundância relativa das principais espécies de árvores e palmeiras tolerantes à sombra nos tipos de uso agrícolas de três mosaicos agrícolas do Pará. Valores em negritos representam as maiores abundâncias relativas encontradas em cada tipo de uso.....	80
<b>Tabela 3.6.</b> Número de tipos de uso em que as espécies mais frequentes que ocorrem nos três mosaicos agrícolas do Pará. *Asteriscos indicam as espécies mais frequentes por mosaico.....	81
<b>Tabela 4.</b> Espécies indicadoras em diferentes estádios sucessionais em três mosaicos agrícolas do Estado do Pará (Palmares II, Maçaranduba e Travessão 338-S).....	95

## Sumário

1. CONTEXTUALIZAÇÃO .....	15
1. 1. A Tese.....	18
1. 2. Referências.....	19
2. PROCESSOS SUCESSIONAIS EM DIFERENTES MOSAICOS AGRÍCOLAS DA AMAZÔNIA ORIENTAL .....	23
2. 1. Introdução .....	25
2. 2. Material e métodos.....	26
2. 2. 1. Área de estudo .....	26
2. 2. 2. Delineamento experimental.....	29
2. 2. 3. Análises estatísticas.....	31
2. 3. Resultados .....	33
2. 3. 1. Riqueza florística nas comunidades .....	33
2. 3. 2. Gradiente florístico sucessional entre tipos de uso da terra .....	35
2. 3. 3. Influência regional sobre o conjunto de espécies nos mosaicos .....	35
2. 3. 4. Indicadores funcionais dos estádios sucessionais .....	36
2. 3. 5. Espécies indicadoras entre mosaicos e tipos de uso da terra.....	37
2. 4. Discussão .....	42
2. 4. 1. Existe um gradiente florístico relacionado com os tipos de uso da terra? ..	42
2. 4. 2. Como os gradientes sucessionais mudam entre os mosaicos? .....	42
2. 4. 3. Quais são as espécies indicadoras entre mosaicos e tipos de uso da terra e como elas mudam ao longo da sucessão? .....	45
2. 5. Conclusão.....	46
2. 6. Referências.....	47
3. RIQUEZA DE PLANTAS EM MOSAICOS RURAIS NA REGIÃO DO “ARCO DO DESMATAMENTO”, AMAZÔNIA ORIENTAL .....	53
3. 1. Introdução .....	54
3. 2. Metodologia .....	56
3. 2. 1. Área de estudo e delineamento experimental.....	56
3. 2. 2. Análises estatísticas.....	56
3. 3. Resultados e Discussão .....	57

3. 3. 1. Escalas da diversidade.....	57
3. 3. 2. Diversidade por tipos de uso da terra.....	58
3. 3. 3. Diversidade por mosaico agrícola.....	62
3. 4. Conclusão.....	65
3. 5. Referências.....	66
4. SIMILARIDADE FLORÍSTICA ENTRE TIPOS DE USO DA TERRA EM DIFERENTES MOSAICOS AGRÍCOLAS NO ARCO DO DESMATAMENTO .....	71
4. 1. Introdução .....	73
4. 2. Material e métodos.....	74
4. 2. 1. Área de estudo e Delineamento Experimental .....	74
4. 2. 2. Análises estatísticas.....	75
4. 3. Resultados .....	76
4. 3. 1. Riqueza e raridade florística entre os tipos de uso da terra.....	76
4. 3. 2. Similaridade florística entre os tipos de uso da terra .....	76
4. 3. 3. Composição florística das espécies tolerantes à sombra nos tipos de uso agrícola .....	77
4. 4. Discussão .....	81
4. 4. 1. Riqueza e raridade florística entre os tipos de uso da terra.....	81
4. 4. 2. Similaridade florística entre os tipos de uso da terra .....	82
4. 4. 3. Composição florística tolerante à sombra nos tipos de uso agrícola.....	84
4. 5. Conclusão.....	85
4. 6. Referências.....	86
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	91
5.1. Recomendações .....	93
Apêndice.....	95



## 1. CONTEXTUALIZAÇÃO

As regiões tropicais contêm a maior proporção de terra florestal do mundo, com um total de 42,8% das árvores do planeta (CROWTHER et al., 2015), representam um terço da produtividade e evapotranspiração da superfície terrestre (MALHI et al., 2012), e hospedam aproximadamente mais da metade de toda a biodiversidade terrestre global (PIMM; RAVEN, 2000). Apenas no bioma amazônico, estima-se que existam até 50.000 espécies de plantas, e o número total estimado de espécies arbóreas tem variado entre 6.000 e 16.000 espécies (HUBBELL et al., 2008; TER STEEGE et al., 2013, SILK et al., 2015; TER STEEGE et al., 2016; CARDOSO et al., 2017; TOVO et al., 2017). Exatamente porque a biodiversidade terrestre da Terra está fortemente concentrada nesses ecossistemas, existe uma preocupação com a possibilidade de extinções em larga escala causadas pelas pressões humanas (MALHI et al., 2014; PIMM et al., 2014; ALROY, 2017; GIAM, 2017).

As mudanças climáticas podem ter efeitos intensos sobre a biodiversidade (URBAN, 2015), por isso o avanço do desmatamento é um assunto urgente (NEWBOLD et al., 2015; BARLOW et al., 2016; CHAUDHARY et al., 2016). O desmatamento já removeu cerca de 5% da cobertura global na década de 2000 a 2010 (KIM; SEXTON; TOWNSHEND et al., 2015) e teve impactos severos mesmo dentro de áreas protegidas (LEISHER et al., 2013). No Brasil, quase 19% da floresta original na Amazônia brasileira foi desmatada (INPE, 2015). De acordo com o Projeto TerraClass (2016), cujo principal objetivo é mapear a dinâmica de uso e cobertura da terra na Amazônia Legal Brasileira, a área ocupada pela agricultura anual entre 2004 e 2014 cresceu 8% ao ano, e expandiu principalmente sobre áreas de pastagens e desflorestamentos; as pastagens ainda constituem o uso da terra predominante sobre as áreas desmatadas na Amazônia, com aproximadamente 65% do total, enquanto a vegetação secundária representa 23% e o reflorestamento apenas 0,4%.

Entre as várias regiões intensamente afetadas, o “arco de desmatamento” se destaca por ser uma área em forma de lua crescente, ao longo das bordas leste e sul da floresta amazônica onde a atividade de desmatamento está concentrada (FEARNSIDE, 2017). Esse desmatamento é impulsionado pela rápida expansão da fronteira agrícola, construção de estradas e migração espontânea ou subsidiada pelo governo como, por exemplo, através dos Projetos de Assentamentos (PERES et al., 2010; YANAI et al., 2016).

Os Projetos de Assentamento, iniciados na década de 1970, têm sido muito importantes na distribuição de terra e já beneficiaram mais de 850 mil famílias em todo o

Brasil (BRANDÃO JR; SOUZA JR., 2006). A maioria das famílias que migraram para a região foram motivadas pela oferta de terras e crédito subsidiado. Os principais beneficiados são agricultores familiares sem terra do sul e sudeste do Brasil, ou da própria região amazônica como Rondônia, Mato Grosso, sul do Amazonas e sul do Pará (FEARNSIDE, 2008; CARRERO; FEARNSIDE, 2011; CAVIGLIA-HARRIS; SILLS; MULLAN et al., 2013).

O Instituto Nacional de Colonização e Reforma Agrária do Brasil (INCRA) classifica os assentamentos federais em dois grupos: tradicional e ambientalmente diferenciados (INCRA, 2015). O desmatamento é maior nos assentamentos localizados dentro da região do arco de desmatamento, e se espalha mais rapidamente nos assentamentos tradicionais em comparação com assentamentos ambientalmente diferenciados (YANAI et al., 2016). Os assentamentos tradicionais são caracterizados pela divisão da terra em lotes, depois de alguns anos, os colonos recebem títulos de propriedade e podem gerenciar a terra com maior autonomia (INCRA, 2013). Nesses assentamentos, as atividades mais comuns são agricultura e pecuária, e só podem ser instalados em áreas com algum desmatamento anterior (BRASIL MEPP, 1999). As populações tradicionais que exercem atividades de baixo impacto florestal, como agro-extrativismo e manejo florestal sustentável são destinadas aos assentamentos diferenciados como Projetos de Assentamento Agroextrativista (PAE), Projetos de Desenvolvimento Sustentável (PDS) e os Projetos de Assentamento Florestal (PAF) (INCRA, 2015).

A colonização dos assentamentos pode ocorrer pelo governo, em terras públicas ou terras privadas adquiridas para reforma agrária, ou por regularização de terras anteriormente ocupadas (DUCHELLE et al., 2014). O segundo caso está relacionado com a expansão agrícola, e a terra é ocupada por pessoas ligadas a organizações de movimentos sociais (por exemplo, o MST: Movimento dos Trabalhadores Rurais Sem Terra) e indivíduos que ocupam gradualmente terras devolutas (posseiros) (CALDAS et al., 2010; SIMMONS et al., 2010).

Há pressão dos madeireiros para extrair madeira nas áreas florestais remanescentes dentro dos assentamentos. O acesso e transporte de madeira é facilitado pela rede rodoviária nos assentamentos (ARIMA et al., 2013). Por isso, as mudanças no tipo de uso da terra variam muito dentro da própria região amazônica, de acordo com os movimentos e o grau de importância dos diferentes atores que atuam nesse processo, como agricultores familiares, fazendeiros, madeireiros, migrantes sem-terra, garimpeiros e grileiros (FEARNSIDE, 2008; GODAR; TIZADO; POKORNY et al., 2012).

A agricultura familiar é bastante representativa no contexto amazônico. O uso tradicional da terra na agricultura familiar se inicia pela derruba e queima da floresta para estabelecimento de cultivos anuais e temporários, ou implantação de pasto bovino, atividades que também podem ser alocadas numa sequência temporal. Ao longo do tempo, as áreas agrícolas e os pastos se tornam improdutivos e de elevado custo de manutenção devido à invasão de plantas lenhosas e/ou herbáceas, e como consequência, essas áreas são abandonadas e sofrem um processo de regeneração natural, que originam fragmentos de florestas secundárias em meio aos cultivos agrícolas (WANDELLI; FEARNSSIDE, 2015). As taxas de desmatamento nos assentamentos dependem das decisões dos colonos de limpar a floresta original ou reutilizar áreas de vegetação secundária (FEARNSSIDE, 1984). Assim, em áreas onde a agricultura familiar é predominante são formados mosaicos de diferentes coberturas vegetais, onde cada parte possui sua importância ambiental, econômica e social.

O mosaico agrícola, portanto, constitui em uma paisagem antropogênica composta de diferentes tipos de uso da terra, em que usos agrícolas estão adjacentes e interligados a remanescentes de florestas antigas, manchas de florestas secundárias e terras degradadas (VAN BREUGEL et al., 2013; CHAZDON, 2014; DO VALE et al., 2018). A heterogeneidade encontrada nesses mosaicos, onde fragmentos de diferentes cultivos são conectados com áreas naturais, supre uma diversidade de necessidades biológicas e ecológicas (como refúgio, alimentação, e corredores de dispersão) que auxiliam na sobrevivência e diversidade das espécies, seja medida em grande ou pequena escala (BENTON; VICKERY; WILSON et al., 2003). As agroflorestas e usos tradicionais das terras agrícolas de agricultores familiares contribuem para a conservação da biodiversidade nestas paisagens, especialmente quando os usos da terra mantêm uma cobertura arbórea abundante na paisagem (DEFRIES et al., 2007; HARVEY et al., 2008; FAHRIG, 2013). Assim, apesar de possuir vantagens ecológicas, o potencial de conservação da biodiversidade dos mosaicos agrícolas vai variar de acordo com a forma de manejo implantado em cada tipo de uso da terra (PERES et al. 2010; ZERMEÑO-HERNÁNDEZ; PINGARRONI; MARTÍNEZ-RAMOS et al., 2016; DO VALE et al., 2018).

Nos trópicos, há uma grande variedade de usos da terra agrícola, e seu impacto no potencial de regeneração da floresta é pouco conhecido (MELO et al., 2013; ZERMEÑO-HERNÁNDEZ et al., 2015). O estabelecimento da agricultura pode seguir diferentes trajetórias, considerando a intensificação de uso, a rotação, degradação e abandono das parcelas (ALVES, 2007; ALVES et al. 2009). Neste contexto, um primeiro passo para

entender a conservação da biodiversidade nos tipos de usos da terra dos mosaicos agrícolas é quantificar a diversidade de usos da terra agrícola na paisagem, avaliar os regimes de perturbação ecológica impostos por esses usos e avaliar o impacto desses regimes de perturbação na regeneração da floresta (ZERMEÑO-HERNÁNDEZ et al., 2015; ZERMEÑO-HERNÁNDEZ; PINGARRONI; MARTÍNEZ-RAMOS et al., 2016).

### 1. 1. A Tese

Esta tese faz parte do projeto “Serviços ecossistêmicos e sustentabilidade das paisagens agrossilvipastoris da Amazônia Oriental (Projeto AMAZ)” que através de pesquisa multidisciplinar procurou elaborar indicadores da biodiversidade e dos serviços ecossistêmicos, através das relações entre os determinantes socioeconômicos, a paisagem, a biodiversidade e outros serviços ecossistêmicos.

Dentro do Projeto AMAZ esta tese teve o objetivo de analisar os padrões de diversidade florística em três mosaicos agrícolas do Estado do Pará, com a finalidade de contribuir com o avanço do conhecimento sobre as consequências das mudanças de tipos de uso da terra no contexto amazônico, e com o desenvolvimento de políticas públicas voltadas para a conservação da biodiversidade.

Os padrões de diversidade florística em mosaicos agrícolas foram estudados a partir de três perspectivas, as quais serão apresentadas nos três próximos capítulos. A primeira análise foi realizada através do entendimento do processo sucessional em mosaicos agrícolas e sua relação com a composição florística dos diferentes tipos de uso da terra (Capítulo 2). Duas hipóteses foram testadas:

**H1:** Existe um gradiente florístico sucessional relacionado com os tipos de uso da terra em cada mosaico agrícola.

**H2:** Os gradientes florísticos sucessionais variam entre diferentes mosaicos agrícolas.

A segunda análise buscou compreender como as diferentes escalas da diversidade influenciam na diversidade total dos mosaicos agrícolas, além de comparar a riqueza de plantas nos diferentes tipos de uso da terra (Capítulo 3). Duas hipóteses foram testadas:

**H3:** A diversidade total do mosaico agrícola é influenciada pela interação entre as diferentes fazendas familiares.

**H4:** A relação entre a riqueza de plantas dos diferentes tipos de uso da terra varia entre mosaicos agrícolas.

A terceira análise avaliou a similaridade florística e a capacidade de manutenção das espécies tolerantes à sombra nos diferentes tipos de uso da terra (Capítulo 4). Duas hipóteses foram testadas:

**H5:** Os tipos de uso da terra apresentam maior similaridade florística média em mosaicos agrícolas com maior cobertura florestal.

**H6:** A conservação de espécies tolerantes à sombra é maior nos tipos de uso da terra presentes em mosaicos agrícolas com maior cobertura florestal.

Por fim, os padrões de diversidade florística em mosaicos agrícolas foram sintetizados, a partir dos três capítulos anteriores, nas considerações finais (Capítulo 5).

## 1. 2. Referências

- ALROY, John. Effects of habitat disturbance on tropical forest biodiversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 114, n. 23, p. 6056-6061, 2017.
- ALVES, D. S. Cenários de cobertura e uso da terra e dimensões humanas no LBA. **Dimensões Humanas da biosfera-atmosfera da Amazônia (eds WM Costa, BK Becker & DS Alves)**, p. 39-63, 2007.
- ALVES, Diogenes S. et al. The changing rates and patterns of deforestation and land use in Brazilian Amazonia. **Amazonia and global change**, p. 11-23, 2009.
- ARIMA, Eugenio Y. et al. Spontaneous colonization and forest fragmentation in the Central Amazon basin. **Annals of the Association of American Geographers**, v. 103, n. 6, p. 1485-1501, 2013.
- BARLOW, Jos et al. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, v. 535, n. 7610, p. 144, 2016.
- BENTON, Tim G.; VICKERY, Juliet A.; WILSON, Jeremy D. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key?. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 4, p. 182-188, 2003.
- BRANDÃO JR, Amintas; SOUZA JR, Carlos. Deforestation in land reform settlements in the Amazon. **State of the Amazon, Belém**, v. 7, p. 1-4, 2006.
- CALDAS, Marcellus M. et al. Settlement formation and land cover and land use change: A case study in the Brazilian Amazon. **Journal of Latin American Geography**, v. 9, n. 1, p. 125-144, 2010.
- CARDOSO, Domingos et al. Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 114, n. 40, p. 10695-10700, 2017.

- CARRERO, Gabriel; FEARNSSIDE, Philip. Forest clearing dynamics and the expansion of landholdings in Apuí, a deforestation hotspot on Brazil's Transamazon Highway. **Ecology and Society**, v. 16, n. 2, 2011.
- CAVIGLIA-HARRIS, Jill L.; SILLS, Erin O.; MULLAN, Katrina. Migration and mobility on the Amazon frontier. **Population and Environment**, v. 34, n. 3, p. 338-369, 2013.
- CHAUDHARY, Abhishek et al. Impact of forest management on species richness: global meta-analysis and economic trade-offs. **Scientific reports**, v. 6, p. 23954, 2016.
- CHAZDON, Robin L. **Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation**. University of Chicago Press, 2014.
- CROWTHER, Thomas W. et al. Mapping tree density at a global scale. **Nature**, v. 525, n. 7568, p. 201, 2015.
- DEFRIES, Ruth et al. Land use change around protected areas: management to balance human needs and ecological function. **Ecological Applications**, v. 17, n. 4, p. 1031-1038, 2007.
- DO VALE, Igor et al. Successional processes in agricultural mosaics in the eastern Amazon. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 256, p. 51-60, 2018.
- DUCHELLE, Amy E. et al. Linking forest tenure reform, environmental compliance, and incentives: lessons from REDD+ initiatives in the Brazilian Amazon. **World Development**, v. 55, p. 53-67, 2014.
- FAHRIG, Lenore. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. **Journal of Biogeography**, v. 40, n. 9, p. 1649-1663, 2013.
- FEARNSSIDE, Philip M. Land clearing behaviour in small farmer settlement schemes in the Brazilian Amazon and its relation to human carrying capacity. **The Tropical Rain Forest: Ecology and Management, Supplementary Volume". Leeds Philosophical and Literary Society, Leeds, UK (Book chapter, In press)(in English)**, 1984.
- FEARNSSIDE, Philip M. The roles and movements of actors in the deforestation of Brazilian Amazonia. **Ecology and Society**, v. 13, n. 1, 2008.
- FEARNSSIDE, Philip M. **Deforestation of the Brazilian Amazon**. In: Shugart, H. (Ed.), Oxford Research Encyclopedia of Environmental Science. Oxford University Press, New York, USA, 2017.
- GIAM, Xingli. Global biodiversity loss from tropical deforestation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 114, n. 23, p. 5775-5777, 2017.
- GODAR, Javier; TIZADO, Emilio Jorge; POKORNY, Benno. Who is responsible for deforestation in the Amazon? A spatially explicit analysis along the Transamazon Highway in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 267, p. 58-73, 2012.
- HARVEY, Celia A. et al. Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot. **Conservation biology**, v. 22, n. 1, p. 8-15, 2008.

- HUBBELL, Stephen P. et al. How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct?. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. Supplement 1, p. 11498-11504, 2008.
- INCRA (Instituto Nacional de Colonização e Reforma Agrária) Cinco mil agricultores recebem título de terra no Amazonas. INCRA, Brasília, Brasil, 2013.
- INCRA (Instituto Nacional de Colonização e Reforma Agrária) Criação de assentamentos. INCRA, Brasília, Brasil, 2015.
- INPE (2015) Amazon Program - Monitoring the Brazilian Amazon by satellite: The PRODES, DETER, DEGRAD and TerraClass Systems. **Disponível em:** <www.inpe.br>. **Acesso em:** 03 jan. 2018.
- KIM, Do-Hyung; SEXTON, Joseph O.; TOWNSHEND, John R. Accelerated deforestation in the humid tropics from the 1990s to the 2000s. **Geophysical Research Letters**, v. 42, n. 9, p. 3495-3501, 2015.
- LEISHER, Craig et al. Land and forest degradation inside protected areas in Latin America. **Diversity**, v. 5, n. 4, p. 779-795, 2013.
- MALHI, Yadvinder et al. Tropical forests in the Anthropocene. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 39, p. 125-159, 2014.
- MALHI, Yadvinder. The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 1, p. 65-75, 2012.
- MELO, Felipe PL et al. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. **Trends in ecology & evolution**, v. 28, n. 8, p. 462-468, 2013.
- BRASIL, MEPF (Ministério de Estado Extraordinário de Política Fundiária) **Portaria nº 88 de 6 de outubro de 1999**. MEPF, Brasília, Brasil, 1999.
- NEWBOLD, Tim et al. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. **Nature**, v. 520, n. 7545, p. 45, 2015.
- PERES, Carlos A. et al. Biodiversity conservation in human-modified Amazonian forest landscapes. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2314-2327, 2010.
- PIMM, Stuart L.; RAVEN, Peter. Biodiversity: extinction by numbers. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 843, 2000.
- PIMM, Stuart L. et al. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. **Science**, v. 344, n. 6187, p. 1246752, 2014.
- Projeto TerraClass, Avaliação da dinâmica do uso e cobertura da terra no período de 10 anos nas áreas desflorestadas da Amazônia legal Brasileira. **Disponível em:** <[http://www3.inpe.br/cra/projetos\\_pesquisas/arquivos/TerraClass\\_2014\\_v3.pdf](http://www3.inpe.br/cra/projetos_pesquisas/arquivos/TerraClass_2014_v3.pdf)>. **Acesso em:** 03 fev. 2018.
- SLIK, JW Ferry et al. An estimate of the number of tropical tree species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 24, p. 7472-7477, 2015.

- SIMMONS, Cynthia et al. Doing it for themselves: direct action land reform in the Brazilian Amazon. **World Development**, v. 38, n. 3, p. 429-444, 2010.
- TER STEEGE, Hans et al. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. **Science**, v. 342, n. 6156, p. 1243092, 2013.
- TER STEEGE, Hans et al. The discovery of the Amazonian tree flora with an updated checklist of all known tree taxa. **Scientific Reports**, v. 6, p. 29549, 2016.
- TOVO, Anna et al. Upscaling species richness and abundances in tropical forests. **Science Advances**, v. 3, n. 10, p. e1701438, 2017.
- URBAN, Mark C. Accelerating extinction risk from climate change. **Science**, v. 348, n. 6234, p. 571-573, 2015.
- VAN BREUGEL, Michiel et al. Succession of ephemeral secondary forests and their limited role for the conservation of floristic diversity in a human-modified tropical landscape. **PloS one**, v. 8, n. 12, p. e82433, 2013.
- WANDELLI, Elisa Vieira; FEARNSSIDE, Philip Martin. Secondary vegetation in central Amazonia: Land-use history effects on aboveground biomass. **Forest Ecology and Management**, v. 347, p. 140-148, 2015.
- YANAI, Aurora Miho et al. Deforestation and Carbon Stock Loss in Brazil's Amazonian Settlements. **Environmental management**, v. 59, n. 3, p. 393-409, 2017.
- ZERMEÑO-HERNÁNDEZ, Isela et al. Ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses and their effects on tropical forest regeneration. **Applied vegetation science**, v. 18, n. 3, p. 443-455, 2015.
- ZERMEÑO-HERNÁNDEZ, Isela; PINGARRONI, Aline; MARTÍNEZ-RAMOS, Miguel. Agricultural land-use diversity and forest regeneration potential in human-modified tropical landscapes. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 230, p. 210-220, 2016.



## 2. PROCESSOS SUCESSIONAIS EM DIFERENTES MOSAICOS AGRÍCOLAS DA AMAZÔNIA ORIENTAL<sup>1</sup>

### Resumo

A maioria das paisagens tropicais é composta principalmente por mosaicos dinâmicos que envolvem múltiplos usos da terra. Diferentes históricos de manejo do uso da terra podem levar a diferentes caminhos de sucessão. O objetivo deste estudo foi determinar se existe um gradiente florístico sucessional relacionado aos tipos de uso da terra e como esses gradientes mudam em três mosaicos agrícolas na Amazônia Oriental. Nós também investigamos quais são as espécies indicadoras entre os mosaicos e tipos de uso da terra e como elas mudam ao longo da sucessão. Cinco pontos de coleta foram estabelecidos em nove fazendas familiares de cada mosaico. Uma análise de correspondência retificada foi utilizada para revelar os gradientes sucessionais. Uma árvore de regressão multivariada foi utilizada para analisar diferenças na composição florística entre mosaicos e usos da terra. A semelhança florística entre os tipos de uso da terra formou gradientes sucessionais nos mosaicos, em que os tipos de uso agrícolas representam os estádios iniciais da sucessão secundária e as florestas representam estádios mais avançados. O número total de espécies e o número total de espécies tolerantes à sombra foram correlacionados com estádios sucessionais avançados em todos os mosaicos, mas as árvores pioneiras também foram correlacionadas com estádios avançados em mosaicos fragmentados. Cada mosaico teve uma série sucessional distinta devido às diferentes abordagens de manejo. Onde a matriz era composta principalmente de fragmentos florestais e o período de intervenção humana era mais curto, os tipos de uso da terra eram mais parecidos uns com os outros, e foram agrupados em menos estádios sucessionais. Assim, a semelhança florística entre os tipos de uso da terra aparece como um indicador do progresso sucessional em mosaicos agrícolas e ajuda a determinar a capacidade regenerativa dessas áreas.

**Palavras-chave:** Composição de espécies. Floresta secundária. Paisagem. Sucessão secundária. Tipos de uso da terra.

---

<sup>1</sup> Publicado em *Agriculture, Ecosystems and Environment*, v. 256, p. 51-60, 2018.  
DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.12.004>

**Abstract**

Most tropical landscapes are mainly composed of dynamic mosaics involving multiple land uses. Different histories of land use management can lead to different successional paths. The aim of this study was to determine if there is a successional floristic gradient related to land use types and how these gradients change across three rural mosaics in Eastern Amazon. It was also investigated what are the indicator species across mosaics and land use types and how they change through succession. Five sampling points were established in nine family farms at each mosaic. A detrended correspondence analysis was used to reveal the successional gradient. A multivariate regression tree was used to analyze differences in floristic composition between mosaics and land uses. Floristic similarity between land uses formed successional gradient at the mosaics, in which agricultural land uses represent the early stages of secondary succession and forests represent more advanced stages. Total number of species and total number of shade-tolerant species were correlated with advanced successional stages in all mosaics, but pioneer trees were also correlated with advanced stages in fragmented mosaics. Each mosaic had a distinct successional series due to different management approaches. Where the matrix was mainly composed of forest fragments and the human intervention period was shorter, land use types were more similar to one another as they were grouped into fewer successional stages. Thus, the floristic similarity between land use types appears as an indicator of successional advancement across the mosaics and help determine the regenerative capacity of those areas.

**Keywords:** Landscape. Land use. Species composition. Secondary forest. Secondary succession.

## 2. 1. Introdução

Entender o processo sucessional é importante tanto para o avanço dos conceitos ecológicos teóricos, quanto para o desenvolvimento de programas de conservação e exploração de recursos biológicos (Finegan, 1984; Meiners et al., 2015; Arroyo-Rodriguez et al., 2017). O conhecimento atual sobre sucessão na região tropical deriva principalmente de estudos de cronossequências realizados em florestas secundárias (Chazdon, 2012). Nos últimos anos, vários estudos têm monitorado a regeneração florestal e processos de sucessão ao longo do tempo (Chazdon et al., 2007; Lebrija-Trejos et al., 2010; Mora et al., 2015; Rozendaal e Chazdon, 2015). Esses estudos se tornam cada vez mais necessários em paisagens tropicais que, atualmente, são principalmente formadas por mosaicos dinâmicos que envolvem remanescentes florestais maduros e florestas secundárias de diferentes idades, mas que também estão conectados a cultivos agrícolas, como roças e pastagens (Van Bruegel, 2013).

Estes diferentes tipos de uso da terra resultam de processos intrínsecos à produção da agricultura familiar nas áreas rurais. Os processos são estabelecidos em uma sequência de sucessão onde o uso da terra é tradicionalmente iniciado pelo corte e queima da floresta para cultivar espécies anuais e/ou perenes ou estabelecer pastagens. A sucessão começa enquanto esses cultivos ainda estão ativos, porque mesmo que o preparo de área reduza drasticamente a riqueza inicial das espécies, um grande número de espécies madeireiras florestais consegue manter-se após o desmatamento e podem representar mais da metade espécies presentes em terras agrícolas ou pastagens (Mitja et al., 2008; Miranda et al., 2009; Mitja e Miranda, 2010). Ao longo do tempo, as áreas agrícolas tornam-se improdutivas com altos custos de manutenção devido à perda de fertilidade do solo e invasão de plantas lenhosas e/ou herbáceas e, conseqüentemente, essas áreas são abandonadas e o processo de regeneração natural avança, o que resulta em fragmentos de floresta secundária entre os cultivos. Assim, é essencial considerar os diferentes tipos de uso da terra presentes na escala da paisagem para entender o processo sucessional em mosaicos agrícolas (Meiners et al., 2015).

Na escala da paisagem, a sucessão será afetada por fatores como: histórico dos tipos de uso da terra, cobertura florestal, características da matriz e conectividade da paisagem (Arroyo-Rodríguez et al., 2017). Esses fatores interagem e podem levar a diferentes trajetórias de sucessão e, conseqüentemente, a florestas secundárias distintas, com as suas próprias estruturas únicas de riqueza e diversidade (Chazdon, 2008a; Chazdon et al., 2010; Meiners e

Pickett, 2011). Estudos ainda têm mostrado repetidamente que, mesmo em áreas abandonadas com a mesma idade de pousio, tipo de solo e condições climáticas, as sucessões não seguem necessariamente uma única e previsível trajetória, que levem ao estado da floresta inicial (Chazdon et al., 2007; Norden et al., 2011, 2015). Dentro da mesma paisagem, algumas áreas podem apresentar rápidas taxas de regeneração, enquanto outros exibem cursos irregulares e / ou taxas de regeneração lentas (Norden et al., 2011, 2015; Cole et al., 2014; Jakovac et al., 2015). O manejo e a duração do período de cultivo podem levar a diferentes velocidades de regeneração, assim como à diferentes composições florísticas no processo sucessional (Mitja et al., 2008).

A dispersão de sementes, a germinação das sementes e recrutamento de plântulas são condicionadas por diferentes controladores interligados, tais como topografia, cobertura florestal da paisagem, isolamento e complexidade da matriz (Laurance et al., 2002; Ewers e Didham, 2006; Arroyo-Rodríguez et al., 2017). Assim, a estrutura das assembleias bióticas que habitam áreas de sucessão secundária em ambiente antropizados é determinada por um conjunto de forças motrizes através de múltiplas escalas (Gardner et al., 2009; Tabarelli et al., 2012; Meiners et al., 2015). Para as plantas, essas forças motrizes podem representar barreiras regenerativas que atuam como agentes limitando a dispersão ou filtros ecológicos (Tabarelli et al., 2012).

O objetivo desse estudo foi analisar o processo sucessional existente em três mosaicos agrícolas do Sudeste do Pará para que as seguintes perguntas pudessem ser respondidas: Existe um gradiente florístico relacionado com os tipos de uso da terra? Como esses gradientes mudam entre os mosaicos? Quais são as espécies indicadoras entre mosaicos e tipos de uso da terra e como elas mudam ao longo da sucessão?

## **2. 2. Material e métodos**

### **2. 2. 1. Área de estudo**

O estudo foi realizado em 2008, em três comunidades rurais com pequenas fazendas familiares: Palmares II, Maçaranduba e Travessão 338-S. Cada comunidade foi considerada como um mosaico agrícola, onde fragmentos de áreas naturais estão conectados a diferentes tipos de usos da terra. As comunidades estão localizadas no sul e sudeste do Estado do Pará, na região conhecida como Arco do Desmatamento (Fearnside, 2017). A perda de

biodiversidade nessa região é intensa, e impulsionada pelas mudanças de uso da terra causada pelo desmatamento para a agricultura. Além disso, os incêndios antropogênicos e os graves eventos de seca da última década nesta região também impulsionam mudanças florísticas e estruturais e contribuindo para o próprio desmatamento (Morandi et al., 2016).

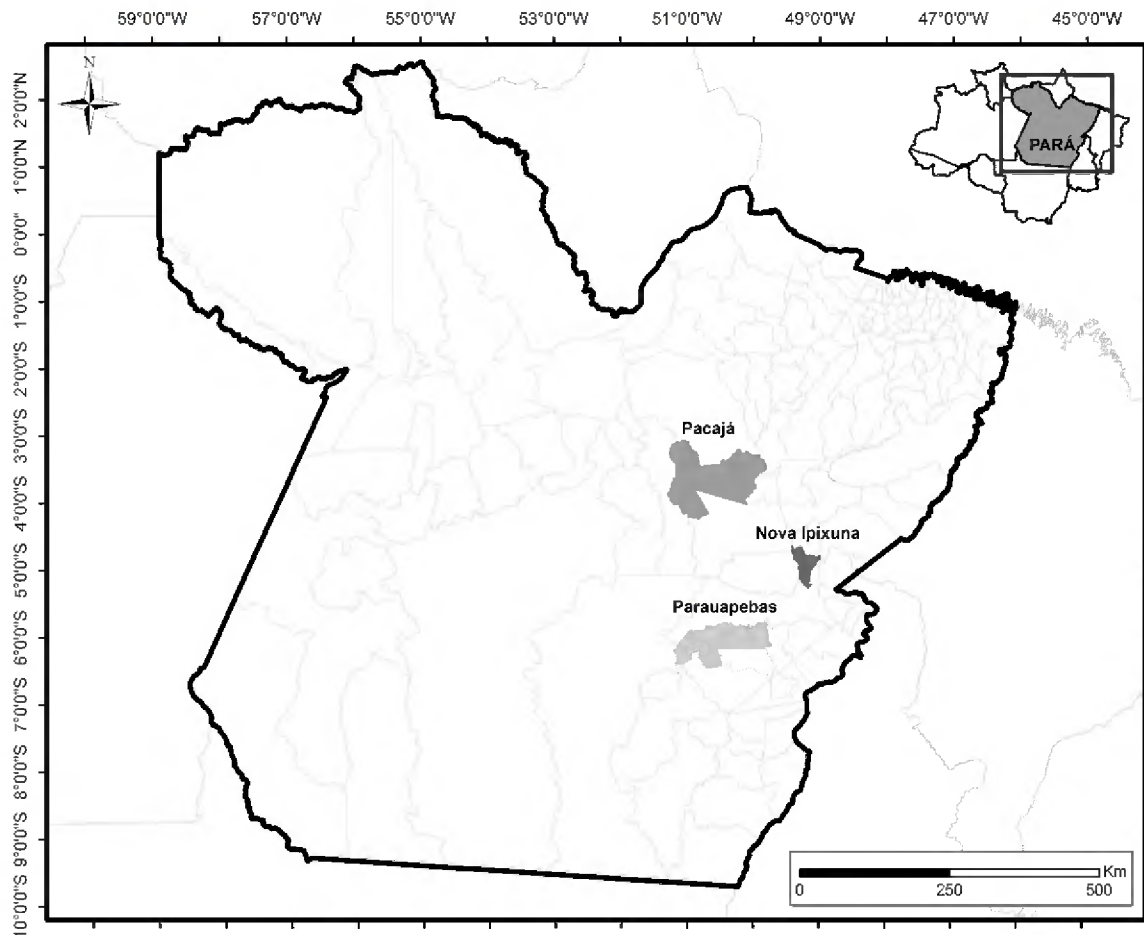
O Projeto de Assentamento Palmares II (625,263.4 9,343,195.9; UTM, WGS84), localizado no município de Parauapebas, foi criado em 1996, com fazendas familiares que possuem em média 26 ha de área. A comunidade de Maçaranduba (679,602.5 9,473,375.9 UTM, WGS84) está localizada no Projeto de Assentamento Agroextrativista Praia Alta-Piranheiras, no município de Nova Ipixuna. Esta comunidade foi criada em 1994, e suas fazendas familiares tem área média de 71 ha. A comunidade do Travessão 338-S (493,585.7 9,582,189.4 UTM, WGS84) está localizada ao longo da Rodovia Transamazônica, no município de Pacajá. Foi criado em 2001, as fazendas familiares têm tamanho médio de 86 ha (Figura 1.1).

Essas três comunidades rurais já foram estudadas por De Sartre (2011), Oszwald et al. (2011; 2012), Costa et al. (2012), Grimaldi et al. (2014), Marichal et al. (2014), Do Vale et al. (2015) e Lavelle et al. (2016). A vegetação primária dominante na região é floresta ombrófila aberta, com temperatura média anual na área é de 26 °C. O clima é classificado como super úmido em Parauapebas, chuvoso tropical em Nova Ipixuna e úmido tropical em Pacajá.

As fazendas familiares estudadas são marcadas por uma dinâmica da paisagem recente, apresentando mosaico de diferentes coberturas, tais como pastagens, roças, florestas secundárias, entre outros. No entanto, as três áreas apresentaram dinâmicas de colonização diferenciadas. Uma análise das métricas das paisagens de 2007, e sua dinâmica entre 1990 e 2007, foi apresentada por Oszwald et al. (2011), que inclui um mapa de localização das fazendas familiares e imagens Landsat da cobertura vegetal em 2007. A comunidade de Palmares II apresentava uma paisagem agrícola muito fragmentada, com muitos pastos e roças, além da presença de queimadas recentes nas áreas florestais; Palmares II possui grande rede viária, no entanto, a distância entre o local de residência (Vila de Palmares II) e o local dos cultivos é um fator importante que interfere no grau de impacto humano.

A comunidade de Maçaranduba é mais antiga e apresentava uma paisagem predominantemente agrícola, composta por pastagens em diferentes estágios de desenvolvimento; as florestas secundárias foram formadas após o abandono das áreas agrícolas e as florestas pristinas são remanescentes de matas ciliares ou em áreas de difícil

acesso. Maçaranduba é caracterizada por uma passagem muito rápida e intensa da fase florestal à fase agrícola, principalmente pastagens. A comunidade do Travessão 338-S é a mais recentemente afetada pelo desmatamento, as primeiras intervenções agrícolas começaram no início de 1990 e a conversão de florestas em terras agrícolas permanecia ainda marginal em 2007; as fazendas familiares eram principalmente florestais ou compostas por manchas florestais de tamanho grande, o que caracterizava a paisagem do mosaico como florestal (Oszwald et al., 2011).



**Figura 1.1.** Localizações de três municípios do Estado do Pará, na Amazônia Oriental, onde os mosaicos agrícolas foram inventariados. A comunidade de Palmares II está localizada em Parauapebas, Maçaranduba em Nova Ipixuna e Travessão 338-S em Pacajá.

### 2. 2. 2. Delineamento experimental

Uma pesquisa socioeconômica realizada com 50 agricultores familiares ajudou a definir quais fazendas familiares eram mais representativas dos mosaicos (De Sartre, 2011); e, as nove fazendas familiares mais representativas em cada mosaico foram selecionadas para este estudo.

Em cada fazenda familiar foram estabelecidos cinco pontos de coleta para o inventário da vegetação. Os pontos foram igualmente espaçados ao longo da maior diagonal da fazenda familiar, com o auxílio de um mapa. Assim, a distância entre os pontos foi igual a 1/6 do comprimento da diagonal e variou conforme a fazenda familiar (entre 200 e 400 m). Como os pontos foram espaçados ao longo da diagonal de cada fazenda familiar, eles não foram selecionados com base no tipo de uso da terra. Assim, foi assumido que a cobertura vegetal dos pontos refletiu os tipos de uso da terra predominantes em cada mosaico estudado, o que resultou em um número heterogêneo de pontos de coleta para cada tipo de uso por mosaico (Tabela 2.1).

Foram identificados nove tipos de uso da terra nos três mosaicos agrícolas estudados. O mosaico de Palmares II, é o único que possui florestas queimadas e não possui florestas conservadas, e tem o maior número de cultivos anuais. Maçaranduba possui o maior número de pastos, enquanto Travessão 338-S tem o maior número de florestas e o único que possui plantios arbóreos mistos. É importante estabelecer que todos os cultivos agrícolas estavam ativos na época da coleta dos dados, que ocorreu em 2008 (Tabela 2.1).

Em cada ponto amostral a vegetação foi coletada em três estratos. Uma parcela de 10 x 50 m (500 m<sup>2</sup>) foi alocada para o inventário do estrato superior (indivíduos com DAP  $\geq$  10 cm), uma subparcela de 5 x 50 m para o estrato médio (indivíduos com DAP < 10 cm e altura  $\geq$  2,0 m) e finalmente, no centro da parcela, foram distribuídas regularmente 10 subparcelas de 1 x 1 m para o inventário do estrato inferior (indivíduos com 2,0 m < altura  $\geq$  10 cm). O número de amostras por estrato variou por mosaico, visto que existem tipos de uso que não possuem todos os estratos.

As espécies foram classificadas em grupos funcionais determinados pela forma de vida (herbácea, liana, arbusto, palmeira e árvore) conforme Brower et al. (1998); e, pela tolerância à sombra (pioneiras e tolerantes). Espécies pioneiras ocorrem em ambientes abertos e clareiras, geralmente produzem muitas sementes que são viáveis por longos períodos no solo

da floresta. Este grupo inclui também espécies secundárias, que estão ausentes da floresta, mas podem estabelecer-se rapidamente em áreas desmatadas (Puig, 2008; Mitja et al., 2008).

**Tabela 2.1.** Número de pontos de coleta por tipo de uso em três mosaicos agrícolas (PII = Palmares II, M = Maçaranduba, T338S = Travessão 338-S) na região do “arco do desmatamento”, Estado do Pará, Brasil.

Sigla	Tipo de Uso da Terra	Descrição	Mosaicos Agrícolas			Total
			PII	M	T338	
<b>FloCon</b>	Florestas Conservadas	Florestas com estrutura vertical bem definidas e sem sinais de distúrbio humano (três estratos verticais).	-	8	7	15
<b>FloExp</b>	Florestas Alteradas	Florestas que possuem sinais de perturbação, como clareiras resultantes de retirada de madeira (três estratos verticais).	5	3	16	24
<b>FLoQue</b>	Florestas Queimadas	Florestas com sinais do efeito do fogo (três estratos verticais).	10	-	-	10
<b>SecAnt</b>	Florestas Secundárias Antigas	Florestas secundárias com estrato superior arbóreo bem definido, e idade acima de 12 anos (três estratos verticais).	3	9	4	16
<b>SecJov</b>	Florestas Secundárias Jovens	Florestas secundárias sem estrato superior arbóreo definido e, idade abaixo de 12 anos (dois estratos verticais).	6	4	5	15
<b>PasInv</b>	Pastos Invadidos <sup>a</sup>	Pastos com alta abundância de indivíduos herbáceos e jovens plântulas de espécies lenhosas (dois estratos verticais).	4	11	6	21
<b>PasLim</b>	Pastos Limpos <sup>a</sup>	Pastos com baixa densidade de espécies lenhosas (dois estratos verticais).	7	9	1	17
<b>CulAnu</b>	Cultivos Anuais	Arroz ( <i>Oryza</i> sp.), feijão ( <i>Vigna</i> sp.), milho ( <i>Zea mays</i> ) e especialmente plantações de mandioca ( <i>Manihot esculenta</i> ) (dois estratos verticais).	10	1	2	13
<b>PlaArb</b>	Plantios arbóreos mistos <sup>b</sup>	Plantações de cacau ( <i>Theobroma cacao</i> ), geralmente combinado com paricá ( <i>Schizolobium amazonicum</i> ) (dois estratos verticais).	-	-	4	4
	Total	Total de pontos de coleta	45	45	45	135

<sup>a</sup>*Urochloa brizantha* foi a forrageira dominante em Maçaranduba e Palmares II, enquanto *Urochloa decumbens* predominou em Travessão 338-S.

<sup>b</sup>Plantações arbóreas são comuns no sudeste do Pará e foram restritas ao mosaico de Travessão 338-S, parte integrante da região produtora de cacau do sudeste do Pará.



Espécies tolerantes à sombra são aquelas cujas sementes podem germinar e se estabelecer sob a sombra. As plantas jovens são, assim, comumente encontradas abaixo de um dossel, mas ocasionalmente também pode ser visto em ambientes abertos (Swaine e Whitmore, 1988).

A pré-identificação das espécies foi realizada por um parataxônomo e confirmada por comparação no Herbário João Murça Pires do Museu Paraense Emílio Goeldi. As plantas foram classificadas de acordo com o sistema Angiosperm Phylogeny Group III (APG III, 2009). Os poucos indivíduos não identificados (2, 5 e 6% dos indivíduos em Palmares II, Maçaranduba e Travessão 338-S, respectivamente) foram excluídos das análises.

### **2. 2. 3. Análises estatísticas**

Apesar dos diferentes níveis de amostragem utilizado em função de cada estrato, a composição florística de cada ponto foi composta pelas espécies presentes em todos os estratos, formando uma única matriz por mosaico ( $n = 45$ ).

Para verificar se existe um gradiente florístico sucessional relacionado aos tipos de uso da terra, uma análise de correspondência retificada (DCA) foi realizada para verificar o gradiente florístico existente entre todos os tipos de uso da terra presentes em cada mosaico. Os tipos de uso da terra foram testados como grupos formando diferentes estádios sucessionais. Os grupos foram formados desenhando uma elipse de confiança de 95% em torno dos centroides da classe. Se essas elipses de confiança não se sobrepõem, os grupos provavelmente são significativamente diferentes em  $p \leq 0,05$  (Oksanen, 2015). Cada DCA foi realizada utilizando uma matriz de presença e ausência das  $n$  espécies encontradas nos 45 pontos de coleta de cada mosaico. A presença e ausência foi utilizada para minimizar os efeitos de diferentes métodos de coleta entre os estratos. As espécies raras que estavam presentes em menos de 10% dos pontos de coleta foram excluídas da análise para refinar os resultados (Ter Braak e Smilauer, 2015). Os tipos de uso da terra com menos de três amostras por mosaico não foram considerados nesta análise (cultivos anuais e pastos limpos no Travessão 338-S e cultivos anuais em Maçaranduba).

Para avaliar a correlação entre o número de espécies por grupo funcional e os estádios sucessionais estabelecidos nas ordenações DCA de cada mosaico, realizou-se uma análise de ajustamento ambiental (ENVFIT). O ENVFIT ajusta os vetores das variáveis contínuas de uma ordenação e indica a direção crescente de uma variável e a correlação entre a variável e a

ordenação (Oksanen et al., 2017). Assim, é possível estabelecer quais grupos funcionais são importantes nos diferentes estádios sucessionais estabelecidos pela DCA. Foi utilizada uma transformação  $\log(n + 1)$  para o número de espécies por grupo funcional para reduzir as discrepâncias entre valores que eram muito altos ou muito baixos.

Um DCA também foi realizado para verificar a influência regional sobre o agrupamento de espécies nos mosaicos usando uma matriz de presença-ausência das  $n$  espécies encontradas nos 135 pontos de coleta para os três mosaicos. Os grupos foram testados usando mosaicos e tipos de uso da terra como fator. Os grupos também foram formados desenhando uma elipse de confiança de 95% em torno de centroides de classe e espécies raras também foram excluídas.

Para verificar a influência de diferentes mosaicos e diferentes tipos de uso da terra na composição das espécies, uma árvore de regressão multivariada sem restrições (MRT) foi realizada usando uma matriz de abundância  $\log(n + 1)$  das  $n$  espécies encontradas nos 135 pontos de coleta dos três mosaicos. Uma MRT sem restrições também foi realizada para verificar a influência do tipo de uso da terra na composição das espécies individualmente em cada mosaico usando uma matriz de abundância  $\log(n + 1)$  das  $n$  espécies encontradas nos 45 pontos de coleta de cada mosaico. MRT é um tipo de análise de agrupamento restrita que agrupa amostras (pontos de coleta) para minimizar as diferenças dentro dos grupos e maximizar as diferenças entre os grupos (De'Ath, 2002). Nesta análise, é possível selecionar o tamanho da árvore, que variará de acordo com o número de divisões na composição da espécie em grupos. As divisões são guiadas por um gráfico interativo produzido pelo software R (R Foundation for Statistical Computing, Viena, AT), que mostra o erro de validação cruzada em cada divisão na árvore MV. As árvores geradas pelas análises MRT foram estabelecidas com o máximo de duas divisórias para reduzir o erro relativo validado por cruzamento.

Depois de selecionar a árvore, o valor indicador (INDVAL) foi calculado para cada espécie em cada grupo formado pelo MRT, para verificar quais espécies foram significativamente associadas a um grupo particular. As espécies indicadoras são definidas como as espécies mais características de um grupo, encontradas exclusivamente ou mais frequentemente em um único grupo de amostras e presentes na maioria das amostras desse grupo (Dufrene e Legendre, 1997).

As análises foram realizadas usando a interface R-Studio para R (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT), usando os seguintes pacotes: vegan para DCA e ENVFIT (Oksanen et al., 2017), mvpart para MRT (De'Ath, 2002) e indicpecies para INDVAL (De Caceres et al., 2016).

## 2. 3. Resultados

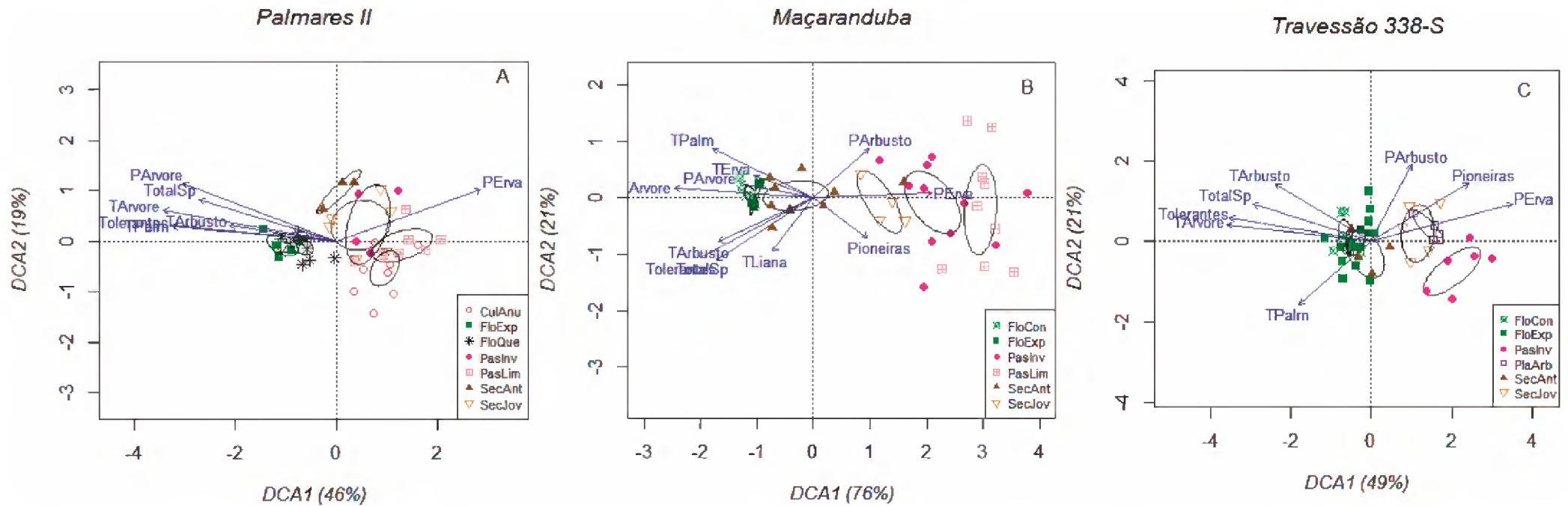
### 2. 3. 1. Riqueza florística nas comunidades

Foi encontrado um total de 628, 849 e 730 espécies em Palmares II, Maçaranduba e Travessão 338-S, respectivamente. Mais de 70% das espécies encontradas em cada mosaico foram tolerantes a sombra; sendo que mais de 40% foram árvores e arbustos tolerantes. O Travessão 338-S apresentou a maior porcentagem, com 80% de espécies tolerantes, sendo 51% de árvores tolerantes. As palmeiras tolerantes representaram apenas 1% das espécies em cada mosaico. A maior porcentagem de pioneiras foi encontrada em Palmares II (29%) (Tabela 1.2).

Mais de 80% das espécies presentes em menos de 10% dos pontos de coleta, foram consideradas como raras nos três mosaicos. Houve 119, 102 e 133 espécies presentes em mais de 10% dos pontos de coleta, consideradas como frequentes, em Palmares II, Maçaranduba e Travessão 338-S, respectivamente (Tabela 1.2).

**Tabela 1.2.** Número de espécies por grupo funcional em três mosaicos agrícolas (Palmares II, Maçaranduba e Travessão 338-S). Porcentagens calculadas com base no número total de espécies. As espécies raras ocorreram em até 10% dos pontos de coleta, espécie mais frequentes ocorreram em mais de 10% dos pontos de coleta.

Grupo funcional	Palmares II		Maçaranduba		Travessão 338-S	
	n	%	n	%	n	%
Total de tolerantes à sombra	445	71	622	73	581	80
Total de pioneiras	183	29	227	27	149	20
Árvores tolerantes à sombra	246	39	403	47	372	51
Arbustos tolerantes à sombra	36	6	80	9	62	8
Palmeiras tolerantes à sombra	9	1	11	1	9	1
Lianas tolerantes à sombra	83	13	54	6	68	9
Herbáceas tolerantes à sombra	71	11	74	9	70	10
Árvores pioneiras	74	12	63	7	38	5
Arbustos pioneiros	53	8	79	9	51	7
Lianas pioneiras	22	4	23	3	14	2
Herbáceas pioneiras	34	5	62	7	46	6
Total de espécies	628	100	849	100	730	100
Total de espécies raras	509	81	747	88	597	82
Total de espécies mais frequentes	119	19	102	12	133	18



**Figura 1.2.** Ordenações DCA usando uma matriz de presença/ausência de espécies em três mosaicos agrícolas (A = Palmares II, B = Maçaranduba e C = Travessão 338-S). As elipses pretas representam diferentes grupos com base em tipos de uso da terra. Quando as elipses pretas se sobrepõem, os grupos não diferem um do outro. As setas azuis indicam a correlação entre os grupos funcionais e as ordenações DCA (ENVFIT;  $p < 0,01$ ) como mostrado na Tabela 1.3, onde P = pioneiras e T = tolerantes à sombra. As siglas de tipos uso da terra são como na Tabela 1.1.

### 2. 3. 2. Gradiente florístico sucessional entre tipos de uso da terra

Para cada mosaico, a ordenação revelou um gradiente florístico sucessional em que os tipos de uso da terra representam diferentes estádios de avanço sucessional (Figura 1.2).

Em Palmares II, o eixo 1 (autovalor = 45,06; proporção explicada = 45,95%) separou os tipos de uso da terra de sucessão tardia (florestas queimadas e florestas exploradas) dos demais; e quando combinado com o eixo 2 (autovalor = 22,25; proporção explicada = 19,40%), o gradiente revelou seis estádios de sucessão: (1) cultivos anuais; (2) pastos limpos; (3) pastos invadidos e florestas secundárias jovens (ambas sobrepostas e consideradas no mesmo estágio sucessional); (4) florestas secundárias antigas; (5) florestas queimadas; e (6) florestas exploradas (Figura 1.2a).

Em Maçaranduba, o eixo 1 (autovalor = 70,01; proporção explicada = 76,39%) separou os tipos de uso da terra de sucessão tardia (florestas secundárias antigas, florestas exploradas e florestas conservadas) dos demais; e quando combinado com o eixo 2 (autovalor = 23,19; proporção explicada = 20,73%), o gradiente revelou cinco estádios de sucessão: (1) pastos limpos; (2) pastos invadidos; (3) florestas secundárias jovens (4) florestas secundárias antigas; e (5) florestas exploradas e conservadas (ambas sobrepostas e consideradas no mesmo estágio sucessional) (Figura 1.2b).

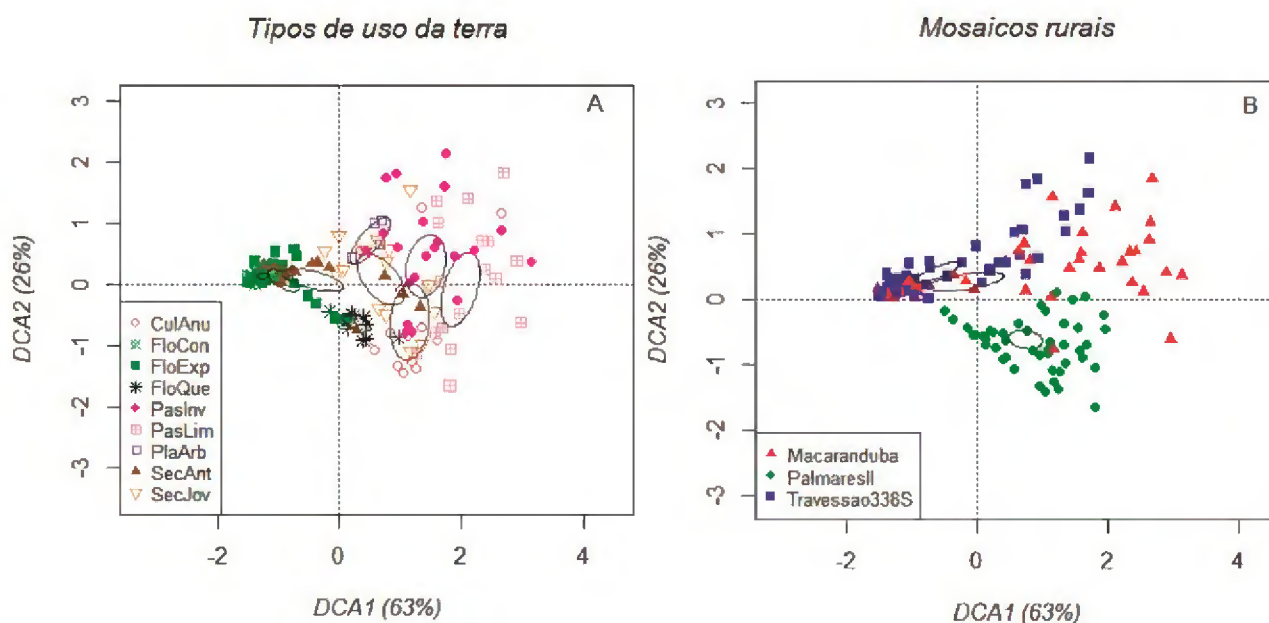
No Travessão 338-S, o eixo 1 (autovalor = 43,45; proporção explicada = 49,06%) também separou os tipos de uso da terra de sucessão tardia (florestas secundárias antigas, florestas exploradas e florestas conservadas) dos demais; e quando combinado com o eixo 2 (autovalor = 22,52; proporção explicada = 20,65%), o gradiente revelou três estádios sucessionais: (1) pastos invadidos; (2) plantios arbóreos mistos e florestas secundárias jovens (ambas sobrepostas e consideradas no mesmo estágio sucessional); e (3) florestas secundárias antigas, florestas exploradas e florestas conservadas (os três tipos de uso da terra estavam sobrepostos, por isso também foram considerados no mesmo estágio sucessional) (Figura 1.2c).

### 2. 3. 3. Influência regional sobre o conjunto de espécies nos mosaicos

A ordenação que combinou a composição florística dos três mosaicos revelou um gradiente florístico sucessional ao longo do eixo 1 (autovalor = 58,83; proporção explicada = 62,74%), onde os tipos de uso da terra de sucessão inicial, como as culturas agrícolas, foram correlacionados positivamente, enquanto os tipos de uso da terra de sucessão tardia, como as

florestas, foram correlacionados negativamente com o eixo 1. No entanto, cada tipo de uso da terra formou um grupo diferente (Figura 1.3a).

No eixo 2 (autovalor = 31,50, proporção explicada = 26,14%), a influência regional no conjunto de espécies nos mosaicos foi aparente, já que Palmares II foi correlacionado negativamente, mostrando um conjunto diferente de espécies dos demais mosaicos, enquanto Maçaranduba e Travessão 338-S foram positivamente correlacionado (Figura 1.3). No entanto, nenhuma das elipses de confiança foram sobrepostas, de modo que cada mosaico formou um grupo diferente (Figura 1.3b).



**Figura 1.3.** Ordenações de DCA usando uma matriz de presença/ausência de espécies que comparam os três mosaicos agrícolas (Palmares II, Maçaranduba e Travessão 338-S). As elipses pretas representam diferentes grupos com base em tipos de uso da terra (A) e mosaicos agrícolas (B). Quando as elipses pretas se sobrepõem, os grupos não diferem um do outro. As siglas de tipos de uso da terra são como na Tabela 1.1.

#### 2. 3. 4. Indicadores funcionais dos estádios sucessionais

Os estádios sucessionais tardios identificados ao longo do eixo 1 das ordenações (florestas queimadas e exploradas em Palmares II; e florestas conservadas, florestas exploradas e florestas secundárias antigas em Maçaranduba e Travessão 338-S) foram correlacionadas com o número total de espécies e o número total de espécies tolerantes à sombra (Tabela 1.3).

O número total de pioneiras não apresentou correlação significativa na ordenação de Palmares II (ENVFIT;  $r^2 = 0,05$ ;  $p = 0,22$ ). Em Maçaranduba, a correlação foi significativa, mas baixa (ENVFIT;  $r^2 = 0,21$ ;  $p = 0,004$ ) (Tabela 1.3). As plantas herbáceas pioneiras foram

correlacionadas aos estádios iniciais de sucessão no eixo 1 das ordenações, formadas por pastagens, cultivos anuais, plantios arbóreos mistos (que ocorreram apenas no Travessão 338-S) e florestas secundárias jovens (Figura 1.2). As árvores pioneiras foram correlacionadas com os estádios sucessionais tardios nas ordenações para Palmares II e Maçaranduba, mas no Travessão 338-S, a correlação não foi significativa (ENVFIT;  $r^2 = 0,03$ ,  $p = 0,52$ ). Ervas e lianas (tanto tolerantes à sombra quanto pioneiras) não apresentaram correlações significativas ou apresentaram correlações baixas e significativas nas ordenações (Tabela 1.3).

### 2. 3. 5. Espécies indicadoras entre mosaicos e tipos de uso da terra

Palmares II, Maçaranduba e Travessão 338-S apresentaram 29, 36 e 31 espécies com valor indicador significativo (INDVAL,  $p < 0,05$ , ver Apêndice). Estes números representam apenas 4,6, 4,2 e 4,2% das espécies encontradas em cada mosaico, respectivamente. A composição florística de Palmares II foi diferente de Maçaranduba e Travessão 338-S. Três das quatro espécies mais importantes (valor indicador mais significativo) de Palmares II foram pioneiras (*Cecropia palmata*, *Solanum rugosum* e *Vernonanthura brasiliiana*), enquanto Maçaranduba e Travessão 338-S foram correlacionadas com tolerantes à sombra (*Attalea speciosa*, *Gustavia augusta*, *Pourouma guianensis* e *Rinorea pubiflora*) (Figura 1.4a).

Ao comparar os três mosaicos em uma única ordenação, as quatro espécies mais importantes dos tipos de uso florestais (florestas conservadas, exploradas e florestas secundárias antigas) foram tolerantes à sombra (*Astrocaryum gynacanthum*, *Adiantum argutum*, *Protium apiculatum* e *Inga edulis*). As florestas queimadas foram associadas às florestas secundárias jovens e plantios arbóreos mistos; as quais foram correlacionadas com espécies pioneiras (*Cecropia palmata* e *Solanum rugosum*) e tolerantes à sombra (*Astrocaryum gynacanthum* e *Amphiodon effusus*).

As culturas agrícolas (cultivos anuais, pastos limpos e invadidos) foram correlacionadas com quatro ervas pioneiras (*Borreria latifolia*, *Emilia sonchifolia*, *Fimbristylis dichotoma* e *Urochloa brizantha*) (Figura 1.4b).

Em Palmares II, as florestas queimadas e exploradas mostraram uma composição de espécies diferentes de outros tipos de uso da terra, e as florestas secundárias foram associadas aos pastos invadidos (Figura 1.5a). Em Maçaranduba e Travessão 338-S, florestas maduras (conservadas, exploradas) e florestas secundárias antigas tiveram uma composição de espécies diferente de outros tipos de uso da terra. Os cultivos anuais, pastos limpos e invadidos foram

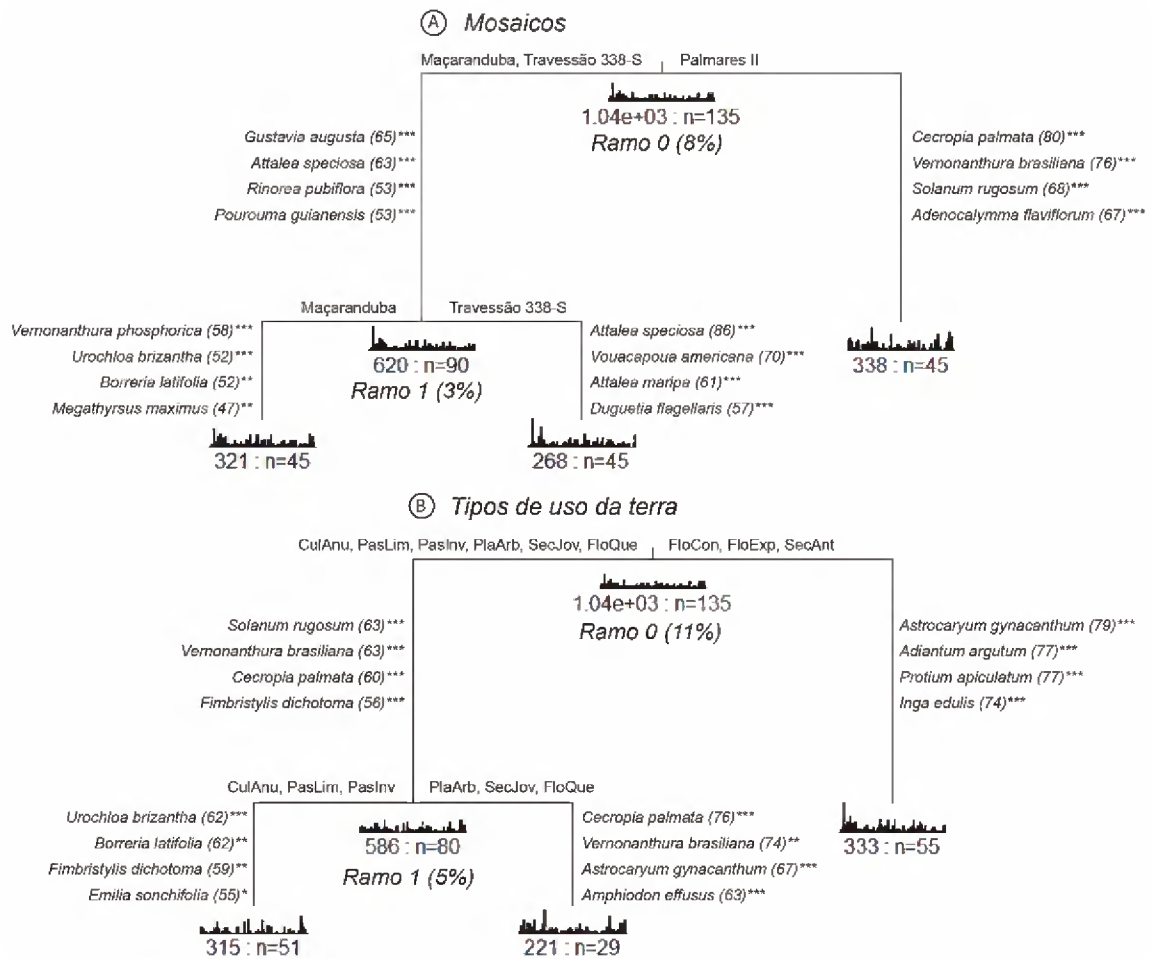
semelhantes em ambos os mosaicos, enquanto os plantios arbóreos mistos apresentaram uma composição de espécies semelhantes às florestas secundárias jovens no Travessão 338-S (Figura 1.5b, c).

Em geral, os tipos de uso da terra de estádios sucessionais avançados (florestas conservadas, exploradas e florestas secundárias antigas associadas às florestas queimadas em Palmares II) foram correlacionados com um total de 50 espécies, das quais 9 eram pioneiras e 41 tolerantes à sombra. Os tipos de usos da terra de estágios secundários (florestas secundárias jovens associadas aos plantios arbóreos mistos em Travessão 338-S e florestas secundárias antigas e pastos invadidos em Palmares II) foram correlacionados com um total de 42 espécies, 12 das quais pioneiras e 30 tolerantes à sombra. Os tipos de uso da terra dos estádios iniciais (cultivos anuais e pastos limpos associados aos pastos invadidos em Maçaranduba e Travessão 338-S) foram correlacionados com seis ervas pioneiras. Outras 30 espécies foram correlacionadas a estádios secundários e iniciais (cultivos anuais, pastos limpos e invadidos, florestas secundárias jovens associadas às florestas secundárias antigas em Palmares II e plantios arbóreos mistos em Travessão 338-S), 26 das quais pioneiras e 4 tolerantes à sombra (ver Apêndice).

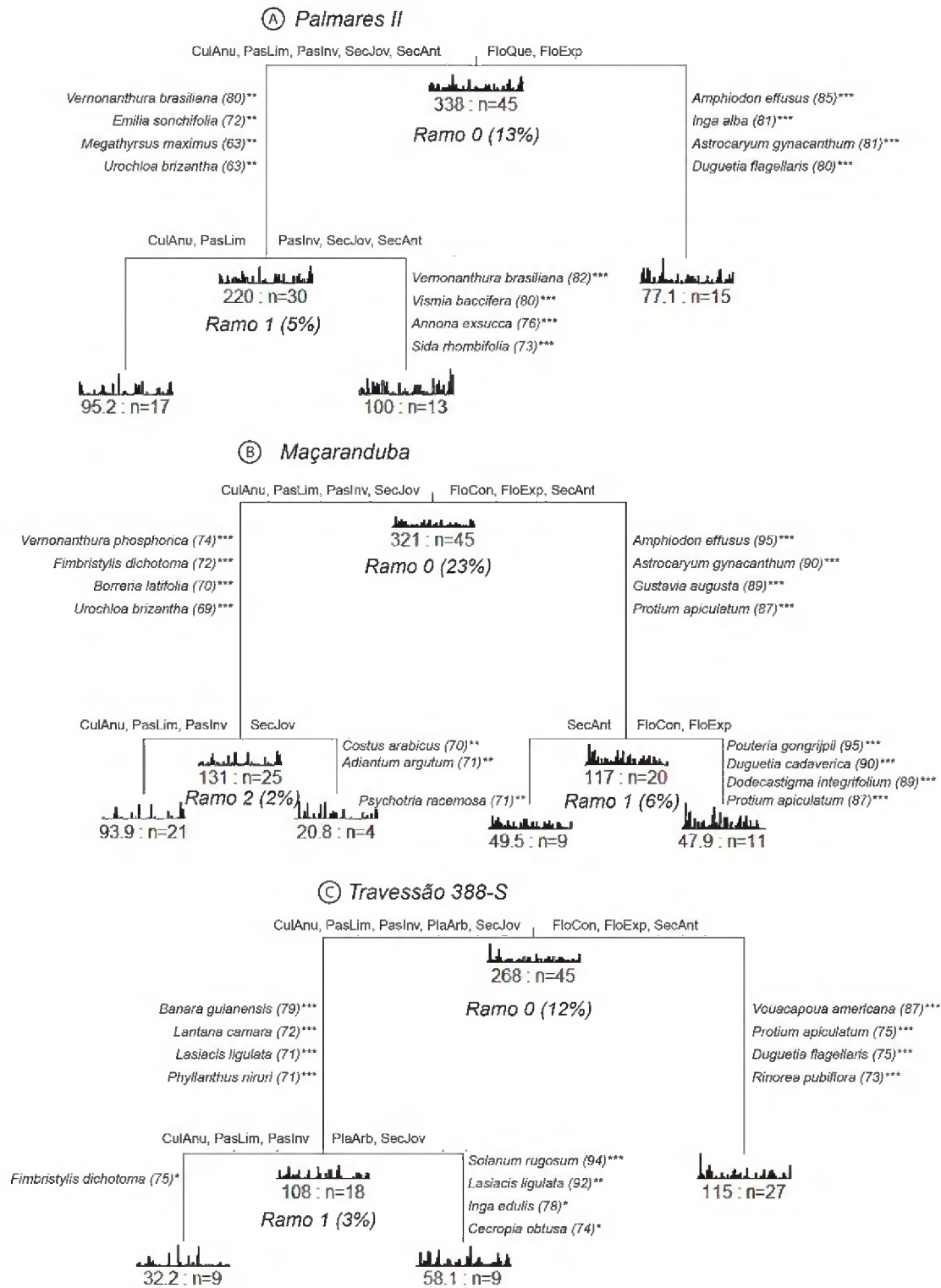


**Tabela 1.3.** Ajustamento ambiental (ENVFIT) de grupos funcionais correlacionados com as ordenações DCA da composição florística de três mosaicos agrícolas (Figura 1.2), onde  $r^2$  = coeficiente de determinação e  $p$  = probabilidade. Os valores DCA1 e DCA2 são equivalentes aos valores de inércia dos eixos 1 e 2 de cada ordenação DCA.

Grupos funcionais	Palmares II				Maçaranduba				Travessão 338-S			
	DCA1	DCA2	$r$	$p$	DCA1	DCA2	$r$	$p$	DCA1	DCA2	$r$	$p$
Total de espécies	-0.96	0.29	0.55	0.001	-0.84	-0.54	0.64	0.001	-0.95	0.30	0.51	0.001
Total de tolerantes à sombra	-1.00	0.10	0.73	0.001	-0.88	-0.47	0.80	0.001	-0.99	0.16	0.69	0.001
Total de pioneiras	0.25	0.97	0.06	0.22	0.80	-0.60	0.21	0.004	0.86	0.51	0.43	0.001
Árvores tolerantes à sombra	-0.98	0.18	0.83	0.001	-1.00	0.07	0.93	0.001	-0.99	0.12	0.71	0.001
Arbustos tolerantes à sombra	-0.99	0.15	0.31	0.001	-0.91	-0.42	0.52	0.001	-0.86	0.52	0.42	0.001
Palmeiras tolerantes à sombra	-1.00	0.09	0.72	0.001	-0.90	0.44	0.61	0.001	-0.75	-0.66	0.31	0.002
Lianas tolerantes à sombra	-0.95	0.31	0.11	0.08	-0.61	-0.80	0.22	0.002	-0.78	0.62	0.01	0.79
Herbáceas tolerantes à sombra	-0.37	-0.93	0.12	0.06	-0.94	0.35	0.20	0.007	-0.85	0.52	0.14	0.046
Árvores pioneiras	-0.94	0.35	0.72	0.001	-0.98	0.20	0.27	0.001	0.78	0.63	0.03	0.52
Arbustos pioneiros	0.99	0.13	0.08	0.18	0.75	0.67	0.27	0.001	0.47	0.88	0.25	0.001
Lianas pioneiras	-0.70	-0.71	0.09	0.13	-0.52	0.86	0.02	0.5	0.20	0.98	0.05	0.34
Herbáceas pioneiras	0.94	0.34	0.62	0.00	1.00	0.04	0.67	0.00	0.97	0.26	0.72	0.001



**Figura 1.4.** Árvore de regressão multivariada usando uma matriz de abundância de  $\log(n + 1)$  das  $n$  espécies encontradas nos 135 pontos de coleta dos três mosaicos agrícolas (Palmares II, Maçaranduba e Travessão 338-S). Os tipos de uso da terra (A) e os mosaicos (B) foram utilizados como fator de agrupamento. Em cada "ramo" da árvore, as quatro espécies indicadoras mais significativas com o índice de correlação mais alto estão listadas (Tabela 1.3). A porcentagem da variância explicada pelas ramificações, número de observações (n) e frequência média de cada ramo também é mostrada.



**Figura 1.5.** Árvore de regressão multivariada usando uma matriz de abundância de log (n + 1) das n espécies encontradas nos 45 pontos de coleta de cada mosaico agrícola, Palmares II (A), Maçaranduba (B) e Travessão 388-S (C). Os tipos de uso da terra foram utilizados como fator de agrupamento. Em cada "ramo" da árvore, as quatro espécies indicadoras mais significativas com o índice de correlação mais alto estão listadas (Tabela 1.3). A porcentagem da variância explicada pelas ramificações, número de observações (n) e frequência média de cada ramo também é mostrada.

## **2. 4. Discussão**

### **2. 4. 1. Existe um gradiente florístico relacionado com os tipos de uso da terra?**

Os gradientes florísticos formados pelos tipos de uso da terra em cada mosaico revelaram certos grupos de espécies espacialmente distribuídos na paisagem para a qual foi possível identificar diferentes estádios sucessionais alocados em uma série ordenada de acordo com seu avanço sucessional. Esta série é semelhante aos padrões cronológicos observados por vários autores (Aide et al., 1995; Guariguata e Ostertag, 2001; Coelho et al., 2003; Chazdon et al., 2009; Chazdon, 2012; Van Breugel et al., 2013), embora não possamos assumir uma cronossequência envolvendo todos os tipos de uso da terra devido às diferentes trajetórias sucessionais que cada prática de intervenção humana pode assumir. A incidência do fogo e da exploração madeireira nos fragmentos florestais pode levar a sucessão a um caminho diferente das florestas secundárias que seguem as terras cultivadas.

No nível do mosaico, a sucessão secundária começa nos tipos de uso da terra abertos, como os cultivos anuais e pastagens, e as florestas secundárias jovens e antigas seguem o abandono das áreas caracterizadas como pastos invadidos. Os fragmentos de floresta remanescentes nos mosaicos não são o resultado final do processo sucessional descrito aqui porque essas florestas existiram desde muito antes do processo de sucessão; no entanto, sua posição no gradiente florístico sugere que eles representam os estágios mais avançados, devido à maior similaridade entre essas florestas e as florestas secundárias antigas.

O gradiente sucessional também foi encontrado ao comparar os três mosaicos combinados em uma única ordenação, o que indica que o manejo do uso da terra é a força motriz mais forte na dissimilaridade florística entre os mosaicos agrícolas, mesmo em uma escala regional.

### **2. 4. 2. Como os gradientes florísticos Lsucessionais mudam entre os mosaicos?**

Apesar da similaridade em relação aos padrões de sucessão, cada mosaico teve um gradiente sucessional distinto, o que mostra a influência do manejo e arranjo dos tipos de uso da terra na escala da paisagem. Devido à desigualdade entre os tipos de uso da terra, o número de estádios sucessionais foi diferente entre os mosaicos agrícolas. Palmares II teve o maior número de estádios sucessionais (seis), seguido por Maçaranduba com cinco estádios sucessionais (Figura 1.2). Em ambos os mosaicos, a

matriz é agrícola, fragmentada por perturbações humanas intensas; No entanto, Maçaranduba preservou fragmentos florestais, que estão ausentes em Palmares II. Travessão 338-S teve o menor número de estádios sucessionais (três); neste mosaico, a matriz é florestal, consistindo em florestas contínuas ou grandes manchas de floresta. Assim, a natureza da matriz de mosaico parece ser um fator determinante no processo de sucessão.

Em mosaicos com matrizes agrícolas, a fragmentação intensa causada por mudanças no tipo de uso da terra reduz o número e o tamanho dos fragmentos florestais na paisagem, o que pode limitar a dispersão das espécies florestais e promover um atraso nas mudanças da composição florística associada à sucessão (Van Breugel et al., 2013). Quando a dispersão e o recrutamento são fortemente limitados, apenas as espécies já presentes na área competem entre si e a exclusão competitiva pode ser adiada indefinidamente sem espécies tolerantes à sombra tardias, o que pode retardar o processo sucessional (Hurt e Pacala, 1995). Assim, a presença de menos fragmentos florestais em Palmares II e Maçaranduba reduz a dispersão de espécies tolerantes à sombra em toda a paisagem e atrasa as mudanças florísticas resultantes dos processos sucessionais que ocorrem entre os diferentes tipos de uso da terra. Como resultado, a dissimilaridade florística entre os tipos de uso da terra foi maior e, portanto, um maior número de estádios do processo sucessional ou componentes da matriz distintos foram encontrados em Palmares II e Maçaranduba (Figura 1.2).

Uma matriz florestal, por outro lado, permite uma maior dispersão de espécies tolerantes à sombra em toda a paisagem, tornando-as mais propensas a alcançar ambientes abertos (Benitez-Malvido, 1998, Benitez-Malvido e Martínez-Ramos, 2003). A exclusão competitiva ocorre quando a dispersão é infinita para que todas as espécies possam alcançar todos os lugares e, assim, a sucessão avança (Hurt e Pacala, 1995). O maior número de fragmentos florestais que ocorrem no Travessão 338-S permite a maior dispersão de espécies florestais em toda a paisagem e promove a progressão mais rápida das mudanças florísticas resultantes da sucessão nos diferentes tipos de uso da terra. Como resultado, os tipos de uso da terra de diferentes idades e níveis de perturbação apresentaram menor dissimilaridade florística entre eles e, portanto, houve menos estádios do progresso sucessional no Travessão 338-S (Figura 1.2). Assim, o número de estádios sucessionais resultantes da dissimilaridade florística entre os tipos de uso da terra pode indicar diferenças no avanço sucessional nos mosaicos, pois quanto

maior a dispersão, menor a dissimilaridade entre os tipos de uso da terra e menos estádios sucessionais que podem ser distinguidos.

Outra diferença entre os mosaicos que pode influenciar o processo de sucessão é o período de intervenção humana. A composição de espécies de florestas sucessionais é fortemente determinada por diferentes intensidades de uso da terra (Jakovac et al., 2016). Travessão 338-S experimentou 7 anos de intervenção antes da coleta de dados, enquanto Palmares II e Maçaranduba tiveram 12 e 14 anos de intervenção, respectivamente. A sucessão secundária no Travessão 338-S poderia, portanto, ser relativamente mais rápida e previsível porque as florestas preservadas naturais, ricas em biodiversidade, ainda estão presentes na paisagem (Jakovac et al., 2015, Reyer et al., 2015). Um período de intervenção mais curto no Travessão 338-S também poderia promover uma maior recuperação e/ou a presença de mais sementes florestais em áreas perturbadas decorrentes das antigas florestas que permanecem alguns anos no solo (Vieira e Proctor, 2007; Mitja et al., 2008).

O Travessão 338-S é, portanto, o mais conservado dos mosaicos estudados, pois contém uma matriz florestal e experimentou um período de intervenção humana mais curto. No entanto, as diferenças entre Palmares II e Maçaranduba (com seis e cinco estádios de sucessão, respectivamente) podem estar relacionadas às condições de conservação dos fragmentos de floresta remanescentes em cada mosaico. Maçaranduba contém fragmentos explorados e conservados, mas ambos são agrupados no mesmo estágio sucessional (Figura 1.2b). As fazendas familiares estudadas em Palmares II contêm apenas florestas exploradas e queimadas, e ambas são agrupadas em diferentes estádios sucessionais (Figura 1.2a). A ausência de fragmentos florestais conservados em Palmares II pode ter contribuído para o avanço inferior da sucessão neste mosaico, pois servem como importantes fontes de propágulos (Vieira e Proctor, 2007), pólen e agentes de controle biológico contra as pragas das culturas agrícolas (Tscharntke et al., 2005, 2008). Além disso, em comparação com as florestas exploradas, o incêndio nas florestas queimadas de Palmares II reduziu o número de espécies e indivíduos no sub-bosque e no dossel (Do Vale et al., 2017). A queima também reduz a disponibilidade de mudas de árvores e afeta drasticamente a regeneração do sub-bosque (Cochrane e Schulze, 1999).

A ausência de florestas conservadas e a influência do fogo sobre os fragmentos de florestas remanescentes também podem ser a razão pela qual Palmares II teve o

grupo de espécies mais diferentes em comparação com Maçaranduba e Travessão 338-S quando os três mosaicos foram combinados na mesma ordenação (Figura 1.3b). As espécies mais fortemente correlacionadas com Palmares II foram pioneiras, enquanto as espécies tolerantes à sombra foram indicadoras de Maçaranduba e Travessão 338-S (Figura 1.4a).

As florestas secundárias antigas também indicaram o avanço sucessional entre mosaicos. O eixo 1 das ordenações separou os estádios sucessionais mais avançados dos estádios iniciais (Figura 1.2). Em Maçaranduba e Travessão 338-S, os estádios sucessionais mais avançados eram fragmentos florestais e florestas secundárias antigas; no entanto, em Palmares II, apenas os fragmentos florestais aparecem como estádios mais avançados. As florestas secundárias antigas em Palmares II aparecem no eixo 1 mais próximo dos primeiros estádios de sucessão (Figura 1.2a). Maçaranduba e Travessão 338-S ainda têm diferenças porque as florestas secundárias antigas de Maçaranduba formam um estágio sucessional distinto dos fragmentos florestais, enquanto as florestas secundárias antigas no Travessão 338-S foram agrupadas com florestas conservadas e exploradas em um único estágio sucessional (Figura 1.2). Em paisagens que sofreram distúrbios humanos extensivos e/ou intensivos, a sucessão pode ser lenta ou interrompida com assentamentos empobrecidos e um potencial reduzido para fornecer funções e serviços do ecossistema (Arroyo-Rodríguez et al., 2017).

#### **2. 4. 3. Quais são as espécies indicadoras entre mosaicos e tipos de uso da terra e como elas mudam ao longo da sucessão?**

Como esperado, as espécies tolerantes à sombra foram associadas aos estádios tardios da sucessão. É sabido que, à medida que a sucessão avança, o fechamento do dossel marca a fase de exclusão de árvores pioneiras, lianas e arbustos: são suprimidas e morrem, enquanto as espécies tolerantes à sombra recrutam no sub-bosque e no dossel e continuam a se estabelecer (Coelho et al., 2003; Chazdon et al., 2009; Wirth et al., 2009; Chazdon, 2012). No entanto, nos mosaicos de matriz agrícola, Palmares II e Maçaranduba, as árvores pioneiras ainda estavam associadas aos estádios de sucessão, o que pode ser devido ao efeito de borda causado por fragmentos de floresta pequenos, além dos efeitos do fogo nas florestas queimadas em Palmares II. Pequenos fragmentos florestais afetados por grandes bordas tendem a ser dominados por pequenos grupos de

árvores pioneiras em vez de suportar uma parcela substancial da flora em fases tardias da sucessão (Santo-Silva et al., 2013).

As ervas pioneiras foram associadas a estádios iniciais de sucessão em todos os mosaicos, precisamente porque são dominantes nos tipos de uso da terra agrícolas, que apresentam condições ambientais de alta irradiação solar, alta evapotranspiração, solos alterados, competição herbácea, capina e outros distúrbios durante a preparação do solo que limitam a regeneração das árvores em áreas cultivadas (Nepstad et al., 1996; Hooper et al., 2005; Esquivel et al., 2008). No entanto, a composição florística inicial é um dos fatores locais e imediatos que interfere no futuro da sucessão secundária (Chazdon, 2008b, Mitja e Miranda, 2010). Em um estudo anterior, Do Vale et al. (2015) mostraram que no Travessão 338-S, a regeneração das árvores não foi influenciada pelos diferentes tipos de uso do solo dentro do mosaico, enquanto que em Palmares II e Maçaranduba, os tipos de uso da terra agrícola afetaram a regeneração das árvores. Quando as árvores e os fragmentos de floresta antigos são mantidos na matriz, há um alto potencial para a restauração da floresta através da sucessão natural (Van Breugel et al., 2013). Essas condições permitiram que Travessão 338-S apresentasse um maior desenvolvimento sucessional em relação a outros mosaicos, com menos espécies pioneiras nos estágios tardios da sucessão.

## **2. 5. Conclusão**

É possível identificar gradientes florísticos relacionados a padrões sucessionais nos diferentes tipos de uso de terra estabelecidos em mosaicos agrícolas. No entanto, estes gradientes variam de acordo com a capacidade de as espécies tolerantes à sombra dispersarem nas paisagens dos mosaicos. Esta capacidade depende da quantidade (área percentual) e da qualidade (condições de conservação) dos fragmentos florestais dentro dos mosaicos.

No Travessão 338-S, onde 60% da matriz é composta de fragmentos florestais no último estágio sucessional (florestas conservadas, florestas exploradas e florestas secundárias antigas) e o período de intervenção humana foi o menor entre os mosaicos, as condições de dispersão e regeneração de espécies florestais é favorável e, conseqüentemente, os tipos de uso da terra eram mais parecidos entre si, revelando o maior avanço sucessional, já que foram agrupados em três estádios sucessionais.



Em Maçaranduba, 24% da matriz agrícola é composta de fragmentos florestais no último estágio sucessional (florestas conservadas e exploradas). Neste mosaico, a dispersão de propágulos florestais é menor do que no Travessão 338-S porque a quantidade de floresta é reduzida. Os tipos de uso da terra eram menos parecidos entre si, e assim cinco estágios da sucessão foram observados. Em Palmares II, a matriz também é agrícola, como em Maçaranduba, e é composta por 11% de fragmentos florestais em sucessão tardia (florestas exploradas). A dispersão de espécies florestais em Palmares II é, portanto, a mais desfavorecida pelo menor número de fragmentos florestais e poucas condições de conservação; os tipos de uso da terra neste mosaico foram os mais diferentes, com seis estágios de sucessão observados.

Neste estudo, a dissimilaridade florística entre os tipos de uso da terra, expressa como o número de estágios sucessionais, é um indicador do avanço sucessional entre os mosaicos. Quanto maior a dispersão, menor é a dissimilaridade entre os tipos de uso da terra e menos estágios de sucessão podem ser distinguidos.

## 2. 6. Referências

- APG III, 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. APG III. Bot. J. Linnean Soc. 161, 105–121.
- Aide, T.M., Zimmermam, J.K., Herrera, L., 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. For. Ecol. Manag. 77, 77–86.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R.L., Meave, J.A., Norden, N., Santos, B.A., Leal, I.R., Tabarelli, M., 2017. Multiple successional pathways in humanmodified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. Biol. Rev. 92, 326–340.
- Benitez-Malvido, J., Martínez-Ramos, M., 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. Conserv. Biol. 17, 389–400.
- Benitez-Malvido, J., 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. Conserv. Biol. 12, 380–389.
- Brower, J.E., Zar, J.H., Van Ende, C.N., 1998. Field and Laboratory Methods for General Ecology, fourth ed. WCB/McGraw, New York.
- Chazdon, R.L., Letcher, S.G., Van Breuge, L.M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Finegan, B., 2007. Rates of change in tree communities of secondary neotropical

- forests following major disturbances. *Phil. Trans. R. Soc. B* 362, 273–289. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2006.1990>.
- Chazdon, R.L., Peres, C.A., Dent, D., Sheil, D., Lugo, A.E., Lamb, D., Stork, N.E., Miller, S.E., 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conserv. Biol.* 23, 1406–1417.
- Chazdon, R.L., Finegan, B., Capers, R.S., Salgado-Negret, B., Casanoves, F., Boukili, V., Norden, N., 2010. Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in northeastern Costa Rica. *Biotropica* 42, 31–40.
- Chazdon, R.L., 2008a. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320, 1458–1460.
- Chazdon, R.L., 2008b. Chance and determinism in tropical forest succession. In: Carson, W.P., Schnitzer, S.A. (Eds.), *Tropical Forest Community Ecology*. Blackwell, Malden, pp. 384–408.
- Chazdon, R.L., 2012. Regeneração de florestas tropicais. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat.* 7, 195–218.
- Cochrane, M.A., Schulze, M.D., 1999. Fire as a recurrent event in tropical forests of the eastern Amazon, effects on forest structure, biomass, and species composition. *Biotropica* 31, 2–16.
- Coelho, R.F.R., Zarin, D.J., Miranda, I.S., Tucker, J.M., 2003. Análise florística e estrutural de uma floresta em diferentes estágios sucessionais no município de Castanhal. *Pará. Acta Amazonica* 33, 563–582.
- Cole, L.E.S., Bhagwat, A.S., Willis, K.J., 2014. Recovery and resilience of tropical forests after disturbance. *Nat. Commun.* 5, 3906. <http://dx.doi.org/10.1038/ncomms4906>.
- Costa, L.G.S., Miranda, I.S., Grimaldi, M., Silva Jr, M.L., Mitja, D., Lima, T.T.S., 2012. Biomass in different types of land use in the Brazil's "arc of deforestation". *For. Ecol. Manag.* 278, 101–109.
- De Caceres, M., Jansen, F., De Caceres, M.M., 2016. Package 'indicpecies'. URL <http://rproject.org/pub/R/web/packages/indicpecies/indicpecies.pdf> (Accessed 28.08.2017).
- De Sartre, X.A., Oszwald, J., Ramírez, B., Rodríguez, G., Velazquez, J., Sebille, P., Lavelle, P., 2011. Caractéristiques socio-économiques d'une intégration régionale en Amazonie colombienne (région de Florencia, Caqueta) 1988-. *Caravelle*, pp. 91–110.
- De'Ath, G., 2002. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species–environment relationships. *Ecology* 83, 1105–1117.

- Do Vale, I., Miranda, I.S., Mitja, D., Grimaldi, M., Belson, B.W., Desjardins, T., Costa, L.G.S., 2015. Tree regeneration under different land use mosaics in the Brazilian Amazon's arc of deforestation. *Environ. Manag.* 56, 342–354.
- Do Vale, I., Miranda, I.S., Mitja, D., Santos, G.G.A., 2017. Riqueza de plantas em mosaicos rurais na região do arco do desmatamento. *Amazônia Oriental, Brasil. Rev. Espacios* 38 (36), 29.
- Dufrene, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monographs* 67, 345–366.
- Esquivel, M.J., Harvey, C.A., Finnegan, B., Casanoves, F., Skarpe, C., 2008. Effects of pasture management on the natural regeneration of neotropical trees. *J. Appl. Ecol.* 45, 371–380.
- Ewers, R.M., Didham, R.K., 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol. Rev.* 81, 117–142.
- Fearnside, P.M., 2017. Deforestation of the Brazilian Amazon. In: Shugart, H. (Ed.), *Oxford Research Encyclopedia of Environmental Science*. Oxford University Press, New York, USA. <http://dx.doi.org/10.1093/acrefore/9780199389414.013.102>.
- Finegan, B., 1984. Forest succession. *Nature* 312, 109–114.
- Gardner, T.A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R., Harvey, C.A., Peres, C.A., Sodhi, N.S., 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecol. Lett.* 12, 561–582.
- Grimaldi, M., Oszwald, J., Dolédec, S., Hurtado, M.P., Miranda, I.S., Sartre, X.A., Assis, W.S., Castañeda, E., Desjardins, T., Dubs, F., Guevara, E., Gond, V., Lima, T.T.S., Marichal, R., Michelotti, F., Mitja, D., Noronha, N.C., Oliveira, M.N.D., Ramirez, B., Rodriguez, G., Sarrazin, M., Silva Jr, M.L., Costa, L.G.S., Souza, S.L., Veiga Jr, I.P., Velasquez, E., Lavelle, P., 2014. Ecosystem services of regulation and support in Amazonian pioneer fronts: searching for landscape drivers. *Land. Ecol.* 29, 311–328.
- Guariguata, M.R., Ostertag, R., 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *For. Ecol. Manag.* 148, 185–206.
- Hooper, E., Legendre, P., Condit, R., 2005. Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. *J. Appl. Ecol.* 42, 1165–1174.
- Hurt, G.C., Pacala, S.W., 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *J. Theor. Biol.* 176, 1–12.
- Jakovac, C.C., Peña-Claros, M., Kuyper, T.W., Bongers, F., 2015. Loss of secondary-forest resilience by land use intensification in the Amazon. *J. Ecol.* 103, 67–77.

- Jakovac, C.C., Bongers, F., Kuyper, T.W., Mesquita, R.C., Peña-Claros, M., 2016. Land use as a filter for species composition in Amazonian secondary forests. *J. Veg. Sci.* 27, 1104–1116.
- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., Gascon, C., Bierregaard, R.O., Laurance, S.G., Sampaio, E., 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conserv. Biol.* 16, 605–618.
- Lavelle, P., Dolédec, S., De Sartre, X.A., Decaëns, T., Gond, V., Grimaldi, M., Oszwald, J., Hubert, B., Ramirez, B., Veiga, I., Souza, S., Assis, W.S., Michelotti, F., Martins, M., Feijoo, A., Bommel, P., Castañeda, E., Chacon, P., Desjardins, T., Dubs, F., Gordillo, E., Guevara, E., Fonte, S., Hurtado, M.P., Lena, P., Lima, T., Marichal, R., Mitja, D., Miranda, I., Otero, T., Praxedes, C., Pocard, R., Robert, P., Rodriguez, G., Sanabria, C., Tselouiko, S., Velasquez, A., Velasquez, E., Velasquez, J., 2016. Unsustainable landscapes of deforested Amazonia: an analysis of the relationships among landscapes and the social, economic and environmental profiles of farms at different ages following deforestation. *Glob. Environ. Change* 40, 137–155.
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J.A., Poorter, L., Perez-Garcia, E.A., Bongers, F., 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspect. Plant Ecol.* 12, 267–275.
- Marichal, R., Grimaldi, M., Feijoo, M.A., Oszwald, J., Praxedes, C., Ruiz-Cobo, D.H., del Pilar-Hurtado, M., Desjardins, T., Silva Jr, M.L., Costa, L.G.C., Miranda, I.S., Oliveira, M.N.D., Brown, G.G., Tsélouiko, S., Martins, M.B., Decaëns, T., Velasquez, E., Lavelle, P., 2014. Soil macroinvertebrate communities and ecosystem services in deforested landscapes of Amazonia. *Appl. Soil Ecol.* 83, 177–185.
- Meiners, S., Pickett, S.T.A., 2011. Succession. In: Simberloff, D., Rejmànek, M. (Eds.), *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press, Berkeley, pp. 651–657.
- Meiners, S.J., Cadotte, M.W., Fridley, J.D., Pickett, S.T.A., Walker, L.R., 2015. Is successional research nearing its climax?: New approaches for understanding dynamic communities. *Func. Ecol.* 29, 154–164.
- Miranda, I.S., Mitja, D., Silva, T.S., 2009. Mutual influence of forests and pastures on the seedbanks in the Eastern Amazon. *Weed Res.* 49, 499–505.
- Mitja, D., Miranda, I.S., 2010. Weed community dynamics in two pastures grown after clearing Brazilian Amazonian rainforest. *Weed Res.* 50, 163–173.
- Mitja, D., Miranda, I.S., Velasquez, E., Lavelle, P., 2008. Plant species richness and floristic composition change along a rice-pasture sequence in subsistence farms of

- Brazilian Amazon, influence on the fallows biodiversity (Benfica, State of Pará). *Agric. Ecosyst. Environ.* 124, 72–84.
- Mora, F., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Pérez-Jiménez, A., Trilleras, J., Balvanera, P., 2015. Testing chronosequences through dynamic approaches: time and site effects on tropical dry forest succession. *Biotropica* 47, 38–48.
- Nepstad, D.C., Uhl, C., Pereira, C.A., Silva, J.M., 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76, 25–39.
- Norden, N., Mesquita, R.C.G., Bentos, T.V., Chazdon, R.L., Williamson, G.B., 2011. Contrasting community compensatory trends in alternative successional pathways in central Amazonia. *Oikos* 120, 143–151.
- Norden, N., Angarita, H.A., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Cerda, I.G., van Breugel, M., Lebrija-Trejos, E., Meave, J.A., Vandermeer, J., Williamson, G.B., Finegan, B., Mesquita, R., Chazdon, R.L., 2015. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *PNAS* 112, 8013–8018.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGinn, P.R., O'Hara, R.G., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E., Wagner, H., 2017. *Vegan: Community Ecology Package*. Version 2.4. URL <http://CRAN.R-project.org/package=vegan> (Accessed 28.08.2017).
- Oksanen, J., 2015. *Unconstrained Ordination: Tutorial with R and Vegan*. URL <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/sessio1.pdf> (Accessed 06.02.2017).
- Oszwald, J., Gond, V., Dolédec, S., Lavelle, P., 2011. Identification d'indicateurs de changement d'occupation du sol pour le suivides mosaïques paysagères. *Bois et Forêts des Trop.* 307, 8–21.
- Puig, H., 2008. *A floresta tropical úmida*. UNESP, São Paulo.
- Reyer, C.P.O., Brouwers, N., Rammig, A., 2015. Forest resilience and tipping points at different spatio-temporal scales: approaches and challenges. *J. Ecol.* 103, 5–15.
- Rozendaal, D.A., Chazdon, R.L., 2015. Demographic drivers of tree biomass change during secondary succession in northeastern Costa Rica. *Ecol. Appl.* 25, 506–516.
- Santo-Silva, E.E., Almeida, W.R., Melo, F.P., Zickel, C.S., Tabarelli, M., 2013. The nature of seedling assemblages in a fragmented tropical landscape: implications for forest regeneration. *Biotropica* 45, 386–394.
- Swaine, M.D., Whitmore, T.C., 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Plant Ecol.* 75, 81–86.

- Tabarelli, M., Peres, C.A., Melo, F.P.L., 2012. The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biol. Conserv.* 155, 136–140.
- Ter Braak, C.J.F., Smilauer, P., 2015. Topics in constrained and unconstrained ordination. *Plant Ecol.* 216, 683–696.
- Tscharntke, T., Rand, T.A., Bianchi, F.J.J.A., 2005. The landscape context of trophic interactions, insects spillover across the non-crop interface. *Ann. Bot. Fenn* 42, 421–432.
- Tscharntke, T., Sekercioglu, C.H., Dietsch, T.V., Sodhi, N.S., Hoehn, P., Tylianakis, J.M., 2008. Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. *Ecol* 89, 944–951.
- Van Breugel, M., Hall, J.S., Craven, D., Bailon, M., Hernandez, A., Abbene, M., van Breugel, P., 2013. Succession of ephemeral secondary forests and their limited role for the conservation of floristic diversity in a human-modified tropical landscape. *PLoS One* 8, e82433. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0082433>.
- Vieira, I.C.G., Proctor, J., 2007. Mechanisms of plant regeneration during succession after shifting cultivation in eastern Amazonia. *Plant Ecol.* 192, 303–315.
- Wirth, C., Messier, C., Bergeron, Y., Frank, D., Fankhänel, A., 2009. Old-growth forest definitions: a pragmatic view. In: Wirth, C., Gleixner, G., Heimann, M. (Eds.), *Old-Growth Forests: Function, Fate and Value*. Springer, New York, pp. 11–33.

### **3. RIQUEZA DE PLANTAS EM MOSAICOS RURAIS NA REGIÃO DO “ARCO DO DESMATAMENTO”, AMAZÔNIA ORIENTAL<sup>2</sup>**

#### **Resumo**

A variação da riqueza de espécies entre diferentes mosaicos rurais e tipos de uso da terra foi analisada em escala local e da paisagem. Nove tipos de uso entre três mosaicos rurais foram comparados através de curvas de rarefação estabelecidas para três estratos verticais da vegetação. A riqueza foi fortemente influenciada pela composição dos tipos de uso implantados em cada fazenda familiar na paisagem. Florestas secundárias tiveram maior riqueza em mosaicos com maior cobertura florestal de alta riqueza na paisagem.

**Palavras-chave:** Escala da paisagem. Estratos verticais. Diversidade. Tipos de uso da terra.

#### **Abstract**

The variation of species richness between different rural mosaics and land-use types was analyzed on a local and landscape scale. Nine land-use types among three rural mosaics were compared through rarefaction curves established in three vertical strata of the vegetation. Richness was strongly influenced by the composition of the land-use types implanted in each farm within the landscape. Secondary forests had greater richness in mosaics with higher high richness forest cover in the landscape.

**Keywords:** Diversity. Landscape scale. Land-use types. Vertical strata

---

<sup>2</sup> Publicado em Revista Espacios, v. 38, n. 36, p. 29, 2017. Disponível em: <http://www.revistaespacios.com/a17v38n36/17383629.html>

### 3. 1. Introdução

Em função da conversão de florestas para áreas de cultivos agrícolas e pastagens na Amazônia, mosaicos de diferentes coberturas vegetais tem surgido, principalmente em áreas de agricultura familiar. A heterogeneidade encontrada nesses mosaicos, onde fragmentos de diferentes cultivos são conectados com áreas naturais, supre uma diversidade de necessidades biológicas e ecológicas (como refúgio, alimentação, e corredores de dispersão) que auxiliam na sobrevivência e diversidade das espécies, seja medida em grande ou pequena escala (Benton *et al.*, 2003).

Estudos que focam no efeito da modificação e remoção das coberturas tropicais sobre a biodiversidade têm aumentado nesses mosaicos (Gibson *et al.*, 2011; Newbold *et al.*, 2015; Solar *et al.*, 2016); pois quantificar e compreender as principais respostas da biodiversidade às perturbações humanas em escalas múltiplas é fundamental para promover planos de conservação (Solar *et al.*, 2016).

Em geral, essas mudanças nos usos da terra reduzem a biodiversidade, embora a intensidade do efeito varia de acordo com a região, grupo taxonômico, métricas ecológicas e tipo de perturbação, além da escala de estudo (Gibson *et al.*, 2011; Chisholm *et al.*, 2013).

A diversidade alfa, derivada da riqueza de espécies em um determinado local, e a diversidade beta, derivada das diferenças na composição de espécies de um local para outro (Crist *et al.*, 2003), podem revelar padrões espaço-temporais contrastantes e a extensão em que a diversidade alfa pode prever a diversidade beta pode diferir, pois dois locais com igual riqueza de espécies podem compartilhar todas ou nenhuma de suas espécies (Tylianakise *et al.*, 2005; Kessler *et al.*, 2009). Assim, comparar a diversidade alfa e beta em escala local e de paisagem é uma área importante e ainda pouco compreendida da pesquisa ecológica básica e aplicada (Kessler *et al.*, 2009).

O desenvolvimento de planos de conservação eficazes para paisagens multifuncionais exige uma compreensão do valor das florestas secundárias transitórias na manutenção da diversidade vegetal (Gardner *et al.*, 2007; Melo *et al.*, 2013; Van Breugel *et al.*, 2013). As práticas de uso da terra podem mudar fortemente as trajetórias de recuperação dessas florestas (Mesquita *et al.*, 2015; Arroyo-Rodriguez *et al.*, 2017) e, a longo prazo, a intensificação do uso da terra pode reduzir sua resiliência, o que diminui o potencial de prestação de serviços ecossistêmicos (Jakovac *et al.*, 2015). Em geral, tipos de uso agrícolas (abandonadas e ativas)



têm um impacto muito maior do que os sistemas agroflorestais e plantações, com e sem sombreamento (Gibson *et al.*, 2011).

Uma forma de acessar o efeito das mudanças da cobertura florestal na biodiversidade é a comparação da riqueza entre os diferentes tipos de uso da terra, que pode servir como uma métrica simples e eficaz, para avaliar o valor de conservação de cada tipo de uso da terra e os impactos relativos a diferentes padrões de modificação na paisagem (Mendes *et al.*, 2008; Gibson *et al.*, 2011). Em estudos com plantas, a importância relativa dos diferentes gradientes ambientais e sua interação na determinação da riqueza de espécies de diferentes formas de crescimento precisa ser mais aprofundada (Pausas e Austin, 2001).

As condições e recursos disponíveis em diferentes estratos estabelecem nichos diferenciados para as plantas (Puig, 2008). A partir do estágio juvenil até o adulto, os indivíduos de uma população vegetal passam por uma série de filtros ambientais, que resultam em comunidades de estrutura e composição distintas (Puig, 2008; Carvalho *et al.*, 2009). Além disso, os estratos inferiores, que representam a dinâmica de regeneração, são definidos pelo regime de perturbação (incluindo a intensidade, frequência e escala de perturbação) e pela biologia das espécies (Kennard *et al.*, 2002). Enquanto, os estratos superiores, presentes nos fragmentos florestais, constituem importante fonte de propágulos e sementes florestais (Vieira e Proctor, 2007). Desta forma, o estudo de diferentes estratos pode auxiliar na compreensão do potencial de conservação biológica dos diferentes tipos de uso do solo.

Neste estudo, o objetivo foi comparar a diversidade de plantas em diferentes tipos de uso da terra estabelecidos em três mosaicos rurais do sudeste do Estado do Pará, com a finalidade de responder três perguntas: (1) qual a importância da escala (alfa e beta) sobre a diversidade total dos mosaicos? (2) como a riqueza de espécies responde aos diferentes tipos de uso? (3) os padrões de riqueza serão o mesmo em diferentes estratos?

## 3. 2. Metodologia

### 3. 2. 1. Área de estudo e delineamento experimental

O estudo foi realizado em três comunidades rurais de pequenas propriedades familiares: Palmares II, Maçaranduba e Travessão 338-S. A descrição detalhada da área de estudo e do delineamento experimental foi apresentada nesta tese, no Capítulo 2, nas páginas 26 e 29, respectivamente.

### 3. 2. 2. Análises estatísticas

Riqueza de espécies foi a medida de diversidade adotada neste estudo, pois além de ser a medida mais utilizada possui algumas vantagens: 1) captura a essência da biodiversidade, já que a riqueza se associa diretamente à presença de uma variedade de espécies, 2) seu significado é amplamente compreendido, 3) é um parâmetro mensurável, e 4) muitos dados sobre riqueza já existem (Mendes *et al.*, 2008).

Assim, para verificar a importância da escala (alfa e beta) sobre a diversidade total dos mosaicos rurais, foi utilizado a partição aditiva da diversidade (Lande, 1996), onde  $\gamma = \alpha + \beta_1 + \beta_2$ , em que a diversidade alfa ( $\alpha$ ) considera a riqueza total por ponto amostral, diversidade beta considera a diversidade entre pontos amostrais da mesma fazenda familiar ( $\beta_1$ ) e entre as fazendas familiares amostradas ( $\beta_2$ ), e diversidade gama ( $\gamma$ ) é a soma de todas as diversidades anteriores e representa a diversidade do mosaico. Esta abordagem permite que a partição aditiva da diversidade total numa região seja desagregada em componentes específicos da escala da diversidade, que podem ser comparados diretamente; além disso, pode ajudar a entender quais fatores estão controlando a distribuição espacial da biodiversidade (Veech *et al.*, 2002). A partição aditiva foi realizada na interface R-Studio para R (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT) utilizando a função de *adipart* do pacote *vegan*.

Para comparar a riqueza entre os diferentes mosaicos e entre tipos de uso da terra dentro de um mesmo mosaico, a riqueza foi estimada pelo método de rarefação para cada estrato inventariado, utilizando o estimador de Mao Tao, baseado no número de amostras (Colwell, 2013). As curvas de rarefação foram utilizadas, pois o número de amostras entre os tipos de usos e entre os mosaicos foram diferentes; e, também por esse motivo, a riqueza estimada foi extrapolada de forma a homogeneizar o número de amostras e facilitar a comparação. A extrapolação foi realizada segundo Colwell *et al.* (2012) e tomou como base o tipo de uso ou o estrato com o maior número de amostras.

Tipos de uso com menos de três pontos amostrais não foram considerados na análise. As estimativas e a extrapolação de riqueza foram realizadas no programa Estimates 9.1 (Colwell, 2013). A significância das diferenças observadas na riqueza estimada foi avaliada comparando visualmente as curvas de rarefação por amostras e seus respectivos intervalos de confiança a 95% plotadas em um eixo x de abundância de indivíduos, conforme recomendado por Gotelli e Cowell (2001). No caso de sobreposição dos intervalos de confiança então as riquezas foram consideradas similares, caso contrário foram consideradas diferentes.

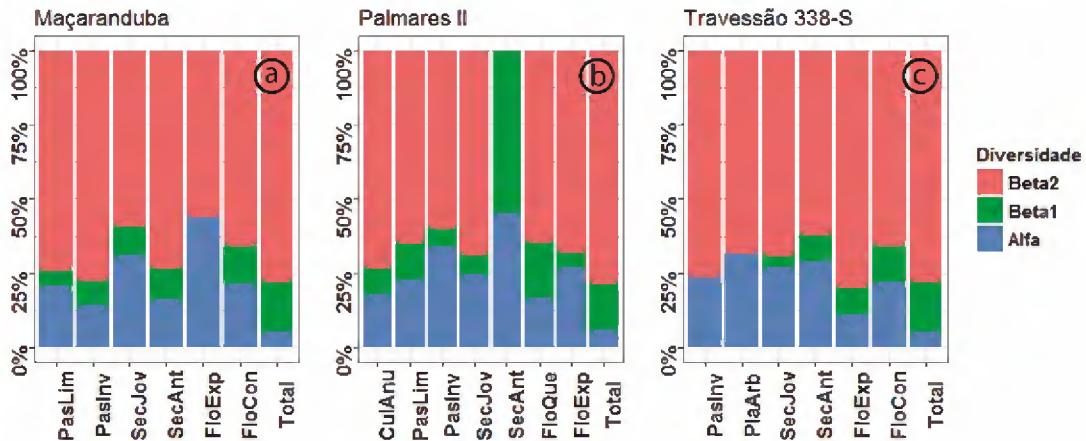
### **3. 3. Resultados e Discussão**

#### **3. 3. 1. Escalas da diversidade**

A diversidade beta entre as fazendas familiares contribuiu mais fortemente para a riqueza total de espécies dos mosaicos (ou diversidade gama) e dos tipos de uso. Nos mosaicos, a diversidade alfa teve menor contribuição que nos tipos de uso. A contribuição da diversidade beta entre os pontos amostrais foi maior nos mosaicos que entre os tipos de uso (Figura 2.1).

As florestas secundárias antigas de Palmares II não apresentaram diversidade beta entre fazendas, porque estavam presentes em apenas uma fazenda. As florestas exploradas de Maçaranduba, os pastos invadidos e plantios arbóreos do Travessão 338-S não apresentaram diversidade entre pontos amostrais, porque tais tipos de uso apresentaram apenas um ponto amostral em cada fazenda familiar (Figura 2.1).

Dois fatores podem ter contribuído para o aumento da diversidade beta: a distância entre as fazendas familiares e a fragmentação da paisagem causada pela implantação de diferentes tipos de uso da terra em cada fazenda familiar. Locais próximos uns dos outros são normalmente mais semelhantes em condições ambientais do que locais distantes. Quanto maior for o grau de heterogeneidade espacial subjacente na paisagem, maior será o grau de dissimilaridade da comunidade entre os fragmentos de habitat (tipos de uso da terra) separados por distâncias crescentes (Fortin e Dale, 2005; Sfair *et al.*, 2016). As diferentes condições ambientais entre as fazendas familiares são acentuadas, não só pela distância, mas também pelas escolhas de manejo aplicadas por cada pequeno agricultor familiar.



**Figura 2.1.** Partição aditiva da diversidade florística (em %) em diferentes tipos de uso da terra em três mosaicos rurais (a = Palmares II, b = Maçaranduba, c = Travessão338-S) na região do “arco do desmatamento”, Amazônia Oriental. Azul = diversidade  $\alpha$  (riqueza total por ponto amostral); verde = diversidade  $\beta_1$  (riqueza entre pontos) e rosa = diversidade  $\beta_2$  (riqueza entre fazendas familiares). Siglas para tipos de uso como na Tabela 1.1.

O tamanho, o local, o tipo de uso e o manejo das manchas agrícolas em cada fazenda familiar é uma escolha do produtor, fator que irá determinar a composição e a estrutura da paisagem. E, quando a mesma quantidade de habitat é distribuída em uma paisagem, através da fragmentação, ao em vez de permanecer como um grande fragmento único, a diversidade beta é aumentada (Tscharntke *et al.*, 2012). Portanto, a dissimilaridade das comunidades locais (diferentes tipos de uso em diferentes fazendas familiares) determina a biodiversidade em toda a paisagem e substitui os efeitos locais negativos da fragmentação do habitat na biodiversidade – hipótese da dominância da diversidade beta (Tscharntke *et al.*, 2012; Arroyo-Rodriguez *et al.*, 2017).

Entretanto, ao comparar comunidades de abelhas e vespas ao longo de um gradiente de uso da terra, Tylanakis *et al.* (2005) descobriram que embora a diversidade alfa fosse maior nos agroecossistemas intensivamente utilizados, a diversidade beta foi significativamente maior em sistemas de menor intensidade. Apesar das diferenças de intensidade de uso entre os mosaicos rurais e os tipos de uso da terra, nenhum padrão foi encontrado para as plantas analisadas neste estudo.

### 3. 3. 2. Diversidade por tipos de uso da terra

Houve diferenças significativas nas curvas de rarefação de espécies entre os tipos de uso de cada mosaico; contudo, essas diferenças ocorreram apenas nos estratos inferior e médio (Figura 2.2; Tabela 2.1). No geral, as florestas conservadas, exploradas e queimadas

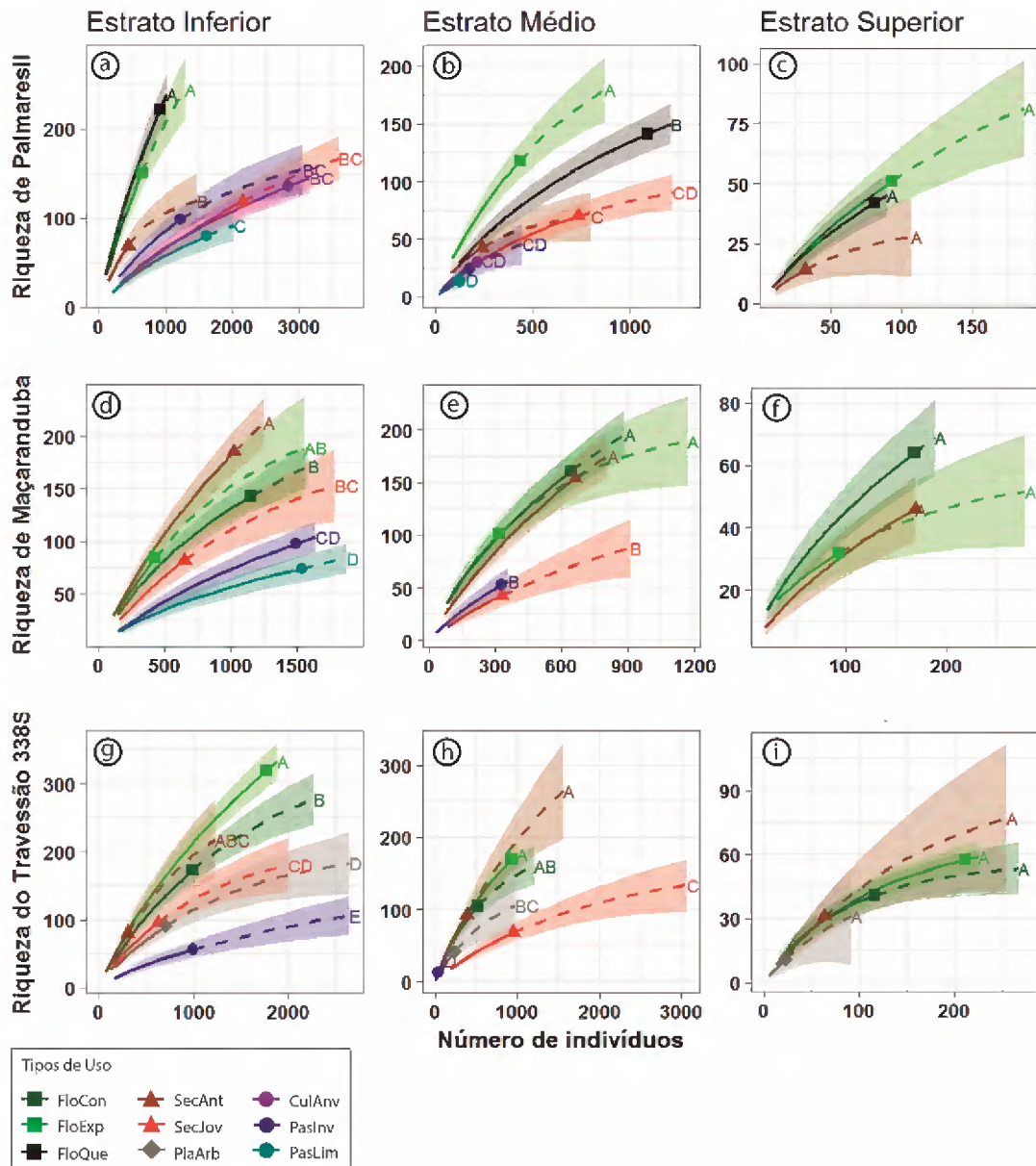
apresentaram o maior número de espécies entre os tipos de usos de todos os mosaicos, enquanto os pastos invadidos, limpos e cultivos anuais apresentaram a menor riqueza (Figura 2.2; Tabela 2.1).

Como sabemos, o maior número de espécies nas florestas é devido à um enriquecimento gradual de espécies durante a sua formação, acompanhado de um aumento em complexidade estrutural e funcional, o que inclui maior estratificação (Puig, 2008; Chazdon, 2012).

As florestas secundárias antigas de Maçaranduba e Travessão 338-S, também mostraram a mesma complexidade, pois apresentaram riqueza similar às florestas conservadas e exploradas em todos os estratos (Figura 2.2; Tabela 2.1). No estrato inferior de Maçaranduba, apresentaram até mais espécies que as florestas conservadas (Figura 2.2h; Tabela 2.1).

**Tabela 2.1.** Riqueza dos estratos inferior, médio e superior dos tipos de uso da terra (ver siglas na Tabela 1.1) de três mosaicos rurais (Palmares II, Maçaranduba, Travessão338-S) na região do “arco do desmatamento”, Amazônia Oriental. N = Número de amostras, Ind = número de indivíduos, S = espécies inventariadas, S-est = número estimado de espécies, Sd = desvio padrão estimado.

Tipo de uso	Estrato Inferior					Estrato Médio					Estrato Superior				
	n	Ind	S	S-est	SD	n	Ind	S	S-est	SD	n	Ind	S	S-est	SD
<b>Palmares II</b>															
FloExp	5	647	151	245	18	5	866	118	180	14	5	93	51	81	10
FloQue	10	1024	239	239	12	10	2416	150	150	9	10	90	45	45	5
SecAnt	3	441	69	120	15	3	478	43	69	11	3	32	14	28	8
SecJov	6	2157	119	168	13	6	1462	70	91	8	6	1	1	1	0
PasInv	4	1224	99	155	14	4	354	24	46	9	4	5	4	7	3
PasLim	7	1417	73	92	9	7	220	12	15	4	10	3	2	2	1
CulAnu	10	3161	145	145	9	10	474	32	32	4	-	-	-	-	-
<b>Maçaranduba</b>															
FloCon	8	1151	143	171	10	8	644	161	196	12	8	168	64	69	6
FloExp	3	425	85	190	25	3	319	102	189	22	3	93	32	52	9
SecAnt	9	1024	185	213	12	9	662	154	176	10	9	169	46	46	5
SecJov	4	649	82	153	17	4	332	43	88	14	-	-	-	-	-
PasInv	11	1640	104	104	8	11	359	57	57	6	-	-	-	-	-
PasLim	9	1534	74	84	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Travessão338S</b>															
FloCon	7	990	173	277	19	7	530	105	162	14	7	117	41	53	6
FloExp	16	1885	333	333	14	16	996	177	177	10	16	226	59	59	4
SecAnt	4	307	81	218	31	4	392	93	265	34	4	64	31	77	18
SecJov	5	624	96	180	21	5	958	68	134	18	5	6	7	13	6
PlaArb	4	706	91	187	25	4	245	42	106	21	4	23	11	31	12
PasInv	6	990	56	107	15	6	42	13	30	8	6	7	3	4	2



**Figura 2.2.** Curvas de acumulação de riqueza de espécies por abundância de indivíduos que comparam os tipos de uso da terra (ver siglas na Tabela 1.1) por estrato (inferior, médio, superior) em três mosaicos rurais (Palmares II, Maçaranduba, Travessão 338-S) na região do “arco do desmatamento”, Amazônia Oriental. Linhas contínuas indicam interpolação e linhas tracejadas indicam extrapolação. Letras diferentes indicam diferença significativa entre tipos de uso considerando os intervalos de confiança a 95% (áreas sombreadas).

Já em Palmares II, as florestas secundárias antigas tiveram riqueza semelhante às florestas queimadas e exploradas apenas no estrato superior, mas foi neste estrato que as florestas queimadas e as capoeiras antigas mostraram baixo número de indivíduos quando comparadas às florestas exploradas (Figura 2.2c; Tabela 2.1). Nos estratos inferior e médio, as

florestas secundárias antigas foram semelhantes às florestas secundárias jovens, pastos invadidos e cultivos anuais (Figura 2.2a-b; Tabela 2.1).

A ausência de fragmentos florestais conservados e o efeito do fogo nas florestas queimadas de Palmares II pode ter contribuído para uma menor riqueza das florestas secundárias antigas nos estratos inferior e médio deste mosaico. Sabemos que fragmentos florestais conservados inseridos nos mosaicos servem como importantes fontes de dispersão (Vieira e Proctor, 2007); por outro lado, o fogo altera drasticamente a composição florística, reduz o dossel florestal, biomassa e número de árvores adultas (Barlow e Peres, 2008). O efeito do fogo no dossel florestal reduziu o número de indivíduos nas florestas queimadas de Palmares II em comparação com as florestas exploradas, tanto no estrato superior quanto no médio (Figura 2.2b-c; Tabela 2.1).

Como em Palmares II, as florestas secundárias não tiveram riqueza similar às florestas nos estratos inferior e médio, e as florestas queimadas foram drasticamente alteradas pelo fogo nos estratos médio e superior, apenas as florestas exploradas podem ser consideradas como coberturas florestais funcionais (CFF), ou seja, aqueles fragmentos de alta diversidade, capazes de promover o funcionamento ecossistêmico da paisagem. Esse resultado associado ao menor número de pontos amostrais em florestas exploradas (cinco pontos), revela quão frágil é o ambiente em Palmares II, pois alguns estudos mostram que quanto maior a biodiversidade dos fragmentos florestais, maior é a capacidade do ecossistema de exercer funções como produção de biomassa, decomposição e absorção de nutrientes, que irão influenciar diretamente na manutenção de serviços ecossistêmicos como estoque de carbono, produção de serrapilheira e produção de madeira (Ferraz *et al.*, 2014; Isbell *et al.*, 2014).

Evidências teóricas e empíricas sugerem que a persistência da biodiversidade nas paisagens alteradas declina acentuadamente quando a cobertura florestal corresponde a menos de 30% da paisagem (Banks-Leite *et al.*, 2014). As florestas exploradas, únicas CFF em Palmares II, correspondem a 11% dos pontos amostrais. Em Maçaranduba e Travessão 338-S, a porcentagem de CFF é maior (44 e 60%, respectivamente), pois além das florestas conservadas e exploradas, as florestas secundárias antigas também possuem elevada riqueza de espécies. Portanto, a menor porcentagem de CFF em Palmares II tem forte influência sobre a menor riqueza encontrada nas florestas secundárias antigas deste mosaico.

A falta de CFF em Palmares II refletiu não apenas na regeneração das florestas secundárias antigas, mas também nas secundárias jovens, as quais tiveram riqueza similar aos

cultivos anuais e pastos invadidos nos estratos inferior e médio (Figura 2.2a-b; Tabela 2.1). As florestas secundárias jovens e os plantios arbóreos (esses últimos presentes apenas no Travessão 338- S), tiveram riqueza intermediárias entre os cultivos agrícolas e as florestas conservadas, exploradas e secundárias antigas em Maçaranduba e Travessão 338-S (Figura 2.2d-i; Tabela 2.1). Os plantios arbóreos no Travessão 338-S tiveram até riqueza similar às florestas conservadas, exploradas e secundárias antigas no estrato superior, mas com baixo número de indivíduos (Figura 2.2i; Tabela 2.1). A maior riqueza nos plantios arbóreos (ao contrário dos pastos invadidos) se deve ao fato de promoverem condições ambientais propícias à regeneração de árvores, através do estabelecimento de um microclima mais favorável e a atração de agentes dispersores (Carnevale e Montagnini, 2002; Cusack e Montagnini, 2004). O mesmo acontece nas florestas secundárias, que desempenham um grande papel na conservação das espécies na paisagem.

O aumento de florestas secundárias na paisagem pode contribuir para manter mais espécies através do incremento da cobertura florestal na escala da paisagem (Gardner *et al.*, 2008; Arroyo-Rodriguez *et al.*, 2017). Além disso, as múltiplas vias da sucessão que as florestas secundárias podem seguir implicam em maior diversidade beta, permitindo assim a acumulação de um maior número de espécies nos mosaicos rurais (Arroyo-Rodriguez *et al.*, 2013; Puttker *et al.*, 2015).

Finalmente, a menor riqueza encontrada nos pastos é atribuída à regeneração limitada nesses ambientes, principalmente por dois motivos (Elgar *et al.*, 2014): (1) falta de viabilidade dos propágulos florestais, seja pela exaustão do banco de sementes durante sucessivos cultivos ou pela ausência de animais dispersores nos pastos; e, (2) pela competição que desempenha um papel importante, uma vez que as espécies forrageiras nas pastagens, como a *Urochloa* spp., cultivadas nas pastagens dos mosaicos estudados, alteram as condições microclimáticas, umidade e nutrientes do solo (Cheung *et al.*, 2009; Shoo e Catterall, 2013).

### **3. 3. 3. Diversidade por mosaico agrícola**

O inventário florístico mostrou que os números de espécies diminuem do chão (estrato inferior) para o dossel (estrato superior). O estrato inferior de todos os mosaicos apresentou, em média, 5,5 vezes mais espécies que o estrato superior e, o estrato médio, por sua vez, apresentou 3 vezes mais espécies que o estrato superior (Tabela 2.2).

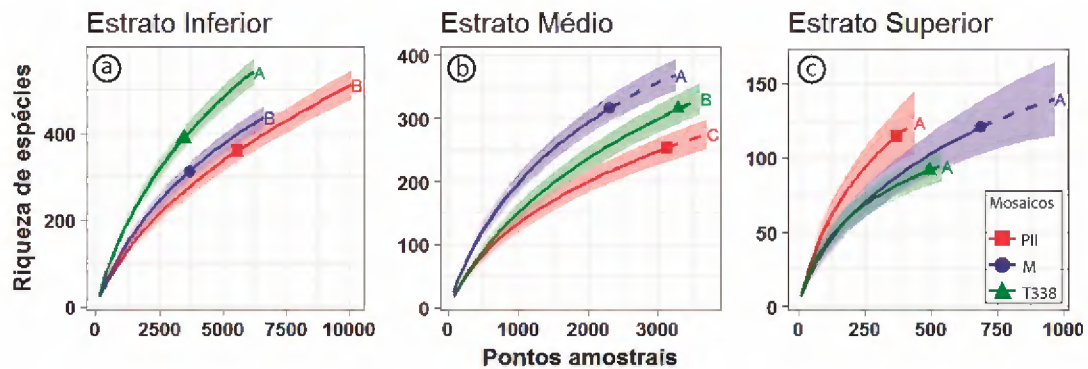


Os estratos inferiores podem corresponder de 21 a 47% da riqueza total de espécies em florestas tropicais (Gentry e Dodson, 1987). Em florestas secundárias, essa riqueza tende a aumentar à medida que o tempo de paralisação das atividades agrícolas avança (Chazdon, 2012). Outro fator que contribui para a maior riqueza nos estratos inferiores é a alta taxa de mudanças na composição florística (Costa *et al.*, 2005), causada pela rápida entrada de espécies pioneiras nas comunidades perturbadas, pela permanência de algumas populações florestais que ainda se regeneram nos ambientes agrícolas e, por meio do banco de sementes e rebrotos (Vieira e Proctor, 2007; Mitja *et al.*, 2008; Miranda *et al.*, 2009).

**Tabela 2.2.** Número de indivíduos (Ind), espécies inventariadas (S), número estimado de espécies (S-est) e desvio padrão estimado (SD) encontrados nos três estratos florísticos (inferior, médio, superior) de três mosaicos agrícolas (Palmares II, Maçaranduba, Travessão 338-S) na região do “arco do desmatamento”, Amazônia Oriental. Número estimado de espécies e desvio padrão estimado foram obtidos a partir da extrapolação do número de amostras considerando  $n = 45$ .

<b>Mosaicos</b>	<b>n</b>	<b>Ind</b>	<b>S</b>	<b>S est</b>	<b>SD</b>
<b>Estrato Inferior</b>					
Palmares II	45	10071	511	511	17
Maçaranduba	45	6643	438	438	13
Travessão 338S	45	6229	542	542	15
<b>Estrato Médio</b>					
Palmares II	38	6270	253	276	12
Maçaranduba	32	2316	316	369	13
Travessão 338S	41	3290	315	331	13
<b>Estrato Superior</b>					
Palmares II	23	224	88	124	11
Maçaranduba	20	430	95	140	13
Travessão 338S	37	444	88	95	5

Houve diferenças significativas entre as curvas de rarefação de espécies entre os mosaicos nos estratos inferior e médio (Figura 2.3; Tabela 2.2). No estrato inferior, Travessão 338-S ( $542 \pm 15$  esp.; número de espécies e desvio padrão estimados) apresentou mais espécies que Palmares II ( $511 \pm 17$  esp.) e Maçaranduba ( $438 \pm 13$  esp.). No estrato médio, Maçaranduba ( $369 \pm 13$  esp.) teve maior riqueza que Travessão 338-S ( $331 \pm 13$  esp.), e ambos os mosaicos tiveram maior riqueza que Palmares II ( $276 \pm 12$  esp.). No estrato superior, não houve diferença significativa entre a riqueza de espécies dos mosaicos, apesar de Maçaranduba ter mostrado mais indivíduos (Figura 2.3; Tabela 2.2).



**Figura 2.3.** Curvas de acumulação de espécies por amostra que comparam os três estratos florísticos (a = inferior, b = médio e c = superior) entre três mosaicos agrícolas (Palmares II, Maçaranduba, Travessão 338-S) na região do “arco do desmatamento”, Amazônia Oriental. Linhas contínuas indicam interpolação e linhas tracejadas indicam extrapolação. Letras diferentes indicam diferença significativa entre mosaicos considerando os intervalos de confiança a 95% (áreas sombreadas por tipo de uso).

A menor riqueza no estrato inferior de Maçaranduba e Palmares II pode ser consequência da maior concentração de pastos e cultivos nestes mosaicos. Como dito anteriormente, as pastagens e os cultivos apresentaram a menor riqueza de espécies entre os tipos de uso estudados. Competição com forrageiras e fonte de dispersão limitada, associadas com o preparo de área e o manejo do gado em pastagens, são as principais causas da baixa regeneração nos tipos de uso agrícolas (Esquivel *et al.*, 2008; Mitja *et al.*, 2008; Elgar *et al.*, 2014).

Por outro lado, Maçaranduba apresentou a maior riqueza entre os mosaicos no estrato médio, o que indica maior estabelecimento de espécies lenhosas na paisagem, possivelmente em resposta ao maior número de florestas secundárias neste mosaico (13 pontos amostrais) em comparação com Travessão 338-S e Palmares II (nove pontos cada). A regeneração florestal pode avançar rapidamente e acumular espécies a taxas elevadas em algumas florestas tropicais (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010), contudo, essa capacidade de resiliência ecológica das florestas secundárias é maior e mais previsível em paisagens onde florestas nativas bem preservadas, ricas em biodiversidade ainda estão presentes na paisagem (Jakovac *et al.*, 2015; Reyer *et al.*, 2015). Maçaranduba e Travessão 338-S ainda possuem florestas conservadas, e por isso tiveram mais espécies no estrato médio que Palmares II; contudo o Travessão 338-S possui maior cobertura florestal que Maçaranduba. Paisagens com cobertura florestal intermediária (ou seja, 20-50%), como em Maçaranduba, mostram maior variabilidade no grau de fragmentação e na borda total da floresta (Villard e Metzger, 2014), portanto, as

diferenças na estrutura da paisagem e na dinâmica do uso da terra podem conduzir a diversas vias de regeneração (Arroyo-Rodriguez *et al.*, 2017; Jakovac *et al.*, 2015).

Esse caráter intermediário de Maçaranduba, nos remete à hipótese dos distúrbios intermediários, normalmente aplicados às florestas primárias (Sheil e Burslem, 2003); essa hipótese explica a maior riqueza quando espécies de diferentes estádios sucessionais convivem simultaneamente. Espécies pioneiras foram associadas às florestas de Maçaranduba, enquanto esse padrão não foi encontrado no Travessão 338-S (Do Vale *et al.*, 2018).

Apesar das diferenças nos estratos inferior e médio, não houve diferença na riqueza do estrato superior entre os mosaicos; entretanto, após considerar as diferentes paisagens estabelecidas em cada mosaico, principalmente relacionadas a quantidade de CFF presente, é provável que haja alta heterogeneidade na composição e dominância florística do estrato superior entre os mosaicos. Na Mata Atlântica, em paisagens de intensa fragmentação, ocorre uma redução na riqueza de espécies (em até 50%) e maior de dominância de espécies pioneiras, ou “secundarização” dos fragmentos florestais (Joly *et al.*, 2014). Essas assembleias dominadas por pioneiras podem persistir como matrizes e permanecer dominados por habitats abertos, como pastagens (Tabarelli *et al.*, 2008).

### **3. 4. Conclusão**

A diversidade beta entre as fazendas familiares contribuiu mais fortemente para a biodiversidade total nos mosaicos agrícolas, relacionada com a composição de tipos de uso implantados em cada fazenda familiar, e tende a aumentar com a fragmentação dos tipos de uso da terra na paisagem.

A riqueza das florestas secundárias depende da quantidade de fragmentos florestais de alta riqueza dentro do mosaico; se existem muitos fragmentos florestais, então a riqueza das florestas secundárias antigas será alta, similar à riqueza das florestas; se existem poucos fragmentos florestais, ou alta degradação, como florestas queimadas, então a riqueza das florestas secundárias antigas será similar aos cultivos agrícolas, ou às florestas degradadas.

Os padrões de riqueza foram diferentes entre os estratos, à medida que a inclusão dos estratos inferior e médio ajudaram a acessar diferenças na riqueza de espécies entre tipos de uso florestais e agrícolas. A menor riqueza no estrato inferior dos mosaicos foi associada a

maior quantidade de tipos de uso agrícolas, enquanto a maior riqueza no estrato médio foi associada a maior quantidade de florestas secundárias.

### 3. 5. Referências

- Arroyo-Rodríguez, V., Rös, M., Escobar, F., Melo, F. P., Santos, B. A., Tabarelli, M., & Chazdon, R. (2013). Plant  $\beta$ -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology*, 101(6), 1449-1458.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R.L., Meave, J.A., Norden, N., Santos, B.A., Leal, I.R., Tabarelli, M., 2017. Multiple successional pathways in humanmodified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biol. Rev.* 92, 326–340.
- Banks-Leite, C., Pardini, R., Tambosi, L. R., Pearse, W. D., Bueno, A. A., Bruscagin, R. T., ... & Metzger, J. P. (2014). Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set- asides in a biodiversity hotspot. *Science*, 345(6200), 1041-1045.
- Barlow, J., & Peres, C. A. (2008). Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 363(1498), 1787-1794.
- Benton, T. G., Vickery, J. A., & Wilson, J. D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4), 182-188.
- Carnevale, N. J., & Montagnini, F. (2002). Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. *Forest Ecology and Management*, 163(1), 217-227.
- Carvalho, J., Marques, M. C. M., Roderjan, C. V., Barddal, M., & Sousa, S. D. (2009). Relações entre a distribuição das espécies de diferentes estratos e as características do solo de uma floresta aluvial no Estado do Paraná, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 23(1), 1-9.
- Chazdon, R. (2012). Regeneração de florestas tropicais Tropical forest regeneration. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi de Ciências Naturais*, 7, 195-218.
- Cheung, K. C., Marques, M. C., & Liebsch, D. (2009). Relação entre a presença de vegetação herbácea e a regeneração natural de espécies lenhosas em pastagens abandonadas na Floresta Ombrófila Densa do Sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 23(4), 1048-1056.
- Chisholm, R. A., Muller-Landau, H. C., Abdul Rahman, K., Bebbler, D. P., Bin, Y., Bohlman, S. A., ... & Cao, H. (2013). Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. *Journal of Ecology*, 101(5), 1214-1224.
- Colwell, R. K., Chao, A., Gotelli, N. J., Lin, S. Y., Mao, C. X., Chazdon, R. L., & Longino, J. T. (2012). Models and estimators linking individual-based and sample-based

rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of plant ecology*, 5(1), 3-21.

- Colwell, R. K. 2013. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 9 and earlier. User's guide and application. Published at: <http://purl.oclc.org/estimates>
- Costa, F. R., 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(5), 863-878.
- Crist, T. O., Veech, J. A., Gering, J. C., & Summerville, K. S. (2003). Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of  $\alpha$ ,  $\beta$ , and  $\gamma$  diversity. *The American Naturalist*, 162(6), 734-743.
- Cusack, D., & Montagnini, F. (2004). The role of native species plantations in recovery of understory woody diversity in degraded pasturelands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 188(1), 1-15.
- Do Vale, I., Miranda, I. S., Mitja, D., Santos, A. M., Lima, T. T. S., & Costa, L. G. S. (2018). Successional processes in agricultural mosaics in the eastern Amazon. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 256, 51-60.
- Elgar, A. T., Freebody, K., Pohlman, C. L., Shoo, L. P., & Catterall, C. P. (2014). Overcoming barriers to seedling regeneration during forest restoration on tropical pasture land and the potential value of woody weeds. *Frontiers in plant science*, 5. doi: 10.3389/fpls.2014.00200
- Esquivel, M. J., Harvey, C. A., Finegan, B., Casanoves, F., & Skarpe, C. (2008). Effects of pasture management on the natural regeneration of neotropical trees. *Journal of Applied Ecology*, 45(1), 371-380.
- Ferraz, S. F., Ferraz, K. M., Cassiano, C. C., Brancalion, P. H. S., da Luz, D. T., Azevedo, T. N.,... & Metzger, J. P. (2014). How good are tropical forest patches for ecosystem services provisioning? *Landscape Ecology*, 29(2), 187-200.
- Fortin, M. J., Dale, M. R. (2005). *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Gardner, T. A., Barlow, J., Parry, L. W., & Peres, C. A. (2007). Predicting the uncertain future of tropical forest species in a data vacuum. *Biotropica*, 39(1), 25-30.
- Gardner, T. A., Hernández, M. I., Barlow, J., & Peres, C. A. (2008). Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. *Journal of Applied Ecology*, 45(3), 883-893.
- Gentry, A. H., & Dodson, C. (1987). Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica*, 149-156.

- Gibson, L., Lee, T. M., Koh, L. P., Brook, B. W., Gardner, T. A., Barlow, J., ... & Sodhi, N. S. (2011). Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, 478(7369), 378-381.
- Isbell, F., Tilman, D., Polasky, S., & Loreau, M. (2014). The biodiversity-dependent ecosystem service debt. *Ecology letters*, 18(2), 119-134.
- Jakovac, C. C., Peña-Claros, M., Kuyper, T. W., & Bongers, F. (2015). Loss of secondary-forest resilience by land-use intensification in the Amazon. *Journal of Ecology*, 103(1), 67-77.
- Kennard, D. K. (2002). Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 18(1), 53-66.
- Kessler, M., Abrahamczyk, S., Bos, M., Buchori, D., Putra, D. D., Gradstein, S. R., ... & Saleh, S. (2009). Alpha and beta diversity of plants and animals along a tropical land-use gradient. *Ecological Applications*, 19(8), 2142-2156.
- Lande, R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 5-13.
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J. A., Poorter, L., Pérez-García, E. A., & Bongers, F. (2010). Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(4), 267-275.
- Melo, F. P., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., & Tabarelli, M. (2013). On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(8), 462-468.
- Mendes, R. S., Evangelista, L. R., Thomaz, S. M., Agostinho, A. A., & Gomes, L. C. (2008). A unified index to measure ecological diversity and species rarity. *Ecography*, 31(4), 450-456.
- Mesquita, R. D. C. G., dos Santos Massoca, P. E., Jakovac, C. C., Bentos, T. V., & Williamson, G. B. (2015). Amazon rain forest succession: stochasticity or land-use legacy? *Bioscience*, 65(9), 849-861.
- Miranda, I. S., Mitja, D., Silva, T. S. (2009). Mutual influence of forests and pastures on the seedbanks in the Eastern Amazon. *Weed Research*, 49, 499-505.
- Mitja, D., de Souza Miranda, I., Velasquez, E., & Lavelle, P. (2008). Plant species richness and floristic composition change along a rice-pasture sequence in subsistence farms of Brazilian Amazon, influence on the fallows biodiversity (Benfica, State of Pará). *Agriculture, ecosystems & environment*, 124(1), 72-84.

- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., ... & Day, J. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545), 45-50.
- Pausas, J. G., & Austin, M. P. (2001). Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. *Journal of Vegetation Science*, 12(2), 153-166.
- Puig, H. 2008. *A floresta tropical úmida*. Editora UNESP, São Paulo. 496p.
- Püttker, T., de Arruda Bueno, A., Prado, P. I., & Pardini, R. (2015). Ecological filtering or random extinction? Beta-diversity patterns and the importance of niche-based and neutral processes following habitat loss. *Oikos*, 124(2), 206-215.
- Reyer, C. P., Brouwers, N., Rammig, A., Brook, B. W., Epila, J., Grant, R. F., ... & Medlyn, B. (2015). Forest resilience and tipping points at different spatio-temporal scales: approaches and challenges. *Journal of Ecology*, 103(1), 5-15.
- Sfair, J. C., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, B. A., & Tabarelli, M. (2016). Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest. *Ecological Applications*, 26(6), 1816-1826.
- Sheil, D., & Burslem, D. F. (2003). Disturbing hypotheses in tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(1), 18-26.
- Shoo, L. P., & Catterall, C. P. (2013). Stimulating natural regeneration of tropical forest on degraded land: approaches, outcomes, and information gaps. *Restoration Ecology*, 21(6), 670- 677.
- Solar, R. R., Barlow, J., Andersen, A. N., Schoereder, J. H., Berenguer, E., Ferreira, J. N., & Gardner, T. A. (2016). Biodiversity consequences of land-use change and forest disturbance in the Amazon: a multi-scale assessment using ant communities. *Biological Conservation*, 197, 98-107.
- Tabarelli, M., Lopes, A. V., & Peres, C. A. (2008). Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System. *Biotropica*, 40(6), 657-661.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batary, P., ... & Ewers, R. M. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes—eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87(3), 661-685.
- Tylianakis, J. M., Klein, A. M., & Tscharntke, T. (2005). Spatiotemporal variation in the diversity of Hymenoptera across a tropical habitat gradient. *Ecology*, 86(12), 3296-3302.
- Van Breugel, M., Hall, J. S., Craven, D., Bailon, M., Hernandez, A., Abbene, M., & van Breugel, P. (2013). Succession of ephemeral secondary forests and their limited role for the conservation of floristic diversity in a human-modified tropical landscape. *PLoS One*, 8(12), e82433.

- Veech, J. A., Summerville, K. S., Crist, T. O., & Gering, J. C. (2002). The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos*, 99(1), 3-9.
- Vieira, I. C. G., & Proctor, J. (2007). Mechanisms of plant regeneration during succession after shifting cultivation in eastern Amazonia. *Plant Ecology*, 192(2), 303-315.
- Villard, M. A., & Metzger, J. P. (2014). REVIEW: beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology*, 51(2), 309-318.



#### **4. SIMILARIDADE FLORÍSTICA ENTRE TIPOS DE USO DA TERRA EM DIFERENTES MOSAICOS AGRÍCOLAS NO ARCO DO DESMATAMENTO<sup>3</sup>**

##### **Resumo**

As mudanças no tipo de uso da terra têm sido apontadas como a principal causa de perda da biodiversidade global. Neste cenário, as espécies raras têm maior sensibilidade aos distúrbios naturais e antrópicos. A fim de determinar o quantitativo de espécies raras e o potencial de conservação das espécies tolerantes à sombra em paisagens modificadas pela agricultura familiar, este estudo buscou avaliar a similaridade florística das espécies tolerantes à sombra provenientes dos fragmentos florestais entre diferentes tipos de uso da terra em três mosaicos agrícolas do sudeste do Estado do Pará. Cinco pontos de coleta foram estabelecidos em nove fazendas familiares de cada mosaico. A vegetação foi inventariada em três estratos verticais. Nove tipos de uso da terra foram classificados. O índice de Morisita-Horn foi utilizado para comparar a similaridade florística entre os tipos de uso da terra. A fragmentação da paisagem e a menor cobertura florestal tiveram efeitos deletérios sobre a similaridade média entre os tipos de uso dos mosaicos agrícolas. O maior número de espécies raras foi associado aos tipos de uso da terra mais avançados na sucessão e presentes em mosaicos com maior cobertura florestal. A regeneração nos cultivos agrícolas teve forte dominância de palmeiras hiperdominantes da flora amazônica, e os plantios arbóreos mistos mostraram grande capacidade de favorecer a regeneração de espécies tolerantes à sombra.

**Palavras-chave:** Espécie especialista. Espécie generalista. Riqueza. Raridade. Tolerante à sombra.

---

<sup>3</sup> Artigo a ser submetido ao periódico Acta Amazonica.

**Abstract**

Changes in the land use types have been identified as the main cause of global biodiversity loss. In this scenario, rare species are most sensitive to natural and anthropogenic disturbances. In order to determine the quantity of rare species and the conservation potential of shade-tolerant species in landscapes modified by family farming, this study aimed to evaluate the floristic similarity of shade-tolerant species dispersed from forest fragments between different types of land use in three agricultural mosaics from southeastern Pará State, Brazil. Five collection points were established in nine family farms of each mosaic. The vegetation was inventoried in three vertical strata. Nine types of land use were classified. The Morisita-Horn index was used to compare the floristic similarity between land use types. The fragmentation of the landscape and the lower forest cover had deleterious effects on the average similarity between land use types in the agricultural mosaics. The highest number of rare species was associated with land use types that were most advanced in succession and present in mosaics with higher forest cover. Regeneration in agricultural crops had a strong dominance of hyperdominant palm trees of the Amazonian flora, and mixed tree plantations showed great capacity to favor the regeneration of shade-tolerant species.

Keywords: Specialist species. Generalist species. Rarity. Richness. Shade-tolerant.

#### 4. 1. Introdução

A biodiversidade em ecossistemas tropicais enfrenta pressões sem precedentes, de múltiplas fontes e em todas as escalas (Kim *et al.* 2015). Estima-se que cerca de 41% das espécies de árvores e animais estão ausentes em habitats perturbados (Alroy 2017), sendo a mudanças no tipo de uso da terra apontada como a principal causa de perda da biodiversidade global (Sala *et al.* 2000; Newbold *et al.* 2015; Barlow *et al.* 2016).

A crescente demanda por terras agrícolas têm promovido a conversão de florestas tropicais para paisagens agrícolas (Hansen *et al.* 2013). Muitas das florestas remanescentes estão inseridas em paisagens que contêm diferentes tipos de uso da terra, e formam um mosaico de uma variedade de cultivos agrícolas e florestas em diferentes níveis de distúrbios antropogênicos (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2017). Apesar da extensa pesquisa sobre os impactos específicos das mudanças do uso da terra na biodiversidade ainda sabemos muito pouco sobre a persistência da biodiversidade em paisagens tão heterogêneas (Peres *et al.* 2010; Solar *et al.* 2016).

Estudos recentes, baseados em extensos bancos de dados, têm tentado estimar o tamanho da riqueza de espécies da região amazônica, e o número total estimado de espécies arbóreas tem variado entre 6.000 e 16.000 espécies (Hubbell *et al.* 2008; Ter Steege *et al.* 2013; Silk *et al.* 2015; Ter Steege *et al.* 2016; Cardoso *et al.* 2017; Tovo *et al.* 2017). A última checagem taxonômica nas listas de espécies estimou aproximadamente 14.003 espécies, com 6.727 espécies de árvores entre elas (Cardoso *et al.* 2017).

Seja qual for o número exato de espécies, é consenso que a flora amazônica é dominada por poucas espécies que possuem muitos indivíduos, conhecidas como hiperdominantes (Ter Steege *et al.* 2013; Fauset *et al.* 2015), mas a grande biodiversidade da região provém das espécies raras, com baixo número de indivíduos, algumas até denominadas de hiper-raras, por apresentarem a impressionante estimativa de menos de 1000 indivíduos (Tovo *et al.* 2017).

Contudo, a raridade das espécies não se limita apenas ao tamanhos das populações, mas também ao alcance geográfico e à tolerância aos diferentes habitat (Rabinowitz 1981); esses três fatores, quando combinados, ajudam a definir diferentes níveis de risco de extinção (Harnik *et al.* 2012).

Em comparação com espécies abundantes e generalistas, as espécies raras têm maior sensibilidade aos distúrbios naturais e antrópicos, como a perda de habitat e às mudanças

climáticas globais (Davies *et al.* 2004). A perda de espécies raras tem grande influência sobre a estrutura funcional da assembleias de espécies, não só na escala local, mas também na escala regional (Leitão *et al.* 2016). Um grande conjunto de espécies pode servir como um reservatório de funcionalidades que amortecem condições de estresse perante aos distúrbios (Grilli *et al.* 2013; Leitão *et al.* 2016; Tovo *et al.* 2017).

As espécies que são capazes de manter populações viáveis dentro da metacomunidade de paisagens antropogênicas são uma sub-amostra fortemente tendenciosa do grupo de espécies regionais. A maioria das espécies de grandes copas e espécies de sub-bosque, tolerantes à sombra, de crescimento lento, são dependentes de dispersores da floresta e não fazem parte dessa sub-amostra (Chazdon *et al.* 2009; Van Breugel *et al.* 2013). O empobrecimento das assembleias, com a perda das espécies tolerantes à sombra, pode ter profundas consequências para as perspectivas, a longo prazo, de restabelecer a estrutura florestal e a provisão de serviços de ecossistemas florestais em paisagens antropizadas (Oliveira *et al.* 2008; Van Breugel *et al.* 2013). Assim, se torna imprescindível acessar o efeito das mudanças nos tipos de uso da terra em espécies tolerantes a sombra advindas dos remanescentes florestais.

A biodiversidade comparada através da similaridade da composição florística fornece base quantitativa de avaliação (Magurran 2013) que permite compreender os impactos dos distúrbios encontrados nos diferentes de tipos de uso da terra. Neste contexto, o presente estudo tem como objetivo avaliar a similaridade florística das espécies tolerantes à sombra entre diferentes tipos de uso da terra em três mosaicos agrícolas do sudeste do Estado do Pará, a fim de determinar o quantitativo de espécies raras, e o potencial de conservação das espécies tolerantes à sombra em paisagens modificadas pela agricultura familiar.

## **4. 2. Material e métodos**

### **4. 2. 1. Área de estudo e Delineamento Experimental**

O estudo foi realizado em três comunidades rurais de pequenas propriedades familiares: Palmares II, Maçaranduba e Travessão 338-S. Uma descrição detalhada da área de estudo e do delineamento experimental foram apresentados nesta tese, no Capítulo 2, nas páginas 26 e 29, respectivamente

#### 4. 2. 2. Análises estatísticas

Em cada mosaico agrícola, os tipos de uso da terra foram comparados através do número total de espécies e número de espécies raras (singletons, doubletons e exclusivas). Espécies singletons possuem apenas 1 indivíduo encontrado por tipo de uso; espécies doubletons possuem apenas 2 indivíduos encontrados por tipo de uso; e, espécies exclusivas foram encontradas em apenas um tipo de uso por mosaico (Chao *et al.* 2005).

As análises de similaridade florística foram realizadas a partir da composição florística das espécies tolerantes à sombra, na qual as espécies pioneiras foram excluídas, a fim de destacar as espécies características das florestas que sobrevivem nos diferentes tipos de usos do mosaico.

O índice de Morisita-Horn, modificado segundo Chao *et al.* (2005), foi utilizado para determinar a similaridade florística entre os tipos de uso em cada mosaico. O índice é baseado na probabilidade de dois indivíduos escolhidos aleatoriamente, um de cada uma das comunidades (tipos de uso), pertençam a qualquer uma das espécies compartilhadas pelas duas comunidades (não necessariamente à mesma espécie compartilhada). Este índice enfatiza a similaridade entre as espécies dominantes, reduz o efeito da sub-amostragem, considera diferentes números de amostras e compensa os efeitos invisíveis de espécies compartilhadas; varia de 0 a 1, sendo 1 a maior similaridade (Chao *et al.* 2005).

O índice de Morisita ainda considera a abundância das espécies para o cálculo da similaridade, além da presença e ausência das espécies nos diferentes tipos de uso (frequência). Para o cálculo da abundância relativa das espécies por tipo de uso, primeiro foi considerado a abundância relativa das espécies em cada estrato separadamente; num segundo momento, as abundâncias de cada espécie nos três estratos foram somadas para formar um parâmetro único; e, por fim, os valores foram novamente colocados em porcentagem. As análises foram realizadas na interface R-Studio para R (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT) utilizando a função de SimilarityMult do pacote SpadeR, a qual compara a similaridade entre mais de duas comunidades (tipos de uso de terra) simultaneamente.

### **4. 3. Resultados**

#### **4. 3. 1. Riqueza e raridade florística entre os tipos de uso da terra**

Os tipos de uso da terra com os maiores valores de riqueza total também apresentaram mais espécies raras (singletons, doubletons e exclusivas), exceto dois tipos de uso da terra que tiveram o número de espécies exclusivas abaixo do esperado: os cultivos anuais de Palmares II e as capoeiras antigas de Maçaranduba (Tabela 3.1).

As florestas queimadas e florestas exploradas apresentaram as maiores riquezas totais em Palmares II; as capoeiras antigas e florestas conservadas em Maçaranduba; e as florestas exploradas e conservadas no Travessão 338-S. Já os menores números de espécies e consequentemente os menores números de espécies raras, foram apresentados pelos pastos limpos em Palmares II; os pastos limpos em Maçaranduba; e os pastos invadidos no Travessão 338-S (Tabela 3.1).

#### **4. 3. 2. Similaridade florística entre os tipos de uso da terra**

A similaridade média entre os tipos de uso de cada mosaico foi menor em Palmares II, intermediário no Travessão 338-S, e maior em Maçaranduba, com Morisita médio igual a 0,26, 0,47 e 0,57, respectivamente. A diferença da similaridade média entre Palmares II e Travessão 338-S foi de 45%, entre Palmares II e Maçaranduba foi de 54%, entre Maçaranduba e Travessão 338-S foi de 17%.

Na comparação pareada entre os tipos de uso, as florestas mostraram alta similaridade entre si em todos os mosaicos (Morisita = 1). Em Palmares II, as florestas exploradas e queimadas foram pouco similares com os demais tipos de uso, com Morisita abaixo de 0,3 (Tabela 3.2). Entretanto, as florestas conservadas e exploradas de Maçaranduba e Travessão 338-S apresentaram alta similaridade com as capoeiras antigas, com Morisita acima de 0,79. As capoeiras jovens tiveram alta similaridade com as florestas conservadas e exploradas em Maçaranduba, com Morisita acima de 0,72, e menor similaridade no Travessão 338-S, com Morisita abaixo de 0,5 (Tabela 3.3 e 3.4).

Os pastos limpos de Maçaranduba apresentaram a menor similaridade com as florestas conservadas e exploradas (Morisita < 0,25); da mesma forma os pastos invadidos de Maçaranduba e Travessão 338-S apresentaram baixa similaridade com as florestas conservadas e exploradas (Morisita < 0,37). Em contrapartida, os plantios arbóreos do Travessão 338-S apresentaram alta similaridade com as florestas conservadas e exploradas

(Morisita > 0,75) e similaridade intermediária com as capoeiras antigas e jovens (Morisita = 0.56 e 0.53, respectivamente) (Tabela 3.2, 3.3 e 3.4).

Os pastos invadidos e limpos apresentaram similaridade alta, tanto em Palmares II (Morisita = 0.69) quanto em Maçaranduba (Morisita = 1); da mesma forma as capoeiras antigas e jovens de Maçaranduba (Morisita = 0,79) (Tabela 3.2, 3.3 e 3.4).

#### **4. 3. 3. Composição florística das espécies tolerantes à sombra nos tipos de uso agrícola**

Entre as árvores e palmeiras tolerantes à sombra encontradas nos tipos de uso agrícolas, os plantios arbóreos do Travessão 338-S foram os que apresentaram o maior número de espécies (43 espécies), com *Theobroma cacao* (abundância relativa = 7 %) e *Attalea speciosa* (3%) entre as mais abundantes. *Attalea speciosa* ainda representou 31% da abundância relativa nos pastos invadidos. Em Palmares II, foram os cultivos agrícolas que mostraram o maior número de árvores e palmeiras tolerantes à sombra (38 espécies), com *Oenocarpus distichus* (22%) e *Spondias mombin* (11%) entre as mais abundantes. Os pastos invadidos de Maçaranduba apresentaram 33 espécies de árvores e palmeiras tolerantes, o maior número de espécies entre os tipos de uso agrícola do mosaico, contudo as espécies apresentaram baixas abundâncias relativas, como *Attalea maripa* (0,28%), *Attalea speciosa* (0,28%) e *Crepidospermum rhoifolium* (0,28) (Tabela 3.5).

Entre todas as espécies tolerantes à sombra, as com maiores frequências entre os tipos de uso foram: *Heliconia hirsuta*, presente nos sete tipos de uso de Palmares II; *Gustavia augusta*, presente nos seis tipos de uso de Maçaranduba; e *Astrocaryum gynacanthum*, *Attalea maripa* e *Attalea speciosa*, presentes nos seis tipos de uso do Travessão 338-S. *Astrocaryum gynacanthum* ainda teve alta frequência em Palmares II e Maçaranduba, e *Gustavia augusta* teve alta frequência em Maçaranduba e Travessão 338-S (Tabela 3.6).

**Tabela 3.1.** Número de espécies, singletons, doubletons e espécies exclusivas tolerantes à sombra por tipo de uso em três mosaicos agrícolas do Pará.

Tipos de Uso	Palmares II				Maçaranduba				Travessão 338S			
	Riqueza	Singleton	Doubleton	Exclusiva	Riqueza	Singleton	Doubleton	Exclusiva	Riqueza	Singleton	Doubleton	Exclusiva
Floresta Conservada	-	-	-	-	233	97	36	83	228	87	45	58
Floresta Explorada	192	87	30	58	148	68	27	37	386	141	70	168
Floresta Queimada	237	98	42	82	-	-	-	-	-	-	-	-
Capoeira Antiga	56	22	7	12	236	98	39	74	153	68	27	42
Capoeira Jovem	87	32	7	22	73	38	7	26	106	51	9	26
Plantio Cacau	-	-	-	-	-	-	-	-	73	15	5	21
Cultivo Anual	89	39	16	12	-	-	-	-	-	-	-	-
Pasto Invadido	59	29	8	15	67	32	9	29	33	19	6	7
Pasto Limpo	35	15	9	3	21	11	3	11	-	-	-	-



**Tabela 3.2.** Similaridade de Morisita para espécies tolerantes à sombra (em negrito) e número de espécies compartilhadas (em itálico) entre os tipos de uso de Palmares II.

Tipos de uso	FloExp	FloQue	CapAnt	CapJov	CulAnu	PasInv	PasLim
Floresta Explorada	-	<i>119</i>	<i>30</i>	<i>35</i>	<i>45</i>	<i>24</i>	<i>17</i>
Floresta Queimada	<b>1</b>	-	<i>40</i>	<i>48</i>	<i>56</i>	<i>35</i>	<i>21</i>
Capoeira Antiga	<b>0.2</b>	<b>0.27</b>	-	<i>27</i>	<i>23</i>	<i>20</i>	<i>10</i>
Capoeira Jovem	<b>0.05</b>	<b>0.1</b>	<b>0.12</b>	-	<i>38</i>	<i>24</i>	<i>21</i>
Cultivo Anual	<b>0.11</b>	<b>0.24</b>	<b>0.09</b>	<b>0.09</b>	-	<i>30</i>	<i>24</i>
Pasto Invadido	<b>0.15</b>	<b>0.29</b>	<b>0.21</b>	<b>0.08</b>	<b>0.2</b>	-	<i>14</i>
Pasto Limpo	<b>0.25</b>	<b>0.5</b>	<b>0.22</b>	<b>0.18</b>	<b>0.44</b>	<b>0.69</b>	-

**Tabela 3.3.** Similaridade de Morisita para espécies tolerantes à sombra (em negrito) e número de espécies compartilhadas (em itálico) entre os tipos de uso de Maçaranduba.

Tipos de uso	FloCon	FloExp	CapAnt	CapJov	PasInv	PasLim
Floresta Conservada	-	<i>87</i>	<i>120</i>	<i>26</i>	<i>21</i>	<i>5</i>
Floresta Explorada	<b>1</b>	-	<i>88</i>	<i>16</i>	<i>14</i>	<i>6</i>
Capoeira Antiga	<b>1</b>	<b>0.88</b>	-	<i>35</i>	<i>28</i>	<i>7</i>
Capoeira Jovem	<b>0.79</b>	<b>0.72</b>	<b>0.79</b>	-	<i>14</i>	<i>7</i>
Pasto Invadido	<b>0.36</b>	<b>0.15</b>	<b>0.55</b>	<b>0.33</b>	-	<i>8</i>
Pasto Limpo	<b>0.24</b>	<b>0.1</b>	<b>0.35</b>	<b>0.24</b>	<b>1</b>	-

**Tabela 3.4.** Similaridade de Morisita para espécies tolerantes à sombra (em negrito) e número de espécies compartilhadas (em itálico) entre os tipos de uso de Travessão 338-S.

Travessão 338-S	FloCon	FloExp	CapAnt	CapJov	PlaArb	PasInv
Floresta Conservada	-	<i>161</i>	<i>81</i>	<i>44</i>	<i>30</i>	<i>16</i>
Floresta Explorada	<b>1</b>	-	<i>102</i>	<i>67</i>	<i>38</i>	<i>21</i>
Capoeira Antiga	<b>0.81</b>	<b>0.79</b>	-	<i>41</i>	<i>26</i>	<i>13</i>
Capoeira Jovem	<b>0.25</b>	<b>0.49</b>	<b>0.56</b>	-	<i>26</i>	<i>11</i>
Plantio Arboreo	<b>0.76</b>	<b>0.75</b>	<b>0.53</b>	<b>0.3</b>	-	<i>12</i>
Pasto Invadido	<b>0.13</b>	<b>0.14</b>	<b>0.14</b>	<b>0.15</b>	<b>0.28</b>	-

**Tabela 3.5.** Abundância relativa das principais espécies de árvores e palmeiras tolerantes à sombra nos tipos de uso agrícolas de três mosaicos agrícolas do Pará. Valores em negritos representam as maiores abundâncias relativas encontradas em cada tipo de uso.

Espécies	Forma de vida	Palmares II			Maçaranduba		Travessão 338-S	
		CulAnu	PasInv	PasLim	PasInv	PasLim	PlaArb	PasInv
<i>Alexa grandiflora</i>	Árvore	0.14	<b>6.77</b>	0	0.14	0	0	0
<i>Attalea maripa</i>	Palmeira	0	0	0	<b>0.28</b>	0	0.14	0.79
<i>Attalea speciosa</i>	Palmeira	0	0	0	<b>0.28</b>	0	<b>3.36</b>	<b>30.95</b>
<i>Bocageopsis multiflora</i>	Árvore	0.02	0.03	<b>0.45</b>	0	0	0	0
<i>Crepidosperrum rhoifolium</i>	Árvore	0	0	0	<b>0.28</b>	0	0	0
<i>Gustavia augusta</i>	Árvore	0	0	0	0.03	<b>0.06</b>	0.54	0
<i>Oenocarpus distichus</i>	Palmeira	<b>22.22</b>	0	0	0	0	0	0
<i>Oenocarpus</i> sp.	Palmeira	0	<b>6.7</b>	0	0	0	0	0
<i>Platymiscium trinitatis</i>	Árvore	0	0	0	0	0	0	<b>4.76</b>
<i>Pseudima frutescens</i>	Árvore	0.02	0	<b>1.36</b>	0.14	0	0	0
<i>Spondias mombin</i>	Árvore	<b>11.12</b>	0	0	0	0	0.14	0
<i>Theobroma cacao</i>	Árvore	0	0	0	0	0	<b>7.09</b>	0
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	Árvore	0	0	<b>0.45</b>	0	0	0	0
Soma da abundância relativa parcial (%)		33.50%	13.50%	2.26%	1.15%	0.06%	11.27%	36.50%
Número total de árvores e palmeiras tolerantes a sombra (%)		38 (24%)	25 (23%)	11 (14%)	33 (23%)	6 (8%)	43 (33%)	18 (26%)
Número total de espécies (%)		156 (100%)	111 (100%)	78 (100%)	143 (100%)	74 (100%)	130 (100%)	69 (100%)

**Tabela 3.6.** Número de tipos de uso em que as espécies mais frequentes que ocorrem nos três mosaicos agrícolas do Pará. \*Asteriscos indicam as espécies mais frequentes por mosaico.

Espécies	Forma de Vida	Palmares II	Maçaranduba	Travessão 338-S
<i>Adiantum argutum</i>	Herbácea	3	4	5*
<i>Alexa grandiflora</i>	Árvore	4	5*	4
<i>Allophyllus</i> sp.	Árvore	0	0	5*
<i>Annona exsucca</i>	Árvore	6*	2	1
<i>Astrocaryum gynacanthum</i>	Palmeira	6*	5*	6*
<i>Attalea maripa</i>	Palmeira	2	4	6*
<i>Attalea speciosa</i>	Palmeira	1	2	6*
<i>Eugenia</i> sp.	Arbusto	2	1	5*
<i>Geissospermum vellosii</i>	Árvore	6*	1	0
<i>Gustavia augusta</i>	Árvore	1	6*	5*
<i>Heliconia hirsuta</i>	Herbácea	7*	2	3
<i>Heteropsis flexuosa</i>	Herbácea	0	5*	0
<i>Rinorea neglecta</i>	Árvore	0	2	5*
<i>Simaba cedron</i>	Árvore	2	3	5*
<i>Theobroma cacao</i>	Árvore	0	0	5*

#### 4. 4. Discussão

##### 4. 4. 1. Riqueza e raridade florística entre os tipos de uso da terra

As florestas dos três mosaicos agrícolas estudados, assim como as capoeiras antigas de Maçaranduba apresentaram os maiores números totais de espécies tolerantes à sombra entre os tipos de uso, assim como os maiores números de espécies raras. A diversidade de espécies nas florestas tropicais se deve em grande parte à presença de espécies raras e muito raras (Hubbell 2013; Ter Steege *et al.* 2013), portanto é esperado que ambos os parâmetros estejam relacionados. Contudo, diferentes conceitos de raridade podem resultar em distintas relações (Negrelle 2001).

O conceito de raridade associado à abundância de indivíduos (singletons e doubletons) das espécies, em cada tipo de uso, pode ser consequência da estocasticidade demográfica, ambiental e genética (Simberloff 1986), portanto, suas implicações podem estar ligadas tanto a interações locais, quanto interações na escala da paisagem ou escala regional. Já a raridade percebida através das condições de habitat, estabelecida pelas espécies exclusivas por tipo de uso em cada mosaico, possui um caráter mais local, onde as espécies menos tolerantes às mudanças ambientais, mesmo que pequenas mudanças, estarão mais vulneráveis (Leitão *et al.*

2016). Desta forma, a raridade percebida pelas espécies exclusivas parece ser eficaz para definir as diferenças entre os tipos de uso na escala do mosaico.

Como exemplo, em Palmares II os cultivos anuais apresentaram o total de espécies maior que as capoeiras jovens, mas tiveram menos espécies exclusivas que a mesma. As capoeiras antigas do Travessão 338-S também apresentam mais espécies no total em comparação com as florestas conservadas, mas menos espécies exclusivas. O distúrbio diminui o número de espécies exclusivas, que podemos considerar especialistas de habitat, pois a heterogeneidade de habitat no espaço e no tempo tende favorecer as espécies generalistas, que possuem maior tolerância ambiental, enquanto as especialistas se beneficiam de condições mais homogêneas, uma vez que um recurso específico é vantajoso somente quando o acesso a este habitat ou recurso é previsível (Kassen 2002; Marvier *et al.* 2004; Devictor *et al.* 2008; Büchi e Vuilleumier 2014). Desta forma, o maior número de espécies exclusivas nos tipos de uso vai estar associado ao maior avanço sucessional, pois quanto mais avançado no processo sucesso o habitat estiver mais homogêneo ele será.

Para as espécies tolerantes, o fechamento do dossel permite o recrutamento e estabelecimento no sub-bosque e no dossel (Wirth *et al.* 2009; Chazdon 2012). E o menor número de espécies exclusivas tolerantes à sombra nos tipos de uso agrícolas, além de ser reflexo das condições ambientais de alta irradiação solar, alta evapotranspiração, competição com as herbáceas secundárias e distúrbios durante o preparo do solo (Hooper *et al.* 2005; Esquivel *et al.* 2008), nos apresenta um panorama da quantidade de espécies, mesmo que com certa raridade, que podem permanecer em ambientes abertos mesmo após alterações antrópicas. A conservação dessas espécies parece ser facilitada pelo seu próprio comportamento e deve beneficiar o processo de regeneração florestal, caso aconteça.

#### **4. 4. 2. Similaridade florística entre os tipos de uso da terra**

A similaridade média entre os tipos de uso foi menor em Palmares II, intermediária no Travessão 338-S e maior em Maçaranduba. Palmares II apresentou em torno de 50% da similaridade média dos demais mosaicos. Houve alta similaridade apenas entre as florestas queimadas e exploradas, os demais tipos de uso apresentaram baixa similaridade com as florestas e entre si, com exceção da similaridade entre os pastos invadidos e limpos. A fragmentação causada pelos diferentes tipos de uso da terra e o número reduzido de fragmentos florestais presentes nos mosaicos dificultam a dispersão de espécies tolerantes à

sombra na paisagem e promove um atraso nas mudanças florísticas decorrentes da sucessão nos tipos de uso abertos, como nos pastos e roças (Van Breugel *et al.* 2013; Do Vale *et al.* 2018). Apenas as espécies generalistas são favorecidas pela heterogeneidade ambiental, enquanto que as espécies especialistas são mantidas abaixo de sua capacidade de manutenção no habitat, devido à baixa tolerância aos distúrbios ambientais (Brown 1996; Morris 1996).

O mosaico agrícola de Maçaranduba também apresenta intensa fragmentação da paisagem e número reduzido de fragmentos florestais, contudo, as capoeiras jovens e antigas apresentaram alta similaridade com as florestas conservadas e exploradas e maior similaridade ainda com os tipos de uso agrícolas, o que implica em maior avanço sucessional no mosaico, em comparação com Palmares II (Do Vale *et al.* 2018). Se por um lado, a presença de fragmentos florestais conservados, que servem como importantes fontes de propágulos de espécies tolerantes à sombra (Vieira e Proctor 2007) contribuiu para a maior similaridade entre os tipos de uso em Maçaranduba; por outro lado, o efeito do fogo nas florestas queimadas de Palmares II, responsável pelo número reduzido de indivíduos no dossel (Do Vale *et al.* 2017), pode ter contribuído fortemente para a menor dispersão florestal no mosaico e conseqüente menor similaridade entre os tipos de uso.

No Travessão 338-S a similaridade média foi 17% menor que Maçaranduba, apesar do mosaico possuir o maior número de fragmentos florestais, e assim, o maior potencial de dispersão de espécies tolerantes à sombra em toda a paisagem (Benítez-Malvido 1998, Benítez-Malvido e Martínez-Ramos 2003). Paradoxalmente, houve uma diminuição na similaridade entre os fragmentos florestais e os tipos de usos menos avançados, como as capoeiras e pastos, pois a maior conservação florestal do mosaico proporcionou um aumento no número de espécies raras. As florestas do Travessão 338-S apresentaram 28, 45 e 47% a mais de espécies singletons, doubletons e exclusivas do que as florestas de Maçaranduba, respectivamente (Tabela 3.1).

Características da matriz como maior extensão da área florestal, maior conectividade e menor tempo de intervenção humana possibilitam um avanço sucessional superior (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2017; Do Vale *et al.* 2018) ao mosaico do Travessão 338-S. E, à medida que a sucessão avança, há um enriquecimento gradual de espécies e um aumento em complexidade estrutural e funcional da floresta (Coelho *et al.* 2003; Ruiz *et al.* 2005; Chazdon *et al.* 2009), que pode ser associado ao número de espécies raras presente no sistema, pois

espécies especialistas se beneficiam de alta capacidade de dispersão e ambientes não perturbados e não fragmentados (Büchi e Vuilleumier 2014; Leitão *et al.* 2016).

Entre os tipos de uso agrícolas, os plantios arbóreos foram os mais similares com as florestas conservadas e exploradas no Travessão 338-S, além de apresentar maior riqueza que os pastos invadidos. Plantios mistos de árvores nativas geralmente apresentam maior regeneração arbórea que monocultivos ou áreas abertas de cultivo herbáceo, pois promovem condições ambientais mais adequadas, como o estabelecimento de um microclima mais favorável, maior concentração de matéria orgânica, menor desgaste do solo e a atração de agentes de dispersão (Carnevale e Montagnini 2002; Akoto *et al.* 2015; Zermeño-Hernández 2015).

Como era esperado, os cultivos anuais e as pastagens apresentam baixa similaridade com as florestas, entretanto, mesmo que a similaridade seja baixa, as poucas espécies presentes podem constituir importantes elementos para o início da sucessão. A riqueza inicial de espécies (ou o número inicial de espécies concorrentes) aumenta a competição, e a proporção de espécies generalistas diminui, pois cada habitat é ocupado por espécies especializadas (Büchi e Vuilleumier 2014). Esse processo contribui para o aumento da riqueza através do favorecimento de espécies raras, e conseqüentemente, tem impacto no valor de conservação das espécies e no potencial de otimização do desenvolvimento do processo sucessional.

Os pastos limpos e invadidos foram altamente semelhantes entre si em Palmares II e Maçaranduba, mas os pastos invadidos apresentaram maior diversidade de espécies tolerantes à sombra. O tempo de invasão, tempo de uso e tempo desde o último uso tem efeitos significativos na regeneração natural, onde o número de espécies tende a aumentar após a invasão de espécies lenhosas nas pastagens, com maior ocorrência de espécies raras (Rocha *et al.* 2016). Apesar disso, a cobertura florestal adjacente parece ter influência limitada nesses cultivos, provavelmente devido ao alcance limitado de agente dispersores (Letcher e Chazdon 2009; Howe e Pantaleon 2010; Rocha *et al.* 2016).

#### **4. 4. 3. Composição florística tolerante à sombra nos tipos de uso agrícola**

Entre as principais espécies tolerantes à sombra presentes nos tipos de uso agrícolas podemos destacar a importância das palmeiras como *Astrocaryum gynacanthum*, que foi altamente frequente entre os tipos de uso de todos os mosaicos, *Attalea maripa* e *Attalea*

*speciosa*, que foram altamente frequentes entre os tipos de uso do Travessão 338-S e tiveram alta abundância relativa nos plantios arbóreos e pastos invadidos, e *Oenocarpus distichus*, que teve a alta abundância relativa nos cultivos anuais de Palmares II.

Essas palmeiras pertencem a gêneros classificados como hiperdominantes na flora amazônica, por apresentarem elevado número de indivíduos em toda a região amazônica (Ter Steege *et al.* 2013); portanto, possuem grande capacidade de colonização, e são comumente encontradas em outras áreas abertas da região sudeste do Pará, onde este estudo foi conduzido (Salm *et al.* 2005; Santos e Mitja 2011). Essas espécies, além de *Spondias monbim* que foi abundante nos cultivos anuais em Palmares II, foram resistentes ao processo de preparo do solo com o uso do fogo, comum na agricultura familiar (Mitja *et al.* 2008; Mitja e Miranda 2010; Santos e Mitja 2011; Mitja *et al.* 2017). Apesar de destruir algumas sementes o fogo pode estimular a germinação das sementes enterradas no solo pelo pisoteio do rebanho (Mitja e Ferraz 2001; Shanley e Medina 2005). Além disso, essas palmeiras podem crescer e reproduzir mais rapidamente após eventos de perturbação (Barot *et al.* 2005), pois sua arquitetura colunar fornece vantagens na competição com pioneiras efêmeras, como lianas; assim, elas são capazes de restaurar mais rapidamente a altura e a densidade do dossel das florestas secundárias (Salm *et al.* 2005).

#### 4. 5. Conclusão

A avaliação da raridade das espécies tolerantes à sombra, principalmente através das espécies exclusivas, permite distinguir a capacidade de conservação entre os tipos de uso da terra na escala local e entre os mosaicos agrícolas na escala da paisagem. O maior número de espécies exclusivas vai estar associado aos tipos de uso da terra mais avançados na sucessão e aos mosaicos com maior cobertura florestal, por apresentarem habitat mais estável e homogêneo.

O maior número de espécies exclusivas também influenciou negativamente a similaridade entre os tipos de uso da terra na escala local, contudo é a fragmentação do mosaico e a menor cobertura florestal que possuem os maiores efeitos deletérios sobre a similaridade média dos mosaicos agrícolas, pois limitam o potencial de dispersão das espécies tolerantes à sombra entre os tipos de uso da terra.

Por fim, a composição florística tolerante à sombra nos cultivos agrícolas do sudeste paraense parece ter forte influência das palmeiras hiperdominantes da flora amazônica. As

mesmas possuem características morfológicas e de dispersão que podem favorecer o avanço do processo sucessional através da colonização de ambientes agrícolas abertos, que estão nos estágios iniciais da sucessão. Os plantios arbóreos mistos mostraram grande capacidade de favorecer a regeneração de espécies tolerantes a sombra, o que os torna altamente recomendáveis para o aumento da manutenção da biodiversidade em mosaicos agrícolas.

#### 4. 6. Referências

- Akoto, S. D.; Asare, A.; Gyabaa, G. 2015. Natural regeneration, diversity and composition of native tree species under monoculture, mixed-culture plantation and natural forest. *International Research Journal of Natural Sciences*, 3: 24-38.
- Alroy, J. 2017. Effects of habitat disturbance on tropical forest biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(23): 6056-6061.
- Arroyo-Rodríguez, V.; Melo, F. P.; Martínez-Ramos, M.; Bongers, F.; Chazdon, R. L.; Meave, J. A.; et al. 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, 92(1): 326-340.
- Barlow, J.; Lennox, G. D.; Ferreira, J.; Berenguer, E.; Lees, A. C.; Mac Nally, R.; et al. 2016. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature*, 535(7610): 144.
- Barot, S.; Mitja, D.; Miranda, I.; Meija, G. D.; Grimaldi, M. 2005. Reproductive plasticity in an Amazonian palm. *Evolutionary Ecology Research*, 7(7): 1051-1065.
- Benítez-Malvido, J.; Martínez-Ramos, M. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation biology*, 17(2): 389-400.
- Benitez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology*, 12(2): 380-389.
- Brown, J. S. 1996. Coevolution and community organization in three habitats. *Oikos*, 193-206.
- Büchi, L.; Vuilleumier, S. 2014. Coexistence of specialist and generalist species is shaped by dispersal and environmental factors. *The American Naturalist*, 183(5): 612-624.
- Cardoso, D.; Särkinen, T.; Alexander, S.; Amorim, A. M.; Bittrich, V.; Celis, M.; et al. 2017. Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(40): 10695-10700.



- Carnevale, N. J.; Montagnini, F. 2002. Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. *Forest Ecology and Management*, 163(1): 217-227.
- Chao, A.; Chazdon, R. L.; Colwell, R. K.; Shen, T. J. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology letters*, 8(2): 148-159.
- Chazdon, R. L.; Peres, C. A.; Dent, D.; Sheil, D.; Lugo, A. E.; Lamb, D.; et al. 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation biology*, 23(6): 1406-1417.
- Chazdon, R. 2012. Regeneração de florestas tropicais Tropical forest regeneration. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi de Ciências Naturais*, 7: 195-218.
- Coelho, R. D. F. R.; Zarin, D. J.; Miranda, I. S.; Tucker, J. M. 2003. Análise florística e estrutural de uma floresta em diferentes estágios sucessionais no município de Castanhal, Pará. *Acta Amazonica*, 33(4): 563-582.
- Davies, K. F.; Margules, C. R.; Lawrence, J. F. 2004. A synergistic effect puts rare, specialized species at greater risk of extinction. *Ecology*, 85(1): 265-271.
- Devictor, V.; Julliard, R.; Jiguet, F. 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, 117(4): 507-514.
- Do Vale, I.; Miranda, I.S.; Mitja, D.; Santos, G.G.A. 2017. Riqueza de plantas em mosaicos rurais na região do arco do desmatamento. Amazônia Oriental, Brasil. *Rev. Espacios*, 38(36): 29.
- Do Vale, I.; Miranda, I. S.; Mitja, D.; Santos, A. M.; Lima, T. T. S.; Costa, L. G. S. 2018. Successional processes in agricultural mosaics in the eastern Amazon. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 256: 51-60.
- Esquivel, M. J.; Harvey, C. A.; Finegan, B.; Casanoves, F.; Skarpe, C. 2008. Effects of pasture management on the natural regeneration of neotropical trees. *Journal of Applied Ecology*, 45(1): 371-380.
- Fauset, S.; Johnson, M. O.; Gloor, M.; Baker, T. R.; Monteagudo, A.; Brienen, R. J.; et al. 2015. Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nature communications*, 6: 6857.
- Grilli, J.; Suweis, S.; Maritan, A. 2013. Growth or reproduction: Emergence of an evolutionary optimal strategy. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, 2013(10): P10020.
- Hansen, M. C.; Potapov, P. V.; Moore, R.; Hancher, M.; Turubanova, S.; Tyukavina, A.; et al. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *science*, 342(6160): 850-853.

- Harnik, P. G.; Simpson, C.; Payne, J. L. 2012. Long-term differences in extinction risk among the seven forms of rarity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279(1749): 4969-4976.
- Hooper, E.; Legendre, P.; Condit, R. 2005 Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. *Journal of Applied Ecology*, 42(6): 1165-1174.
- Howe, H. F.; Urincho-Pantaleon, Y.; De La Pena-Domene, M.; Martínez-Garza, C. 2010. Early seed fall and seedling emergence: precursors to tropical restoration. *Oecologia*, 164(3): 731-740.
- Hubbell, S. P.; He, F.; Condit, R.; Borda-de-Água, L.; Kellner, J.; ter Steege, H. 2008. How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct?. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(Supplement 1): 11498-11504.
- Hubbell, S. P. 2013. Tropical rain forest conservation and the twin challenges of diversity and rarity. *Ecology and evolution*, 3(10): 3263-3274.
- Kassen, R. 2002. The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *Journal of evolutionary biology*, 15(2): 173-190.
- Kim, D. H.; Sexton, J. O.; Townshend, J. R. 2015. Accelerated deforestation in the humid tropics from the 1990s to the 2000s. *Geophysical Research Letters*, 42(9): 3495-3501.
- Leitao, R. P.; Zuanon, J.; Villéger, S.; Williams, S. E.; Baraloto, C.; Fortunel, C.; et al. 2016. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proc. R. Soc. B*, 283(1828): p. 84.
- Letcher, S. G.; Chazdon, R. L. 2009. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 41(5): 608-617.
- Magurran, A. E. 2013. *Measuring biological diversity*. John Wiley & Sons.
- Marvier, M.; Kareiva, P.; Neubert, M. G. 2004. Habitat destruction, fragmentation, and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation. *Risk analysis*, 24(4): 869-878.
- Mitja, D.; Ferraz, I. D. K. 2001. Establishment of babassu in pastures in Pará, Brazil. *Palms*, 45(3): 138-147.
- Mitja, D.; Miranda, I. S. 2010. Weed community dynamics in two pastures grown after clearing Brazilian Amazonian rainforest. *Weed research*, 50(2): 163-173.
- Mitja, D.; Miranda, I.; Velasquez, E.; Lavelle, P. 2008. Plant species richness and floristic composition change along a rice-pasture sequence in subsistence farms of Brazilian

- Amazon, influence on the fallows biodiversity (Benfica, State of Pará). *Agriculture, ecosystems & environment*, 124(1-2): 72-84.
- Mitja, D.; Delaître, E.; Santos, A. M.; Miranda, I.; Coelho, R. F. R.; Macedo, D. J.; et al. 2017. Satellite Images Combined with Field Data Reveal Negative Changes in the Distribution of Babassu Palms after Clearing off Amazonian Forests. *Environmental management*, 1-16.
- Morris, D. W. 1996. Coexistence of specialist and generalist rodents via habitat selection. *Ecology*, 77(8): 2352-2364.
- Negrelle, R. R. 2001. Espécies raras da Floresta Pluvial Atlântica?. *Biotemas*, 14(2): 7-21.
- Newbold, T.; Hudson, L. N.; Hill, S. L.; Contu, S.; Lysenko, I.; Senior, R. A.; et al. 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545): 45.
- Oliveira, M. A.; Santos, A. M. M.; Tabarelli, M. 2008. Profound impoverishment of the large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic forest. *Forest Ecology and Management*, 256(11): 1910-1917.
- Peres, C. A.; Gardner, T. A.; Barlow, J.; Zuanon, J.; Michalski, F.; Lees, A. C.; et al. 2010. Biodiversity conservation in human-modified Amazonian forest landscapes. *Biological Conservation*, 143(10): 2314-2327.
- Rabinowitz, D. 1981 Seven forms of rarity. The biological aspects of rare plant conservation (ed. by H. Synge), pp. 205–217. John Wiley & Sons, Chichester.
- 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.
- Ruiz, J.; Fandiño, M. C.; Chazdon, R. L. 2005. Vegetation structure, composition, and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica*, 37(4): 520-530.
- Sala, O. E.; Chapin, F. S.; Armesto, J. J.; Berlow, E.; Bloomfield, J.; Dirzo, R.; et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459): 1770-1774.
- Salm, R.; Jalles-Filho, E.; Schuck-Paim, C. 2005. A model for the importance of large arborescent palms in the dynamics of seasonally-dry Amazonian forests. *Biota Neotropica*, 5(2): 151-156.
- Santos, A. M. D.; Mitja, D. 2011. Wooded cattle pasture in the benfica seedling project in Itupiranga, Pará, Brazil. *Revista Árvore*, 35(4): 919-930.
- Shanley, P.; Medina, G. (Eds.). 2005. *Frutíferas e plantas úteis na vida amazônica*. CIFOR.
- Simberloff, D. 1986. The proximate causes of extinction. In *Patterns and processes in the history of life* (pp. 259-276). Springer, Berlin, Heidelberg.

- Slik, J. F.; Arroyo-Rodríguez, V.; Aiba, S. I.; Alvarez-Loayza, P.; Alves, L. F.; Ashton, P.; et al. 2015. An estimate of the number of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(24): 7472-7477.
- Solar, R. R.; Barlow, J.; Andersen, A. N.; Schoereder, J. H.; Berenguer, E.; Ferreira, J. N.; Gardner, T. A. 2016. Biodiversity consequences of land-use change and forest disturbance in the Amazon: a multi-scale assessment using ant communities. *Biological Conservation*, 197: 98-107.
- Ter Steege, H.; Pitman, N. C.; Sabatier, D.; Baraloto, C.; Salomão, R. P.; Guevara, J. E.; et al. 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342(6156): 1243092.
- Ter Steege, H.; Vaessen, R. W.; Cárdenas-López, D.; Sabatier, D.; Antonelli, A.; De Oliveira, S. M.; et al. 2016. The discovery of the Amazonian tree flora with an updated checklist of all known tree taxa. *Scientific Reports*, 6: 29549.
- Tovo, A.; Suweis, S.; Formentin, M.; Favretti, M.; Volkov, I.; Banavar, J. R.; et al. 2017. Upscaling species richness and abundances in tropical forests. *Science Advances*, 3(10): e1701438.
- Van Breugel, M.; Hall, J. S.; Craven, D.; Bailon, M.; Hernandez, A.; Abbene, M.; Van Breugel, P. 2013. Succession of ephemeral secondary forests and their limited role for the conservation of floristic diversity in a human-modified tropical landscape. *PloS one*, 8(12): e82433.
- Vieira, I. C. G.; Proctor, J. 2007. Mechanisms of plant regeneration during succession after shifting cultivation in eastern Amazonia. *Plant Ecology*, 192(2): 303-315.
- Wirth, C.; Messier, C.; Bergeron, Y.; Frank, D.; Fankhänel, A. 2009. Old-growth forest definitions: a pragmatic view. In: Wirth, C.; Gleixner, G.; Heimann, M. (Eds.), *Old-Growth Forests: Function, Fate and Value*. Springer, New York, pp. 11–33.
- Zermeño-Hernández, I.; Méndez-Toribio, M.; Siebe, C.; Benítez-Malvido, J.; Martínez-Ramos, M. 2015. Ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses and their effects on tropical forest regeneration. *Applied vegetation science*, 18(3): 443-455.

## 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir desta tese, o conhecimento existente sobre as consequências das mudanças de tipos de uso da terra no contexto amazônico pode ser ampliado e alguns padrões de diversidade florística em mosaicos agrícolas puderam ser definidos.

Na primeira análise (Capítulo 2), em que foi investigado a relação entre o processo sucessional em mosaicos agrícolas e a composição florística dos diferentes tipos de uso da terra, foi possível estabelecer que:

A hipótese **H1** foi corroborada. Existe um gradiente florístico sucessional relacionado com os tipos de uso da terra em cada mosaico agrícola.

A hipótese **H2** foi corroborada. Os gradientes florísticos sucessionais variam entre diferentes mosaicos agrícolas.

Vários estudos indicam que a sucessão secundária se inicia após o abandono da área, mas ignoram o fato de que a regeneração de muitas espécies de origem florestal ocorre enquanto os cultivos ainda permanecem ativos, o que gera um gradiente florístico sucessional entre os diferentes tipos de uso da terra presentes no mosaico agrícola (**H1**).

Alguns tipos de uso da terra foram associados aos estádios mais iniciais da sucessão, como as pastagens e os cultivos anuais; e outros, foram associados à estádios sucessionais intermediários, como pastos invadidos, plantios arbóreos e florestas secundárias. Os estádios mais avançados foram associados aos tipos de uso florestas conservados e perturbados, e às florestas secundárias antigas. Contudo, mesmo os tipos de uso da terra com características de manejo e idade semelhantes apresentaram diferentes níveis de avanço sucessional entre os mosaicos agrícolas (**H2**).

O avanço sucessional nos tipos de uso da terra pode depender de fatores locais que influenciam nas condições de germinação e estabelecimento de espécies florestais, como já mostrado na literatura; já na escala do mosaico, o avanço da sucessão foi maior nos mosaicos agrícolas em que a área de cobertura florestal era maior e mais bem conservada, provavelmente devido ao sucesso na dispersão das espécies florestais, que encontram habitats favoráveis para se estabelecerem. Desta forma, tanto as características intrínsecas aos diferentes tipos de uso da terra, quanto as características da matriz dos mosaicos agrícolas irão influenciar os padrões de diversidade florística.

Na segunda análise (Capítulo 3), em que foi investigado como as diferentes escalas da diversidade influenciam na diversidade total dos mosaicos agrícolas, e como a riqueza de plantas varia nos diferentes tipos de uso da terra, foi possível estabelecer que:

A hipótese **H3** foi corroborada. A diversidade total do mosaico agrícola é influenciada pela interação entre as diferentes fazendas familiares.

A hipótese **H4** foi corroborada. A relação entre a riqueza de plantas dos diferentes tipos de uso da terra varia entre mosaicos agrícolas.

Apesar da diversidade total dos mosaicos agrícolas ser influenciada localmente pelos diferentes tipos de uso terra, quem determina o arranjo espacial em relação ao tamanho, forma e disposição das áreas de implantação para os cultivos e manutenção dos ambientes naturais é o produtor. Portanto, é a interação entre as fazendas familiares, representado aqui os diferentes proprietários, e suas escolhas para instalação dos diferentes tipos de usos da terra que determinou a capacidade de conservação da biodiversidade florística nos mosaicos agrícolas (**H3**).

A riqueza entre os tipos de uso da terra foi maior nas florestas e menor nos cultivos agrícolas, mas assim como o gradiente florístico sucessional dos tipos de uso da terra variou entre os mosaicos agrícolas (Capítulo 2), tipos de uso da terra com características de cultivo e idade semelhantes apresentaram diferentes relações de riqueza de plantas nos três mosaicos agrícolas estudados (**H4**).

Nesta análise, além de perceber a influência do tamanho e das condições de conservação da cobertura florestal, esta última definida pelo tipo de uso dos fragmentos florestais (florestas conservadas, exploradas, queimadas, etc.), consideramos a quantidade de tipos de uso de alta riqueza dentro de cada mosaico agrícolas, denominados de coberturas florestais funcionais (CFF). As CFF servem como ricas fontes de propágulos florestais provedoras de um maior número de espécies dispersantes na paisagem.

A variação da riqueza de plantas nos tipos de uso da terra entre os mosaicos agrícolas foi mais facilmente percebida entre as florestas secundárias, as quais apresentaram maior número de espécies em mosaicos agrícolas com maior quantidade de CFF. A análise dessa variação só foi possível através da subdivisão florística em estratos verticais, que permitiu o nivelamento da comparação entre diferentes tipos de uso da terra. Por isso, a análise em diferentes estratos foi importante.

Na terceira análise (Capítulo 4), em que foi investigada a similaridade florística e a capacidade de conservação das espécies tolerantes à sombra nos diferentes tipos de uso, foi possível estabelecer que:

A hipótese **H5** foi rejeitada. Os tipos de uso da terra não apresentam maior similaridade média em mosaicos agrícolas com maior cobertura florestal.

A hipótese **H6** foi corroborada. A conservação de espécies tolerantes à sombra é maior nos tipos de uso da terra presentes em mosaicos agrícolas com maior cobertura florestal.

A suposição estabelecida na **H5**, partiu do pressuposto que a dispersão das espécies tolerantes à sombra é maior em paisagens com maior cobertura florestal, pois as espécies teriam mais chances de chegar nos diferentes cultivos e fragmentos naturais distribuídos em cada mosaico agrícola. Contudo, foi percebido que apesar de favorecer a dispersão de espécies tolerantes à sombra, o número de espécies raras presentes nos diferentes tipos de uso da terra também é alavancado pela maior cobertura florestal nos mosaicos agrícolas, o que favorece a conservação da biodiversidade (**H6**), mas diminui a similaridade entre os diferentes tipos de uso da terra (**H5**).

Entre as classificações de raridade analisadas, o número de espécies exclusivas, as quais só estiveram presentes em um único tipo de uso da terra por mosaico agrícola, foi o melhor parâmetro para definir a capacidade de conservação da biodiversidade entre os diferentes ambientes. Os plantios arbóreos mistos foi o cultivo agrícola com maior capacidade de conservação das espécies tolerantes à sombra, com o maior número de espécies raras e maior similaridade com as florestas. Infelizmente só existiam plantios arbóreos em um mosaico agrícola, e o padrão não pode ser corroborado nos demais mosaicos.

### **5.1. Recomendações**

Esta tese teve como base os dados florísticos de três mosaicos agrícolas localizados no sudeste do Estado do Pará. Cada mosaico foi inventariado de forma sistemática, a fim de manter as características da matriz de tipos de uso de cada paisagem. Contudo, as diferenças no número de amostras por tipo de uso em cada mosaico agrícola impossibilitaram que algumas análises fossem realizadas e outros padrões fossem revelados. Novos estudos devem ponderar uma amostragem mais

homogênea em diferentes mosaicos agrícolas, considerando a mesma quantidade de amostras por tipo de uso.

Futuras pesquisas também devem considerar uma escala geográfica mais ampla entre os mosaicos agrícolas, para que padrões regionais possam ser percebidos. A inclusão de variáveis ambientais, sociais, índices descritores da paisagem, além de outros táxons também podem contribuir fortemente para acessarmos o potencial de conservação da biodiversidade nos mosaicos agrícolas.

Por fim, não podemos deixar de associar ciência com políticas públicas. Traduzir o conhecimento acadêmico adquirido em forma de atuações práticas que possam beneficiar a sociedade é dever de todo o pesquisador. Um maior esforço deve ser realizado neste sentido para que possamos garantir a sustentabilidade do uso dos recursos naturais sem Temer o amanhã.



## Apêndice

**Tabela 4.** Espécies indicadoras em diferentes estádios sucessionais em três mosaicos agrícolas do Estado do Pará (Palmares II, Maçaranduba e Travessão 338-S).

Espécies indicadoras	Grupo Funcional	Forma de vida	Estádio Avançado	Estádio Secundário	Estádio Inicial	Secundário e Inicial	Palmares II	Maçaranduba	Travessão 338-S
<i>Acalypha arvensis</i>	P	Arbusto				X	X		
<i>Adenocalymma flaviflorum</i>	TS	Liana				X	X		
<i>Adenocalymma neoflavidum</i>	TS	Liana	X	X			X		
<i>Adiantum argutum</i>	TS	Herbácea	X	X				X	X
<i>Alexa grandiflora</i>	TS	Árvore	X	X					
<i>Ampelocera edentula</i>	TS	Árvore	X					X	X
<i>Amphiodon effusus</i>	TS	Árvore	X	X				X	
<i>Annona exsucca</i>	TS	Árvore		X			X		
<i>Astrocaryum gynacanthum</i>	TS	Palmeira	X	X					
<i>Attalea maripa</i>	TS	Palmeira	X					X	X
<i>Attalea speciosa</i>	TS	Palmeira	X					X	X
<i>Banara guianensis</i>	P	Árvore		X		X			
<i>Bauhinia guianensis</i>	TS	Arbusto	X	X					
<i>Borreria latifolia</i>	P	Herbácea			X	X		X	
<i>Borreria verticillata</i>	P	Herbácea		X		X			
<i>Brosimum guianense</i>	TS	Árvore	X	X				X	
<i>Casearia arborea</i>	TS	Árvore		X			X		
<i>Casimirella ampla</i>	TS	Árvore	X	X			X		X
<i>Cecropia obtusa</i>	P	Árvore	X	X		X	X		
<i>Cecropia palmata</i>	P	Árvore	X	X		X	X		
<i>Cecropia sp.</i>	P	Árvore	X					X	X

Continua

## Continuação

Espécies indicadoras	Grupo Funcional	Forma de vida	Estádio Avançado	Estádio Secundário	Estádio Inicial	Secundário e Inicial	Palmares II	Maçaranduba	Travessão 338-S
<i>Chromolaena odorata</i>	P	Arbusto				X	X		
<i>Compsoeura ulei</i>	TS	Árvore	X	X					
<i>Cordia exaltata</i>	TS	Árvore	X	X			X		
<i>Cordia nodosa</i>	TS	Árvore		X			X		
<i>Costus arabicus</i>	TS	Herbácea		X				X	
<i>Crepidospermum goudotianum</i>	TS	Árvore	X						
<i>Cupania scrobiculata</i>	TS	Árvore	X	X					
<i>Cyathula prostrata</i>	TS	Herbácea				X	X		
<i>Cyperus laxus</i>	P	Herbácea				X		X	X
<i>Dialium guianense</i>	TS	Árvore	X						
<i>Dodecastigma integrifolium</i>	TS	Árvore	X					X	X
<i>Duguetia cadaverica</i>	TS	Árvore	X					X	X
<i>Duguetia flagellaris</i>	TS	Árvore	X	X					X
<i>Emilia sonchifolia</i>	P	Herbácea			X	X	X	X	
<i>Eschweilera coriacea</i>	TS	Árvore	X	X					
<i>Euterpe oleracea</i>	TS	Palmeira	X					X	X
<i>Fimbristylis dichotoma</i>	P	Herbácea			X	X		X	X
<i>Gustavia augusta</i>	TS	Árvore	X	X				X	X
<i>Heliconia hirsuta</i>	TS	Herbácea					X		
<i>Ichnanthus nemoralis</i>	P	Herbácea	X	X		X	X		
<i>Inga alba</i>	TS	Árvore	X	X			X		
<i>Inga auristellae</i>	TS	Árvore	X					X	X
<i>Inga capitata</i>	TS	Árvore	X	X					
<i>Inga edulis</i>	TS	Árvore	X	X				X	X

## Continuação

Espécies indicadoras	Grupo Funcional	Forma de vida	Estádio Avançado	Estádio Secundário	Estádio Inicial	Secundário e Inicial	Palmares II	Maçaranduba	Travessão 338-S
<i>Jacaranda copaia</i>	TS	Árvore	X	X					
<i>Lantana camara</i>	P	Arbusto				X			X
<i>Lasiacis ligulata</i>	P	Herbácea		X		X		X	X
<i>Machaerium latifolium</i>	TS	Árvore					X		
<i>Megathyrsus maximus</i>	P	Herbácea			X	X		X	
<i>Mikania cordifolia</i>	P	Liana				X	X		
<i>Naucleopsis glabra</i>	TS	Árvore	X					X	X
<i>Pachyptera kerere</i>	TS	Liana		X			X		
<i>Paspalum conjugatum</i>	P	Herbácea				X	X		
<i>Phyllanthus niruri</i>	TS	Herbácea				X			
<i>Piper ottonoides</i>	P	Arbusto	X						
<i>Porophyllum ruderale</i>	P	Herbácea			X	X	X		
<i>Pourouma guianensis</i>	P	Árvore	X					X	X
<i>Pouteria gongrijpii</i>	TS	Árvore	X					X	X
<i>Protium apiculatum</i>	TS	Árvore	X					X	X
<i>Pseudima frutescens</i>	TS	Árvore	X	X			X		
<i>Psychotria racemosa</i>	TS	Arbusto	X					X	
<i>Quararibea guianensis</i>	TS	Árvore	X					X	X
<i>Rinorea neglecta</i>	TS	Árvore	X					X	X
<i>Rinorea pubiflora</i>	TS	Árvore	X					X	X
<i>Rinorea riana</i>	P	Árvore	X						X
<i>Sida rhombifolia</i>	P	Arbusto		X		X		X	
<i>Simaba cedron</i>	TS	Árvore	X	X				X	X
<i>Siparuna guianensis</i>	TS	Árvore	X	X					

## Conclusão

Espécies indicadoras	Grupo Funcional	Forma de vida	Estádio Avançado	Estádio Secundário	Estádio Inicial	Secundário e Inicial	Palmares II	Maçaranduba	Travessão 338-S
<i>Solanum acanthodes</i>	P	Arbusto				X	X		
<i>Solanum gardneri</i>	P	Arbusto	X	X			X		
<i>Solanum rugosum</i>	P	Arbusto		X		X	X		
<i>Solanum subinerme</i>	P	Arbusto		X		X	X		
<i>Sorocea guilleminiana</i>	TS	Arbusto	X	X				X	X
<i>Steinchisma laxa</i>	P	Herbácea				X			
<i>Tachigali glauca</i>	P	Árvore	X					X	X
<i>Tetragastris altissima</i>	TS	Árvore	X					X	X
<i>Theobroma speciosum</i>	TS	Árvore	X	X					
<i>Tilesia baccata</i>	TS	Arbusto		X					
<i>Trema micrantha</i>	P	Árvore		X		X	X		
<i>Urochloa brizantha</i>	P	Herbácea			X	X		X	
<i>Vernonanthura brasiliiana</i>	TS	Herbácea		X		X	X	X	
<i>Vernonanthura phosphorica</i>	P	Arbusto				X		X	X
<i>Vismia baccifera</i>	P	Árvore		X		X	X		
<i>Vouacapoua americana</i>	TS	Árvore	X					X	X